

Skottelus  
(*Caligus elongatus*)  
En litteraturgjennomgang

Nina Paulsen



FISK399-K Masteroppgave i fiskehelse

Institutt for biovitenskap

UNIVERSITETET I BERGEN

April 2018



## Innhold

Forord .....	4
1 Introduksjon om lus (Caligidae).....	5
2 Historie .....	6
2.1 Synonymer .....	7
2.2 Genotyper .....	7
3 Livssyklus.....	9
3.1 Utviklingsstadier .....	9
3.1.1 Nauplius I og II .....	10
3.1.2 Copepoditt .....	10
3.1.3 Chalimus I-IV.....	12
3.1.4 Adult.....	15
3.2 Utviklingstider.....	18
4 Epizootiologi .....	19
4.1 Sesongvariasjoner.....	19
4.2 Vertshopping og planktoniske voksne .....	20
4.3 Ulike verter.....	21
4.4 Størrelse og helsetilstand hos verten .....	22
4.5 Miljøforhold .....	23
4.5.1 Salinitet.....	23
4.5.2 Temperatur .....	24
4.6 Interaksjon mellom skottelus og lakselus.....	24
5 Effekter på verten .....	26
5.1 Beiteskader .....	26
5.2 Fysiologiske effekter .....	27
5.3 Stress .....	28
5.4 Vertens immunforsvar.....	29
5.5 Lus som vektor .....	30
6 Symbionter .....	32
6.1 Udonella caligorum .....	32
6.2 Andre symbionter .....	33
7 Behandling .....	34
7.1 Badebehandling.....	34
7.1.1 Organofosfater.....	35
7.1.2 Pyretroider .....	35

7.1.3 Hydrogenperoksid .....	36
7.1.4 Ferskvann .....	36
7.2 Oral behandling .....	36
7.2.1 Avermectiner .....	36
7.2.2 Kitinsyntesehemmere .....	37
7.3 Bruk av rensefisk som biologisk kontroll av skottelus .....	38
8 Forebygging .....	39
8.1 Avl for resistent laks .....	39
8.2 Vaksine .....	39
8.3 Brakklegging .....	40
8.4 Luseskjørt .....	40
9 Viktigste kunnskapshull .....	41
Litteraturliste .....	42

## Forord

Denne masteroppgaven ble skrevet våren 2018, som en avslutning på Profesjonsstudiet i Fiskehelse ved Institutt for biovitenskap ved Universitetet i Bergen. Omfanget av oppgaven er 30 studiepoeng.

Først og fremst vil jeg takke min veileder, Egil Karlsbakk, ved Universitetet i Bergen, som bidro med forslag til oppgave, samt grundig og konstruktiv veiledning underveis. Uten han ville nok ikke denne oppgaven sett dagens lys.

Takk til Lars A. Hamre ved UiB og Rune Nilsen ved Havforskningsinstituttet for bilder til oppgaven.

Til slutt vil jeg takke familien min og gode venner for støtte og oppmuntring underveis i prosessen.

Trondheim, april 2018



Nina Paulsen

Bilde på forsiden: Voksne skottelus. Hann til venstre og hunn til høyre. Foto: Lars A. Hamre

## 1 Introduksjon om lus (Caligidae)

Luseproblemet i norsk oppdrettsnæring koster oppdretterne flere milliarder kroner i året, i form av blant annet avlusning, økt dødelighet og tapt tilvekst. Lus som begrep i oppdrettssammenheng er et samlebegrep, som dekker flere arter parasittiske krepsdyr. Det finnes mange parasittiske krepsdyr og de parasitterer nesten alle klasser av flercellede dyr i havet, fra svamper til blåhval. Noen likner krepsdyr slik vi kjenner dem, mens andre er svært omdannet hvor knapt noen av krepsdyrenes opprinnelige strukturer er gjenkjennbare. Krepsdyrparasitter på fisk hører til klassene Copepoda (hoppekreps) og Branchiura (fiskelus), samt ordenene Amphipoda og Isopoda i klassen Malacostraca (storkreps). Noen parasitterer én eller få arter og har høy vertsspesifisitet, slik som lakselusa *Lepeophtheirus salmonis*, kveitelusa *Lepeophtheirus hippoglossi* og piggvarlusa *Lepeophtheirus thompsoni*. Andre har lav grad av vertsspesifisitet, og kan bruke nesten hvilken som helst fisk som vert. *Caligus elongatus* (populært kalt skottelus) er en slik generalist og er funnet på over 80 fiskearter, deriblant atlantisk laks (*Salmo salar*) i oppdrett. Både lakselus og skottelus hører til klassen Copepoda og familien Caligidae. Lakselus er den vanligste arten og alt lovverket som finnes rundt lus i oppdrett i Norge er rettet mot den (Heuch & Schram, 1999).

I oppdrettsnæringens begynnelse fikk en i Norge umiddelbart problemer med lakselus, mens en i Skottland hadde mest *C. elongatus*. Denne ble det derfor referert til her i landet som «skottenes lus», som da festet seg som norsk navn «skottelus». Det hører med til historien at lakselusa etter hvert tok over som hovedproblem også i Skottland (Karlsbakk pers. med.).

Ved infeksjoner med lakselus ser en ofte utviklingen fra fastsittende stadier til preadult og adult, mens ved infeksjon med skottelus kan en ha en ganske plutselig infeksjon med voksne individer (Karlsbakk pers. med.). Mye tyder på at voksne skottelus som infiserer oppdrettsfisk kommer fra villfisk, som sei (*Pollachius virens*) og sild (*Clupea harengus*) (Heuch & Schram, 1999). Skottelus bekjempes på samme måte som lakselus, selv om de voksne lusene av denne arten lettere hopper av fisken og blir fritt svømmende, slik at de kan forlate merda og infisere fisk i nabomerder eller villfisk (Heuch & Schram, 1999).

Informasjonen om skottelus er spredt og ikke lett tilgjengelig. Målet med denne oppgaven er å sammenfatte og tilgjengeliggjøre denne informasjonen for studenter, fiskehelsebiologer og andre som jobber med, eller har interesse for, havbruk.

## 2 Historie

Nordmann (1832) beskrev og navnga en ny art, *Caligus elongatus*, etter at Müller (1785) etablerte slekten *Caligus*, da han beskrev arten *C. curtus* (torskelus) fra torskefisk. Parker (1969) ryddet opp i alle misforståelsene som har vært rundt navnene som har blitt brukt om *C. elongatus*. Han undersøkte Nordmanns opprinnelige prøvemateriale og fant at beskrivelsen var upresis, og med grove feil. Parker beskrev *C. elongatus* på nytt, ut fra det opprinnelige prøvematerialet.

Parker og Margolis (1967) oppdaget at navnet på arten *C. rapax*, som Milne Edwards (1840) beskrev første gang, ble feilaktig brukt om andre arter, første gang allerede av Baird (1850). Parker (1969) gikk gjennom mye materiale av *C. rapax* i zoologiske samlinger og fant at mange av eksemplarene, egentlig var *C. elongatus*, en frem til da ganske ukjent art. Han undersøkte også en rekke lignende arter, og fant at flere av disse egentlig var *C. elongatus* og derfor synonyme. Artens synonyme er listet i Tabell 1.

## 2.1 Synonymer

Synonymene til *C. elongatus* følger i Tabell 1.

Tabell 1: Liste over synonymer, ikke synonymer og tvilsomme synonymer til *C. elongatus*. Hovedsakelig fra Parker (1969).

Synonymer til <i>C. elongatus</i>	Vert	Sted
<i>C. elongatus</i>	Nordmann, 1832.	Ukjent
<i>C. kroyerii</i>	Milne Edwards, 1840	<i>Diodon</i> sp.
<i>C. rissoanus</i>	Milne Edwards, 1840	Ukjent
<i>C. rapax</i>	hos Baird, 1850 (delvis) hos Steenstrup & Lütken, 1861 og hos senere forfattere	Mange verter Irland, etc.
<i>C. lumpi</i>	Krøyer, 1963	Rognkjeks Danmark
<i>C. gurnardi</i>	Krøyer, 1863 (delvis)	Knurr Norge
<i>C. trachypteri</i>	Krøyer, 1863	Middelhavssølvkveite Sicilia
<i>C. latifrons</i>	Wilson, 1905	Ukjent Ukjent
<i>C. rabidus</i>	Leigh-Sharpe, 1936	Revehai England
<i>C. arcticus</i>	Brandes 1956	Sølvkveite Island

### Ikke synonymer til *C. elongatus*

<i>C. rapax</i>	Milne Edwards, 1840	Hai	Ukjent
? <i>C. leptochilus</i>	Frey & Leuckart, 1847	Ukjent	Ukjent
<i>C. elongatus</i>	Heegaard, 1943	Ukjent	Ukjent
? <i>C. elongatus</i>	Jones, 1988	«flounder»	New Zealand

### Tvilsomme synonymer til *C. elongatus*

<i>C. rapax</i>	hos Thomsen, 1949	<i>Astyanax</i> sp.	Uruguay
-----------------	-------------------	---------------------	---------

## 2.2 Genotyper

Sekvensering av 18S rRNA genet og mitokondriegenene for 16S rRNA og Cytochrom oxidase I, COI) har vist at det er to genotyper av *C. elongatus* i norske farvann (Hodneland & Nylund, 1997; Øines & Heuch, 2005). Genotypene er så forskjellige at det kan være snakk om to arter

(Øines & Schram, 2008). Dette er enda uavklart, så *C. elongatus* regnes som én art, med to genotyper. Disse blir kalt genotype 1 og genotype 2 (Øines & Heuch, 2005).

Begge genotypene er funnet på atlantisk laks, sjørret (*Salmo trutta*), lyr (*Pollachius pollachius*), sei og sild (Øines & Heuch, 2005). På rognkjeks (*Cyclopterus lumpus*) er det bare funnet genotype 1, mens sei har mest genotype 2 (Øines et al., 2006). På fisk langs norskekysten var det høy forekomst av genotype 1 på våren, mens genotype 2 var vanligere på høsten. Genotypefrekvensen kan fravike dette i områder med akvakultur og *C. elongatus* fra vill og oppdrettet fisk rundt anlegg med atlantisk laks, var hovedsakelig genotype 1 på høsten (Øines & Heuch, 2007). Dermed er ikke fordelingen av genotypene tilfeldig, men varierer med årstid og fiskeart, og måten verten møter parasitten på er avgjørende for etableringen av ulike genotyper på ulike verter (Øines & Heuch, 2007).



## 3 Livssyklus

### 3.1 Utviklingsstadier

Livssyklusen til hoppekreps består av flere stadier med skallskifte (ecdyse) mellom hvert stadium. Som alle caligider har *C. elongatus* en direkte livssyklus uten mellomverter og totalt 8 stadier. De første larvene (nauplii I, entall: nauplius I) klekker rett fra eggstrengene og ut i vannet. Det er to nauplius-stadier (I og II), deretter et copepodittstadium. Copepoditten er infektiv og fester seg til fisken med gripeklør og deretter en kitinråd (frontalfilament), før den skifter skall og blir chalimus I. Det er fire chalimusstadier (I-IV) og de kalles ofte fastsittende stadier fordi de henger fast til fisken med et frontalfilament. Chalimus IV skifter skall til voksne

Tabell 2: Oversikt over gjennomsnittlig lengde og variasjon (min-max) hos stadiene til skottelus, gitt i millimeter. Data hentet fra Piasecki (1996).

Stadium	Gj. snitt	Min-max
Nauplius I	0,448	0,441-0,458
Nauplius II	0,487	0,455-0,533
Copepoditt	0,661	0,58-0,81
Chalimus I	0,82	0,58-1,05
Chalimus II	1,34	0,91-2,18
Chalimus III	2,34	1,74-3,97
Chalimus IV		
- hunn	3,79	3,19-4,70
- hann	3,36	2,69-4,19
Adult		
- ung hunn	4,93	4,21-5,39
- eldre hunn	5,38	4,97-5,71
- hann	4,33	3,63-4,85

hanner og hunner (Heuch & Schram, 1999; Piasecki, 1996; Piasecki & MacKinnon, 1995).

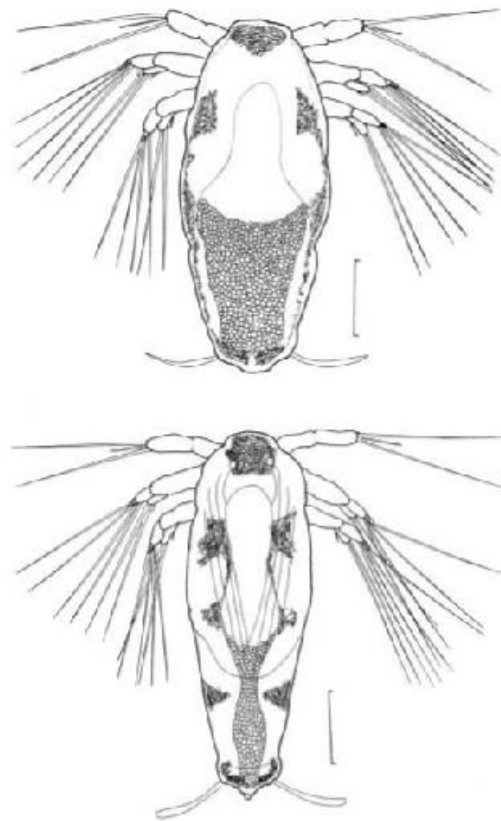
Tidligere trodde en at skottelus har et preadult stadium og at hunnen blir befruktet i det preadulte stadiet, som er det siste larvestadiet (Hogans & Trudeau, 1989b). Dette ble tilbakevist av Piasecki og MacKinnon (1995). Det er tydelig at det ikke er mer enn ett skallskifte mellom chalimus IV og adult. De preadulte lusene som Hogans og Trudeau (1989b) sikter til, representerer unge, fastsittende voksne (Piasecki, 1996).

Den første beskrivelsen av de voksne skottelusene ble laget av Nordmann (1832), og hadde flere grove feil. Parker (1969) lagde

en ny beskrivelse, ut fra det opprinnelige prøvematerialet. Flere har siden jobbet med parasittens livssyklus (Hogans & Trudeau, 1989b; Piasecki & MacKinnon, 1993, 1995; Pike, MacKenzie & Rowand, 1993; Pike, Mordue & Ritchie, 1993), og en grundig morfologisk beskrivelse av hele livssyklusen kom da Piasecki (1996) beskrev og illustrerte alle åtte utviklingsstadiene til skottelus.

### 3.1.1 Nauplius I og II

Nauplius-larver (Figur 1) svømmer fritt i vannmassene, ved hjelp av tre benpar (Piasecki & MacKinnon, 1995). Larvene er omtrent 0,5 mm lange og 0,2 mm brede, nauplius II er noe større enn nauplius I (se Tabell 2). Begge har en oval form, der den fremre (anteriore) delen er bredest, her sitter bena. Nyklekkede nauplius I har en form som reflekterer formen på egget, en kort sylinder, den blir etter hvert mer langstrakt. Larvene har et forstadium til en munn. Første benpar er ikke spaltet (unirame), består av to segmenter og har flere børster (setae). Andre og tredje benpar er spaltet (birame), består av flere segmenter og har flere børster. Tredje benpar kalles mandiblene. Bakerst (posteriort) sitter to usegmenterte, stavlignende strukturer, som brukes til å holde balansen (balancers). Nauplius II har svømmebena plassert lengre bak og hos eldre individer er neste stadium (copepoditt) synlig på innsiden (Piasecki, 1996).

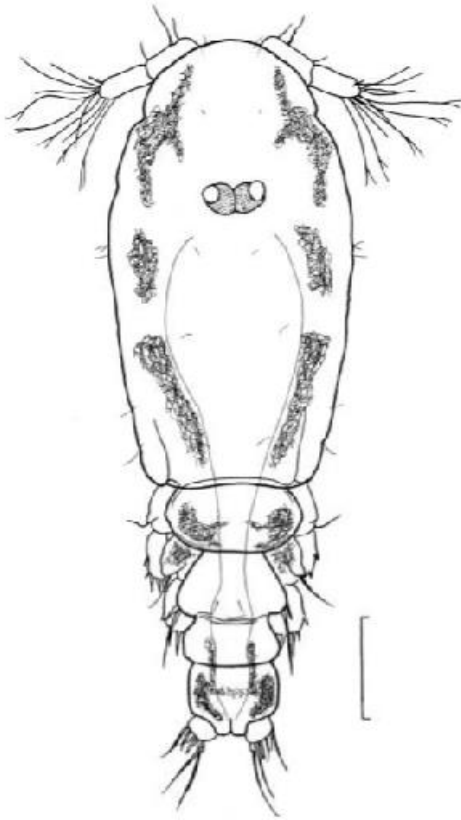


Figur 1: Øverst: nyklekket nauplius I, sett fra rygg-siden. Nederst: nauplius II, sett fra rygg-siden. Målestaven er 0,1 mm. Kopiert fra Schram (2004).

Begge nauplius-stadiene er positivt fototaksiske og bruker de børstekleddede bena for å svømme mot lyset. Slik kan de holde seg i de øvre vannlagene. Nauplius-larver er ikke infektive, men det er likevel en fordel å holde seg i nærheten av mulige verter for å øke sjansen for at copepoditten, som er infektiv, treffer en vert (Hogans & Trudeau, 1989b). Hogans og Trudeau (1989b) observerte nauplius II-larver i slimet til oppdrettslaks og de trodde at dette kunne øke copepodittens mulighet til å infisere en vert, hvis larvene oppholdt seg i slimet ved skallskifte. Nauplii er dårlige svømmere og blir lett ført bort med vannstrømmen.

