



Norges veterinærhøgskole

Effekter av lakselus fra oppdrett på
bestander av villaks
-Beskrivelse av metoder brukt i studier

Arnfinn Aunsmo, DVM PhD

Randi I Krontveit, DVM PhD

Oslo, 26. september 2013

Innholdsfortegnelse

1.	Innledning	3
2.	Sammendrag	3
3.	Bakgrunn	5
4.	Definisjoner og begreper	6
4.1.	Populasjoner	6
4.1.1.	Effekt på utvandrende smolt i sjø	6
4.1.2.	Effekt på bestand av tilbakevandrende laks	6
4.1.3.	Gytebestand	6
4.1.4.	Bestand av utvandrende smolt fra elv	7
4.2.	Kausalitet (årsak).....	7
4.2.1.	Assosiasjon versus kausalitet	7
4.2.2.	Studiedesign og kausalitet	8
4.2.3.	Relevans og tolking	9
4.3.	Effekt mål	9
5.	Metoder for å måle effekter av lakselus fra oppdrett på villaksbestander	10
5.1.	Registrere årsaksspesifikk dødelighet.....	10
5.2.	Registrere endringer i populasjonen og assosiere med potensielle risikofaktorer	11
5.2.1.	Estimat på bestand og variasjon i bestand	11
5.2.2.	Nedgang i bestand av villaks og mulige faktorer	11
5.3.	Overvåking og modellering	12
5.3.1.	Overvåking av lus hos villaks og assosiere med skadelig nivå av lus	12
5.3.2.	Overvåke lus hos villaks og assosiere med lus i oppdrett.....	14
5.3.3.	Overvåke lusenivå i oppdrett og modellere utslipp av luselarver	14
5.3.4.	Modellere effekt av utslipp av luselarver fra oppdrett på villaksbestanden.....	15
5.4.	Sporing av luselarver.....	16
5.5.	Utsettelsesforsøk med parallelle antiparasittbehandlede og ubehandlede smoltgrupper	16
6.	Oppsummering og konklusjon	18
7.	Begreper.....	19
8.	Referanser	20

1. Innledning

Fiskeri- og Havbruksnæringens Forskningsfond (FHF) beskriver et nytt innsatsområde i sin handlingsplan for 2013: «Avklare hvor viktig lakselus er for utvikling av ville bestander av laksefisk». Norges veterinærhøgskole (NVH) ble forespurt om å gjennomføre et forprosjekt som en del av dette nye innsatsområdet, og herunder utarbeide en rapport som beskriver de metodene som er anvendt i forskjellige studier av effekter av lakselus på villaksbestander (FHF prosjektnr. 900898). Styringsgruppe for prosjektet har vært Olav Breck (Marine Harvest), Ragnhild Aukan (Lerøy Midt), Per Gunnar Kvenseth (Villa Organic), Tor Anders Elvegård (Nordlaks) og Arne Guttvik (SalMar). Kjell Maroni har vært kontaktperson for FHF.

Effekter av lakselus på bestander av vill laksefisk er beskrevet som en av oppdrettsnæringens hovedutfordringer med hensyn på bærekraft. Det er gjort mange studier og utarbeidet mange rapporter innen dette området. Temaet blir også ofte tatt opp i media. Metodisk er dette et krevende område hvor populasjonen som ønskes studert er lite tilgjengelig for registreringer og systematiske studier.

Det er nødvendig med etablerte og kjente begreper og forskningsmetoder for å kunne gjøre gode faglige vurderinger og diskutere et komplekst fagområde. Forskningsmetoder og analyser har sine styrker og svakheter som må tas inn i tolking av resultatene fra studiene, spesielt i vurderingen av komplekse årsakssammenhenger. Denne rapporten har som intensjon å bidra til klargjøring av metodiske utfordringer og problemstillinger i studier av effekter av lakselus på bestander av villaks. Beskrivelsen av metodiske muligheter og utfordringer i studier kan oppfattes som å stå i motsetning til funnene i studiene, med andre ord at de metodiske utfordringene svekker funnene. Beskrivelsen av metodiske muligheter og utfordringer bør imidlertid tolkes som en forutsetning og styrke for å kunne konkludere om sanne sammenhenger. Dette er også en utfordring ved formidling av resultater, spesielt i mer populærvitenskapelige formidlingsformer.

Rapporten er basert på epidemiologiske begreper og forståelse av kausalitet, effekter og studier av faktorerens påvirkning på populasjoner. Med utgangspunkt i forfatterens faglige bakgrunn innen epidemiologi beskrives prinsipielle metoder, bruk av metoder, analytiske utfordringer og mulige kilder til bias ved forskjellige metoder. Begreper brukt i rapporten er forklart i kapittel 7.

Rapporten er ikke fullstendig med tanke på referanser, men referansene er brukt for å synliggjøre metodiske muligheter og utfordringer. Det gis generelle betraktninger om metodiske begrensninger og utfordringer, samt muligheter for metodiske forbedringer i framtidige studier. I vurderingen av spesifikke studier og metoder, må problemstillingene imidlertid belyses i større detaljgrad for å kunne gi råd med hensyn på forbedringer av metodene.

2. Sammendrag

Denne rapporten har som formål å vurdere (vitenskapelige) metoder som brukes eller kan brukes for å kvantifisere effekter av lakselus på bestander av villaks. Dette er et område som beskrives som en av oppdrettsnæringens største utfordringer med hensyn på bærekraft og som pekes på som en trussel for villaksen.

Det er beskrevet mange faktorer som kan påvirke overlevelse og tilbakevandring av villaks, med variasjon mellom år og som generell utvikling over tid. Mange av disse faktorene samvarierer og påvirker hverandre innbyrdes. Dermed må en statistisk analyse (av mulige risikofaktorer) være basert på et tenkt diagram over sammenhenger mellom ulike faktorer og ta hensyn til og inkludere så mange av slike faktorer som mulig. Tallfesting av både bestanden av villaks og mulige trusselfaktorer er krevende, og manglende nøyaktighet i tallfesting vil øke faren for feilaktige funn.

Overvåking av lus på vill laksefisk er omfattende. Skadelige grenser for lus på laksefisk er etablert, men det er noe variasjon i beskrivelsen av skadelig nivå. I risikovurderinger av effekter av lus på villfisk brukes andelen fisk over disse grensene i vurdering av trusselbildet. Det finnes mye data fra overvåking på sjøørret og mindre på villaks. Slik overvåking gir direkte svar på mengden lus på villfisken og med god kunnskap om skadelige grenser og representativ overvåking vil dette gi god innsikt i mengden lus på villfisk. Villaksen er en migrerende art og er lite tilgjengelig for overvåking og registrering. Data og kunnskap om villaks er derfor krevende å innhente. Resultatene fra overvåkingen av sjøørret bør undersøkes for om de kan overføres til villaks og slik kunne gi økt forståelse av effektene av lus på villaks.

Det er gjort studier som viser økt forekomst av lus på villfisk i områder med intensivt oppdrett. Det bør være mulig å designe studier som kan avdekke faktorer av betydning for sammenhengen mellom lus i oppdrett og lus på villfisk. Studier med utgangspunkt i flere års overvåking av vill laksefisk (i all hovedsak sjøørret) viser imidlertid betydelige metodiske utfordringer hvor tilstrekkelig antall observasjoner pekes på som en hovedutfordring. Det vil være spesielt krevende å innhente nok observasjoner fra villaks til slike studier og analyser.

Forekomst og nivå av lus overvåkes ukentlig i alle norske oppdrettsanlegg, og slike data kan brukes til å beregne et smittepress overfor villfisk. Godt validerte modeller for lusereproduksjon kombinert med nivået av lus i anleggene kan brukes til kontinuerlig overvåking av smittepress overfor villfisk. Smittekilder kan dermed identifiseres og intervensjoner kan målrettes.

Ulike trusselfaktorers effekter på bestander av villaks kan beregnes i matematiske simuleringsmodeller, hvor det også kan lages modeller som simulerer effekter av lakselus. Slike modeller blir nødvendigvis kompliserte med mange delmodeller som hver for seg inneholder variasjon og usikkerhet. Akkumulering av variasjon og usikkerhet i slike komplekse modeller kan gi svært vide tolkingsrom. Systematiske feil i selve modellen eller i datagrunnlaget kan føre til feilberegning av effektene.

Det er vist at luselarver kan spores tilbake til opphavet ved bruk av isostopanalyser og slik avgjøre om de stammer fra morlus på villfisk eller oppdrettsfisk. Spesielt i situasjoner hvor smitten ikke følger det kjente spredningsmønsteret er denne metoden viktig for forståelse av smittedynamikken. Metoden kan dermed utfylle både overvåking og statistiske analyser.

Utsettelsesforsøk med antiparasittbehandlede smoltgrupper og registrering av tilbakevandring kan brukes for å beregne grad av tilbakevandring mellom behandlede og ubehandlede grupper, og indirekte bestandeffekter. Det er imidlertid stor variasjon mellom publikasjoner i metodikk som brukes i tolking av effektene. I slike studier bør det etableres standardisert metodikk for vurderingen av

bestandseffektene. Behandlingene er gjort med bredspektrede antiparasittmidler hvor redusert negativ effekt av andre parasitter enn lakselus kan være del av den samlede effekten. Effekten av behandlingen med hensyn på andre parasitter bør kvantifiseres.

3. Bakgrunn

Det er mange interessenter i forvaltning og håndteringen av lakselus, villaks og oppdrett av laks i Norge.

Fiskeri og kystdepartementet beskriver i sin «Strategi for en miljømessig bærekraftig havbruksnæring» at «sykdom i oppdrett har ikke bestandsregulerende effekt på villfisk».

