

Naturlig utvalg for økt motstandskraft mot *Gyrodactylus salaris* hos laks i infiserte vassdrag

Bjarne Gjerde, Kjetil Hindar, Tor A. Bakke og Hans B. Bentsen





Nofima er et næringsrettet forskningsinstitutt som driver forskning og utvikling for akvakulturnæringen, fiskerinæringen og matindustrien.

Nofima har om lag 370 ansatte.

Hovedkontoret er i Tromsø, og forskningsvirksomheten foregår på fem ulike steder: Ås, Stavanger, Bergen, Sunndalsøra og Tromsø

Hovedkontor Tromsø:

Muninbakken 9–13
Postboks 6122 Langnes
NO-9291 Tromsø

Ås:

Osloveien 1
Postboks 210
NO-1433 ÅS

Stavanger:

Måltidets hus, Richard Johnsen gate 4
Postboks 8034
NO-4068 Stavanger

Bergen:

Kjerreidviken 16
Postboks 1425 Oasen
NO-5844 Bergen

Sunndalsøra:

Sjølsengvegen 22
NO-6600 Sunndalsøra

Alta:

Kunnskapsparken, Markedsgata 3
NO-9510 Alta

Felles kontaktinformasjon:

Tlf: 02140

E-post: post@nofima.no

Internett: www.nofima.no

Foretaksnr.:

NO 989 278 835 MVA



Creative commons gjelder når ikke annet er oppgitt

Rapport

<p><i>Tittel:</i> Naturlig utvalg for økt motstandskraft mot <i>Gyrodactylus salaris</i> hos laks i infiserte vassdrag (Rapporten er en konfidensiell rapport fra 2016, som nå er åpnet)</p>	<p>ISBN: 978-82-8296-557-6 (pdf) ISSN 1890-579X</p>
<p><i>Title:</i> Natural selection for ingreased resistance to <i>Gyrodactylus salarise</i> in Atlantic salmon in infected rivers</p>	<p><i>Rapportnr.:</i> 19/2018</p>
<p><i>Forfatter(e)/Prosjektleder:</i> Bjarne Gjerde¹, Kjetil Hindar², Tor A. Bakke³ og Hans B. Bentsen¹ ¹Nofima, ²NINA, ³NHM Universitetet i Oslo</p>	<p><i>Tilgjengelighet:</i> Åpen</p> <p><i>Dato:</i> 29. august 2018</p>
<p><i>Avdeling:</i> Avl og genetikk</p>	<p><i>Ant. sider og vedlegg:</i> 22</p>
<p><i>Oppdragsgiver:</i> Møre og Romsdal fylkeskommune</p>	<p><i>Oppdragsgivers ref.:</i> 69058/2013/243</p>
<p><i>Gyrodactylus salaris</i>, Atlantic salmon, genetic resistance, natural selection</p>	<p><i>Prosjektnr.:</i> 10767</p>
<p><i>Sammendrag/anbefalinger:</i></p> <p>Se kapittel 1</p>	
<p><i>English summary/recommendation:</i></p> <p>Atlantic salmon fingerlings from three <i>Gyrodactylus salaris</i> infected and three <i>G. salaris</i> free Norwegian river strains were infected with <i>G. salaris</i> in two replicated tanks with 300 fingerlings per strain per tank. In addition we included the same number of fingerlings from the <i>G. salaris</i> infected Russian river Neva that drain into the Baltic Sea. The fingerlings from each strain were the offspring of 25 sires and 25 dams. Survival of Neva was 69.7%, of the three infected strain 31.6% and of the three gyro-free strain 25.3. These results indicate natural selection for increased resistance to <i>G. salaris</i> in the infected strains.</p>	

Hovedmål

Undersøke om det skjer et naturlig utvalg for økt motstandskraft mot *Gyrodactylus salaris* hos laks i infiserte vassdrag.

Delmål

1. Undersøke forskjellene i motstandskraft mot *G. salaris* hos avkom (F1) etter villaks fra tre *G. salaris*-infiserte og tre *G. salaris*-frie vassdrag.
2. Estimere grad av genetisk variasjon i motstandskraft mot *G. salaris* hos laksunger fra tre gyro-infiserte og tre gyro-frie vassdrag.
3. Undersøke tre ulike *G. salaris*-typers infektivitet, fekunditet og overlevelse overfor laksunger fra tre *G. salaris*-infiserte og tre *G. salaris*-frie vassdrag.