### 3.1.2 Copepoditt

Copepoditten (Figur 2 og 3) er mer strømlinjeformet enn nauplius-larvene (Hogans & Trudeau, 1989b) og er ca. 0,6 mm lang og 0,2 mm bred. Kroppen er tydelig segmentert og består av en sammenvokst hode-brystdel dekt av et hodebrystskjold (cephalothorax), frie benbærende



Figur 2: Skotteluscopepoditt, sett fra ryggsiden. Målestaven er 0,1 mm. Kopiert fra Schram (2004).

frontalfilament (Figur 4) (Piasecki & MacKinnon, 1993).

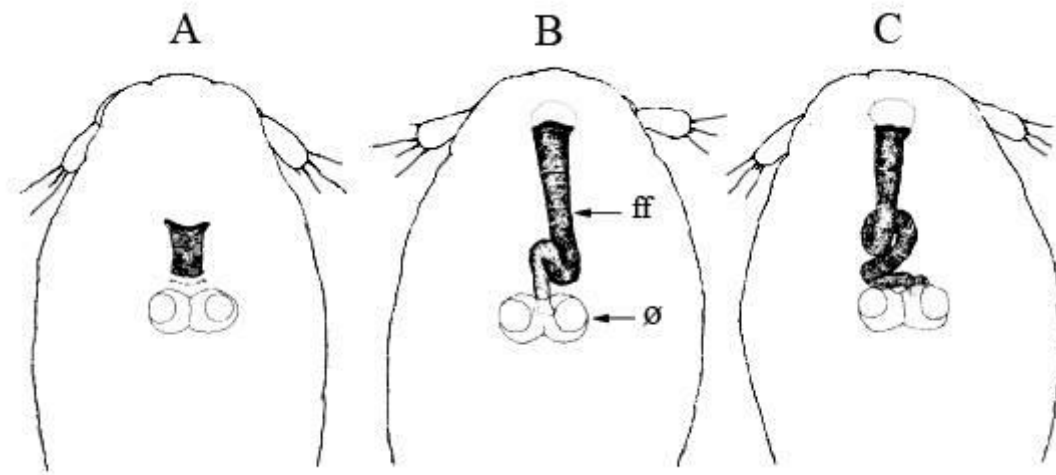
Copepoditten er det infektive stadiet og trenger en vert for å fortsette livssyklusen. Den er en bedre svømmer enn nauplius-larvene og svømmebena slår kraftig for å gi bevegelse oppover i vannsøylen, mens den synker nedover når bena hviler. Dette gir et karakteristisk rykkvis og irregulært bevegelsesmønster. Copepoditten har to par med kraftige gripeklør, andre antennepar og maxillipedene, som gir midlertidig feste når den finner en vert. Frontalfilamentet føres fram fra lommen i cephalothorax og festes i et fiskeskjell eller en finnestråle, dette sørger for permanent feste til verten ved ecdyse til chalimus I (Piasecki & MacKinnon, 1995). Copepoditten er positivt

brystsegmenter (thorakiske somitter), dernest et segment som trolig representerer genitalsegmentet, og så bakkropp (abdomen). Cephalothorax har, i tillegg til et ryggskjold, en frontalplate (rostral plate) lengst framme. Lengst framme, på siden av cephalothorax, sitter første og andre antennepar og på undersiden er det munnleder, to par griperedskaper (andre antennepar og maxilliped) og minst åtte par sansebørster (sensor setules). Ett av parene med sansebørster markerer posisjonen til øynene, som sitter innenfor cephalothorax, under en gjennomsiktig membran. Øynene har to linser. Copepoditten har to par svømmeben som sitter på brystsegmentene, svømmebena har børster for å øke motstanden i vannet, noe som gir bedre svømmeevne (Piasecki, 1996). I en membrankledd lomme i cephalothorax dannes det hos eldre copepoditter et



Figur 3: Skotteluscopepoditt, sett fra ryggsiden. Foto: Egil Karlsbakk

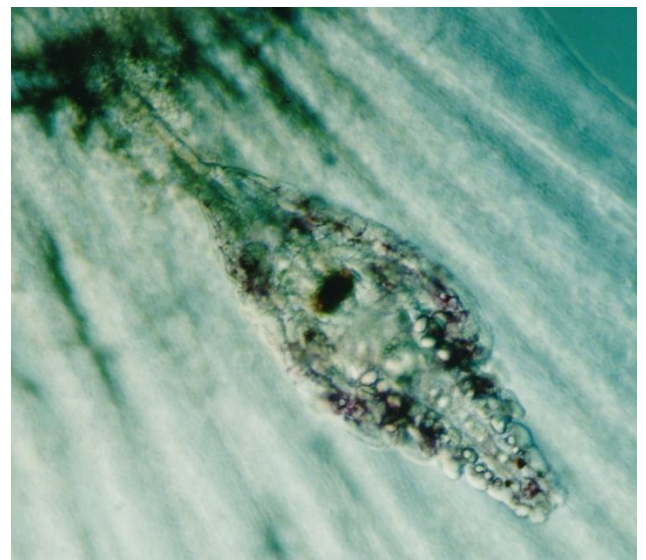
fototaksisk og negativt reotaksisk (svømmer mot strømmen) (Piasecki & MacKinnon, 1995) og den har også kjemotaksis. Hvis en mulig vert kommer innenfor 10 cm vil copepoditten svømme mot verten, uavhengig av en lyskilde fra en annen retning (Hogans & Trudeau, 1989b).



Figur 4: Faser i dannelsen av frontalfilamentet hos skotteluscopepoditter. A, tidlig fase; B og C, langtkommet fase. ø, øye; ff, frontalfilament. Kopiert og modifisert fra Piasecki og MacKinnon (1993).

### 3.1.3 Chalimus I-IV

Chalimus I (Figur 5 og 6A) beholder noen av trekkene til copepoditten, slik som kroppsfasong, men er lengere og bredere, ca. 0,8 mm lang og 0,3 mm bred (Piasecki, 1996). Fordi den ikke svømmer er svømmebena redusert, gripeklørne ligner de hos copepoditten (Hogans & Trudeau, 1989b). Copepodittens segmentering er tapt og det er ikke mulig å si om noen av brystsegmentene er innlemmet i cephalothorax (Piasecki, 1996). Genitalsegmentet er tydelig markert (differensiert), men fortsatt ikke segmentert (Hogans & Trudeau, 1989b).

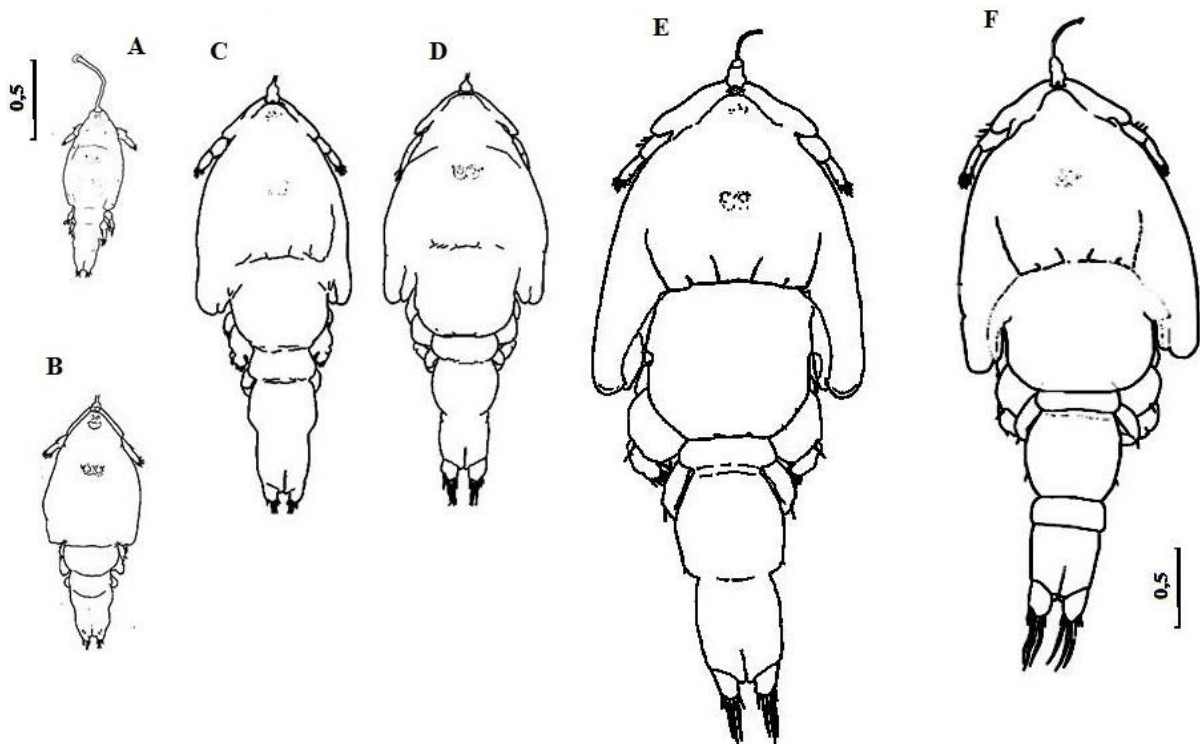


Figur 5: Skotteluschalimus på halefinnen til en sildelarve. Lengden på 0,8 mm tilsier at det er en chalimus I. Foto: Egil Karlsbakk

Chalimus II (Figur 6B) er ca. 1,3 mm lang og 0,5 mm bred, med en tydeligere segmentering enn chalimus I. Det andre brystsegmentet er innlemmet i cephalothorax. Genitalsegmentet utgjør nå en betydelig del av kroppen. Den

fremre enden er rektangulær, med frontalplater som er delvis avskilt fra ryggskjoldet (Piasecki, 1996). Svømmebena er kortere og bredere enn hos chalimus I (Hogans & Trudeau, 1989b).

Chalimus III er lengre og bredere enn chalimus II, ca. 2,3 mm lang, og 0,9 mm bred over ryggskjoldet. Morfologien ligner den hos chalimus II, men med en tydeligere segmentering. Det tredje brystsegmentet er innlemmet i cephalothorax. Den fremre enden er rektangulær som hos chalimus II, men med tydeligere frontalplater (Piasecki, 1996). Frontalplatene har fått strukturer som skal bli lunuler, strukturer som hos de voksne lusene fungerer som sugeskåler (Hogans & Trudeau, 1989b). I dette stadiet er det mulig å skille kjønnene fra hverandre (Figur 6C og 6D). Hannens abdomen er todelt, mens hunnens abdomen består av ett segment. I tillegg er det ulikheter i strukturene på andre antennepar (Piasecki, 1996).



Figur 6: Oversikt over chalimus-stadiene til *C. elongatus*, sett fra ryggsiden. A: Chalimus I med frontalfilament, B: Chalimus II, C: Chalimus III-hunn, D: Chalimus III-hann, E: Chalimus IV-hunn, F: Chalimus IV-hann. Målestokk i millimeter. Kopiert og modifisert fra Piasecki (1996).

Chalimus IV er mer flattrøkt enn chalimus III og ryggskjoldet er delt i plater. Den fremre enden er triangulær med en avrundet front. Det er lettere å skille kjønnene morfologisk, de har ulike relative proporsjoner og ulikheter i første og andre antennepar og maxillipedene. Hunnen (Figur 6E og 7) er ca. 3,8 mm lang og 1,6 mm bred. Hannen (Figur 6F) er ca. 3,3 mm lang og 1,5 mm bred. Begge har et lengre og slankere genitalsegment (Piasecki, 1996). Segmenteringen av kroppen er i hovedsak som hos voksne, svømmebena er større enn hos chalimus III, og dekket

med hårkleddede børster. De forblir like i struktur gjennom det siste skallskifte (Hogans & Trudeau, 1989b).



Figur 7: Chalimus IV-hunn, festet i et fiskeskjell. Foto: Lars A. Hamre

Alle chalimuslarvene arver frontalfilamentet til det foregående stadiet og lengden på dette filamentet begrenser beiteområdet til larven. Rett før skallskifte er et forlengelsesfilament (extension lobe) synlig under det gamle skallet. Ved skallskifte sprekker skallet opp i den fremre enden. Da sitter fortsatt frontalfilamentet fast i det gamle skallet. Forlengelsesfilamentet på innsiden av det gamle skallet festes til det gamle filamentet og herdes i kontakt med vann. Frontalfilamentet endres derfor litt for hvert stadium og kan bidra til å stadiumbestemme chalimuslarver (Piasecki & MacKinnon, 1993). Sammenlignet med lakselus har skottelus et langt og tynt frontalfilament, som tydelig ikke er en del av kroppen, og det er festet på oversiden av cephalothorax. Lakselus har et kort og tykt frontalfilament som er festet lengst fremme på larven og fremstår som en forlengelse av kroppen (Pike, MacKenzie, et al., 1993).

Selv om kjønnene hos chalimus III og IV kan skilles morfologisk, er disse hunnene ikke morfologisk i stand til å pare seg (Piasecki, 1996). En voksen skottelushann kan likevel gripe tak i en chalimus IV-hunn og vokte over henne til hun blir kjønnsmoden (Piasecki & MacKinnon, 1995). En lakselushann kan holde fast i en preadult hunn med andre antenner, slik at de ser ut som en dobbel lus med én hale. Dette paret kalles «precopula» (Heuch & Schram, 1999). Hos lakselus henger hannen fast i hunnens cephalothorax under siste skallskifte. Etter siste skallskifte flytter hannen seg fra hunnens cephalothorax til den ventrale siden (undersiden) av genitalsegmentet for paring. Hannen bruker svømmebena til å overføre et par spermatoforer til hunnens genitalsegment før han flytter seg tilbake til cephalothorax og holder spermatoforene på plass en stund før han forlater henne (Ritchie, Mordue, Pike & Rae, 1996).

### 3.1.4 Adult

Unge hunner (Figur 10A) er ca. 4,9 mm lange, mens en fullvoksen hunn (Figur 10B) blir opp til 5,7 mm lang. En adult hann (Figur 8 og 10C) er ca. 4,3 mm lang (Piasecki, 1996). Hunnene kan være større på vinteren enn på sommeren (Tully, 1989). Unge hunner har et langstrakt, rektangulært genitalsegment, det vokser betydelig i bredden etter hvert som hunnen blir eldre og blir nærmest kvadratisk hos eldre hunner. Hannens genitalsegment er langt mindre enn hunnens og har en langstrakt, oval form. Unge og eldre hanner har lik morfologi (Piasecki, 1996). Adulte skottelus har en karakteristisk lys gulbrun farge langs



Figur 8: Voksne skottelus; hann til venstre og hunn til høyre. Foto: Lars A. Hamre



Figur 9: Voksen skottelushunn med eggstrenger. En kan se en rest av frontalfilamentet lengst fremme. Foto: Lars A. Hamre

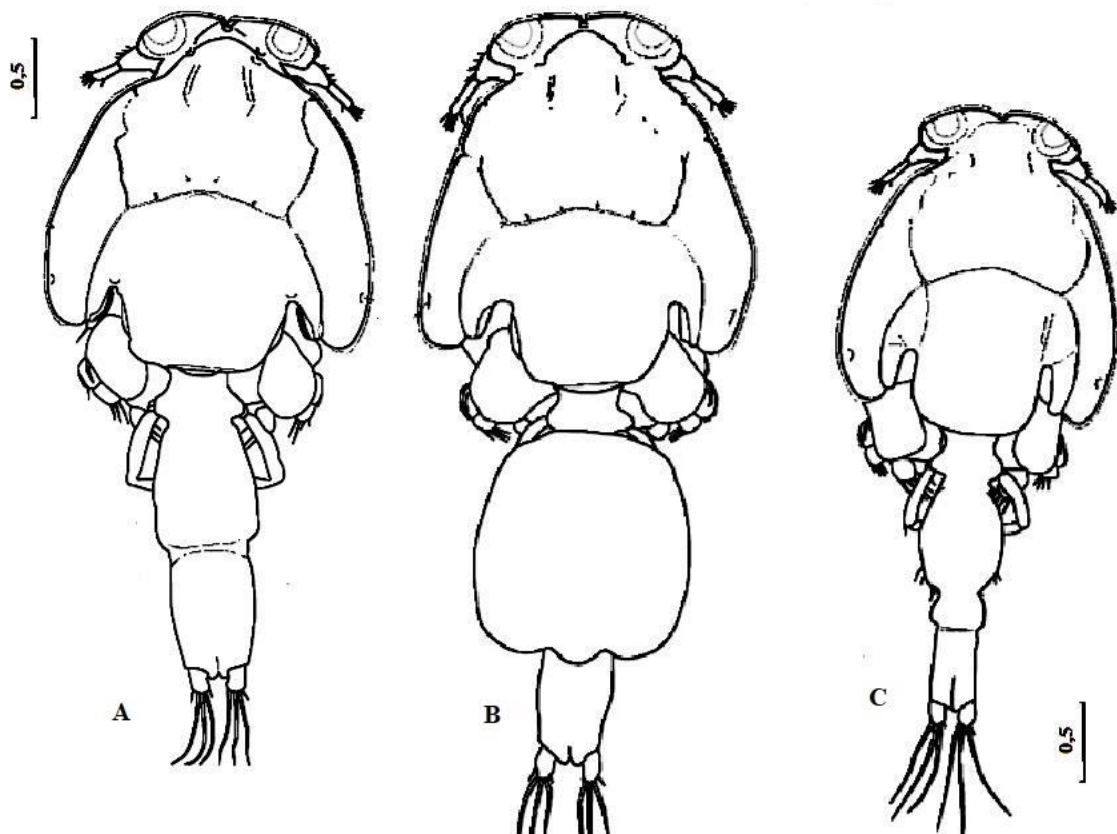
kantene og er mørkere midt på (Heuch & Schram, 1999). Hunnen sees ofte med to lange eggstrenger som er festet til genitalsegmentet (Figur 9). Cephalothorax er delt i plater.