Havbruksnæringen igangsatte høsten 2009 et treårig prosjekt hvor målsettingen var å redusere forekomstene av lus slik at skadevirkningene på fisk i akvakultur og frittlevende fiskebestander ble minimalisert.

Direktoratet for naturforvaltning (DN) forvalter bestander av villaks etter «Lakse- og innlandsfiskeleven» som beskriver at «naturens mangfold og produktivitet skal bevares». Dette inkluderer altså at produktivitet og sekundært muligheter for høsting inkluderes i forvaltning og bærekraftbegreper av villaks.

Naturmangfoldloven av 2009 har som formål at naturen med dens biologiske, landskapsmessige og geologiske forhold og økologiske prosesser ivaretas gjennom bærekraftig bruk og vern, samtidig som det skal gi grunnlag for menneskers virksomhet, kultur, helse og trivsel – nå og i fremtiden. Lovens paragraf 9 beskriver et føre-var prinsipp; «Foreligger en risiko for alvorlig eller irreversibel skade på naturmangfoldet, skal ikke mangel på kunnskap brukes som begrunnelse for å utsette eller unnlate å treffe forvaltningstiltak».

Rådet for villaksforvaltning med mandat fra DN gir råd basert på et føre-var prinsipp (the Precautionary Principle) med bakgrunn i føre-var forvaltningen som ble besluttet i NASCO (North Atlantic Salmon Conservation Organisation) sine medlemsland fra 1998 (Anonymous, 2013; NASCO, 1998). Det ble innført en bevaringsgrense (conservation limit) definert som det minimale antallet gytefisk som trengs for å oppnå maksimal bærekraftig avkastning (maximum sustainable yield). Høsting av overskudd tas dermed også inn i forvaltningsprinsippene.

Føre-var prinsippet er beskrevet å ha sin opprinnelse i Tyskland på 1970-tallet i forbindelse med lovgivning om luftkvalitet og luftforurensing. Rapporten «The Precautionary Principle» utarbeidet av UNESCOs World Commission on the Ethics of Scientific Knowledge and Technology (COMEST) har definert føre-var prinsippet; «Når menneskelig aktivitet kan føre til moralsk uakseptabel skade som er sannsynlig, men usikker, skal tiltak gjøres for å unngå eller minske skaden» (World Commission on the Ethics of Scientific Knowledge and Technology (COMEST), 2005). Bedømmelsen av sannsynlighet bør tuftes på vitenskapelig analyse, og analyser bør foretas fortløpende slik at valgte tiltak kan revideres. Innføring av føre-var prinsippet har medført et skifte fra skadekontroll til forebyggende kontroll.

Et føre-var prinsipp med hensyn på populasjonseffekter av lakselus må nødvendigvis baseres på andre kriterier enn bare rent vitenskapelige dokumenterte populasjonseffekter av lakselus. Det kan og vil derfor være forskjell i strengt vitenskapelig dokumenterte funn basert på historiske data versus trusselvurderinger basert på et føre-var prinsipp. Slike forskjeller bør ikke oppfattes som uenighet i forståelsen av et problem, men en forskjell i beskrivelsen av et problem med utgangspunkt i ulik metode og tidshorisont. Over tid skal imidlertid en trussel avklares og sannsynliggjøres.

Oppdrettsloven gir grunnlaget for forvaltning av oppdrett/ akvakultur, og lovens formålsparagraf §1 beskriver: «Loven skal fremme akvakulturnæringens lønnsomhet og konkurransekraft innenfor rammene av en bærekraftig utvikling, og bidra til verdiskaping på kysten». Verdiskaping og konkurransekraft tas dermed også inn i vurdering av bærekraft. Det betyr at ressurser brukt i både overvåking og kontroll av lakselus bør brukes optimalt. Tiltak med utgangspunkt i et føre-var prinsipp bør stå i forhold til den mulige skaden.

4. Definisjoner og begreper

For å beskrive og diskutere et (problem-) område er en avhengig av standardiserte begreper og metoder. I mangel av standardiserte begreper og metoder kan diskusjoner fort blir retoriske og ikke-faglige. Svake metoder kan også føre til diskusjoner på for tynt faglig grunnlag, spesielt dersom en ikke kjenner metodenes svakheter. Diskusjoner kan også tilsløres med bakgrunn i forskjellige utgangspunkt som for eksempel strengt vitenskapelige funn som sammenlignes med beslutninger basert på et føre-var prinsipp.

4.1. Populasjoner

For å kunne forstå og beskrive «effekter av lus fra oppdrett på bestander av vill laksefisk» er det nødvendig å definere populasjonen hvor effektene skal kvantifiseres.

4.1.1. Effekt på utvandrende smolt i sjø

Utvandrende smolt er en sårbar del av populasjonen, og i denne livsfasen er villaksen i samme farvann som oppdrettsfisk og dermed eksponert for lusesmitte fra oppdrett. Målinger av lus på villaks og lus i oppdrett på samme tid øker sannsynligheten for å finne sanne sammenhenger sammenlignet med senere i livssyklusen hvor andre faktorer kommer i tillegg.

4.1.2. Effekt på bestand av tilbakevandrende laks

I og med at forvaltning av norsk villaks er tuftet på høsting av et overskudd, er det naturlig at eventuelle effekter av lakselus prinsipielt bør kvantifiseres før høsting i sjø og elv. Lakselus har størst skadepotensiale på postsmolt (utvandrende smolt), slik at et effektmål før høsting vil inkludere en eventuell skade som har skjedd tidligere. «Pre Fishery abundance» modellen (PFA) beskriver kvantifisering av bestanden før høsting i sjø og elv og er nærmere beskrevet under pkt. 5.2.1.

4.1.3. Gytebestand

Det er utarbeidet gytebestandsmål for 439 norske laksevassdrag (Hindar et al., 2013), hvor enkelte bestandsmål er revidert våren 2013. Oppnåelse av gytebestandsmål blir vurdert årlig av Vitenskapelig råd for lakseforvaltning (VRL) basert på fangststatistikk eller annen informasjon i stengte vassdrag

(Anonymous, 2013). I enkelte vassdrag blir ikke gytebestandsmål vurdert grunnet faktorer som manglende informasjon om fangststatistikk, at vassdraget er stengt eller infeksjon med *Gyrodactylus salaris* (12 vassdrag i 2012).

Gytebestandsmål for hver elv beregnes ut fra hvor mange kilo hunnfisk som er nødvendig for å produsere nok egg for tilgjengelig oppvekstområde. Effektene av lus kan måles på graden av oppnådd gytebestandsmål og slik kan eventuelle effekter på produksjon av neste generasjon kvantifiseres. En utfordring med å måle effekter på gytebestand er om det er effektene av lus eller effektene av høsting eller andre faktorer som påvirker oppnåelsen av gytebestandsmålet. Høstingen bør skje på et høstbart overskudd, og effektene av lus vil oppstå før høstingen.

4.1.4. Bestand av utvandrende smolt fra elv

Denne populasjonen beskriver elvas produksjon av smolt og reflekterer gytebestand og lokale begrensninger som oppvekstforhold, lokale årlige variasjoner, påvirkninger som *Gyrodactylus salaris*, kraftverksutbygging og annen menneskeskapt påvirkning i elva. Svært mange faktorer påvirker smoltproduksjon i elva, og denne delen av villaksbestanden vil derfor være mindre aktuell for å måle direkte effekter av lus.

4.2.Kausalitet (årsak)

Med begrepet kausalitet eller årsak til en sykdom menes en faktor som påvirker sykdommens forekomst, og hvis denne faktoren elimineres, vil sykdomsforekomsten endres. Kausalitet kan defineres som sammenhengen mellom en hendelse (årsaken) og en sekundær hendelse (effekten eller sykdommen). Den sekundære hendelsen må være en konsekvens av den første hendelsen (årsaken). De fleste sykdommer har en multifaktoriell kausal bakgrunn (Dohoo et al., 2009; Rothman et al., 2008). Det vil si at en rekke faktorer virker samtidig eller i hendelseskjeder og påvirker sykdomsforekomsten. Karakterisering av en kausal sammenheng kan være utfordrende og er ikke alltid mulig. Epidemiologisk forskning er rotfestet i konseptet omkring multifaktoriell kausalitet, og epidemiologi kan være et verktøy for å undersøke kausalitet. Det er imidlertid ikke alltid mulig eller nødvendig å identifisere alle komponentene i et multifaktorielt sykdomsbilde, fordi identifisering av en eller noen faktorer kan være tilstrekkelig for å forebygge sykdom (Rothman et al., 2008).

4.2.1. Assosiasjon versus kausalitet

I studier av sammenhengene mellom en eller flere faktorer og effekten (sykdommen), brukes i all hovedsak metoder som viser statistiske assosiasjoner eller sammenhenger. Det vil si at faktorene og effektene samvarierer i et datasett. For å skille mellom kausale og ikke-kausale sammenhenger/assosiasjoner kan et sett med kausale kriterier anvendes. Bradford Hill fremsatte et sett med kriterier (Hill, 1965) som i dag er vurdert som de mest anvendelige kausale kriteriene forutsatt at de ikke brukes ukritisk, men mer som retningslinjer med ulike grader av forbehold: styrke, konsistens, spesifisitet, tidssekvens, biologisk gradient, plausibilitet, koherens, eksperimentelt bevis og analogi.

Sentrale begreper som må forstås og tas hensyn til i studier er konfundering og interaksjon. Konfundering er en ikke-kausale effekt som oppstår når en faktor er assosiert med både årsak og effekt og på denne måten tilslører de faktiske assosiasjonene. Interaksjon oppstår når effekten av en faktor er

avhengig av en annen. For eksempel ved redusert mattilgang kan et individ ha en sub-optimal næringsstatus som sekundært kan påvirke mottakelighet og motstandskraft mot lus. Fisk svekket av luseinfeksjon vil også være lettere bytte for predatorer. Interaksjoner og konfunderende faktorer må søkes indentifisert og kontrolleres for analytisk (Dohoo et al., 2009).