Innhold

1	Sammendrag	1
2	Bakgrunn	3
3	Materiale og metoder	5
3.1	De tre Gs-infiserte stammene	5
3.2	De tre Gs-frie stammene	5
3.3	Villaks eller oppdrettslaks.....	6
3.4	Klekking og startføring.....	6
3.5	Smittetest hos Nofima, Sunndalsøra	6
3.6	Genotyping	7
3.7	Smittetest hos HÅK, Hokksund	8
4	Foreløpige resultater og diskusjon	9
5	Etterord	11
6	Tabeller og figurer	12
7	Referanser	21

1 Sammendrag

Laksunger etter villaks fra tre norske *G. salaris*-infriserte (Skibotnelva, Driva og Drammenselva) og tre norske *Gs*-frie (Altaelva, Eira/Surna/Toåa og Numedalslågen) laksestammer; dvs. en *Gs*-fri og en *Gs*-infrisert stamme i fra hver av tre geografiske regioner, ble testet for motstandskraft mot *Gs* i en smittetest hos Nofima, Sunndalsøra. I testen inkluderte vi også laksunger fra en elvestamme kjent for å ha høy motstandskraft mot *Gs*, den *Gs*-infriserte Neva-stammen i Østersjøen. Lakseungene fra hver stamme var avkom etter om lag 25 hannfisk og 25 hunnfisk. I forsøket 600 lakseunger fra hver stamme (fordelt på to kar) infisert med *Gs* fra laksunger i Driva. Testen startet 29.10.2015, og ble avsluttet 84 dager etter smitte. Da levde fortsatt 33.2 % og 39.6 % av fiskene i de to karene. Vi har sporet 1304 av de totalt 1347 overlevende fiskene til rett stamme. Dårlig DNA kvalitet i vevsprøvene fra fiskene som døde i testen har gjort at det så langt ikke har vært mulig å regne ut separat overlevelse for Eira, Surna og Toåa og må derfor presenteres som et felles estimat for disse tre stammene (Eira/Surna/Toåa). De foreløpige resultatene kan oppsummeres som følger: Som forventet var overlevelsen hos laksunger fra Neva betydelig høyere (69.7 %) enn for alle de norske elvestammene (i gjennomsnitt 28.4 %; Alta 18.0 % til Driva 36.8 %). Systematisk og signifikant høyere overlevelse hos de tre norske *Gs*-infriserte stammene sammenlignet med de tre norske *Gs*-frie stammene ($5,7 \pm 1,6$ %-poeng, $P < 0.001$). Laksunger fra den *Gs*-infriserte Skibotnelva hadde statistisk signifikant høyere overlevelse enn laksunger fra den *Gs*-frie Altaelva ($9.0 \pm 2,7$ %-poeng; $P < 0.01$), og laksunger fra den *Gs*-infriserte Drammenselva hadde statistisk signifikant høyere overlevelse enn laksunger fra den *Gs*-frie Numedalslågen ($6.8 \pm 2,7$ %-poeng; $P = 0.01$). Laksunger fra Driva hadde høyere overlevelse enn laksunger fra *Gs*-frie Eira/Surna/Toåa, men denne forskjellen var ikke statistisk signifikant ulik fra null ($2,8 \pm 2,8$ %-poeng; $P = 0.31$). Laksunger fra Driva hadde høyest overlevelse av de seks undersøkte norske stammene.

Da vi forventer at det var minimale forskjeller i motstandskraft mot gyro mellom disse norske laksestammene før de ble infiserte med *Gs*, tyder disse resultatene på at det har skjedd ei naturlig utvalg for økt overlevelse i de *Gs*-infriserte laksestammene fra den tida disse ble infiserte med *Gs*. Dette er også som forventet da det i en smittetest med laksunger fra Drammenselva ble påvist betydelig genetisk variasjon i motstandskraft mot *Gs*. Forskjellene i overlevelse mellom laksunger fra de tre geografiske gruppene (Skibotnelva og Altaelva, Drammenselva og Numedalslågen, og Driva og Eira/Surna/Toåa), kan skyldes større streifing av gytefisk med høy motstandskraft mot *Gs* mellom nærliggende (Driva og Eira/Surna/Toåa) enn mellom mer fjerntliggende (Skibotnelva og Altaelva) laksestammer, hvor lenge de tre *Gs*-infriserte elvene har vært smittet, ulik praksis når det gjelder kultivering med klekkeri-fisk som ikke har vært utsatt for *Gs*-smitte, og ulikt innslag av rømt oppdrettslaks i elvene.