Lengst framme sitter frontalplater med to lunuler (Figur 11). Alle arter i *Caligus*-slekta har slike lunuler (Hogans & Trudeau, 1989b). Dette er et viktig kjennetegn på skottelus hos laksefisk, da lakselus ikke har lunuler. Både hunnen og hannen har to par kraftige gripeklør (andre antennepar og maxillipedene) og fire par svømmeben (Figur 11). Svømmebena sitter lengre bak (posterior) enn gripeklørne (Hogans & Trudeau, 1989b). Unge voksne kan fortsatt være festet til fisken med frontalfilamentet og både hunner og hanner kan

beholde frontalfilamentet gjennom hele livet (Figur 9), uten at det er festet til fisken (Hogans & Trudeau, 1989a; Piasecki, 1996).

Lunulene kan brukes til midlertidig eller permanent feste til verten i ulike livsstadier (Kaji et al., 2012). Lusas kropp fungerer omtrent som en sugekopp, marginalmembranen på siden av cephalothorax, frontalplatene lengst fremme og tredje benpar lengst bak, gir en tett forsegling mot fisken (Kabata, 1992; Pike & Wadsworth, 1999). Sammen med gripeklørne gir dette godt feste på fiskens overflate. Svømmebena gjør lusa i stand til å bevege seg fritt i vannet eller på fiskens overflate, og til å forflytte seg mellom verter (Hogans & Trudeau, 1989b).

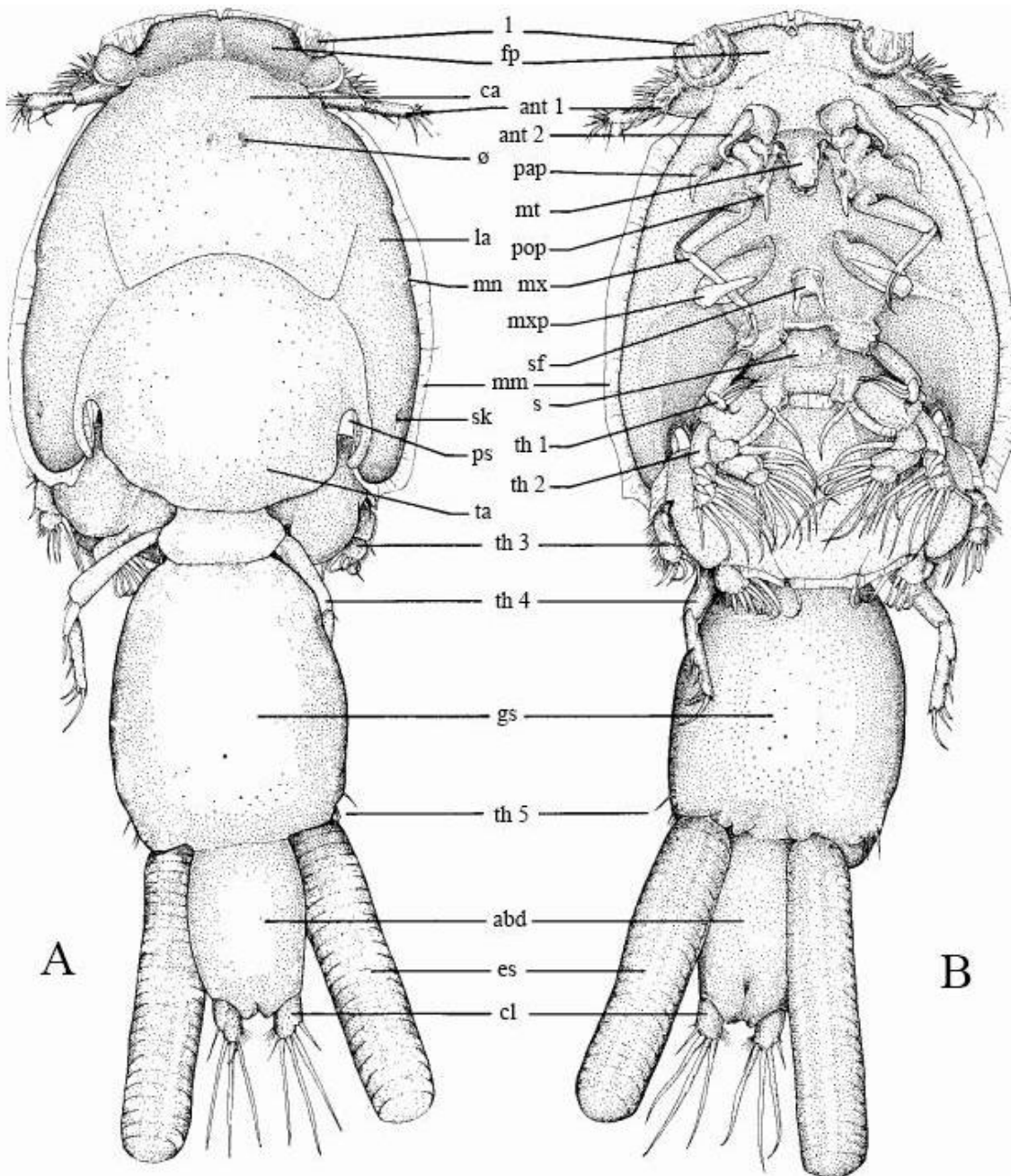
Hunner og hanner blir kjønnsmodne samtidig, men hannene blir raskere mobile og søker over fisken etter en make. De parer seg med unge hunner som fortsatt er festet med frontalfilament (Piasecki & MacKinnon, 1995). Som nevnt over kan også en hann gripe tak i en chalimus IV-hunn og vente til hun blir kjønnsmoden (precopula). Hunnene har en spermreseptakkel som oppbevarer sperm fra hannen og slipper dette gradvis ut for å befrukte egg som kommer fra ovariene. Unge hunner bærer ofte allerede på sperm fra en hann. Eggene modnes i genitalsegmentet før de presses ut i eggstrengene (Hogans & Trudeau, 1989b). Skottelusa har i gjennomsnitt 89 egg per eggstreng (Hogans & Trudeau, 1989a). Eggstrengene som produseres



Figur 10: Adulte *C. elongatus*, sett fra ryggsiden. A: Ung hunn, B: Eldre hunn, C: Hann. Målestokk i millimeter. Kopiert og modifisert fra Piasecki (1996).



er lyse i fargen. Etter hvert som embryoet utvikles produseres det pigment i embryoet og eggstrengene får en mørkere, brun farge (Pike, Mordue, et al., 1993).



Figur 11: Skottelushunn, A, sett fra oversiden; B, sett fra undersiden. Kopiert og modifisert fra Parker (1969).

abd	abdomen	gs	genitalsegment	mxp	maxilliped	ta	thoracic area
ant 1	1. antennepar	l	lunule	pap	post-antennal process	th 1	1. thoracopod
ant 2	2. antennepar	la	lateral area	pop	post-oral process	th 2	2. thoracopod
ca	cephalic area	mm	marginalmembran	ps	posterior sinus	th 3	3. thoracopod
cl	caudal lamella	mn	marginal notch	s	swelling	th 4	4. thoracopod
es	eggsekk	mt	munntube	sf	sternal furca	th 5	5. thoracopod
fp	frontalplate	mx	maxillia	sk	sensorisk krypt	ø	øye

### 3.2 Utviklingstider

Utviklingen hos krepsdyr er sterkt knyttet til temperatur og høyere temperatur vil gi en kortere generasjonstid (Costello, 2006). Ved 10°C tar det ca. 8 dager (77 døgngader (dgr)) fra produksjon av eggstrenger til klekking. Nye egg ligger klare inne i hunnlusas genitalsegmentet og hun produserer nye eggstrenger innen noen timer etter at eggene i de gamle eggsekkene klekker. Eggene klekker direkte til nauplius I-larver. Ved 10°C skifter nauplius I skall innen 24 timer, til nauplius II. Nauplius II stadiet varer i omtrent 67 timer (2,7 døgn) ved 10°C, før ecdyse til copepoditt. Det tar dermed i gjennomsnitt 38 dgr eller ca. 4 dager fra klekking til copepoditt, det infektive stadiet, ved denne temperaturen (Piasecki & MacKinnon, 1995). Hvis copepoditten skal skifte skall og bli til en chalimus I er den avhengig av å infisere en vert. Copepoditter kan overleve fritt svømmende i minimum 31 døgn (Andersen, 2006).

$T_{50}$  er tiden det tar før 50% av lusene når et bestemt stadium og verdiene er listet i Tabell 3. Generasjonstiden på arktisk røye (*Salvelinus alpinus*) i Canada var totalt 43,3 dager (6,2 uker) ved 10°C. Hunnene produserer flere par eggstrenger. Hannene dør etter parring, 38-54 dager etter klekking. Ser en derimot på første og siste forekomst av de ulike stadiene i kohorten (se Tabell 3), er det klart at det er store individuelle forskjeller i utviklingstid (Piasecki & MacKinnon, 1995). På laks i Canada var generasjonstiden ca. 5 uker ved 10-12°C. Dette indikerer at det er 4-8 generasjoner per år (Hogans & Trudeau, 1989b). Tully (1989) rapporterer om 3 generasjoner i løpet av en 6 måneders periode fra juli til januar.

Tabell 3: Tider for utvikling av skottelus etter infeksjon, ved 10°C, oppgitt i døgn. Data for døgngader hentet fra Piasecki & MacKinnon (1995), omregnet til døgn.

Stadium	Første opptreden (pi)	Siste opptreden (pi)	Maks varighet	$T_{50}$ (pi)
Chalimus I	2,9	21,6	18,9	7,1
Chalimus II	8,2	19,4	11,2	11,4
Chalimus III	13,7	26,2	12,5	14,0
Chalimus IV	16,3	26,9	10,6	17,6
- Hann	16,3	25,1	8,8	-
- Hunn	16,3	26,9	10,6	-
Adult	21,8	-	-	24,7
- Hann	21,8	46,7	24,9	-
- Hunn	21,8	-	-	-

NB: pi: post infeksjon,  $T_{50}$ : tiden det tar før 50% av individene når et bestemt stadium.

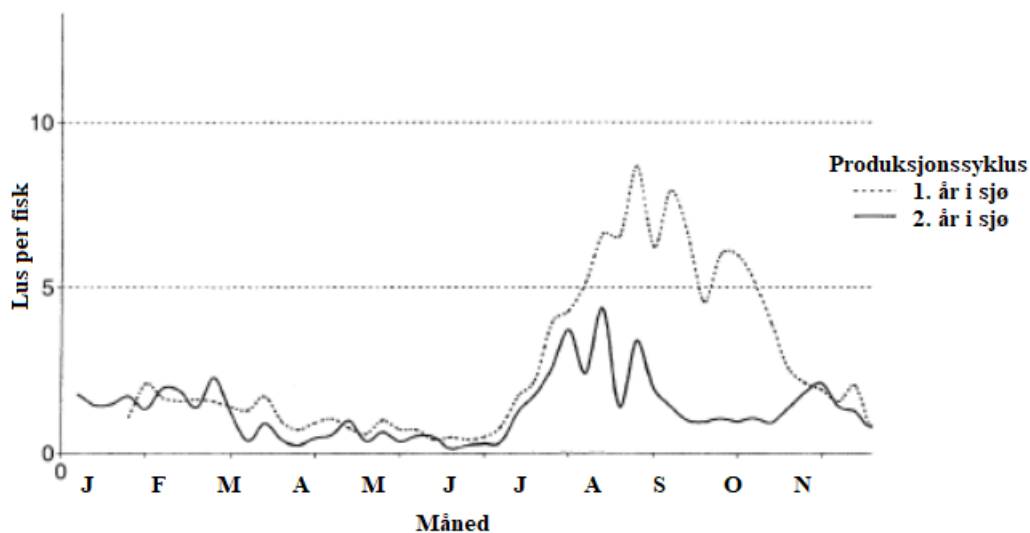
## 4 Epizootiologi

Epizootiologi er den veterinærmedisinske termen for epidemiologi hos dyr, altså læren om sykdommers forløp, årsak, konsekvens, utbredelse og demografi. Det er viktig å forstå epizootiologien til lakselus for å forstå hvordan en skal kunne bekjempe problemet. Skottelus har blitt studert i mye mindre grad, selv om den også kan være en viktig parasitt på fisk i oppdrett. Skottelus er ikke vertsspesifikk og den overføres mellom ulike arter (Revie, Gettinby, Treasurer & Rae, 2002). Den er en av de vanligste parasittiske copepodene i nordatlanteren (Jackson, Deady, Hassett & Leahy, 2000) og parasitterer over 80 fiskearter (Kabata, 1979).

### 4.1 Sesongvariasjoner

Data på sesongvariasjoner i skottelusinfestasjoner er tilgjengelig fra Heuch, Knutsen, Knutsen og Schram (2002) og Schram, Knutsen, Heuch og Mo (1998) på sjørretet i Sør-Norge (Arendal), fra Gargan, Karlsbakk, Coyne, Davies og Roche (2016) på sjørretet i Irskesjøen og fra Revie et al. (2002) på oppdrettslaks i Skottland. Figur 12 viser gjennomsnittlig abundans (antall parasitter per vert) over 4 år i Skottland. Hovedmønsteret er en topp i abundans og prevalens (prosent infisert fisk) rundt august-september, deretter faller abundansen og prevalensen til mars, for å ta seg opp igjen mot juni/juli. Tidspunktet for når prevalensen tar seg opp på våren varierer og Schram et al. (1998) antar at det kan skyldes vertshopping. Skottelusa på sjørreteten kommer fra villfisk og tidspunktet villfisken kommer inn i fjorden kan variere fra år til år og vil få betydning for utviklingen av lusepopulasjonen på sjørreteten. Revie et al. (2002) observerte at oppdrettslaks har betydelig mer skottelus første året i sjø. Det samme mønsteret for sesongvariasjon sees andre året i sjø, men med en betydelig lavere abundans på sommer og høst (Figur 12).

Ved å se på funn av chalimus-larver i juli/august i Nord-Norge (Karlsbakk & Nilsen, 1993) og copepoditter på Vestlandet i juni (Karlsbakk, Otterlei, Høie & Nylund, 2001) og desember (Karlsbakk, Skajaa & Nylund, 2003), ser en at de infektive copepodittene antakelig er til stede hele året, selv om forekomsten av disse avhenger av miljøfaktorer (Heuch et al., 2002). Det er likevel en stor overvekt av voksne individer på vinteren, opp mot 100% (Heuch, Øines, Knutsen



Figur 12: Gjennomsnittlig abundans av voksne skottelus fordelt på måned, på oppdrettslaks i Skottland, første og andre produksjonsår. Data fra henholdsvis 58 og 44 utsett fordelt på 33 anlegg, gjennom 4 år, slått sammen. Hentet fra Revie et al. (2002).

& Schram, 2007), og spesielt en overvekt av kjønnsmodne hunner (Gargan et al., 2016; Piasecki & MacKinnon, 1995; Schram, Knutsen & Mo, 1997). En kraftig reduksjon i antall hanner på høsten er blitt forklart med at hannene dør etter paring (Piasecki & MacKinnon, 1995), men det kan også skyldes at de blir mer frittsvømmende (Karlsbakk pers. med.). Overvekten av voksne individer kan skyldes at levetiden til voksne lus er lengre enn utviklingstiden til larvene og det blir en akkumulering av voksne individer på høsten. Overvintrende hunner overlever i opptil 260 dager ved 2,2-12°C, med en 60% overlevelse etter 240 dager, og de produserer minst ett sett levedyktige eggstrenger før de dør (Piasecki & MacKinnon, 1995).

#### 4.2 Vertshopping og planktoniske voksne

Etter infeksjon med copepoditter forventer en å se en utvikling av lusepopulasjonen over tid, fra en dominans av fastsittende stadier til stort innslag av voksne, og deretter en opphopning av voksne individer. Flere generasjoner av lus gjennom året kan sees som tidvis økt forekomst av chalimus. Det er rapportert om plutselig påslag av voksne lus (Karlsbakk pers. med.), dette kan ikke forklares med en naturlig utvikling av lusepopulasjonen. Det er derfor foreslått at villfisk rundt oppdrettsanlegg, spesielt sei, kan fungere som reservoar, voksne lus fra villfisk hopper over på laksen (Wootten, Smith & Needham, 1982). Bruno og Stone (1990) demonstrerte slik vertshopping fra sei til laks. Tully (1989) observerte flere pulser med påslag av chalimus fra juli-januar på oppdrettslaks, men fant at disse resulterte i påfallende få voksne skottelus på

fisken, og mente dette kunne skyldes at voksne lus hoppet over på villfisk. I Arendal er det sett mange likheter i populasjonsdynamikken hos skottelus og lakselus på sjøørret om vinteren. Lignende populasjonsdynamikk hos generalisten skottelus og den vertsspesifikke lakselusa tyder på at det er liten eller ingen overføring av skottelus til sjøørret, fra andre arter, om vinteren (Heuch et al., 2002). Vertshopping mellom villfisk og oppdrettsfisk er en sannsynlig forklaring på uventede endringer i lusepopulasjonen.

Det er rapportert flere funn av planktoniske, voksne skottelus ved bruk av pelagisk trål, og en finner de hele året (Björck, 1916; Heegaard, 1943; Neilson, Perry, Scott & Valeiro, 1987). Voksne skottelus kan faktisk til tider være en viktig komponent i dietten til yngel av torskefisk (Neilson et al., 1987). Det er ikke kjent hvor lenge voksne skottelus lever planktonisk, eller om dette er en viktig del av deres livssyklus. Björck (1916) fant voksne, frittsvømmende skottelus helt ned til en dybde på 125 meter på den svenske vestkysten.