I nyere statistiske metoder inngår kausalitet som del av design og analyse, eksempel på dette er structural equation modellering (SEM). Slike metoder har blitt tilgjengelige og er under utvikling i statistiske verktøy og har potensiale for i større grad å kunne påvise kausale sammenhenger sammenlignet med mer tradisjonelle statistiske metoder.

4.2.2. Studiedesign og kausalitet

Studiedesign kan rangeres etter evnen til å påvise kausalitet og forankring i virkeligheten. Prospektive kohortstudier og randomiserte kontrollerte kliniske studier ligger høyt oppe i en slik rangering. Systematiske litteraturgjennomganger ("systematic reviews") og metaanalyser er tradisjonelt sett rangert som de mest effektive studietyper i å finne kausale sammenhenger (Pfeiffer, 2010).

Bakgrunnen for en metaanalyse er en systematisk gjennomgang av litteratur som besvarer det spesifiserte spørsmålet man ønsker å besvare, for eksempel om smolt av kultivert villaks behandlet med antiparasittmiddel i større grad blir gjenfanget etter 1, 2 eller 3 år i sjø enn ubehandlet smolt. Metaanalysen er den statistiske teknikken som brukes til å lage et vektet gjennomsnittlig resultat av dataene fra mange studier. En godt gjennomført gjennomgang med spesifiserte spørsmål, detaljert protokollbeskrivelse, dokumentert og komplett liste over studier som er vurdert av minst to personer vil være et godt utgangspunkt for en metaanalyse. Det er rimelig å anta at det er ulik behandlingseffekt mellom studiene som inngår i metaanalysen, og slik variasjon mellom studier kalles heterogenitet. En random effekt modell med nøyte gjennomtenkt vektning bør anvendes i metaanalysen med presentasjon av resultatet i et såkalt forestplot. For å søke etter kilder til heterogenitet mellom de ulike studiene som inngår i metaanalysen, kan det benyttes såkalt metaregresjon hvor effekten av for eksempel utsettingsår på grad av tilbakevandring kan kvantifiseres. Hvis to ulike behandlingsmidler er brukt (dvs. ulik intervensjon), bør dette analyseres separat i undergrupper. Aktuelle forklaringsvariabler i en slik metaregresjon må selekteres basert på hva slags informasjon som er tilgjengelig i de inkluderte studiene og basert på antatt biologisk effekt på utfallet. Konfunderende og mellomliggende faktorer må vurderes både kausalt og analytisk. I metaanalyser må også mulige bias og spesielt publikasjonsbias evalueres og tolkes. Enkeltstudiers betydning og innvirkning på resultatet kan vurderes ved å ekskludere dem en og en og se på effektforandringer, og kvaliteten på studier med stor innvirkning må vurderes nøye (Dohoo et al., 2009; Higgins et al., 2011; Rothman et al., 2008).

Studiedesign som også inkluderer varianskomponentanalyser bør vurderes som metode for å øke forståelsen av kilder til variasjon i dataserier (Aunsmo et al., 2009; Dohoo et al., 2001). Spesielt i langtidsserier bør dataene grupperes som tilfeldig varierende (random) effekter for det enkelte prøveuttaket og per prøveområde. En kan da vurdere hvor mye av variasjonen i dataene som kan relateres til det enkelte prøveuttaket og videre til geografisk område. Dette kan igjen brukes til å tolke mulige kilder til smitteopphav og om variasjonen er relatert til individ, prøveuttak eller geografisk område.

4.2.3. Relevans og tolking

Resultatet fra en studie er alltid basert på den studiepopulasjonen og det utvalget av individer som er med i den aktuelle studien. I laboratoriestudier er miljøet studien foregår i standardisert og ikke nødvendigvis representativt for det naturlige miljøet til den gitte populasjonen. Resultatene fra laboratoriebaserte smitte modeller for lus (Wagner et al., 2007) er ikke nødvendigvis overførbare til den frittlevende populasjonen. Vurdering av generaliserbarheten (validiteten) av resultatene er derfor en nødvendig del av alle studier. Det brukes for eksempel fisk fra anlegg (kultivert fisk) i utsettingsstudier. Disse individene har ikke nødvendigvis samme utvandringmønster som villfisk, og lus har kanskje ikke nødvendigvis samme effekt på slik fisk sammenlignet med villfisk. Det må vurderes om det kan være kausale sammenhenger eller bare statistiske assosiasjoner som påvises.

Ved multifaktorielle sykdomskomplekser kan enkeltfaktorers betydning overtolkes dersom ikke et tentativt kausaldiagram legges til grunn for tolkingen. Dette er trolig en svært relevant problemstilling i letingen etter forklaringer på nedgang i bestander av villaks hvor mange negative faktorer har utviklet seg parallelt.

Det er laget mange modeller, men de er i mindre grad validerte. Kompliserte modeller inneholder mange ledd som hver for seg inkluderer usikkerhet og variasjon. Dette resulterer ofte i akkumulering av usikkerhet og variasjon og dermed store tolkingsrom. Systematiske feil kan også medføre systematiske feiltolkninger.

4.3. Effektmål

Effektmål kan deles i kvalitative og kvantitative mål.

Med kvalitative mål menes om lus kan ha en effekt på bestander av villaks. Det er vel kjent at store mengder mobile lus kan medføre sykdom og død hos laksefisk (Wagner et al., 2007). Uten kontroll vil lus ha skadelig effekt på fisk i oppdrett. Lakselus har negative fysiologiske og patologiske effekter på villaks og er beskrevet å ha økende negativ effekt og økende dødelighet med høyere antall lakselus (Anonymous, 2012; Torrissen et al., 2013). Dette er vist på individnivå i laboratorieforsøk (Anonymous, 2012). Feltforsøk har indirekte verifisert negative fysiologiske effekter på individnivå (Anonymous, 2008).

Med kvantitative mål menes hvor stor effekten av lus kan være på bestander av villaks. «Population Attributable Fraction» (PAF) er et kvantitativt mål på effekten av en risikofaktor i en populasjon (Rothman et al., 2008). PAF er en kjent kvantitativ beskrivelse av populasjonseffekter i epidemiologiske studier og spesielt hyppig anvendt i human medisin. PAF beskriver hvor mye av sykdomseffekten i en populasjon som kan elimineres dersom effekten av en spesifikk kausal faktor fjernes. Det finnes mange publikasjoner som omhandler estimering av PAF, men det beskrives at feil ved både utregning og tolking kan være et problem (Rockhill et al., 1998). Beregning og tolking av PAF for en villfiskpopulasjon må nødvendigvis også være krevende siden populasjonene er lite tilgjengelige og dermed begrenser datainnsamlingen.

Utsettingsforsøk med fisk som er beskyttet mot parasitter kan gi et direkte mål for bestandseffektene av parasitter. Utsettingsforsøk blir beskrevet nærmere i kapittel 5.5

Populasjonseffekter kan indirekte måles eller modelleres ved å assosiere endring i populasjonen med risikofaktorer, herunder lus (5.2), måle skadelig nivå av lus hos villfisk (5.3.1), assosiere lus hos villfisk med lus i oppdrett (5.3.2), modellere utslipp/ produksjon av luselarver fra oppdrett og etablere tålegrenser (5.3.3) eller modellere bestandseffekter basert på smittepress fra oppdrett (5.3.4). Disse modellene er imidlertid indirekte mål som må valideres via andre studier og metoder før en kan omsette resultatene til populasjonseffekter.

I studier med utsettingsforsøk med antiparasittbehandlede og ubehandlede smoltgrupper, er det brukt forskjellige metoder for beregning av populasjonseffekter. Krkosek et al. (2013) utleder et tallmessig estimat for dødelighet av villaks på grunn av parasitter basert på en metaanalyse over et antall slike utsettingsforsøk. Det er ikke funnet tilsvarende studier i litteraturen hvor resultatet fra en metaanalyse er brukt på en slik måte. Årsaker til variasjon mellom studiene i metaanalysen og mulige publikasjonsbias diskuteres ikke. Årsakene til dødelighet av villaks i sjøen vil være sammensatt og følgelig påvirket av svært mange faktorer foruten lakselus. En bør søke etter og kvantifisere effekten av faktorer som påvirker grad av tilbakevandring via for eksempel en metaregresjon.

I andre studier er det beregnet prosent tilbakevandring i behandlede og ubehandlede grupper med forskjeller på 1 prosentpoeng (Jackson et al., 2013). Videre beskrives det at generell dødelighet er over 90 % og at dødeligheten i sjøen relatert til lus er 1 %. Her overføres prosentpoeng forskjeller i gjenfangst direkte til prosent økt marin dødelighet, noe som vil gi en betydelig underestimert av dødelighet relatert til ubehandlet gruppe. Skilbrei et al. (2013) beskriver en oddsratio (OR) på 1.17 for gjenfangst mellom behandlede/ kontroll fisk, og kvantifiserer dette som «additional marine mortality» på 17 % relatert til lakselus. Den riktige tolkningen er imidlertid at odds for gjenfangst i behandlede grupper er økt med 17 %. Gargan et al. (2012) beskriver 1.8 ganger økt sannsynlighet for gjenfangst i behandlet gruppe, og sier samtidig at resultatet ikke kan brukes til estimering av prosent marin dødelighet. Forskjellige kvantitative tolkninger av svært like studier synliggjør derfor et behov for å standardisere måter å uttrykke populasjonseffekter basert på slike utsettingsstudier

5. Metoder for å måle effekter av lakselus fra oppdrett på villaksbestander

5.1.Registrere årsaksspesifikk dødelighet

I den menneskelige populasjonen er registrering og kvantifisering av årsaksspesifikk dødelighet standardisert gjennom «The International Classification of Disease» (ICD) som har sin opprinnelse fra «The International list of Causes of Death» fra 1893. I for eksempel Storbritannia er det ansatte i egne stillinger («The Coroner») som skriver ut dødsattester hvor årsak til død klassifiseres i henhold til ICD.