#### 4.3 Ulike verter

Skottelus er rapportert fra de fleste av verdenshavene og har et bredt vertsspekter. Den er rapportert å benytte over 80 ulike verter, både teleoster (benfisk) og elasmobrancher (bruskfisk), riktignok under ulike navn. Som nevnt i kapittel 2.2 kan det vise seg at noen påvisninger av *C. elongatus* fra andre verdenshav representerer nærtstående, lignende arter. De rapporterte vertsartene representerer 17 ordner og 43 familier og skottelus er antakelig den mest vanlige parasittiske copepoden i britiske farvann (Kabata, 1979) og i nordatlanten (Jackson et al., 2000). Skottelus er likevel vist å være vanligere på noen vertsarter enn andre. Tabell 4 lister noen vanlige vertsarter i norske farvann. Generelt er rognkjeks, lyr, sjøørret, sild, sei og torsk (*Gadus morhua*) sterkt foretrukket som vert (Heuch et al., 2007). Øst i Canada er det sett at arktisk røye blir foretrukket fremfor atlantisk laks (Mustafa, MacKinnon & Burt, 1997), dette er antakelig representativt også for Norge, da begge artene finnes i norske farvann. Hvilken vert lusa kommer fra kan påvirke dens videre vertspreferanse. Lus fra rognkjeks klarer til en viss grad å finne tilbake til rognkjeks i forsøk og foretrekker rognkjeks og torsk som vert. Lus fra sei velger ulike verter i større grad enn lus fra rognkjeks (Øines et al., 2006). Genotypen til lusa påvirker dens preferansemønster (se kapittel 2.2). Myklebust (2017) observerte at skottelus fra laks (taperfisk) svømte over på rognkjeks i løpet av 30 sekunder da fiskene ble plassert i en stamp.

Tabell 4: Noen vanlige fiskearter i norske farvann listet med prevalens og gjennomsnittlig abundans av skottelus, i perioden mai-juni og september, fra Arendal. Hentet fra Heuch et al. (2007)

Vert	Prevalens (%)	Gjennomsnittlig abundans
Rognkjeks – Nordsjøen*	84	3,5
Rognkjeks - tareskog	61	7,4
Lyr	41	1,2
Sjørret	29	1,4
Sild	20	0,06
Sei	20	0,6
Hvitting ( <i>Merlangius merlangius</i> )	17	0,2
Torsk	13	1,2
Sandflyndre** ( <i>Limanda limanda</i> )	9	0,1
Rødspette** ( <i>Pleuronectes platessa</i> )	8	0,7
Makrell ( <i>Scomber scomber</i> )	4	0,07
Kutlinger***	<5	0,02
Leppefisk***	<2	<0,02

\* Tall fra juli

\*\* Data basert på mindre enn 15 individer

\*\*\* Data fra flere arter kombinert

Prevalens: andel fisk som er infisert

Gjennomsnittlig abundans: Gjennomsnittlig antall parasitter i de undersøkte vertene

#### 4.4 Størrelse og helsetilstand hos verten

Det er usikkert om det er en sammenheng mellom fiskelengde og -vekt og intensiteten (antall lus per fisk) på infeksjonen med skottelus. Det er sett både positiv (Schram et al., 1998) og negativ (Gargan et al., 2016) korrelasjon mellom fiskelengde og intensitet, og det er sett positiv (Gargan et al., 2016) og ingen (Schram et al., 1998) korrelasjon mellom kondisjonsfaktor og intensitet, hos sjørret. På laks er det sett en positiv korrelasjon mellom skottelusintensiteten, kondisjonsfaktor og fiskelengde (Todd, Whyte, MacLean & Walker, 2006). Hos yngel av torsk og hyse infisert med chalimus-larver, er det sett en negativ korrelasjon mellom størrelse og intensitet, større fisk hadde færre lus (Neilson et al., 1987). Oppdrettslaks kan ha en mindre intens infeksjon andre året i sjø, sammenlignet med første året (Revie et al., 2002), selv om prevalensen (andel fisk med lus) kan være lik hos smolt og slakteklar fisk (Hogans & Trudeau, 1989a) Dette tyder på at fiskestørrelse ikke alltid er avgjørende for prevalens eller intensitet på infeksjonen, og at andre faktorer også spiller inn.

Døende laks og sei tiltrekker seg mer skottelus og lakselus, enn frisk fisk (Bruno & Stone, 1990). Fisk som er stresset på grunn av annen sykdom eller ytre påvirkning, vil være disponert for en kraftigere infeksjon av skottelus (se kapittel 5.3). Taperfisk kan få mye skottelus under en oral avlusning (Myklebust, 2017), da de gjerne ikke spiser og får i seg legemiddel.

## 4.5 Miljøforhold

### 4.5.1 Salinitet

Lakselus kan overleve i opptil tre uker på fisken i ferskvann (Finstad, Bjørn & Nilsen, 1995; Hahnenkamp & Fyhn, 1985), men de fleste dør i løpet av 2-3 døgn (Connors, Juarez-Colunga & Dill, 2008). Hvordan lusa takler osmoregulering i ferskvann er ikke fullt ut kjent, men Hahnenkamp og Fyhn (1985) viste at lakselus hadde evne til å tilpasse seg brakkvann (12‰), både festet til fisken og frittsvømmende. I ferskvann overlevde lakselus festet til laksen minimum én uke. Frittsvømmende lus fikk derimot fortynnet hemolymfe (blodvæske hos krepsdyr) og døde etter 8 timer. Dødsårsaken var antakelig manglende evne til å kompensere for salttapet og at lus festet til fisken erstatter det tapte saltet ved å spise blod og slim fra fisken. Fiskeslimet kan muligens beskytte lusa fra omgivelsene og hindre salttap ved å redusere kontaktflaten med vannet (Hahnenkamp & Fyhn, 1985).

Skottelus viser lavere toleranse for redusert salinitet enn lakselus, og salinitet har større betydning for forekomsten av skottelus, enn temperatur. En reduksjon i salinitet vil gi lavere forekomst av skottelus (Heuch et al., 2002). For eksempel dør alle frittsvømmende skotteluscopepoditter umiddelbart ved en salinitet på 10‰, mens det tar 6 døgn før alle dør ved 15‰. Det er høy dødelighet de første dagene også ved 20‰ og 25‰ salinitet, men noen overlever i minst 27 og 31 døgn. Copepodittene viser redusert aktivitet ved 15‰ og 20‰. Sammenlignet med lakselus lever skotteluscopepoditter betydelig lengre ved salinitet på 15‰, 20‰ og 25‰ (Andersen, 2006). Andersen (2006) undersøkte kun copepodittenes overlevelse, en vet fortsatt ikke om copepoditter er infektive etter å ha tilpasset seg lav salinitet. Nauplii som ble brukt var klekket og utviklet ved normal salinitet, så nauplienes overlevelse ved lav salinitet, og dermed skottelusas evne til å gjennomføre hele livssyklusen i brakkvann, er fortsatt ukjent.

En 30-minutters ferskvannsbehandling førte til 100% dødelighet hos skottelus *chalimus*-larver som var festet til fisk (Landsberg, Vermeer, Richards & Perry, 1991).

#### 4.5.2 Temperatur

Utviklingen av krepsdyr er sterkt knyttet til temperatur og det er typisk at de lever lengre og blir større ved lave temperaturer (Costello, 2006). Større lakselushunner produserer flere egg (Pike & Wadsworth, 1999), og overvintrende hunner produserer lengre eggstrenger med flere egg, enn hunner som reproduserer om sommeren (Costello, 2006; Ritchie, Mordue, Pike & Rae, 1993; Tully, 1989). Skottelushunner er også betydelig større i januar (18%), sammenlignet med august (Tully, 1989), men det er ikke påvist at skottelus produserer flere egg på vinteren (Hogans & Trudeau, 1989b; Tully, 1989). Lakselus produserer større egg på sommeren enn på vinteren (Ritchie et al., 1993). Dette funnet står i kontrast til frittlevende copepoder som produserer større egg på vinteren, når temperaturen er lav (Crawford & Daborn, 1986). Eggstørrelse hos skottelus relatert til årstid er ikke undersøkt. Større egg inneholder mer næring, noe som kan gi larven mer tid til å finne en passende vert på våren (Costello, 2006), eller kanskje gi en større og mer robust larve.

I Canada ble det sett sterk korrelasjon mellom abundans av lus og temperatur, høyere temperatur i sjøen ga mer lus i området (Hogans & Trudeau, 1989b). I Norge fant Heuch et al. (2002) at salinitet er viktigere for forekomsten av skottelus, enn temperatur. Hogans og Trudeau (1989b) kunne ikke se skallsifte hos larvestadiene ved temperaturer under 3°C og det er usannsynlig at skottelus kan gjennomføre hele livssyklusen på vinteren. Ved 10°C er generasjonstiden til skottelus 5-6 uker (Hogans & Trudeau, 1989b; Piasecki & MacKinnon, 1995) og den er sterkt korrelert med temperatur (Costello, 2006).

Lakseluslarver er mer aktive ved høyere temperaturer (Gravil, 1996), noe som kan tenkes å gjøre det lettere for copepoditten å finne en passende vert.

#### 4.6 Interaksjon mellom skottelus og lakselus

En interaksjon mellom to lusearter kan være positiv, lusene begunstiges av hverandres nærvær, f. eks. ved å svekke fisken, eller de kan konkurrere. En mulighet er også kryssimmunitet, at en immunrespons rettet mot den ene arten også påvirker den andre. En eventuell interspesifikk konkurranse (negativ interaksjon) mellom skottelus og lakselus ville kunne ført til en negativ korrelert abundans; mye lakselus ville gitt lite skottelus og omvendt. En har ikke sett indikasjon på dette, derimot kan det være en positiv sammenheng mellom abundans av lakselus og skottelus, som kan tyde på at det er svak eller ingen interaksjon mellom de to artene. Voksne skottelus er relativt små, men det finnes ikke bevis for at store lakselushunner (Figur 13) har en negativ effekt på abundansen av skottelus. Enkeltindivider som er sårbare for infeksjon, er like



utsatt for infeksjon med skottelus som med lakselus (Todd et al., 2006). Det er vanlig å finne lakselus i større antall enn skottelus (Todd et al., 2006; Heuch et al., 2002; Berland, 1993), men dette kan skyldes ulikt antall egg produsert eller overlevelse hos de fritt svømmende larvene. Voksne lakselushunner produserer flere tusen egg i løpet av livet (Heuch, Nordhagen & Schram, 2000), mens skottelushunner bare produserer noen hundre egg (Pike & Wadsworth, 1999; Hogans & Trudeau, 1989a).



Figur 13: To voksne lakselushunner og fem voksne skottelushunner, alle med eggstrenger, på sjørret. Foto: Rune Nilsen, Havforskningsinstituttet.

## 5 Effekter på verten

### 5.1 Beiteskader

Voksne lus beiter på vertens epidermis. Dette krever nær fysisk kontakt og godt feste på verten. Kantene på cephalothorax er dradd ut til en membran (marginalmembranen) som skaper en tett forsegling slik at lusas kropp kan fungere som en sugeskopp. Sammen med sterke gripeklør gir dette godt feste på fiskens overflate (Pike & Wadsworth, 1999). Effekten av beiting er lett å se, og kan være synlig selv etter én voksen skottelus. Lusa lager et «beitespor» i slimlaget på bredde med sin egen kropp, fra det opprinnelige festepunktet til et av de foretrukne stedene for infeksjon. Flere lus kan raskt beite ned hele slimlaget. Parasittene gir flere sirkulære lesjoner i huden og kan ved kraftig infeksjon beite ned epidermis og muskulatur, helt ned til bruskvevet. Lusas munn er som et rør (tube) som føres inn i epidermis og forårsaker disse sirkulære lesjoner (Hogans & Trudeau, 1989b). Når luseinfeksjoner fører til økt dødelighet i lakseoppdrett er dødsårsaken som regel osmoregulatorisk svikt. Fisken blir strippet for store områder med beskyttende slim og hud, og er ikke i stand til å opprettholde væskebalansen. En annen dødsårsak er sekundære bakterieinfeksjoner som etableres i sår etter fiskens slimlag er beitet bort (Hogans & Trudeau, 1989b).



Figur 14: Tre voksne skottelus på torsk. Lusene er lyse i fargen og vanskelige å se. To av lusene har blod i tarmen. Blødninger i huden kan sees i nedre del av bildet. Foto: Egil Karlsbakk

Det vanligste ved milde infeksjoner er å se få tegn til kraftig erosjon, men i stedet mange små blødninger i huden (Figur 14). Fisk som er kraftig infisert kan få en grålig farge, antakelig på grunn av økt slimproduksjon (Pike & Wadsworth, 1999). På torsk er det sett beiteskader i form av sår på hodet og blødninger og epitelskader på siden av hodet etter en infeksjon med skottelus (Nygaard, 2005).

Fordi skottelus er mindre enn lakselus har det vært antatt at skottelus forårsaker mindre skader (Costello, 2006; Pike & Wadsworth, 1999; Wootten, Smith & Needham, 1977). Skottelus er likevel rapportert som årsak til dødelighet på laks i Skottland (Wootten et al., 1982). Lusas evne til å forårsake skade er sterkt korrelert med stadium. De fastsittende chalimus-larvene har et beiteområde som er avgrenset av lengden på frontalfilamentet. Skottelus chalimus-larver forårsaker groper i epidermis ned til basalmembranen, omgitt av pyknotiske celler (Mustafa et al., 1997). Karlsbakk et al. (2003) fant at skottelus-copepoditter kan gi hudskader og dødelighet på sildelarver, mens ingen skader ble sett på torskelarver infisert med copepoditter og chalimus (Karlsbakk et al., 2001). Copepodittene kan feste seg i basale bein ved halefinnen eller i kjeven til fiskelarven, og være harmløse, eller de kan grave seg inn i kroppssiden på leting etter feste og faktisk feste frontalfilamentet i ryggraden til fiskelarven. Da kan de forårsake stor skade og dødelighet (Karlsbakk et al., 2003)

Naturlig lave nivåer av skottelus synes ikke å ha negativ effekt på vertens kondisjonsfaktor (Gargan et al., 2016).

## 5.2 Fysiologiske effekter

Skadene skottelus gir ligner skadene fisk får av lakselus (Hogans & Trudeau, 1989b) og de fysiologiske effektene av lus på fisk er nært knyttet til beiteskader. Slimlag og epidermis kan bli beitet vekk, og underliggende vev og blodårer blottlagt slik at fisken får problemer med å opprettholde den essensielle væskebalansen. Når laks dør som følge av beiteskader fra lakselus, er dødsårsaken som regel osmoregulatorisk svikt (Hogans og Trudeau, 1989b). Det er de mobile stadiene av lakselus som gjør størst skade og selv høye intensiteter (30-250) av chalimus gir ikke betydelig, fysiologisk skade på post-smolt (Grimnes & Jakobsen, 1996). Ved infeksjon med preadulte og adulte lakselus vil fisken få økt plasmaklorid og redusert nivå av protein, albumin og kolesterol, samt redusert hematokrit (andel røde blodceller) (Dawson, 1998; Grimnes & Jakobsen, 1996). Dag 7 etter infeksjon (altså chalimus) med lakselus fikk postsmolt

sjørret redusert andel lymfocytter i forhold til leukocytter (hvite blodceller) (Bjørn & Finstad, 1997).

### 5.3 Stress

Stress er en tilstand som avviker fra fiskens normale hvilenivå eller likevekt og skyldes en ytre påvirkning, en stressor. En kan ikke måle stress, bare responsen på stress, ved endring i for eksempel kortisol, laktat, klorid, glukose og ionebalansen. Stressresponsen deles i den primære, sekundære og tertiære responsen (Iversen & Eliassen, 2012). Den primære responsen omfatter økt utskillelse av adrenalin og noradrenalin, samt stimulering av hypotalamus-hypofyse-interrenal-aksen (HPI-aksen). Denne kaskadereaksjonen resulterer i produksjonen av kortikosteroider, som hos fisk først og fremst er kortisol. Den sekundære responsen er et resultat av den primære responsen, og omfatter endringer i metabolisme og osmoregulering, cellulære og hematologiske endringer og endringer i immunfunksjonen. Den tertiære responsen er nedsatt vekst og sykdomsmotstand, økt dødelighet og endringer i adferd. En tertiær respons kan oppstå ved langvarig (kronisk) stress (Iversen & Eliassen, 2012). En luseinfeksjon hos fisk kan føre til kronisk stress (Mustafa et al., 2000). Stresset fisk produserer mer kortisol som igjen styrer den tertiære stressresponsen. Dette kan føre til et svakere immunforsvar og nedsatt tilvekst. Stresset fisk produserer mer slim, som kan være en ernæringsmessig fordel for lusa, og skottelus på fisk med høyt kortisolnivå produserer flere egg (MacKinnon, 1997). Atlantisk laks som ble implantert med et kortisolimplantat fikk betydelig flere skottelus enn kontrollgruppen, ved naturlig smitte (Mustafa et al., 1997). Ved eksperimentell smitte var coho-laks (*Oncorhynchus kisutch*) med kortisolimplantat mer mottakelig for lakselus, enn kontrollgruppen (Johnson & Albright, 1992b).

Fisk med mangel på jod produserer mindre av hormonene throxine (T<sub>4</sub>) og 3,5,3'-triiodo-L-thyronine (T<sub>3</sub>), enn fisk med normale jod-verdier. Ved lave nivåer av thyroidhormoner vil de interrenale cellene skille ut mer kortisol for å kompensere for mangelen på thyroide hormoner (Mustafa et al., 1997). Lall, Paterson, Hines og Adams (1985) observerte at laks i oppdrett kunne ha mangel på jod i ferskvannsfasen, og de mente at tilgjengeligheten av jod i kommersielt fôr ikke var god nok til å dekke laksens behov. Mustafa et al. (1997) fant at den naturlige infeksjonen med skottelus ble betydelig redusert med jodtilsetning i fôret hos både laks og røye. Hos laks hadde jodtilsetning i vannet også positiv effekt på luseverdiene, men tilsetning i fôret var mest effektivt. Fisk som fikk jod i fôret og i vannet hadde lavere kortisolverdier enn kontrollen, og de hadde en mindre diameter på kjernene i interrenalcellene, noe som tyder på

mindre kronisk stress. Fisken blir altså ikke bare stresset av å være kraftig infisert av lus, de kan også få mer lus hvis stressnivået allerede er høyt. Dette kan representere en ond sirkel og viser at det er viktig å unngå stress, spesielt kronisk stress, i produksjonen av laks.

#### 5.4 Vertens immunforsvar

Umiddelbart etter smitte viser laks dramatiske endringer i genuttrykk på infeksjonsstedet og i milten, som reaksjon på infeksjon med lakselus. Dette tyder på en rask lokal og systemisk immunrespons (Tadiso, 2012). I både atlantisk laks og coho-laks er det sett endringer i blodverdier (bla. plasmaglukose, triglyserider og aminosyrer) 1-7 dager etter smitte med *Caligus rogercresseyi*, og infeksjonen førte til endret metabolisme i laksens lever og muskel (Vargas-Chacoff et al., 2016).

Laks og ørret injisert med homogenat av skottelus og lakselus produserer antistoffer mot parasittene (Grayson, Jenkins, Wrathmell & Harris, 1991; Reilly & Mulcahy, 1993) og det er flere likheter i antistoffene som produseres mot skottelus og lakselus og de ulike livsstadiene hos parasittene (Reilly & Mulcahy, 1993). Naturlig infisert laks produserte ikke antistoffer mot skottelus (MacKinnon, 1993). Laks naturlig infisert med lakselus får en meget lav serumrespons og det produseres ulike antistoffer mot chalimus og voksne lus. Naturlig infisert regnbueørret (*Oncorhynchus mykiss*) har ingen serumrespons (Grayson et al., 1991). Den lave serumresponsen i naturlig infisert fisk kan skyldes at en moderat infeksjon ikke penetrerer dermis, og at parasittens antigener ikke blir eksponert for fiskens immunforsvar i tilstrekkelig grad. Da fisken må ha en kraftig infeksjon for å få en påviselig serumrespons, synes denne å være av liten betydning for kontroll av infeksjonen. Antakelig er den uspesifikke, cellulære immuniteten viktigere i forsvaret mot lus, enn den spesifikke, humorale responsen (Johnson & Albright, 1992a). Coho-laks har større evne til å kvitte seg med lakselus-copepoditter, enn kongelaks (*Oncorhynchus tshawytscha*) og atlantisk laks. Histologisk viser finner og gjeller fra coho-laksen velutviklet hyperplasi i epitelet og en sterk inflammatorisk respons på copepodittene. Kongelaks og atlantisk laks viser mindre grad av vevsrespons (Johnson & Albright, 1992a). Tadiso (2012) foreslo at den lave resistensen atlantisk laks har mot lakselus, skyldes typen respons og ikke styrken på responsen, da infisert laks viser store endringer i genuttrykk, både lokalt og i milten.

Som nevnt i kapittel 5.3, kan lakselus bidra til at laks utvikler kronisk stress (Mustafa et al., 2000). Stress øker nivået av C-reaktivt protein, reduserer makrofagaktiviteten og den inflammatoriske responsen, samt reduserer T-cellefunksjonen (MacKinnon, 1997). Det har

vært foreslått at kortisol senker proteinsyntesen, og dermed produksjonen av immunoglobulin og at det gir redusert antall eosinofiler, makrofager og lymfocytter (Ramsey, 1982). Kortisol kan også redusere vertens uspesifikke immunforsvar (se kapittel 5.3) (Johnson & Albright, 1992b). Fisk som er stresset, for eksempel på grunn av en luseinfeksjon, vil dermed være mer mottakelig for infeksjoner med andre patogener som finnes i miljøet.

Ved å skille ut ulike produkter kan lus hemme vertens immunforsvar. Lakselus produserer prostaglandin E synthase (PGE2), trypsinlignende proteaser og andre produkter som undertrykker immunforsvaret til atlantisk laks (Firth, Johnson & Ross, 2000). Betydelig reduksjon i oksidativ og fagocytisk aktivitet til makrofager (Mustafa et al., 2000) og redusert transkripsjon av gener for viktige enzymer i immunforsvaret (IL-1 $\beta$  og COX-2) i lakseluseinfisert laks har vært rapportert (Fast, Johnson, Eddy, Pinto & Ross, 2007; Fast, Muise, Easy, Ross & Johnson, 2006).

### 5.5 Lus som vektor

Skottelus benytter flere fiskearter som vert, sammenlignet med lakselus. Det er derfor større sannsynlighet for at skottelus kan fungere som vektor, og overføre andre patogener til fisken (Costello, 2006). Lus kan frakte patogener enten på overflaten (mekanisk vektor) eller inne i tarmsystemet. Ved store beiteskader kommer lusa i nær kontakt med fiskens vev og blod og det er naturlig at patogener som fisken har, kommer i kontakt med lusa. Smitte via lusas tarm forutsetter at patogenene overlever i lusa og at tarminnholdet kommer i kontakt med neste vert, enten som avføring eller ved sekresjon av fordøyelsesenzymer.

Det er funnet flere ulike bakterier på lakselus, både på overflaten og i tarmen (Nylund, Bjørknes & Wallace, 1991; Nylund, Økland & Bjørknes, 1992), disse ble ikke identifisert, men det viser at bakterier kan overleve på eller i lusa. En kan derfor ikke utelukke at lusa kan fungere som vektor for bakterielle sykdommer. Noen bakterier, for eksempel *Aeromonas salmonicida*, er hydrofobe, eller har en hydrofob overflate, og det kan tenkes at den vil feste til lusas kutikula (skall), som har et ytre lipidlag. *A. salmonicida* subsp. *salmonicida*, som gir typisk furunkulose, er isolert fra lakselus, selv etter overflate-desinfeksjon av lusa, og funnet representerer dermed sannsynligvis bakterier fra lusas tarm. Lus kan derfor være en viktig vektor for furunkulosebakterien (Nese & Enger, 1993), selv om det ikke er vist at lus kan overføre denne sykdommen (Nylund, Wallace & Hovland, 1993).

Det er sett en sammenheng mellom forekomsten av lakselus og pankreas sykdom (PD), som skyldes et alphavirus (Rodger & Mitchell, 2007). Det er ikke vist at lus fungerer som en vektor og sammenhengen kan skyldes at fisk med mye lus får et dårligere immunforsvar og blir mer mottakelig for patogener i miljøet. Funn av et annet alphavirus i lus (*Lepidophthirus macrorhini*) fra elefantsel (*Mirounga leonina*) (Linn et al., 2001), fører til spekulering i om lus kan fungere som vektor og overføre alphavirus til salmonider (Rodger & Mitchell, 2007).

Eksperimentell overføring av lus fra laks med infeksjøs lakseanemi (ILA) og injeksjon av homogenat fra slik lus, førte til ILA hos laks (Nylund et al., 2009) og Nylund, Hovland, Hodneland, Nilsen og Løvik (1994) mener lus som vektor kan være en viktig smittekilde for denne sykdommen. Ved å utsette lakselus for IHNV (virus som gir sykdommen infeksjøs hematopoetisk nekrose) kunne lus overføre viruset til laks under eksperimentelle forhold. Lusa var positiv for viruset 12-24 timer etter eksponering, noe som tyder på at den fungerte som en mekanisk vektor og ikke som et biologisk reservoar (Jakob, Barker & Garver, 2011). Det er derfor ikke umulig at lus kan fungere som vektor for virus også i naturen.

Skottelus og lakselus er kjente verter for mikrosporidien *Desmozoon lepeophtherii* (også kalt *Paranucleospora theridion*) (Nylund et al., 2009; Nylund, Nylund, Watanabe, Arnesen & Karlsbakk, 2010). Infeksjon med mikrosporidien kan hos laks føre til kraftig vevsskade (nekrose) og betennelsesreaksjoner i gjeller, bukhule og tarmtraktus (Weli et al., 2017). Målcellene for mikrosporidiens oppformering er leukocytter og endotelceller i blodkar, hvor parasitten utvikles i cytoplasma. Sporene som dannes i disse er autoinfektive og kan infisere nye fagocytter etter spore-fagocytose. Til slutt blir epitelcellene i huden og gjellene infisert, og det dannes en annen type sporer inni cellekjernene. Disse sporene overføres trolig til lus som beiter på laksen (Nylund et al., 2009). Lakselus er vert for parasitten, en tredje type spore dannes i lusa. Skottelusenes rolle er uavklart, men den har ofte parasitten. Mikrosporidien er vanlig sør i landet (Nylund et al., 2011) og assosieres med utviklingen av høstsjuke og proliferativ gjellebetennelse (PGI) (Hamadi, 2011; Steinum et al., 2010), spesielt i Vest-Norge (Nylund et al., 2011), tarmbetennelse (Weli et al., 2017) og utviklingen av taperfisk (Gunnarsson et al., 2017). Gunnarsson et al. (2017) fant ingen sammenheng mellom mikrosporidien og utvikling av pancreassykdom (PD).

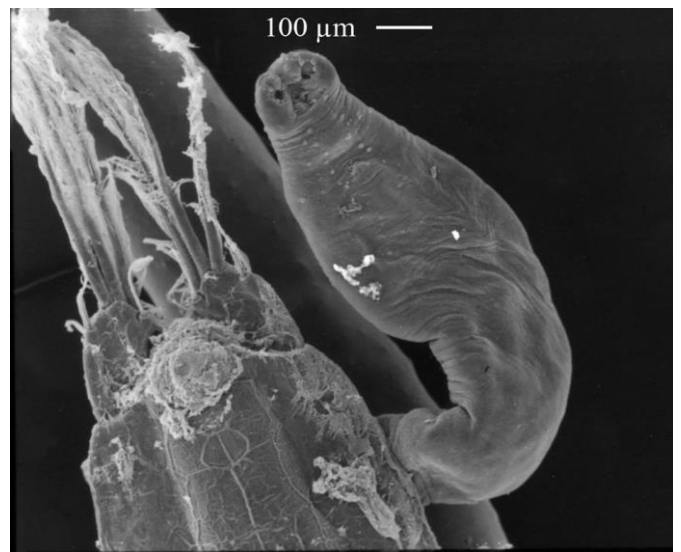
Copepoder i familien Caligidae er ofte vert for *Udonella* sp., en haptormakk som sitter på lusa, men parasitterer fisken (Kabata, 1973). Makkene sprer seg med luseverten. Beiting fra makken gjør antakelig liten skade på fisken, i forhold til beiting fra lus (se kapittel 6.1).

## 6 Symbionter

Symbionter er organismer som lever på eller i lusa, og bruker lusa som substrat for feste, transport eller vert. Hvis lusa tar skade av denne organismen kalles symbiosen for parasittisme, hvis ikke er det en mutualisme (begge har fordel) eller en kommensialisme (én har fordel, den andre påvirkes ikke). Skottelus har flere symbionter, de fleste er kommensaler.

### 6.1 *Udonella caligorum*

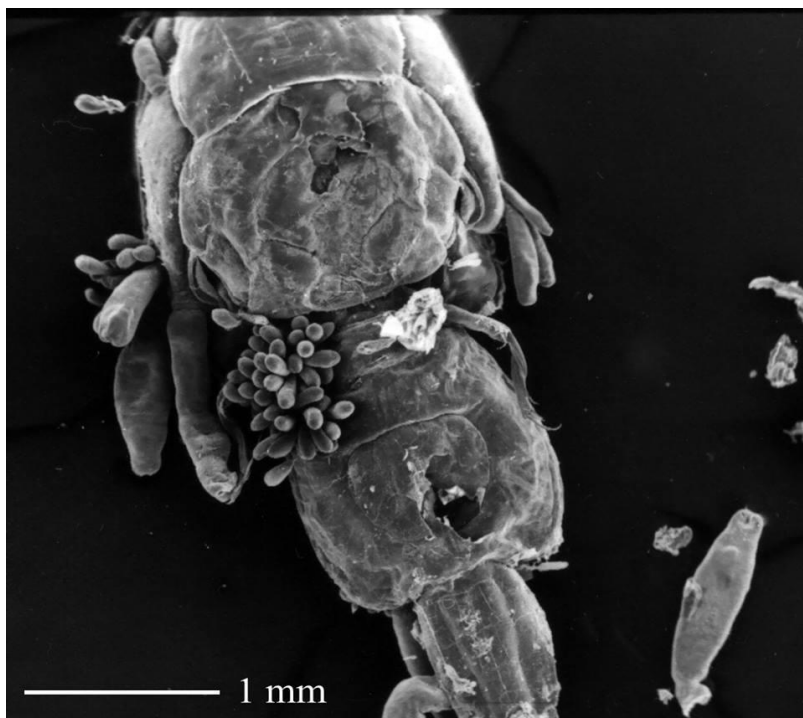
*Udonella caligorum* (Figur 15) tilhører klassen Monogenea, som på norsk kalles haptormakk. I motsetning til andre Monogenea, som utvikler cilierte, frittsvømmende oncomiracidielarver i eggene, klekkes *Udonella* spp. som en miniatyrgave av de voksne, og trenger derfor ikke mellomverter. *Udonella*-artene lever festet til copepoder som er parasittiske på fisk, som regel i familien Caligidae (Kabata, 1973). Haptormakkene spiser slim og epidermisceller direkte fra fisken (Halton & Jennings, 1965). Den er derfor en fiskeparasitt og ikke en hyperparasitt, som noen trodde tidligere (Marín, Sepúlveda, Carvajal & George-Nascimento, 2002). *Udonella*-artene bruker lus til feste, transport og yngleplass. Denne symbiosen er en kommensialisme og *Udonella australis* fører ikke til lavere fekunditet eller dårligere overlevelse hos luselarver (Marín et al., 2002). Histologisk er det ikke sett vevsendringer hos *C. rogercresseyi* som kan tyde på at makken påfører lusa skade (Carvajal, Ruiz & Sepúlveda, 2001).



Figur 15: En *U. caligorum* på skottelus fra rognkjeks. Målestokk i mikrometer. TEM: Egil Karlsbakk

Makken har egne områder på fisken for voksne og for egglegging og -klekking (Kabata, 1973; Marín et al., 2002). *U. caligorum* på skottelus bruker bakkroppen og eggsekkene til egglegging og klekking, mens voksne sitter dorsalt og lateralt på cephalothorax (Figur 16) (Kabata, 1973). *Udonella* sp. i Chile viser en klar preferanse for hunnlus av arten *C. rogercresseyi* (Marín et al., 2002).





Figur 16: Voksen skottelus med *U. caligorum*. Eggklaser sees mellom cephalothorax og genitalsegmentet og flere voksne makk henger på sidene av cephalothorax. Målestokk i millimeter. TEM: Egil Karlsbakk

Spredning av *U. caligorum* blir antatt å skje ved vertshopping hos lus, og skottelus kan være særlig viktig, da makken har vært funnet på frittsvømmende lus. Det har tidligere vært foreslått at klekkingen av *U. caligorum* og skottelus har vært synkronisert, at infeksjon av nauplius-larver skjer direkte ved klekking og at makken spres med nye generasjoner av lus. En nyklekket *U. caligorum* og en nauplius er omtrent like store

og det er usannsynlig at makken vil kunne beholde festet hvis den sitter på en luselarve som skal gjennom flere skallskifter. Det er derfor mer sannsynlig at *U. caligorum* spres ved å hoppe mellom voksne lus på samme fisk (Kabata, 1973).

## 6.2 Andre symbionter

Freeman (2002) undersøkte lus i Skottland for symbionter. Han undersøkte hovedsakelig lakselus, men de eksemplarene av skottelus som ble funnet hadde de samme symbiontene som lakselus i samme område, men i mindre antall. Han fant foruten *Udonella* sp.; alger, cyanobakterier (blågrønnalger), sopp og ciliater. Ciliatene omfattet blant annet flere arter suctorier i slekten *Ephelota*. Disse symbiontene gjør antakelig ikke særlig skade på lusa selv om det kan tenkes at større mengder *Udonella* sp. eller alger kan redusere svømmeevnen (Freeman, 2002).

## 7 Behandling

Mange faktorer må tas med i betraktningen når en skal velge behandlingsmetode mot lus: (a) dens evne til å fjerne lus, (b) stresset den påfører fisken, (c) kostnad, (d) HMS for ansatte, (e) dens effekt på miljøet, (f) markedsføringstillatelse, (g) tilgjengelighet og (h) arbeidsomfang ved utførelse av behandlingen (Costello, 1993). Under det første punktet må en vurdere metoden opp mot hvilke stadier den aktuelle behandlingsmetoden fungerer mot. Er det i hovedsak mobile stadier som fjernes, vil det være behov for ytterligere behandlinger innen noen uker, når chalimus-larvene har utviklet seg til mobile stadier. Det er også viktig å ta hensyn til resistens. Behandlinger er som regel ikke 100% effektive, noen lus vil kunne overleve. Gjentatte behandlinger i samme område med samme legemiddel, kan derfor føre til utvikling av resistens; de mest motstandsdyktige lusene overlever og gir opphav til neste generasjon. Det er derfor viktig å variere behandlingsmetoden og teste for resistens før valg av legemiddel. Under punkt c er det viktig å se på hele kostnaden ved behandlingen, dette inkluderer tapt tilvekst, økt dødelighet, sannsynlig behov for gjentatte behandlinger mm. Punkt f er kun aktuelt for behandlinger med legemidler. Når det gjelder kjemiske behandlinger er effekten i hovedsak lik hos skottelus og lakselus, men fordi skottelus forflytter seg mellom fisk, skjer reinfeksjon hurtig og det er vanskeligere å anslå korrekt behandlingstidspunkt og effekt av behandlingen, enn for lakselus (Wootten et al., 1982). Skottelus vil, på grunn av vertshopping, kunne velge fisk som ikke har spist medisinfôr, noe som fører til at taperfisk og rensefisk (spesielt rognkjeks) blir «oppsamlerfisk» for lus, da det ikke finnes eget medisinfôr til rensefisk. Farmakokinetikken og toksisiteten til legemidlene som brukes mot lus er lite kjent for andre arter enn laks, f. eks. rognkjeks (Karlsbakk pers. med.).