I lakseoppdrett er det beskrevet at registrering av dødsårsaker er mulig med relativ høy oppløselighet (Aunsmo et al., 2008). Det er mulig å samle inn og undersøke dødfisk relativt kort tid etter døden, og både populasjonen og dødelighet kan kvantifiseres relativt godt. Hos villaks er det svært utfordrende å finne dødfisk og slå fast dødsårsak. Populasjonens størrelse er også vanskelig å kvantifisere.

Registrering av årsakspesifikk dødelighet vurderes som uegnet for å undersøke mulige populasjonseffekter av lakselus fra oppdrett på villaks.

5.2. Registrere endringer i populasjonen og assosiere med potensielle risikofaktorer

5.2.1. Estimat på bestand og variasjon i bestand

Andel av utvandrende smolt som tilbakevandrer til kysten og elva for gyting er angitt å variere fra 1 til 10 % (Jackson et al., 2011b) og med en betydelig variasjon mellom år og elver. Dette betyr at det er naturlig og varierende dødelighet hos laks i havet. Laks i havet kjønnsmodner når den har nådd en viss energistatus på et gitt tidspunkt, og det er bestandsspesifikke forskjeller når dette inntreffer (Anonymous, 2013). Mattilgangen i havet vil til en viss grad regulere andelen laks i en gitt årgang som kjønnsmodner og dermed tilbakevandrer som gytefisk. Redusert mattilgang vil gi økt alder ved tilbakevandring (Jackson et al., 2011b). I år med redusert mattilgang vil andelen som kjønnsmodner derfor være under en forventet middelerverdi, mens i år med god mattilgang vil andelen som kjønnsmodner være over en forventet middelerverdi.

Det er krevende å skaffe gode kvantitative mål på svingningene i bestand. Eksisterende kunnskap er i stor grad basert på innrapporterte fangstdata til offentlige statistikker hvor kvaliteten og nøyaktigheten vil variere. En studie fra 2008 beskriver at fiskerne rapporterer fangst over det dobbelte av det som er registrert i offentlig fangststatistikk (Tangeland et al., 2010). Faktorer som fjerningen av lakseskatten i 1992 kan også påvirke innrapporteringen av fangsttall. Det er også gjort betydelige regelendringer med hensyn på laksefiske, spesielt i sjøen, som vil påvirke fangstsammensetning og dermed muligens rapportene av fangstdata. Estimert innsig av villaks til elvene etter sjøfangst utarbeides med utgangspunkt i offentlige fangstdata av laks i elvene pluss urapportert elvefangst minus estimerer på innslag av rømt oppdrettsfisk og beskatningsrater (Anonymous, 2013). Dette estimatet summert med estimert fangst av villaks i sjøen (rapporterte fangster pluss urapportert fangst minus estimerer av rømt oppdrettsfisk) gir et mål på innsiget av villaks til norskekysten eller «pre fishery abundance (PFA)» (Anonymous, 2013). Disse modellene er avhengige av gode fangstdata og sikre korreksjoner for urapportert fangst, rømt fisk og fangstrater i elvene. PFA modellene er delvis validert mot uavhengige metoder basert på merking og gjenfangst, og valideringsresultatene fra Trondheimsfjorden viser relativt god overenstemmelse (Anonymous, 2013).

Det kreves gode tall på variasjonene i lusesmitten for å kunne avdekke årsvariasjonene av eventuelle populasjonseffekter av lakselus. Det vil også være krevende å skille naturlig variasjon i tilbakevandringen fra det som kan tillegges en ny faktor som lakselus. For å kunne gjøre statistiske analyser må de ulike påvirkningsfaktorene beskrives nøyaktig slik at variasjonene i populasjonen kan sammenstilles med variasjonen i prediktorene.

5.2.2. Nedgang i bestand av villaks og mulige faktorer

Det er pekt på at overlevelsen av Atlantisk laks er redusert i hele leveområdet i Nord-Atlanteren over flere tiår (Friedland et al., 2009; Hutchinson and Mills, 2003). Mulige forklaringer på redusert marin overlevelse er mange og inkluderer global oppvarming (Friedland et al., 2005; Friedland et al., 2000),

endringer i lokalisering og tilgjengelighet av byttedyr assosiert med den Nord-Atlantiske oscillering (Friedland et al., 2009; Reid and Planque, 2003), bifangster av laks i pelagiske fiskerier, økt høsting, predasjon, habitatendringer og økt mengde lakselus (Finstad et al., 2007). Post-smolt vekst er assosiert med økt overlevelse og henger blant annet sammen med svingninger i planktonnivå over 10-årsperioder (Friedland et al., 2009). Vassdragsregulering beskrives som hovedårsak til utryddelse av laksestammer (Parrish et al., 1998), og forurensing assosiert med høy befolkningstetthet og påfølgende miljøeffekter er også beskrevet som trusselfaktorer for villaks (Parrish et al., 1998). Det har i tillegg skjedd endringer i sammensetningen av laksestammene i perioden 1983 til 2012 til en lavere andel smålaks (Anonymous, 2013). Dette gir økt tid i havet og dermed redusert marin overlevelse gitt de samme betingelsene for overlevelse i havet.

Mange av de faktorene som påvirker overlevelsen av laks i havet samvarierer internt og med forhold som økt menneskelig aktivitet/ befolkningstetthet, dvs. de er konfunderende faktorer (Dohoo et al., 2009). Hvis både lakselus og global oppvarming påvirker villaksbestandene negativt og global oppvarming gir økte lusenivåer, så vil inkludering av bare lusenivået i en statistisk modell overestimere effekten av lus fordi den viser populasjonseffekten av begge. Lakselusas biologi er temperaturregulert, slik at det i tillegg vil være en interaksjon mellom lusenivå og global oppvarming.

Dette eksempelet viser at vitenskapelige studier med formål om å se på sammenhengene mellom endringene i bestander av villaks og lakselus fra oppdrett vil være svært krevende. Dersom slike studier skal gjennomføres vil et godt gjennomtenkt kausal diagram være essensielt i design av studien slik at flest mulig konfunderende påvirkningsfaktorer blir registrert og inkludert i analysene. Dersom slike faktorer ikke blir kontrollert for, kan en finne statistiske assosiasjoner som ikke er kausale og overestimere populasjonseffekter av de variablene som faktisk er inkludert. Slik kan en faktor opptre som en proxy (fellesfaktor) for flere samvarierende faktorer og bli tillagt den samlede effekten av alle disse faktorene.

Vassdragsspesifikke faktorer som vassdragsregulering, innslag av andre sykdommer (*G. salaris*) og overfiske (eks. Tana) må registreres og tas hensyn til i slike modeller.

Det nye modelleringsverktøyet SEM (structural equation modelling, s. 8) kan være nyttig for å gi forståelse for sanne sammenhenger i slike kompliserte kausale sammenhenger.

5.3.Overvåking og modellering

Ulike metoder for overvåking og modellering av lusenivået kan brukes enten hver for seg eller sammen, for å vise nivået og mulige skadelige effekter av lus og eventuelt bestandseffekter av lus på villaks.

5.3.1. Overvåking av lus hos villaks og assosiere med skadelig nivå av lus

Laboratoriestudier beskriver at 30 lus kan være dødelig for en 40 g laksesmolt (Finstad et al., 2000; Grimnes and Jakobsen, 1996). Holst et al. (2003) beskriver at postsmolt overlevde luseinfeksjon hvis det var færre enn 10 lus på fisken, og at postsmolt med inntil 10 mobile lus ble observert å være i dårlig kondisjon med lav blodprosent og dårlig tilvekst. Det er også beskrevet at fisk med høyt lusenivå forsvinner fra populasjonen, og at en ved dødelige nivåer av lakselus derfor vil underestimere lusenivået (Revie et al., 2013). Det er mulig at smolt som er negativt påvirket av lakselus har redusert

unnvikelsesadferd ved trålforsøk, noe som gir økt fangst av slike individer og således overestimering av lusenivået. Denne problematikken kan vurderes ved å se om lusenivået på villfisk følger den forventede distribusjonen og ikke er skjev.

Havforskningsinstituttet (HI) bruker i sin risikovurdering 0,1 lus per gram fiskevekt som skadelig nivå for utvandrende laksesmolt og førstegangs utvandrende sjø-ørret. Dødeligheten er forventet å øke ved høyere nivåer opp til 100 % dødelighet ved 0,3 lus per gram fisk (Asplin et al., 2012). En annen studie beskriver 0,1 lus per gram fisk som grense for sub-klinisk infeksjon (Wagner et al., 2007). Den samme studien angir grensen for morbiditet på omtrent 0,35 lus per gram, > 0,5 lus per gram som grense for anemi og 0,75 lus per gram fisk som grense for død.

I de publiserte studiene og rapportene referert ovenfor er det en viss usikkerhet og variasjon med hensyn på skadelige grenser og hvilke stadier av lus som inngår i tellingene. Med naturlig dødelighet av lus mellom ulike stadier har det betydning hvilke stadier av lus som legges til grunn for vurdering. De forskjellige stadiene av lus har videre ulik effekt på fisken (Wagner et al., 2007), slik at et generelt tall for en skadelig effekt gir en feilaktig forenkling. Det vil være vanskelig å etablere helt eksakte og absolutte grenseverdier.