### 7.1 Badebehandling

Ved en badebehandling brukes en helpresenning rundt merda, eller fisken pumpes over i en brønnbåt med lukket brønn. Før en badebehandling må fisken sultes, blant annet for å redusere oksygenforbruket under behandlingen. Under behandlingen er det mye håndtering som kan påføre fisken fysiske skader. Brukes brønnbåt blir pumpingen en ekstra belastning for fisken. En badebehandling er meget stressende for fisken og kortisolnivået øker betraktelig (Bjordal, Fernö, Furevik & Huse, 1988). Ved bruk av presenning har en dårlig kontroll med volumet, og dermed dosering, og det kan derfor være vanskelig å få korrekt terapeutisk dose. Behandlingen er tidkrevende og utføres gjerne over flere dager for å få behandlet et helt anlegg. Det er derfor mulighet for smitte fra ubehandlet til behandlet fisk.

### 7.1.1 Organofosfater

Organofosfatene er fosforsyreestere med en hemmende virkning på enzymet acetylcholinesterase, et viktig enzym i nervesynapser. Hemming av enzymet fører til at acetylcholin, en transmittorsubstans, ikke brytes ned. Dette gir overstimulering av nerven og til slutt lammelse (Horsberg & Samuelsen, 1999).

Azamethiphos kan ha god effekt mot voksne skottelus, men det har vært sett ulik sensitivitet i ulike lusegrupper (Roth, Richards, Dobson & Rae, 1996). Roth et al. (1996) skiller derimot lite på lakselus og skottelus og det er vanskelig å vite om den reduserte sensitiviteten gjelder både lakselus og skottelus, eller om en av artene sto for forskjellen de så i sensitivitet.

Dichlorvos har meget god effekt mot voksne skottelus. Behandlingen har derimot liten effekt på rekrutteringen av nye larver og dette skyldes antakelig at en stor del av larvene rekrutteres fra utenfor anlegget og det vil derfor være vanskelig å kontrollere rekrutteringen ved å behandle mot voksne lus i anlegget. Det er ikke rapportert om resistens hos skottelus mot dichlorvos (Bron, Sommerville, Wootten & Rae, 1993). Dichlorvos har et mindre terapeutisk vindu enn azamethiphos (Roth et al., 1996) og er ikke lenger tilgjengelig i Norge.

### 7.1.2 Pyretroider

Pyretroider er syntetiske analoger til pyretriner, et vanlig brukt insekticid som finnes naturlig i krysantemumplanten (*Chrysanthemum cinerariaefolium*). Pyretroider hindrer at Na<sup>+</sup>-kanalene i nervecellene lukkes etter depolarisering. Nervecellene kan da ikke repolariseres og dette fører til koordinasjonssvikt, hyperaktivitet, paralys og død (Horsberg & Samuelsen, 1999).

Hogans (1994) rapporterte om 76-99% reduksjon av voksne skottelus etter en 1-times badebehandling med 0,01 g L<sup>-1</sup> pyrethrin. Lusa ble fjernet fra fisken, men overlevde, og noen lus levde inntil 7 dager etter behandling. Behandlingen hadde ingen effekt mot chalimus, verken dødelighet eller redusert utvikling ble observert, inntil 5 dager etter behandling.

Det er rapportert om nedsatt følsomhet for pyretroider hos lakselus og *C. rogercresseyi* (Aaen, Helgesen, Bakke, Kaur & Horsberg, 2015; Helgesen, Bravo, Sevatdal, Mendoza & Horsberg, 2014).

### 7.1.3 Hydrogenperoksid

Hydrogenperoksid er et sterkt oksidasjonsmiddel og i konsentrerte løsninger er det sterkt etsende. Under innflytelse av en katalysator (for eksempel enzymet katalase, varme eller metaller) spaltes hydrogenperoksid til vann og oksygen-gass. Når hydrogenperoksid spaltes inne i vev, for eksempel i lakselus, sprenges vevsstrukturene fra hverandre og parasitten ramler av fisken. En kan i blant finne gassbobler i lus etter behandling. Ofte vil ikke lusa bli drept av behandlingen og den kan senere feste seg på fisken igjen (Horsberg & Samuelsen, 1999). Toksisiteten for fisken øker med økende temperatur, konsentrasjon og behandlingstid (MacKinnon, 1997). Maksimum anbefalt sjøtemperatur ved behandling er 13-14°C (Bruno & Raynard, 1994; Horsberg & Samuelsen, 1999). Behandlingen fjerner hovedsakelig voksne lus, men også noen chalimus-larver (MacKinnon, 1997).

I Chile var hydrogenperoksid mer effektivt mot *C. rogercresseyi*, enn emamectinbenzoat, på grunn av redusert følsomhet mot emamectin. Lusa døde likevel ikke av en behandling med 1,5 g L<sup>-1</sup> hydrogenperoksid i 20 minutter, og var i stand til å infisere ny fisk 30 minutter etter behandlingen (Bravo, Treasurer, Sepulveda & Lagos, 2010).

### 7.1.4 Ferskvann

Ferskvann førte til 100% dødelighet hos skottelus chalimus-larver på rød trommefisk (*Sciaenops ocellatus*) i Florida, og de anbefaler ferskvann som behandlingsmetode mot parasitten (Landsberg et al., 1991).

## 7.2 Oral behandling

Oral behandling gis i fôret og medfører ikke noe håndtering av fisken. Behandlingen er derfor meget skånsom. Ulempen er usikkerhet i dosering og at det er ikke mulig å kontrollere mengden legemiddel hver enkelt fisk inntar. De største og sterkeste fiskene vil få en stor dose, mens «tapere», som kanskje er kraftigst infisert, ikke får i seg tilstrekkelig mengde legemiddel.

### 7.2.1 Avermectiner

Emamectinbenzoat (Slice) tilhører gruppen Avermectiner og har vært det mest benyttede orale legemiddelet mot lakselus, og har også vist seg å være effektivt mot skottelus. Emamectinbenzoat har effekt mot både fastsittende og voksne skottelus på laks og den hindrer utvikling av lus som setter seg på fisken i en periode på opptil 55 dager etter behandling.

Behandlingen er effektiv på lave temperaturer og er vist å være mer effektiv mot skottelus enn hydrogenperoksid (Stone, Sutherland, Sommerville, Richards & Varma, 2000). I 2005 ble en gruppe torsk infisert med skottelus behandlet med Slice vet. 10 mg kg<sup>-1</sup> fra Skretting. Premiksen med emamectinbenzoat var coatet på laksefôr. Det ble fôret ut 0,5% av biomassen daglig i 7 påfølgende dager, slik det benyttes til laksefisk. Fisken tok til seg fôret og appetitten økte kort tid etter medisineringsen, på tross av fallende sjøtemperatur. Skadene på fisken forsvant etter omtrent 2 uker og det så ut som Slice hadde god effekt mot skottelus også hos torsk (Nygaard, 2005). Samme dosering viste seg effektiv mot *C. curtus* på torsk, og effekten av behandlingen varte i minimum 5 uker (Hamre, Lunestad, Hannisdal & Samuelsen, 2011). Om lusene døde av behandlingen eller bare slapp taket er ikke kjent, men det er rimelig å anta at skottelus slipper taket og finner en ny vert når miljøet blir toksisk.

Myklebust (2017) presenterte erfaringer fra behandling med Slice mot skottelus på laks i Finnmark. Hun observerte at lusene hoppet av fisken som spiste medisinfôr, og hoppet over på taperfisk som ikke spiste. Disse fikk da fantastiske skottelusintensiteter, men kunne fiskes ut og lusene fjernes på den måten. Myklebust (2017) ga også Slice til rognkjeks, med samme styrke som laksefôret. Det ble fôret med Slice i én uke, deretter én ukes pause, så fôring med Slice i ytterligere 2 uker. Dette ga god effekt. Hun så ingen negative effekter på rognkjeks og mener at Slice sannsynligvis er trygg å bruke på rognkjeks, men at laksen må behandles samtidig.

Det er sett redusert sensitivitet for emamectinbenzoate hos lakselus i Canada og Skottland (Jones, Hammell, Gettinby & Revie, 2013; Lees, Baillie, Gettinby & Revie, 2008) og hos *C. rogercresseyi* i Chile (Sandra Bravo, Sevatdal & Horsberg, 2008). Det er foreløpig ikke meldt om redusert sensitivitet hos skottelus.

Ivermectin er et annet avermectin som har gitt god effekt på laks som har vært kraftig infisert av skottelus (O'Halloran & Coombs, 1993). Ivermectin er ikke tilgjengelig i Norge.

### 7.2.2 Kitinsyntesehemmere

Teflubenzuron og diflubenzuron er kitinsyntesehemmere som blokkerer normal produksjon av kitin, en viktig bestanddel i skallet til krepsdyr. Ved å hindre skalldannelse, vil en hindre utviklingen av luselarver, som trenger å skifte skall. Behandlingen virker derfor kun på fastsittende og preadulte lus (Horsberg & Samuelsen, 1999).

Kitinsyntesehemmere er effektivt mot lakselus (Branson, Rønsberg & Ritchie, 2000; Campbell, Hammell, Dohoo & Ritchie, 2006). Hos skottelus, som ikke har preadulte stadier, vil behandlingen kun ha effekt på de fastsittende chalimus-larvene. Disse kan ikke hoppe av verten når miljøet blir toksisk, slik voksne skottelus kan. En kan derfor anta at behandlingen vil ha god effekt mot skottelus, men det er ikke gjort studier på effekten av kitinsyntesehemmere på skottelus.

Det er ikke rapportert om redusert følsomhet for kitinsyntesehemmere hos noen lusearter (Aaen et al., 2015).

### 7.3 Bruk av rensefisk som biologisk kontroll av skottelus

Rensefisker er utbredt i naturen. Mindre fisk spiser parasitter, dødt vev, slim og noen ganger blod, fra større fisk, som for eksempel hai og rokker. Rensefisk finnes både i ferskvann og saltvann, og forholdet er mutualistisk; rensefisken får mat og verten blir rensset (Grutter, 2010). De første forsøkene med leppefisk som lusespiser ble satt i gang i Bergen i 1987. Rognkjeks og fem arter leppefisk kan spise lus av laks i fangenskap; bergnebb (*Ctenolabrus rupestris*), grasgylt (*Centrolabrus exoletus*), blåstål og rødnebb (*Labrus mixtus*), berggylt (*Labrus berggylta*) og grønngylt (*Symphodus melops*) (Bjordal, 1992; Kvenseth, 1993).

De fleste studier på rensefiskens effektivitet dreier seg om lakselus. Erfaringer fra rognkjeks i Finnmark viser at rognkjeks spiser skottelus, men at den er ivrigere på å plukke lus av hverandre, enn av laksen (Myklebust, 2017). Leppefisk har vært rapportert å være ineffektiv mot skottelus (Treasurer, 1996). Tully, Daly, Lysaght, Deady og Varian (1996) observerte imidlertid at grasgylt er ivrig på å spise skottelus, mens berggylt ikke spiste lus i småskalaforsøk. Tully et al. (1996) konkluderte likevel med at heller ikke grasgylt kan brukes til biologisk kontroll av skottelus i oppdrett av laks, fordi effektiviteten på rensefisken synker når skalaen på forsøket øker. Grasgylt vil altså ikke fungere i merd. Deady, Varian og Fives (1995) observerte at bergnebb og grønngylt klarte å kontrollere forekomsten av lus, men de skiller ikke på lakselus og skottelus, og det er derfor ikke mulig å si om det var forskjell i kontrollen med de to luseartene. Rensefisken spiser helst de største lusene (Tully et al., 1996), noe som kan forklare en eventuell forskjell i rensefiskens preferanse for de to luseartene.

## 8 Forebygging

### 8.1 Avl for resistent laks

Hvis det er individuelle forskjeller hos fisken som gjør at noen individer er mer mottakelige for lus enn andre, kan en tenke seg at dette kan benyttes i avl. Hvis en avler på individer som er lite mottakelige for lus, kan en få frem en fisk som er mer motstandsdyktig mot infeksjon. Gjentakende infeksjoner hos atlantisk laks med lakselus fører ikke til lavere infeksjonsnivå ved senere smitte (Glover, Nilsen & Skaala, 2004), selv om en infeksjon stimulerer til genetisk motstand (Kolstad, Heuch, Gjerde, Gjedrem & Salte, 2005). Det er store genetiske forskjeller i individers motstandsevne mot lakselus (Kolstad et al., 2005) og skottelus (Mustafa & Mackinnon, 1999), og målrettet avl vil kunne redusere luseproblemet i akvakultur og spare næringen mye penger, i form av mindre avlusning, og tapt tilvekst og dødelighet som avlusning fører med seg. AquaGen tilbyr i dag lakserogn med genmarkører (QTL-er) mot lakselus, og rogn som har gjennomgått genomisk seleksjon mot lus (2. generasjon), der 55 000 genmarkører benyttes (AquaGen, 2018). Det er ikke kjent om fisk som har høy genetisk motstandsevne mot lakselus også har motstand mot skottelus.

### 8.2 Vaksine

En vaksine simulerer en førstegangsinfeksjon med et patogen, og stimulerer det spesifikke immunforsvaret. Ved en eventuell naturlig infeksjon senere, vil den utløse en hurtigere og sterkere sekundærrespons, så patogenet bekjempes mer effektivt. Dette innebærer både det humorale og det cellulære immunforsvaret. Som nevnt i kapittel 5.4 er det cellulære immunforsvaret viktigere enn det humorale, i bekjempelsen av lus (Johnson & Albright, 1992a). MacKinnon (1993) påviste ikke en spesifikk humoral respons hos laks og røye ved en naturlig infeksjon med skottelus. Laks og røye eksperimentelt injisert med proteinekstrakt fra skottelus produserte heller ikke antistoffer mot lusas antigener, men både laksen og røya som ble immunisert, fikk færre lus enn kontrollgruppa, da de ble utsatt for en naturlig infeksjon med skottelus (Mustafa et al., 1997). Det ble identifisert 31 antigener fra immunisert kanin og omtrent samme antall fra ørret injisert med et proteinekstrakt fra lakselus (Grayson et al., 1991). Fiskens evne til å produsere antistoff avhenger av konsentrasjon av antigenet, bruk av adjuvans, temperatur, administrasjonsmetode av antigen og fiskens fysiske status (Speed & Pauley, 1985). Mustafa et al. (1997) brukte mindre mengde protein og en annen adjuvans. Grayson et al. (1991) ga i tillegg booster-doser tre og seks uker etter første injeksjon. Ut i fra studien til Mustafa et al. (1997) vil det være mulig å booste fiskens immunforsvar, slik at den blir mer

motstandsdyktig mot skottelus, men de sier ingen ting om langtidsvirkningen eller mekanismen bak virkningen til «vaksinen».

### 8.3 Brakklegging

Brakklegging og samarbeid mellom lokaliteter i samme fjordsystem, kan utsette behovet for behandling mot caligider (spesielt lakselus) (Grant & Treasurer, 1993), men Treasurer (1998) og Revie et al. (2002) mener at brakklegging har liten eller ingen effekt på kontrollen med skottelus, fordi smitten kommer direkte fra villfisk.

### 8.4 Luseskjørt

Myklebust (2017) gjorde noen erfaringer med luseskjørt og skottelus i Finnmark. De fikk store påslag med skottelus på laks og rognkjeks, på tross av luseskjørt. Etter en Slice-kur måtte de hale opp luseskjørtene, for å få lusa som hang i de øverste 2-3 meterne av vannsøylen ut av merdene, og det er sannsynlig at skjørtene gjorde situasjonen verre.



## 9 Viktigste kunnskapshull

Mye av forskningen på skottelus er fra Skottland, Irland og Canada. Dette skyldes få problemer med skottelus i Norge, mest begrenset til Finnmark. Arten representerer også et problem på rognkjeks, og var tidligere en plage hos torsk og kveite i merd. Det er derfor et behov for mer kunnskap om denne arten i norske oppdrettsforhold og spesielt aktuelt er kunnskap om hvordan en skal håndtere problemet med skottelus på rognkjeks. Det trengs mer forskning før en kan slå fast om *C. elongatus* er én art eller om de ulike genotypene representerer ulike, nært beslektede arter. Er det to eller flere arter vil mye av det vi vet om skottelus i dag måtte revurderes og dette vil kunne få betydning for bekjempelse av parasitten. Regelverket i Norge omfatter kun *L. salmonis* på laksefisk, men det kan bli behov for å endre dette til å omfatte *C. elongatus* og rensefisk.

Skottelus utgjør i dag sjelden et problem på laks og det er svært uvanlig å behandle laks mot skottelus. De siste årene har flere mekaniske metoder for avlusning blitt tatt i bruk mot lakselus; spyling, varmt vann (Thermolicer), børsting (SkaMik) m.fl., men en kjenner ikke effekten disse metodene har mot skottelus. Metoder for å hindre påslag eller fjerne lus i merden, som skjørt og laser (Stingray), har foreløpig heller ingen dokumentert effekt mot skottelus. I Norge er skottelus først og fremst et problem på rognkjeks i nord, men det er lite som er kjent rundt avlusning av rognkjeks, verken når det gjelder medikamentell behandling eller mekaniske metoder. Behovet for å avluse rognkjeks (Myklebust, 2017) og torsk (Nygaard, 2005) mot skottelus har allerede oppstått, men det vil være behov for mer dokumentasjon rundt metodene for avlusning mot skottelus, spesielt på laks og rognkjeks.

## Litteraturliste

- Aaen, S. M., Helgesen, K. O., Bakke, M. J., Kaur, K. & Horsberg, T. E. (2015). Drug resistance in sea lice: a threat to salmonid aquaculture. *Trends in Parasitology*, 31, 72-81. doi: <https://doi.org/10.1016/j.pt.2014.12.006>
- Andersen, K. Å. (2006). *Effekten av forskjellig saltholdighet på overlevelsen og adferden hos copepodittstadiet til Caligus elongatus*. (MSc). Universitetet i Oslo
- AquaGen. (2018). <https://aquagen.no/produkter/lakserogn/produktoversikt-20162017/>. Sett 04.04.2018
- Baird, W. (1850). *The Natural History of the British Entomostraca*. London: The Ray Society.
- Berland, B. (1993). Salmon lice on wild salmon (*Salmo salar* L.) in western Norway. I: *Pathogens of wild and farmed fish: sea lice* (red. G. A. Boxshall & D. Defaye), ss. 99-113. New York: Ellis Horwood.
- Bjordal, Å. (1992). Cleaning symbiosis as an alternative to chemical control of sea lice infestation of Atlantic salmon. *World Aquaculture Workshops; No. 4*.
- Bjordal, Å., Fernö, A., Furevik, D. M. & Huse, I. (1988). Effects on salmon (*Salmo salar*) from different operational procedures in fish farming. *International Council for the Exploration of the Sea, Council Meeting 1988/F: 16*
- Björck, W. (1916). Om pelagisk förekomst av *Caligus rapax* M. Edw. i Skagerack och Kattegatt. *Meddelanden från Göteborgs Muset Zoollogiska Afdeling*, 8, 1-6.
- Bjørn, P. A. & Finstad, B. (1997). The physiological effects of salmon lice infection on sea trout post smolts. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 73, 60-72.
- Brandes, C. H. (1956). *Caligus arcticus* n.sp., ein parasitischer Copepode auf *Trachypterus arcticus* Brünnich. Institut für Meeresforschung in Bremerhaven. <https://doi.org/10.2312/reports-ifm-bhv.1956.4.171>
- Branson, E. J., Rønsberg, S. S. & Ritchie, G. (2000). Efficacy of teflubenzuron (Calicide®) for the treatment of sea lice, *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer 1838), infestations of farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture Research*, 31, 861-867. doi: doi:10.1046/j.1365-2109.2000.00509.x
- Bravo, S., Sevatdal, S. & Horsberg, T. E. (2008). Sensitivity assessment of *Caligus rogercresseyi* to emamectin benzoate in Chile. *Aquaculture*, 282, 7-12. doi: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.06.011>

- Bravo, S., Treasurer, J., Sepulveda, M. & Lagos, C. (2010). Effectiveness of hydrogen peroxide in the control of *Caligus rogercresseyi* in Chile and implications for sea louse management. *Aquaculture*, 303, 22-27. doi: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.03.007>
- Bron, J. E., Sommerville, C., Wootten, R. & Rae, G. H. (1993). Influence of treatment with dichlorvos on the epidemiology of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837) and *Caligus elongatus* Nordmann, 1832 on Scottish salmon farms. I: *Pathogens of wild and farmed fish: sea lice* (red. G. A. Boxshall & D. Defaye), ss. 263-274. New York: Ellis Horwood.
- Bruno, D. W. & Raynard, R. S. (1994). Studies on the use of hydrogen peroxide as a method for the control of sea lice on Atlantic salmon. *Aquaculture International*, 2, 10-18.
- Bruno, D. W. & Stone, J. (1990). The role of saithe, *Pollachius virens* L., as a host for the sea lice, *Lepeophtheirus salmonis* Krøyer and *Caligus elongatus* Nordmann. *Aquaculture*, 89, 201-207.
- Campbell, P. J., Hammell, K. L., Dohoo, I. R. & Ritchie, G. (2006). Randomized clinical trial to investigate the effectiveness of teflubenzuron for treating sea lice on Atlantic salmon. *Diseases of Aquatic Organisms*, 70, 101-108.
- Carvajal, J., Ruiz, G. & Sepúlveda, F. (2001). Symbiotic relationship between *Udonella* sp. (monogenea) and *Caligus rogercresseyi* (copepoda), a parasite of the Chilean rock cod *Eleginops maclovinus*. *Archivos de Medicina Veterinaria*, 33, 31-36.
- Connors, B. M., Juarez-Colunga, E. & Dill, L. M. (2008). Effects of varying salinities on *Lepeophtheirus salmonis* survival on juvenile pink and chum salmon. *Journal of Fish Biology*, 72, 1825-1830. doi: 10.1111/j.1095-8649.2008.01839.x
- Costello, M. J. (1993). Review of methods to control sea lice (Caligidae: Crustacea) infections on salmon (*Salmo salar*) farms. I: *Pathogens of wild and farmed fish: sea lice* (red. G. A. Boxshall & D. Defaye), ss. 219-252. New York: Ellis Horwood.
- Costello, M. J. (2006). Ecology of sea lice parasitic on farmed and wild fish. *Trends in Parasitology*, 22, 475-483.
- Crawford, P. & Daborn, G. R. (1986). Seasonal variations in body size and fecundity in a copepod of turbid estuaries. *Estuaries*, 9, 133-141. doi: 10.2307/1351946
- Dawson, L. H. J. (1998). The physiological effects of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) infections on returning post-smolt sea trout (*Salmo trutta* L.) in western Ireland, 1996. *International Council for the Exploration of the Sea, Journal of Marine Science*, 55, 193-200. doi: 10.1006/jmsc.1997.0358
- Deady, S., Varian, S. J. A. & Fives, J. M. (1995). The use of cleaner-fish to control sea lice on two Irish salmon (*Salmo salar*) farms with particular reference to wrasse behaviour in salmon cages. *Aquaculture*, 131, 73-90. doi: [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(94\)00331-H](https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)00331-H)

- Fast, M. D., Johnson, S. C., Eddy, T. D., Pinto, D. & Ross, N. W. (2007). *Lepeophtheirus salmonis* secretory/excretory products and their effects on Atlantic salmon immune gene regulation. *Parasite Immunology*, 29, 179-189. doi: 10.1111/j.1365-3024.2007.00932.x
- Fast, M. D., Muise, D. M., Easy, R. E., Ross, N. W. & Johnson, S. C. (2006). The effects of *Lepeophtheirus salmonis* infections on the stress response and immunological status of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Fish and Shellfish Immunology*, 21, 228-241. doi: 10.1016/j.fsi.2005.11.010
- Finstad, B., Bjørn, P. A. & Nilsen, S. (1995). Survival of salmon lice, *Lepeophtheirus salmonis* Krøyer, on Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in fresh water. *Aquaculture Research*, 26, 791-795. doi: 10.1111/j.1365-2109.1995.tb00871.x
- Firth, K. J., Johnson, S. C. & Ross, N. W. (2000). Characterization of proteases in the skin mucus of Atlantic salmon (*Salmo salar*) infected with the salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis*) and in whole-body louse homogenate. *Journal of Parasitology*, 86, 1199-1205. doi: 10.1645/0022-3395(2000)086[1199:copits]2.0.co;2
- Freeman, M. (2002). *Potential biological control agents for the salmon louse Lepeophtheirus salmonis (Krøyer, 1837)*. (PhD). University of Stirling
- Frey, H. & Leuckart, R. (1847). *Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere mit besonderer Berücksichtigung der Fauna des norddeutschen Meeres*. Friedrich Vieweg und Sohn, Braunschweig.
- Gargan, P., Karlsbakk, E., Coyne, J., Davies, C. & Roche, W. (2016). Sea lice (*Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus*) infestation levels on sea trout (*Salmo trutta* L.) around the Irish Sea, an area without salmon aquaculture. *International Council for the Exploration of the Sea, Journal of Marine Science*, 73, 2395-2407. doi: doi:10.1093/icesjms/fsw044
- Glover, K. A., Nilsen, F. & Skaala, Ø. (2004). Individual variation in sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*) infection on Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 241, 701-709. doi: https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.07.030
- Grant, A. N. & Treasurer, J. W. (1993). The effects of fallowing on caligid infestations on farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in Scotland. I: *Pathogens of wild and farmed fish: sea lice* (red. G. A. Boxshall & D. Defaye), ss. 255-260. New York: Ellis Horwood.
- Gravil, H. (1996). *Studies on the biology and ecology of the free swimming larval stages of Lepeophtheirus salmonis (Kroyer, 1838) and Caligus elongatus nordmann, 1832 (Copepoda: Caligidae)*. (PhD). University of Stirling
- Grayson, T. H., Jenkins, P. G., Wrathmell, A. B. & Harris, J. E. (1991). Serum responses to the salmon louse, *Lepeophtheirus salmonis* (Kroyer, 1838), in naturally infected salmonids and immunised rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), and rabbits. *Fish & Shellfish Immunology*, 1, 141-155. doi: https://doi.org/10.1016/S1050-4648(06)80014-8

- 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. doi: doi:10.1111/j.1095-8649.1996.tb01813.x
- Grutter, A. S. (2010). Cleaner fish. *Current Biology*, 20, 547-549. doi: 10.1016/j.cub.2010.04.013
- Gunnarsson, G. S., Blindheim, S., Karlsbakk, E., Plarre, H., Imsland, A. K., Handeland, S., Sveier, H. & Nylund, A. (2017). *Desmozoon lepeophtherii* (microsporidian) infections and pancreas disease (PD) outbreaks in farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture*, 468, 141-148. doi: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.09.035>
- Hahnenkamp, L. & Fyhn, H. (1985). The osmotic response of salmon louse, *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae), during the transition from sea water to fresh water. *Biochemical, Systemic and Environmental Physiology*, 155, 357-365. doi: 10.1007/BF00687479
- Halton, D. W. & Jennings, J. B. (1965). Observations on the nutrition of monogenetic trematodes. *Biological Bulletin*, 129, 257-272. doi: 10.2307/1539843
- Hamadi, M. N. (2011). *Desmozoon lepeophtherii* as a pathogen in Norwegian salmon aquaculture. (MSc). Universitetet i Bergen
- Hamre, L. A., Lunestad, B. T., Hannisdal, R. & Samuelsen, O. B. (2011). An evaluation of the duration of efficacy of emamectin benzoate in the control of *Caligus curtus* Müller infestations in Atlantic cod, *Gadus morhua* L. *Journal of Fish Diseases*, 34, 453-457. doi: 10.1111/j.1365-2761.2011.01256.x
- Heegaard, P. E. (1943). Parasitic copepods mainly from tropical and Antarctic seas. *Arkiv för Zoologi*, 34A, 1-37.
- Helgesen, K. O., Bravo, S., Sevatdal, S., Mendoza, J. & Horsberg, T. E. (2014). Deltamethrin resistance in the sea louse *Caligus rogercresseyi* (Boxhall and Bravo) in Chile: bioassay results and usage data for antiparasitic agents with references to Norwegian conditions. *Journal of Fish Diseases*, 37, 877-890. doi: doi:10.1111/jfd.12223
- Heuch, P. A., Knutsen, J. A., Knutsen, H. & Schram, T. (2002). Salinity and temperature effects on sea lice over-wintering on sea trout (*Salmo trutta*) in coastal areas of the Skagerrak. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 82, 887-892.
- Heuch, P. A., Nordhagen, J. R. & Schram, T. A. (2000). Egg production in the salmon louse [*Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer)] in relation to origin and water temperature. *Aquaculture Research*, 31, 805-814. doi: doi:10.1046/j.1365-2109.2000.00512.x
- Heuch, P. A. & Schram, T. A. (1999). Crustacea (krepsdyr). I: *Fiskehelse og fiske sykdommer* (red. T. Poppe), ss. 219-228. Oslo: Universitetsforlaget

- Heuch, P. A., Øines, O., Knutsen, J. A. & Schram, T. A. (2007). Infection of wild fishes by the parasitic copepod *Caligus elongatus* on the south east coast of Norway. *Diseases of Aquatic Organisms*, 77, 149-158.
- Hodneland, K. & Nylund, A. (1997). Molekylær fylogeni for utvalgte parasittiske copepodar basert på sekvensanalyser av 18S rRNA. *Paper presentert på Fiske- og Dyrehelsemøtet 1997, Sundvolden Hotel 27.-29. Januar 1997.*
- Hogans, W. E. (1994). Efficacy of the Salmon Health Consortium Pyrethrin Spray for the treatment of sea lice (*Caligus elongatus*) on cultured Atlantic salmon (*Salmo salar*) in marine waters of the Lower Bay of Fundy, *Report prepared for the Salmon Health Consortium, Ottawa, Canada: 4 ss*
- Hogans, W. E. & Trudeau, D. J. (1989a). *Caligus elongatus* (Copepoda: Caligoida) from Atlantic salmon (*Salmo salar*) cultured in marine waters of the Lower Bay of Fundy. *Canadian Journal of Zoology*, 67, 1080-1082.
- Hogans, W. E. & Trudeau, D. J. (1989b). Preliminary studies on the biology of sea lice, *Caligus elongatus*, *Caligus curtus* and *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligoida) parasitic on cage-cultured salmonids in the lower Bay of Fundy. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1715
- Horsberg, T. E. & Samuelsen, O. B. (1999). Behandling. I: *Fiskehelse og fiskesykdommer* (red. T. Poppe), ss. 324-338. Oslo: Universitetsforlaget
- Iversen, M. & Eliassen, R. A. (2012). Stressovervåkning av settefiskproduksjonen i Mainstream Norway AS 2009-2011: stresskartlegging av laksesmolt (*Salmo salar* L.), og effekten av stressreducerende tiltak på stressnivå, dyrevelferd og produksjonsresultatet. *UiN-rapport nr 5/2012. 54 pp. Bodø: Universitetet i Nordland.*
- Jackson, D., Deady, S., Hassett, D. & Leahy, Y. (2000). *Caligus elongatus* as parasites of farmed salmonids in Ireland. *Contributions to Zoology*, 69, 65-70.
- Jakob, E., Barker, D. E. & Garver, K. A. (2011). Vector potential of the salmon louse *Lepeophtheirus salmonis* in the transmission of infectious haematopoietic necrosis virus (IHNV). *Diseases of Aquatic Organisms*, 97, 155-165. doi: 10.3354/dao02414
- Johnsen, S. & Albright, L. (1992a). Comparative susceptibility and histopathology of the response of naive Atlantic, Chinook and Coho salmon to experimental-infection with *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda, Caligidae). *Diseases of Aquatic Organisms*, 14, 179-193
- Johnson, S. & Albright, L. (1992b). Effects of cortisol implants on the susceptibility and the histopathology of the responses of naive Coho salmon *Oncorhynchus kisutch* to experimental infection with *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae). *Diseases of Aquatic Organisms*, 14, 195-205

- Jones, J. B. (1988). New Zealand parasitic Copepoda; genus *Caligus* Müller, 1785 (Siphonostomatoida: Caligidae). *New Zealand Journal of Zoology*, 15, 397-413. doi: 10.1080/03014223.1988.10422966
- Jones, P. G., Hammell, K. L., Gettinby, G. & Revie, C. W. (2013). Detection of emamectin benzoate tolerance emergence in different life stages of sea lice, *Lepeophtheirus salmonis*, on farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Diseases*, 36, 209-220. doi: 10.1111/jfd.12022
- Kabata, Z. (1973). Distribution of *Udonella caligorum* Johnston, 1935 (Monogenea: Udonellidae) on *Caligus elongatus* Nordmann, 1832 (Copepoda: Caligidae). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 30, 1793-1798.
- Kabata, Z. (1979). *Parasitic Copepoda of British fishes*. London: The Ray Society.
- Kabata, Z. (1992). *Copepods parasitic on British fishes (47)*. London: The Ray Society.
- Kaji, T., Venmathi Maran, B. A., Kondoh, Y., Ohtsuka, S., Boxshall, G. A. & Tsukagoshi, A. (2012). The lunule of caligid copepods: an evolutionarily novel structure. *Evolution and Development*, 14, 465-475. doi: 10.1111/ede.12000
- Karlsbakk, E. & Nilsen, F. (1993). Preliminær rapport: "Parasitter hos fisk i Norskehavet". *IFM Rapport*, 1993(25), 22 s.
- Karlsbakk, E., Nilsen, F. & Hodneland, K. (1994). The parasites of epipelagic lumpfish (*Cyclopterus lumpus* L.) in the Norwegian Sea. Indicators of biology? *Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology*, 4, 17-18.
- Karlsbakk, E., Otterlei, E., Høie, H. & Nylund, A. (2001). Parasites of cultured cod (*Gadus morhua*) postlarvae fed natural zooplankton. *Bulletin for the European Association of Fish Pathologists*, 21, 63-70.
- Karlsbakk, E., Skajaa, K. & Nylund, A. (2003). Parasites of cultured herring (*Clupea harengus*) larvae fed natural zooplankton. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists*, 23, 25-34.
- Kolstad, K., Heuch, P. A., Gjerde, B., Gjedrem, T. & Salte, R. (2005). Genetic variation in resistance of Atlantic salmon (*Salmo salar*) to the salmon louse *Lepeophtheirus salmonis*. *Aquaculture*, 247, 145-151. doi: <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.02.009>
- Krøyer, H. (1863). Bidrag til kundskab om snyltekrebsene. *Naturhistorisk Tidsskrift, Ser. 3*, 2, 75-320.
- Kvenseth, P. G. (1993). Use of wrasse to control salmon lice. I: *Fish Farming Technology* (red. Reinertsen, Dahle, Jørgensen & Tvinnereim), ss. 227-232. Rotterdam: Balkema.