I oppdrett har taperfiskene i en merd ofte høyere nivå av lus. Dette viser at sammenhengen kan være tosidig med svekket fisk på grunn av lus, men også mer lus på allerede svekket fisk.

Utbredelsen av lakselus på vill laksefisk langs norskekysten i 2012 er beskrevet i egen rapport (Bjørn et al., 2013). Rapporten er basert på fangst av sjø-ørret (og noe sjørøye) i to perioder og på to til fire stasjoner hver i 13 fjordområder. Overvåking av lus på sjø-ørret brukes indirekte til å vurdere infeksjonspresset på utvandrende vill laksesmolt. Det er i tillegg gjennomført tråling av laksesmolt i Hardangerfjorden, Sognefjorden, Trondheimsfjorden og Namsenfjorden, samt utsett av fisk i bur (vaktbur) med anleggsprodusert laks i Hardangerfjorden og Namsenfjorden. Samlet er andelen sjø-ørret av totalt antall fisk i overvåking stor i forhold til andel laks. Studier og rapporter som beskriver effekter på vill laksefisk omhandler derfor i stor grad sjø-ørret.

Overvåking med vaktbur som kontrolleres regelmessig brukes i overvåking av lokalt smittepress. Luselarvene søker aktivt for å finne en vert, og dermed kan mange verter i et vaktbur være med på å fortynne lusesmitten sammenlignet med laks som opptrer enkeltvis. Resultater fra laks i vaktbur beskrives å være i overensstemmelse med resultater fra sjø-ørret fanget i ruse/ garn (Bjørn et al., 2013). Sammenhenger mellom lusenivået ved overvåking av laks i vaktbur og på utvandrende laksesmolt er ikke funnet beskrevet i den undersøkte litteraturen. Lokale forhold kan ha betydning for smittepresset, og dette kan gi usikkerhet rundt et generelt estimat basert på vaktbur. Villaks migrerer og lusesmitten vil dermed være en sum av forholdene i hele utvandningsruten. Villaks har en retningsstyrt svømmeaktivitet som også kan gjøre lusepåslag forskjellig fra fisk som står i bur. Sammenligning av resultat fra bruk av vaktbur mellom år og perioder kan bidra til forståelse av endringer i smittepress hos lokale stammer av sjø-ørret.

Overvåking av lusenivå er en direkte metode for å måle infeksjonsnivå av lus på villaks, men det er betydelig mer krevende å overvåke lusenivå på laks som vandrer ut sammenlignet med sjø-ørret.

Overvåking av sjø-ørret og bruk av vaktbur brukes til indirekte vurdering av lusenivå på utvandrende villaks. Overvåkingsresultatet fra 2012 er omfattende, og metoden gir «umiddelbare» svar uten å måtte gå via tyngre analyser og modeller. Sikkerheten i estimatene henger imidlertid sammen med omfanget av overvåkingen og utvelgelsen av representative lokaliteter.

Overvåking kan brukes til å beregne indirekte populasjonseffekter ut fra et kjent skadelig nivå. Det er imidlertid i mindre grad validert modeller som beregner bestandseffektene basert på lusenivået fra overvåking. Kunnskap om skadelig lusenivå og mulige seleksjonsfeil på grunn av overseleksjon av fisk som er påkjent av lus eller fisk som er borte på grunn av lus er faktorer som må vektlegges i tolkingen. Overvåking av lus på villfisk vil ikke alene kunne skille mellom smittereservoarer.

5.3.2. Overvåke lus hos villaks og assosiere med lus i oppdrett

I områder med høy tetthet av oppdrettsanlegg er det vist høyere nivå av lus hos oppdrettsfisken sammenliknet med mindre oppdrettsintensive områder (Jansen et al., 2012). Videre er det også funnet høyere nivå av lus på villfisk (sjø-ørret og sjø-røye) i oppdrettsintensive områder (Bjørn and Finstad, 2002). Det virker sannsynlig at det er sammenhenger mellom nivået av lus i oppdrett og nivået av lus hos villfisk.

En studie basert på overvåking i perioden 2004 - 2010 har analysert mulige assosiasjoner mellom lusenivået hos vill laksefisk (i all hovedsak sjø-ørret) og lusenivået i oppdrett (Helland et al., 2012). Studien er omfattende med hensyn på datagrunnlaget (4900 villfisk fra 15 fjordområder) og teknisk avansert med hensyn på analyser. Det er gjort grundige metodiske vurderinger slik at rapporten på en god måte beskriver metodiske og analytiske muligheter og utfordringer. Det er gjort analyser i forskjellige statistiske modeller; med binær utfallsvariabel (ja/ nei med hensyn på om fisk har lus), aggregert utfallsvariabel per prøveuttak og faktisk antall lus per fisk som utfallsvariabel. Smittepresset er basert på innrapporterte lusetall til Havbruksdata og beregnet via en kjernetetthetsfunksjon og er brukt som forklaringsvariabel i modellene. Det beskrives at antallet observasjoner er lavt i hele overvåkingsmaterialet fra 2004 – 2010, spesielt for modellene med faktisk antall lus per fisk som utfallsvariabel. De analytiske utfordringene forklares blant annet med stor variasjon mellom prøveuttak og at mange fisk er uten lus (null-inflasjon). Dette gjør det krevende å finne statistiske assosiasjoner.

Studier som ser på sammenhenger mellom lusenivået i oppdrett og lusenivået på villfisk unngår mange potensielle feilkilder sammenlignet med å se på variasjonen i bestander av villaks og assosiere dette med mulige påvirkningsfaktorer (5.2). Denne metoden kan derfor være en mer robust metode for å finne kausale sammenhenger. Det pekes imidlertid på betydelige utfordringer med å skaffe nok data til å kunne gjøre gode statistiske analyser på sjø-ørret og i enda større grad på villaks. Dette gjelder spesielt hvis smittepresset er lavt og det er mange målinger uten funn av lus.

5.3.3. Overvåke lusenivå i oppdrett og modellere utslipp av luselarver

Lakselusenivået i norske oppdrettsanlegg overvåkes ukentlig ved sjøtemperaturer over 5 °C. Fisk tas opp fra merdene og bedøves, og antall lus telles og klassifiseres i 3 ulike stadier; fastsittende eller chalimus stadier, predaulte lus (inkl. adulte hanner) og kjønnsmodne hunnlus. Tellefeil er mulig og da spesielt gjelder dette for de små fastsittende stadiene. Kjønnsmodne hunnlus er lettere å telle, og det er disse

som produserer luselarver og definerer smittepresset fra en lokalitet. Fisk i en merd fordeler seg på ulike dyp avhengig av størrelsen hvor større fisk opptrer på større dyp (Folkedal et al., 2012). Det er vist høyere tetthet av frittsvømmende luselarver i øvre vannsjikt, og prøveuttak her kan derfor til en viss grad selektere fisk med høyere lusenivå. Dersom feilkildene i lusetellingene er tilfeldige, vil overvåkingen i norske anlegg gi et godt estimat på gjennomsnittlig lusenivå. Lave nivåer vil medføre større usikkerhet i estimatene grunnet mange nullmålinger og færre lus som grunnlag for et estimat.

Det arbeides med systemer for automatisk overvåking av lus i oppdrettsanlegg, og kjønnsmoden hunn lus er trolig enklest å overvåke. Det er derfor rimelig å anta at en i framtida vil ha bedre presisjon og nøyaktighet i overvåkingen av lus i oppdrettsanleggene.

Heuch and Mo (2001) har publisert en modell for beregning av smittepress av luselarver som produktet av antall fisk i oppdrettet og gjennomsnittlig nivå av kjønnsmodne lus på fisken. Modellen antar en lineær sammenheng mellom nivået av kjønnsmodne hunn lus og smittepresset. Lave parasitnivåer er imidlertid beskrevet å ha begrensede effekt på reproduksjon hos parasitter med kjønnet formering (Macdonald, 1965), dette fordi sannsynligheten for at de to kjønnene møtes er lavere ved lave parasitnivåer. Lakselus har kjønnet formering og nylig publiserte artikler beskriver at nivået vil kunne påvirke reproduksjonen hos lakselus (Krkosek et al., 2012; Stormoen et al., 2013). Felldata beskriver ofte en «lag-fase» med lave lusenivåer etter utsett av oppdrettsmolt, og støtter dermed teorien om lavere grad av reproduksjon ved lave lusenivåer. Forsøk i populasjoner med bare hunn lus beskriver at eggstrengene da ikke bærer levedyktige luselarver (Eichner et al., 2008). Dersom dette er riktig, vil både den lineære modellen (Heuch and Mo, 2001) og kjernetetthetsmodellen (Jansen et al., 2012) overestimere smittepresset fra oppdrett ved lave lusenivåer. Det er også vist at eggstrenger fra lus som har overlevd behandling med hydrogenperoksid, ikke klekker (Aaen et al., 2013). Det kan trolig være flere faktorer som påvirker produksjon av luselarver fra lus på fisk i oppdrett.

Med god overvåking og godt validerte modeller for estimering av utslipp av luselarver vil det være mulig å beregne smittepresset både lokalt, regionalt og nasjonalt. Kombinert med kunnskap om populasjonseffekter relatert til et gitt smittepress, kan slike data brukes til å overvåke smittepresset og lusenivået som kan medføre populasjonseffekter på villaks. Ved at en samtidig overvåker smittekildene kan man identifisere anlegg og områder hvor smittepresset overskrider grenseverdiene og iverksette målrettede tiltak.

5.3.4. Modellere effekt av utslipp av luselarver fra oppdrett på villaksbestanden

Det er utviklet modeller for prediksjon av bestand av laks i elv med bruk av individbaserte modeller som er parameterisert med utgangspunkt i publisert litteratur og med både stokastiske og deterministiske funksjoner (Hedger et al., 2013a). Effekten av fremtidige klimaendringer på laksepopulasjoner er predikert ut fra den samme modellen (Hedger et al., 2013b). I slike modeller kan en trolig også modellere effektene av lakselus fra oppdrett på villaksbestander basert på et gitt smittepress av lakselus. utfordringene i slike modeller er ofte at hvert ledd innehar en betydelig usikkerhet. I komplekse modeller med mange ledd vil usikkerhet akkumuleres opp og gjøre tolkingsrommet svært vidt. Nye studier og kunnskap vil bidra til større sikkerhet i datagrunnlaget, men prediksjoner framover i

tid vil alltid nødvendigvis medføre usikkerhet. Validering av slike modeller er en utfordring og kanskje ikke mulig.

Slike modeller har potensiale til å si mer om bestandseffekter enn rene modeller for infeksjonstrykk - forutsatt god modell- og datakvalitet.

5.4. Sporing av luselarver

Lusesmitten kan ha opphav fra ulike reservoar av lakselus. Kunnskap om smittereservoar har betydning i forståelse av lakselusas populasjonsdynamikk som igjen er avgjørende for kontroll av lakselus. Det er derfor ønskelig å kunne skille mellom luselarver med opphav i reservoar fra laksefisk i oppdrett og vill laksefisk. Videre kan det være ønskelig å kunne skille smitteopphav fra ulike ville reservoar som sjø-ørret og tilbakevandrende villaks.

SINTEF Fiskeri og Havbruk har gjennomført en studie hvor de har sett på mulige metoder for å spore lakselusas opphav til enten villaks eller oppdrettslaks (Standal and Teien, 2013). Det er sett på følgende metoder: fettsyresammensetning, isotopforholdene $\delta^{15}\text{N}$ ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) og $\delta^{13}\text{C}$ ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) og elementsammensetning. Studien ble gjennomført med utgangspunkt i luselarver fra eggstrenger fra fire ulike opphav. Det er sett på muligheten til å spore opphavet til den enkelte luselarven.

Fettsyresammensetningen viser muligheter til å skille samleprøver på 100 individer, men det var vanskelig å måle enkeltcopepoditter på grunn av små prøvevolum og lite pålitelige målinger. Med ytterligere metodeutvikling/ optimalisering vurderes det som mulig å kunne redusere antallet individer til 10. Isotopanalyser av $\delta^{13}\text{C}$ er vist som en mulig metode for å skille opphavet til enkeltcopepoditter. Isotopanalyser av $\delta^{15}\text{N}$ er blitt gjort med 5 individer. Elementsammensetning av enkelte elementer som fosfor er målt for enkeltcopepoditter, men studien har ikke vist forskjell på i verdiene for luselarver fra vill versus oppdrettsfisk. Antioksidanter og astaxanthin ble vurdert som mulige markører for opphav, men viste seg ikke egnet.

Det er nylig kommet kommersielle tester for påvisning av genmarkører for resistens mot lusemidler. Testen kan brukes på alle stadier lus og gjøres på enkeltindivider. Anvendelse av testen forutsetter imidlertid at en kjenner sensitiviteten hos lus i de ulike fiskepopulasjonene. Det er gjort studier som viser forskjell i sensitiviteten hos lus i oppdrett og lus på villaks fanget i kilenot i samme område (Kormeset and Steinsvik, 2013).

Studien fra SINTEF Fiskeri og Havbruk viser klare muligheter for å bestemme opphavet til luselarver. Metoden har et potensiale som verktøy for økt forståelse av lakselusas smittedynamikk mellom villfisk og oppdrettsfisk og spesielt for å oppklare smittedynamikk som ikke følger forventet mønster. Det er påpekt at smittedynamikken kan vise avvikende trender spesielt tidlig på sommeren når lusenivået i oppdrett er forholdsvis lavt.

5.5. Utsettingsforsøk med parallelle antiparasittbehandlede og ubehandlede smoltgrupper

Langtidsvirkende antiparasittmiddel til fisk ble tilgjengelig i Norge midt på 90-tallet, og det er gjennomført mange studier for å vurdere effekten av behandling av kultivert smolt med antiparasittære

midler på grad av tilbakevandring. Effekter på vekst og overlevelse på gruppenivå, har således blitt undersøkt i en rekke forsøk i Norge, Irland og Skottland. Studiene har konkludert med at behandling av kultivert smolt med antiparasittmiddel før utsett i elv eller fjord gir større grad av gjenfangst ved tilbakevandring i elva (Gargan et al., 2012; Jackson et al., 2013; Jackson et al., 2011a; Jackson et al., 2011b; Krkosek et al., 2013; Skilbrei et al., 2013; Skilbrei and Wennevik, 2006). Ikke alle resultater er publisert i tidsskrift (Barlaup, pers. meddelelse). Det er anvendt to ulike antiparasittære midler i de gjennomførte studiene; emamectin benzoat (registrert legemiddel som medisinfôr og også brukt som injeksjon i forsøk) og Substans EX (uregistrert preparat, en kitinhemmer, bad eller injeksjon). De to legemidlene har ulik virkningsmekanisme og virkningstid. Ved bruk av fôr som bærer av emamectin benzoat er det vist stor variasjon i plasmanivået av legemiddelet med potensiale for ujevn effekt på lus og mulig subterapeutisk dose (Berg and Horsberg, 2009; Gargan et al., 2012). Bruk av injeksjon og trolig også badebehandling vil kunne gi en mer presis dosering og dermed mindre variasjon i nivået av virkestoff mellom fisker.

Resultatene fra de alle publiserte studiene varierer en del, både mellom og innen studier. En systematisk gjennomgang («systematic review») av alt tilgjengelig datamateriale (publisert og upublisert) med statistisk analyse (metaanalyse) over alle de norske forsøkene vil være en aktuell metode for å vurdere effekten av lakselus på villaks. Med å ta inn upublisert materiale vil en unngå eller minimere mulige publikasjonsbias hvor studier med statistisk signifikante funn har økt sannsynlighet for å bli publisert. Basert på en slik metaanalyse kan det estimeres et summert vektet effektmål som vil kunne gi et svar på om slik antiparasittbehandling gir økt grad av gjenfangst og om de to anvendte midlene er forskjellig i så henseende. I tillegg kan det gjøres analyse av forklaringsvariablers effekt på det summerte effektmålet (metaregresjon) for å evaluere ulike kilder til variasjon (heterogenitet) mellom studier. Aktuelle forklaringsvariabler er alder, størrelse på smolt ved slipp, år, elv/fjord/region, alder ved tilbakevandring, kvalitet på smolt ved slipp, beiteområde og et mål for mengde (kjønnsmoden) lus i oppdrettsanlegg i regionen i utvandningsperioden (lusenivå).

Emamectin benzoate tilhører legemiddelgruppen avermectiner som har antiparasittær effekt mot nematoder og flere ektoparasitter hos pattedyr. Virkningsmekanismen for lakselus er ikke klarlagt, men avermectiner binder seg med høy affinitet til glutamat-regulerte ionekanaler hos invertebrater¹. Substans EX er rapportert til å være en kitinsyntese inhibitor med sannsynlig neglisjerbar effekt på nematoder. Vill laksefisk har en sammensatt parasittfauna med både ekto- og endoparasitter fra mange grupper (Knudsen et al., 2005; Urquhart et al., 2010), hvor et bredspektret antiparasittmiddel som emamectin benzoat kan ha effekt på mange parasitter som f.eks. *Anisakis* spp. Andre parasitter enn lakselus kan også ha innvirkning på overlevelse og tilvekst på utvandrende villaks (Knudsen et al., 2005; Urquhart et al., 2010). Effektene av et antiparasittmiddel, og da spesielt emamectin, kan inkludere effekter av andre parasitter enn lakselus, og utsettingsstudiene kan dermed overestimere populasjonseffektene av lakselus på villfisk. Legemidlene har imidlertid begrenset virkningstid med gradvis reduksjon i aktiv substans og gir dermed tidsbegrenset beskyttelse mot lus. Dette kan på den andre siden gi underestimering av populasjonseffektene. Utvikling av resistens mot emamectin benzoat

¹ http://www.legemiddelverket.no/Legemiddelsoek/Sider/Legemidler_etter_omraade.aspx

hos lus i oppdrett er påvist og redusert legemiddeleffekt også på lus hos fisk i utsetningsforsøk kan forekomme og således være en feilkilde.

I de publiserte studiene brukes i all hovedsak fisk fra kultiveringsanlegg i utsetningsforsøkene. Fisk med opphav fra anlegg kan ha forskjellig utvandringshastighet enn villfisk og dermed i ulik grad eksponeres for lusesmitte fra kystnær oppdrettsaktivitet. Tidspunktet for smoltutvandringen vil være menneskebestemt og kan være avvikende fra naturlig smoltutvandring. Dette kan ha innvirkning på eksponeringen for lus. I irske studier er det vist at utsetningsdatoen har betydning for grad av tilbakevandring (Jackson et al., 2013)

Studier viser en trend for lavere vekt hos ubehandlede smoltgrupper sammenliknet med behandlede grupper (Skilbrei et al., 2013; Skilbrei and Wennevik, 2006). Kjønnsmodning er vist å være avhengig av størrelse og energistatus (Anonymous, 2013). Effekten av lus (og andre parasitter) på tilveksten kan derfor være konfunderingsfaktorer i studier som ser på overlevelse. Kjønnsmodning og tilbakevandring blir forsinket på grunn av redusert vekst og deretter feilaktig tolkes som redusert overlevelse. Dette gjelder spesielt dersom en bare ser på 1-sjøvinter fisk i et materiale. Derfor bør alder ved gjenfangst også analyseres som mulig påvirkningsfaktor.