- Lall, S. P., Paterson, W. D., Hines, J. A. & Adams, N. J. (1985). Control of bacterial kidney disease in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., by dietary modification. *Journal of Fish Diseases*, 8, 113-124. doi: 10.1111/j.1365-2761.1985.tb01192.x
- Landsberg, J. H., Vermeer, G. K., Richards, S. A. & Perry, N. (1991). Control of the parasitic copepod *Caligus elongatus* on pond-reared red drum. *Journal of Aquatic Animal Health*, 3, 206-209.
- Lees, F., Baillie, M., Gettinby, G. & Revie, C. W. (2008). The efficacy of emamectin benzoate against infestations of *Lepeophtheirus salmonis* on farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L) in Scotland, 2002–2006. *PLOS ONE*, 3, e1549. doi: 10.1371/journal.pone.0001549
- Leigh-Sharpe, W. H. (1936). Some rare and new parasitic Copepoda, etc., from Brighton and elsewhere. *Parasitology*, 28: 410-413.
- Linn, M. L., Gardner, J., Warrilow, D., Darnell, G. A., McMahon, C. R., Field, I., Hyatt, A. D., Slade, R. W. & Suhrbier, A. (2001). Arbovirus of marine mammals: a new alphavirus isolated from the elephant seal louse, *Lepidophthirus macrorhini*. *Journal of Virology*, 75, 4103-4109. doi: 10.1128/jvi.75.9.4103-4109.2001
- MacKinnon, B. M. (1997). A brief review of methods of control for sea lice and some graphs showing the effectiveness of hydrogen peroxide and ivermectin in New Brunswick, Canada. *Report of the Workshop on the interactions between salmon lice and salmonids. Edinburgh, Storbritannia 11.-15. November 1996 (s. 108-115): International Council for the Exploration of the Sea, Council Meeting 1997/M:4.*
- MacKinnon, B. M. (1993). Host response of Atlantic salmon (*Salmo salar*) to infection by sea lice (*Caligus elongatus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 50, 789-792.
- MacKinnon, B. M. (1997). *The importance of host stress in sea lice infestations*. Report of the Workshop on the interactions between salmon lice and salmonids. Edinburgh, Storbritannia 11.-15. November 1996 (s. 174): *International Council for the Exploration of the Sea, Council Meeting 1997/M:4.*
- Marín, S. L., Sepúlveda, F., Carvajal, J. & George-Nascimento, M. (2002). The feasibility of using *Udonella* sp. (Platyhelminthes: Udonellidae) as a biological control for the sea louse *Caligus rogercresseyi*, Boxshall and Bravo 2000, (Copepoda: Caligidae) in southern Chile. *Aquaculture*, 208, 11-21. doi: [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00715-3](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00715-3)
- Milne Edwards, M. (1840). *Histoire naturelle des crustacés, comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux. III (3)*. Paris: Libraire Encyclopedique de Boret.
- Mustafa, A. & Mackinnon, B. M. (1999). Genetic variation in susceptibility of Atlantic salmon to the sea louse *Caligus elongatus* Nordmann, 1832. *Canadian Journal of Zoology*, 77, 1332-1335. doi: 10.1139/cjz-77-8-1332



- Mustafa, A. (1997). *Host factors important in determining infection intensity with the sea louse, Caligus elongatus Nordmann, 1832, in Atlantic salmon, Salmo salar L. and Arctic charr, Salvelinus alpinus (L.).* (PhD). University of New Brunswick
- Mustafa, A., MacWilliams, C., Fernandez, N., Matchett, K., Conboy, G. A. & Burka, J. F. (2000). Effects of sea lice (*Lepeophtheirus salmonis* Krøyer, 1837) infestation on macrophage functions in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Fish & Shellfish Immunology*, 10, 47-59. doi: <https://doi.org/10.1006/fsim.1999.0229>
- Myklebust, E. A. (2017). Rognkjeks og skottelus. Erfaringer fra felt i Finnmark 2016. *Foredrag på Rensefiskkonferansen i Trondheim 7.-9. Februar 2017.*
- Müller, O. F. (1785). *Entomostraca seu insecta testacea, quae in aquis Daniæ et Norvegiæ reperit, descripsit et iconibus illustravit.* Lipsiæ et Havnizæ: J.G. Mülleriani.
- Neilson, J. D., Perry, R. I., Scott, J. S. & Valeiro, P. (1987). Interactions of caligid ectoparasites and juvenile gadids on Georges Bank. *Marine Ecology Progress Series*, 39, 221-232.
- Nese, L. & Enger, Ø. (1993). Isolation of *Aeromonas salmonicida* from salmon lice *Lepeophtheirus salmonis* and marine plankton. *Diseases of Aquatic Organisms*, 16, 79-81.
- Nordmann, A., von. (1832). *Mikrographische Beiträge zur Naturgeschichte der Wirbellosen Thiere. Zweites heft* (1+2 part). Berlin: G. Reimer.
- Nygaard, S. M. R. (2005). Skader av lus på torsk i merd. *Norsk Veterinærtidsskrift*, 117, 34.
- Nylund, A., Bjørknes, B. & Wallace, C. (1991). *Lepeophtheirus salmonis* - a possible vector in the spread of diseases on salmonids. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists*, 11, 213-216.
- Nylund, A., Hovland, T., Hodneland, K., Nilsen, F. & Løvik, P. (1994). Mechanisms for transmission of infectious salmon anaemia (ISA). *Diseases of Aquatic Organisms*, 19, 95-100.
- Nylund, A., Wallace, C. & Hovland, T. (1993). The possible role of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) in the transmission of infectious salmon anaemia. I: *Pathogens of wild and farmed fish: sea lice* (red. G. A. Boxshall & D. Defaye), ss. 367-373. New York: Ellis Horwood.
- Nylund, A., Watanabe, K., Nylund, S., Sævareid, I., Arnesen, C. E. & Karlsbakk, E. (2009). Lakselus er vektor for en ny art mikrosporidie. *Norsk Fiskeoppdrett*, 34(6A (Lakselus)), 20-23.
- Nylund, A., Økland, S. & Bjørknes, B. (1992). Anatomy and ultrastructure of the alimentary canal in *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Siphonostomatoida). *Journal of Crustacean Biology*, 12, 423-437. doi: 10.2307/1549036

- Nylund, S., Andersen, L., Saevareid, I., Plarre, H., Watanabe, K., Arnesen, C. E., Karlsbakk, E. & Nylund, A. (2011). Diseases of farmed Atlantic salmon *Salmo salar* associated with infections by the microsporidian *Paranucleospora theridion*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 94, 41-57. doi: 10.3354/dao02313
- Nylund, S., Nylund, A., Watanabe, K., Arnesen, C. E. & Karlsbakk, E. (2010). *Paranucleospora theridion* n. gen., n. sp. (Microsporidia, Enterocytozoonidae) with a life cycle in the salmon Louse (*Lepeophtheirus salmonis*, Copepoda) and Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 57, 95-114. doi: 10.1111/j.1550-7408.2009.00451.x
- O'Halloran, J. & Coombs, K. (1993). Treatment of sea lice on Atlantic salmon with ivermectin. *The Canadian Veterinary Journal*, 34, 505-505.
- Parker, R. R. (1969). Validity of the binomen *Caligus elongatus* for a common parasitic copepod formerly misidentified with *Caligus rapax*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 26, 1013-1035.
- Parker, R. R. & Margolis, L. (1967). A redescription of the syntypes of *Caligus rapax* H. Milne Edwards, 1840 (Copepoda, Caligidae) and the misuse of this name since 1850. *Crustaceana*, 12, 87-101.
- Piasecki, W. (1996). The developmental stages of *Caligus elongatus* von Nordmann, 1832 (Copepoda, Caligidae). *Canadian Journal of Zoology*, 74, 1459-1478.
- Piasecki, W. & MacKinnon, B. M. (1993). Changes in structure of the frontal filament in sequential developmental stages of *Caligus elongatus* von Nordmann, 1832 (Crustacea, Copepoda, Siphonostomatoida). *Canadian Journal of Zoology*, 71, 889-895.
- Piasecki, W. & MacKinnon, B. M. (1995). Life cycle of a sea louse, *Caligus elongatus* von Nordmann, 1832 (Copepoda, Siphonostomatoida, Caligidae). *Canadian Journal of Zoology*, 73, 74-82.
- Pike, A. W., MacKenzie, K. & Rowand, A. (1993). Ultrastructure of the frontal filament in chalimus larvae of *Caligus elongatus* and *Lepeophtheirus salmonis* from Atlantic salmon, *Salmo salar*. I: *Pathogens of wild and farmed fish: sea lice* (red. G. A. Boxshall & D. Defaye), ss. 99-113. New York: Ellis Horwood.
- Pike, A. W., Mordue, A. J. & Ritchie, G. (1993). The development of *Caligus elongatus* Nordmann from hatching to copepodid in relation to temperature. I: *Pathogens of wild and farmed fish: sea lice* (red. G. A. Boxshall & D. Defaye), ss. 51-60. New York: Ellis Horwood.
- Pike, A. W. & Wadsworth, S. L. (1999). Sealice on salmonids: their biology and control. *Advances in Parasitology*, 44, 233-337.
- Ramsey, M. J. (1982). *Basic Pathophysiology: Modern Stress and the Disease Process*. Ontario, Canada: Addison-Wesley Publishing Company.

- Reilly, P. & Mulcahy, M. F. (1993). Humoral antibody response in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) immunised with extracts derived from the ectoparasitic caligid copepods, *Caligus elongatus* (Nordmann, 1832) and *Lepeophtheirus salmonis* (Kroyer, 1838). *Fish & Shellfish Immunology*, 3, 59-70. doi: <https://doi.org/10.1006/fsim.1993.1006>
- Revie, C. W., Gettinby, G., Treasurer, J. W. & Rae, G. H. (2002). The epidemiology of the sea lice, *Caligus elongatus* Nordmann, in marine aquaculture of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Scotland. *Journal of Fish Diseases*, 25, 391-399.
- Ritchie, G., Mordue, A. J., Pike, A. W. & Rae, G. H. (1993). The reproductive output of *Lepeophtheirus salmonis* adult females in relation to seasonal variability of temperature and photoperiod. I: *Pathogens of wild and farmed fish: sea lice* (red. G. A. Boxshall & D. Defaye), ss 153-165. New York: Ellis Horwood.
- Ritchie, G., Mordue, A. J., Pike, A. W. & Rae, G. H. (1996). Observations on mating and reproductive behaviour of *Lepeophtheirus salmonis*, Krøyer (Copepoda: Caligidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 201, 285-298. doi: [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(96\)00008-1](https://doi.org/10.1016/0022-0981(96)00008-1)
- Rodger, H. & Mitchell, S. (2007). Epidemiological observations of pancreas disease of farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Ireland. *Journal of Fish Diseases*, 30, 157-167.
- Roth, M., Richards, R. H., Dobson, D. P. & Rae, G. H. (1996). Field trials on the efficacy of the organophosphorus compound azamethiphos for the control of sea lice (Copepoda: Caligidae) infestations of farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 140, 217-239. doi: [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(95\)01181-1](https://doi.org/10.1016/0044-8486(95)01181-1)
- Schram, T., Knutsen, J. A. & Mo, T. A. (1997). Seasonal occurrences of *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus* on sea trout *Salmo trutta* off the coast of Arendal, southeastern Norway. I: *Report of the Workshop on the interactions between salmon lice and salmonids*. Edinburgh, United Kingdom 11.-15. November 1996 (s. 56-61): *International Council for the Exploration of the Sea, Council Meeting 1997/M:4*.
- Schram, T. A. (2004). Practical identification of pelagic sea lice larvae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84, 103-110.
- Schram, T. A., Knutsen, J. A., Heuch, P. A. & Mo, T. A. (1998). Seasonal occurrence of *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus* (Copepoda: Caligidae) on sea trout (*Salmo trutta*), off southern Norway. *International Council for the Exploration of the Sea, Journal of Marine Science*, 55, 163-175.
- Speed, P. & Pauley, G. B. (1985). Feasibility of protecting rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, by immunizing against the eye fluke, *Diplostomum spathaceum*. *Journal of Fish Biology*, 26, 739-744. doi: 10.1111/j.1095-8649.1985.tb04314.x

- Steenstrup, J. J. S. & Lütken, C. F. (1861). Bidrag til kundskab om det aabne havs Snyltekrebs og Lernaeer samt om nogle andre nye eller hidtil kun ufuldstaendigt kjente parasitiske Copepoder. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter, Naturhistorisk og matematisk Afdeling*, 5, 341-432.
- Steinum, T., Kvellestad, A., Colquhoun, D. J., Heum, M., Mohammad, S., Grøntvedt, R. N. & Falk, K. (2010). Microbial and pathological findings in farmed Atlantic salmon *Salmo salar* with proliferative gill inflammation. *Diseases of Aquatic Organisms*, 91, 201-211. doi: 10.3354/dao02266
- Stone, J., Sutherland, I. H., Sommerville, C., Richards, R. H. & Varma, K. J. (2000). Field trials to evaluate the efficacy of emamectin benzoate in the control of sea lice, *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) and *Caligus elongatus* Nordmann, infestations in Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Aquaculture*, 186, 205-219. doi: [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00374-9](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00374-9)
- Tadiso, T. M. (2012). *Molecular characterisation of key components of the mucosal immune system in Atlantic salmon (Salmo salar L) and transcriptome analysis of responses against the salmon louse (Lepeophtheirus salmonis)*. (PhD), Universitetet i Bergen
- Thomsen, R. (1949). Copépodos parásitos de los peces marinos del Uruguay. *Communicationes Zoologicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 3, 1-41.
- Todd, C. D., Whyte, B. D. M., MacLean, J. C. & Walker, A. M. (2006). Ectoparasitic sea lice (*Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus*) infestations of wild, adult, one sea-winter Atlantic salmon *Salmo salar* returning to Scotland. *Marine Ecology Progress Series*, 328, 183-193.
- Treasurer, J. (1998). Sea lice management methods in Scotland. *Caligus*, 8-12.
- Treasurer, J. W. (1996). Wrasse (Labridae) as cleaner fish of sea lice (Copepoda: Caligidae) on farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L. in west Scotland. I: *Wrasse: Biology and use in aquaculture* (red. M.D.J. Sayer, J.W. Treasurer and M.J. Costello), ss. 185-195. Oxford: Fishing News Books, Blackwell Scientific
- Tully, O. (1989). The succession of generations and growth of the caligid copepods *Caligus elongatus* and *Lepeophtheirus salmonis* parasitising farmed Atlantic salmon smolts (*Salmo salar* L.). *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom*, 69, 279-287.
- Tully, O., Daly, P., Lysaght, S., Deady, S. & Varian, S. J. A. (1996). Use of cleaner-wrasse (*Centrolabrus exoletus* (L.) and *Ctenolabrus rupestris* (L.)) to control infestations of *Caligus elongatus* Nordmann on farmed Atlantic salmon. *Aquaculture*, 142, 11-24.
- Vargas-Chacoff, L., Muñoz, J. L. P., Hawes, C., Oyarzún, R., Pontigo, J. P., Saravia, J., González, M. P., Morera, F. J., Labbé, B. S., Bertrán, C., Mardones, O., Pino, J. & Wadsworth, S. (2016). Atlantic salmon (*Salmo salar*) and Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) display differential metabolic

- changes in response to infestation by the ectoparasite *Caligus rogercresseyi*. *Aquaculture*, 464, 469-479. doi: 10.1016/j.aquaculture.2016.07.029
- Weli, S. C., Dale, O. B., Hansen, H., Gjessing, M. C., Ranneberg, L. B. & Falk, K. (2017). A case study of *Desmozoon lepeophtherii* infection in farmed Atlantic salmon associated with gill disease, peritonitis, intestinal infection, stunted growth, and increased mortality. *Parasites & Vectors*, 10, 370. doi: 10.1186/s13071-017-2303-5
- Wilson, C. B. (1905). North American parasitic copepods belonging to the family Caligidae. part I - The Caliginae. *Proceedings of the United States National Museum*, 28, 479-672.
- Wootten, R., Smith, J. W. & Needham, E. A. (1977). Studies on the salmon louse, *Lepeophtheirus*. *Bulletin - Office International Des Epizooties*, 87, 521-522.
- Wootten, R., Smith, J. W. & Needham, E. A. (1982). Aspects of the biology of the parasitic copepods *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus* on farmed salmonids, and their treatment. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 81, 185-197.
- Øines, Ø. & Heuch, P. A. (2005). Identification of sea louse species of the genus *Caligus* using mtDNA. *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom*, 85, 73-79.
- Øines, Ø. & Heuch, P. A. (2007). *Caligus elongatus* Nordmann genotypes on wild and farmed fish. *Journal of Fish Diseases*, 30, 81-91.
- Øines, Ø. & Schram, T. (2008). Intra- or inter-specific difference in genotypes of *Caligus elongatus* Nordmann 1832? *Acta Parasitologica*, 53, 93-105.
- Øines, Ø., Simonsen, J. H., Knutsen, J. A. & Heuch, P. A. (2006). Host preference of adult *Caligus elongatus* Nordmann in the laboratory and its implications for Atlantic cod aquaculture. *Journal of Fish Diseases*, 29, 167-174.