Tolkningen av resultatene fra slike utsetningsstudier vil være vid, og et beregnet estimat for dødelighet som følge av lakselus vil være usikkert. Et viktig forhold vedrørende tolkningsrommet er hvorvidt de anvendte behandlingsmidlene kan ha antiparasittær effekt mot andre parasitter (for eksempel nematoder som *Anisakis* spp) som kan påvirke veksten og overlevelsen i sjøen. Metoden skiller ikke mellom smittereservoar; ved utvandringstidspunktet til villaksen er nivået av lus i oppdrett forholdsvis lavt, mens nivået av lus på sjø-ørret og tilbakevandrende kjønnsmoden villaks trolig er høyere.

Beregning av populasjonseffekter basert på utsetningsforsøk med behandlede smoltgrupper mangler etablert metodikk. Dette har resultert i tolkingsvariasjon på delvis samme datagrunnlag. Det bør utarbeides standard metodikk for estimering av bestandseffekter fra slike studier.

6. Oppsummering og konklusjon

I forvaltning av Atlantisk laks gjelder føre-var prinsippet. Tiltak basert på et føre-var prinsipp skal kontinuerlig evalueres slik at tiltakene kan revideres og stå i forhold til et skadelig nivå. Dette forutsetter gode metoder for gjennomføring av relevante studier.

Studier for å se på eventuelle effekter av lus fra oppdrett på bestander av villaks (Atlantisk laks) er metodisk utfordrende. Dette skyldes at populasjonene som ønskes studert er lite tilgjengelige for registreringer og at arten har en migrerende livssyklus hvor svært mange faktorer i ulike miljøer kan ha bestandseffekter. Med mange faktorer som påvirker villaksbestandene vil faren for konfundering i forståelsen av bestandsvariasjoner være betydelig. Det kan også være interaksjoner hvor effekter av f.eks. vannkvalitet og mattilgang kan påvirke mottakelighet for lus. Siden bestanden er vanskelig tilgjengelig for direkte registreringer gjøres det forsøk med alternative studier og modeller som kan belyse problemstillingen. Slike tilnærminger har også sine metodiske utfordringer. Disse utfordringene bør belyses og forsøkes løst i den grad det er mulig. Lusesmitte er en dynamisk situasjon, hvor endringer

skjer fortløpende, og spesielt i oppdrett. I lys av dette er det et kontinuerlig behov for revidering av funnene og utvikling av eksisterende og nye metoder for bruk i nye studier. Metoder som bruker direkte målinger av lakselus og effekter av lakselus som f. eks. overvåking av lus på villfisk, anses som mer robuste sammenlignet med mer kompliserte simuleringsmodeller og analyser som vil medføre mer usikkerhet og variasjon og dermed økt fare for systematiske feil. De siste årene er det gjort omfattende studier og overvåking av lus på vill laksefisk, mye på sjø-ørret og mindre på laks. Det vil være forskjell i lusedynamikken hos sjø-ørret og laks

Effekter av lakselus fra oppdrettsfisk på villaksbestander kan ikke kvantifiseres i enkeltstudier, men må belyses med bruk av flere metoder og kontinuerlig revideres. Det betyr at tolkingen av både funn og usikkerhet i studiene som legges til grunn har betydning for framstillingen av et overordnet resultat.

7. Begreper

Tabellen under forklarer begreper og vitenskapelige termer som er brukt i rapporten. Forklaringene er forsøkt gjort så enkle som mulig, med dertil tilhørende risiko for at forklaringene blir for snevre.

Begreper	Forklaring
Assosiasjon	Samvariasjon mellom to faktorer
Bias	Metodefeil som oppstår når assosiasjonen i studien er systematisk forskjellig fra det sanne assosiasjonsmålet i populasjonen. Tre hovedtyper: seleksjonsfeil, informasjonsfeil og feil på grunn av konfundering
Deterministisk modell	En modell hvor alle variabler har en fast verdi og dermed gir et fast utfall
Interaksjon	Samspill hvor effekten av en faktor er avhengig av en annen faktor
Kausalitet	Assosiasjon mellom en faktor og et utfall som skyldes en reell årsakssammenheng, der utfallet er en følge av faktoren
Kohortstudie	En studie hvor en følger en gruppe individer og registrerer utfallet (ofte sykdom) av eksponeringsfaktorer
Konfundering	Når man måler en assosiasjon mellom en faktor og et utfall og der en eller flere utenforstående faktorer også påvirker assosiasjonsmålet
Metaanalyse	Systematisk statistisk analyse av resultat fra flere studier av samme tema

Metaregresjon	Analyse for å finne evt. forklaringer til variasjon mellom studier i en metaanalyse
Multifaktoriell	Når flere faktorer har betydning for et utfall
Null-inflasjon	Flere målinger av verdien null enn ut fra en forventet fordeling
Oddsratio (OR)	Forholdet (ratioen) mellom odds i eksponert og ueksponert gruppe
Population attributable fraction (PAF)	Fraksjon (andelen) av en sykdom i populasjonen som kan tilskrives en spesifikk faktor
Random effekt	Tilfeldig varierende effekt i en analyse som kan tilskrives et nivå i et hierarki
Stokastisk modell	En modell hvor variablene er spesifisert som distribusjoner for å synliggjøre effekt av variasjon eller usikkerhet
Statistisk heterogenitet	Spredning utover forventet statistisk variasjon
Varianskomponent	Del av variasjon i et utfall som kan tillegges en tilfeldig varierende effekt

8. Referanser

Aaen, S.M., Aunsmo, A., Horsberg, T.E., Innsendt 2013. Impact of hydrogen peroxide on hatching ability of egg strings from salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) in a field treatment and in laboratory study with increasing concentration.

Anonymous, 2008. Statistics for the Norwegian aquaculture industry. www.fiskeridir.no.

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

Anonymous, 2013. Status for norske laksebestander i 2013. Rapport fra vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr. 5, 136 s.

Asplin, L., Aure, J., Bannister, R., Bjørn, P.A., Boxaspen, K.K., Dahle, G., Ervik, A., Finstad, B., Glover, K., Grøsvik, B.E., Hansen, P.K., Heino, M., Husa, V., Jansen, P.A., Johnsen, I.A., Jørstad, K., Karlsbakk, E., Karlsen, Ø., Kristiansen, T.S., Kvamme, B.O., Llinnares, R.M.S., Madhun, A., Mortensen, S., Morton, C., Nilsen, R., Otterå, H., Patel, S., Sæther, B.S., Samuelsen, O.B., Skaala, Ø., Skår, C., Skilbrei, O., Stien, L.H., Svåsand, T., Taranger, G.L., Uglem, I., Van der Meeren, T., Wennevik, V., 2012. Fisken og havet, særnummer 2-2012. Risikovurdering norsk fiskeoppdrett 2012, 129s.

Aunsmo, A., Bruheim, T., Sandberg, M., Skjerve, E., Romstad, S., Larssen, R.B., 2008. Methods for investigating patterns of mortality and quantifying cause-specific mortality in sea farmed Atlantic salmon *Salmo salar*. *Diseases of Aquatic Organisms* 81, 99-107.

Aunsmo, A., Øvretveit, S., Breck, O., Valle, P.S., Larssen, R.B., Sandberg, M., 2009. Modelling sources of variation and risk for spinal deformity in farmed Atlantic salmon using hierarchical and cross-classified multilevel models. *Preventive Veterinary Medicine* 90, 137-145.

Berg, A., Horsberg, T.E., 2009. Plasma concentration of emamectin benzoate after Slice treatments of Atlantic salmon (*Salmo salar*): Differences between fish, cages, sites and seasons. *Aquaculture* 288, 22-26.

Bjørn, P.A., Finstad, B., 2002. Salmon lice, (*Lepeophtheirus salmonis*, Krøyer), infestation in sympatric populations of Arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.), and sea trout, *Salmo trutta* (L.), in areas near and distant from salmon farms. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 59, 131-139.

Bjørn, P.A., Nilsen, A., Llinnares, R.M.S., Asplin, L., Boxaspen, K., Finstad, B., Uglem, I., Berg, M., Kålås, S., Barlaup, B., Vollset, K.W., 2013. Lakselusinfeksjonen på vill laksefisk langs norskekysten i 2012. *Havforskningsinstituttet*, 46s.

Dohoo, I.R., Martin, W., Stryhn, H., 2009. *Veterinary epidemiologic research*. Atlantic Veterinary College Inc., University of Prince Edward Island, Prince Edward Island, Canada.

Dohoo, I.R., Tillard, E., Stryhn, H., Faye, B., 2001. The use of multilevel models to evaluate sources of variation in reproductive performance in dairy cattle in Reunion Island. *Prev. Vet. Med.* 50, 127-144.

Eichner, C., Frost, P., Dysvik, B., Jonassen, I., Kristiansen, B., Nilsen, F., 2008. Salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis*) transcriptomes during post molting maturation and egg production, revealed using EST-sequencing and microarray analysis. *Bmc Genomics* 9: 126 doi:10.1186/1471-2164-9-126.

Finstad, B., Bjørn, P.A., Grimnes, A., Hvidsten, N.A., 2000. Laboratory and field investigations of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*, Krøyer) infestation on Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) post-smolts. *Aquaculture Research* 31, 795-803.

Finstad, B., Kroglund, F., Strand, R., Stefansson, S.O., Bjørn, P.A., Rosseland, B.O., Nilsen, T.O., Salbu, B., 2007. Salmon lice or suboptimal water quality – Reasons for reduced postsmolt survival? *Aquaculture* 273, 374-383.

Folkedal, O., Stien, L.H., Nilsson, J., Torgersen, T., Fosseidengen, J.E., Oppedal, F., 2012. Sea caged Atlantic salmon display size-dependent swimming depth. *Aquatic Living Resources* 25, 143-149.

Friedland, K.D., Chaput, G., MacLean, J.C., 2005. The emerging role of climate in post-smolt growth of Atlantic salmon. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 62, 1338-1349.

Friedland, K.D., Hansen, L.P., Dunkley, D.A., MacLean, J.C., 2000. Linkage between ocean climate, post-smolt growth, and survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the North Sea area. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 57, 419-429.

Friedland, K.D., MacLean, J.C., Hansen, L.P., Peyronnet, A.J., Karlsson, L., Reddin, D.G., O'Maoileidigh, N., McCarthy, J.L., 2009. The recruitment of Atlantic salmon in Europe. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 66, 289-304.

Gargan, P.G., Forde, G., Hazon, N., Russell, D.J.F., Todd, C.D., 2012. Evidence for sea lice-induced marine mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in western Ireland from experimental releases of ranched smolts treated with emamectin benzoate. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69, 343-353.

Grimnes, A., Jakobsen, P.J., 1996. The physiological effects of salmon lice infection on post-smolt of Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 48, 1179-1194.

Hedger, R.D., Sundt-Hansen, L.E., Forseth, T., Diserud, O.H., Ugedal, O., Finstad, A.G., 2013a. Modelling the complete life-cycle of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) using a spatially explicit individual-based approach. *Ecological Modelling* 248, 119-129.

Hedger, R.D., Sundt-Hansen, L.E., Forseth, T., Ugedal, O., Diserud, O.H., Kvambekk, Å.S., Finstad, A.G., 2013b. Predicting climate change effects on subarctic - Arctic populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 70, 159-168.

Helland, I.B., Finstad, B., Uglem, I., Diserud, O.H., Foldvik, A., Hanssen, F., Bjørn, P.A., Nilsen, R., Jansen, P.A., 2012. Hva avgjør lakselusinfeksjon hos vill laksefisk? Statistisk bearbeidng av data fra nasjonal lakselusovervåking, 2004 - 2010 - NINA Rapport 891. p. 51 s.

Heuch, P.A., Mo, T.A., 2001. A model of salmon louse production in Norway: effects of increasing salmon production and public management measures. *Diseases of Aquatic Organisms* 45, 145-152.

Higgins, J., Green, S., (editors), 2011. *Cochrane Handbook of Interventions* Version 5.1.0 (updated March 2011). The Cochrane Collaboration.

Hill, A.B., 1965. The Environment and Disease: Association or Causation? *Proceeding of the Royal Society of Medicine* 58, 295-300.

Hindar, K., Diserud, O.H., Fiske, P., Forseth, T., Jensen, A.J., Ugedal, O., Jonsson, N., Storeid, S.E., Arnekleiv, J.V., Saltvedt, S.J., Sægrov, H., Sættem, L.M., 2013. Gytebestandsmål for laksebestander i Norge, 82 s.

Holst, J.C., Jakobsen, P., Nilsen, F., Asplin, L., Aure, J., 2003. Mortality of seaward-migrating post-smolts of Atlantic salmon due to salmon lice in Norwegian salmon stocks. In: Mills, D. (Ed.), *Salmon at the Edge*. Blackwell Publishing, Oxford, pp. 136-137.

Hutchinson, P., Mills, D., 2003. Environmental and biological factors influencing survival. In: Mills, D. (Ed.), *The Ocean Life of Atlantic Salmon: Environmental and Biological Factors Influencing Survival*. Blackwell Science, Oxford, pp. 7-18.

Jackson, D., Cotter, D., Newell, J., McEvoy, S., O'Donohoe, P., Kane, F., McDermott, T., Kelly, S., Drumm, A., 2013. Impact of *Lepeophtheirus salmonis* infestations on migrating Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts at eight locations in Ireland with an analysis of lice-induced marine mortality. *Journal of Fish Diseases* 3, 273-281.

Jackson, D., Cotter, D., O'Maoileidigh, N., O'Donohoe, P., White, J., Kane, F., Kelly, S., McDermott, T., McEvoy, S., Drumm, A., Cullen, A., 2011a. Impact of early infestation with the salmon louse *Lepeophtheirus salmonis* on the subsequent survival of outwardly migrating Atlantic salmon smolts from a number of rivers on Ireland's south and west coasts. *Aquaculture* 319, 37-40.

Jackson, D., Cotter, D., O'Maoileidigh, N., O'Donohoe, P., White, J., Kane, F., Kelly, S., McDermott, T., McEvoy, S., Drumm, A., Cullen, A., Rogan, G., 2011b. An evaluation of the impact of early infestation with the salmon louse *Lepeophtheirus salmonis* on the subsequent survival of outwardly migrating Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts. *Aquaculture* 320, 159-163.

Jansen, P.A., Kristoffersen, A.B., Viljugrein, H., Jimenez, D., Aldrin, M., Stien, A., 2012. Sea lice as a density-dependent constraint to salmonid farming. *Proceeding of the Royal Society B* 279, 2330-2338.

Knudsen, R., Rikardsen, A.H., Dempson, J.B., Bjørn, P.A., Finstad, B., Holm, M., Amundsen, P.A., 2005. Trophically transmitted parasites in wild Atlantic salmon post-smolts from Norwegian fjords. *Journal of Fish Biology* 66, 758-772.

Kormeset, J.O., Steinsvik, P.S., 2013. Villaksens rolle i spredning av resistenssegenskaper hos lakselus. Høgskolen i Ålesund, Bachelor oppgave, 32 s.

Krkosek, M., Connors, B.M., Lewis, M.A., Poulin, R., 2012. Allee effects may slow the spread of parasites in a coastal marine ecosystem. *Am. Nat* 179, 401-412.

Krkosek, M., Revie, C.W., Gargan, P.G., Skilbrei, O.T., Finstad, B., Todd, C.D., 2013. Impact of parasites on salmon recruitment in the Northeast Atlantic Ocean. *Proc Biol Sci* 280 (doi:10.1186/1471-2164-9-126).

Macdonald, G., 1965. The dynamics of helminth infection, with special reference to schistosomes. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 59, 489-506.

Parrish, D.L., Behnke, R.J., Gephard, S.R., McCormick, S.D., Reeves, G.H., 1998. Why aren't there more Atlantic salmon (*Salmo salar*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55, 281-287.

Pfeiffer, D.U., 2010. *Veterinary Epidemiology: An Introduction*. Wiley-Blackwell, Chichester.

Reid, P.C., Planque, B., 2003. Long-term planktonic variations and the climate of the North-Atlantic. In: Mills, D. (Ed.), *The Ocean Life of Atlantic Salmon: Environmental and Biological Factors Influencing Survival*. Blackwell Science, Oxford, pp. 153-169.

Revie, C., Finstad, B., Todd, C.D., 2013. Sea Lice Working Group Report. Nina Special Report 39. pp. 1-117.

Rockhill, B., Newman, B., Weinberg, C., 1998. Use and misuse of population attributable fractions. *American Journal of Public Health* 88, 15-19.

Rothman, K.J., Greenland, S., Lash, T.L., 2008. *Modern Epidemiology*. Lippincott, Williams & Wilkins, Philadelphia.

Skilbrei, O.T., Finstad, B., Urdal, K., Bakke, G., Kroglund, F., Strand, R., 2013. Impact of early salmon louse, *Lepeophtheirus salmonis*, infestation and differences in survival and marine growth of sea-ranched Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts 1997–2009. *Journal of Fish Diseases* 36, 249-260.

Skilbrei, O.T., Wennevik, V., 2006. Survival and growth of sea-ranched Atlantic salmon, *Salmo salar* L., treated against sea lice before release. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 63, 1317-1325.

Standal, I.B., Teien, H.C., 2013. Sporing av lakselusens opphav. SINTEF Fiskeri og Havbruk 22p.

Stormoen, M., Skjerve, E., Aunsmo, A., 2013. Modelling Salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*, Krøyer) reproduction on farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L). *Journal of Fish Diseases* 36, 25-33.

Tangeland, T., Andersen, O., Aas, Ø., Fiske, P., 2010. Elvefiske etter anadrome laksefisk i Norge i sesongen 2008. Fiskevaner, fangst, innsats og holdninger til fangstreguleringer, herunder fiskernes syn på reguleringene for sesongen 2008 - NINA Rapport 545. p. 86 s.

Torrissen, O., Jones, S., Asche, F., Guttormsen, A., Skilbrei, O.T., Nilsen, F., Horsberg, T.E., Jackson, D., 2013. Salmon lice - impact on wild salmonids and salmon aquaculture. *Journal of Fish Diseases* 36, 171 - 194.

Urquhart, K., Pert, C.C., Fryer, R.J., Cook, P., Weir, S., Kilburn, R., McCarthy, U., Simons, J., McBeath, S.J., Matejusova, I., Bricknell, I.R., 2010. A survey of pathogens and metazoan parasites on wild sea trout (*Salmo trutta*) in Scottish waters. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 67, 444-453.

Wagner, G., Fast, M.D., Johnson, S.C., 2007. Physiology and immunology of *Lepeophtheirus salmonis* infections of salmonids. *Trends in Parasitology* 24, 176-183.

World Commission on the Ethics of Scientific Knowledge and Technology (COMEST), 2005. The Precautionary Principle. UNESCO, <http://unesdoc.unesco.org/images/0013/001395/139578e.pdf>.