At overlevelsen av laksunger fra Driva ikke var signifikant høyere enn av laksunger fra Eira/Surna/Toåa var uventet. Men at laksungene fra Driva hadde høyest overlevelse av de seks undersøkte norske stammene kan tyde på at det også har skjedd et naturlig utvalg for økt motstandskraft mot *Gs* i Driva. Denne genetiske motstandskraften kan ha spredd seg med streifet gytefisk fra de seks *Gs*-infriserte elvene i Driva regionen til spesielt Surna og Toåa, og fra de sju *Gs*-infriserte elvene i Rauma-regionen til Eira. At det gjennomsnittlige slektskapet mellom Driva-fiskene bare var marginalt høyere enn mellom Driva-fiskene på den ene siden og Eira/Surna/Toåa fiskene på den andre siden, tyder også på betydelig utveksling av genetisk materiale ved streifing av fisk mellom Driva, Eira, Surna og Toåa. Det relativt høye slektskapet mellom Driva og Surna har nok også sin forklaring i utsett av smolt fra Surna i Driva tidlig på 1980-tallet.

Resultatene fra smittetesten i dette forsøket og fra en tidligere smittetest i Drammenselva er en rimelig god dokumentasjon på at laksen i Gs-infiserte vassdrag over tid kan opparbeide seg større motstandskraft mot gyro og slik tilpasse seg og leve bedre med parasitten.

2 Bakgrunn

Gyrodactylus salaris (heretter kalt *Gs*) er en ektoparasitt på laksefisk i ferskvann som ble påvist for første gang i Norge i 1975 (Johnsen, 1978). Siden den gang har *Gs* forårsaket stor dødelighet hos mange ville norske laksestammer. I gjennomsnitt reduseres tettheten av laksunger med ca. 85 % i *Gs*-infiltrerte vassdrag, og fangsten av voksen laks reduseres tilsvarende (Johnsen m.fl., 1999). Det er imidlertid betydelig variasjon mellom infiltrerte elver. I enkelte elver er tettheten redusert med opptil 99 % mens i andre er den kun redusert med ca. 50 % (Johnsen m. fl. 1999); ett eksempel er Batnfjordselva der *Gs* ble påvist i 1980 og hvor ble det funnet høy tetthet av laksunger både i 1991 og 1992 (Mo, 1992).

Vi kjenner ikke årsakene til at det er variasjon i mottagelighet og respons til *Gs* mellom laksestammer, men en nærliggende hypotese kan være at det er genetisk variasjon mellom laksestammer i motstandskraft mot parasitten. Dette understøttes av funn fra elver i våre naboland: I de Norrlandske elvene i Sverige som drenerer til Østersjøen, har laksungene et normalt antall av *Gs* (Malmberg, 1988); bl.a. i Torneälven har *Gs* ikke noen ødeleggende effekt på laksepopulasjonen (Antilla m.fl., 2008); laksunger av den russiske Neva-stammen har betydelig mer resistens mot *Gs* enn laksunger fra Indalsälven i Sverige (Bakke m. fl., 1990, 1992, 2002; Jansen m. fl., 1996); i den russiske elva Keret der *Gs* har medført alvorlige epidemier tidligere, har situasjonen snudd og tettheten av laks er igjen høy noe som kan tyde på naturlig seleksjon og utvikling av resistens (Ieshko m.fl., 2008); og i Finland fører ikke parasitten til dødelighet eller skade på Baltisk laks og infeksjonsintensiteten er lav (Koski, 1996). Disse eksemplene tyder på at det hos laks må være arvelig variasjon i motstandskraft mot *Gs*.

At det hos laks finnes en betydelig arvelig variasjon i overlevelse etter infeksjon med *Gs* ble dokumentert i en kontrollert infeksjonstest med laksunger fra Drammenselva (Salte m.fl., 2010). Hos et tilfeldig utvalg av de 11 % av laksungene som overlevde den to måneders lange testen var gjennomsnitt antall parasitter per fisk 58 % lavere enn hos et tilfeldig utvalg av de som fortsatt levde en måned tidligere. Dette er i samsvar med Gilbey m.fl. (2006) som fant at medfødt og opparbeidet resistens mot *Gs* hos laks er under delvis genetisk kontroll og tyder på at i *Gs*-infiltrerte vassdrag vil det naturlige utvalget mot parasitten over tid øke laksens evne til å overleve parasitten. Men det finnes ingen god og pålitelig dokumentasjon på at dette skjer og hvor fort det eventuelt skjer. I dette prosjektet har vi utvidet disse studiene til et større antall vassdrag med andre laksestammer.

På laksunger i norske vassdrag er det påvist tre ulike *Gs*-haplotyper (A, B og F). Haplotype A forekommer i de fleste infiltrerte vassdrag i Norge (inkludert Driva), mens haplotype B er funnet i Skibotnelva og Signaldalselva, og haplotype F i Drammenselva og Lærdalselva (Hansen m.fl., 2003). Haplotype B er typisk i svenske elver (Torneälven, Umeälven) som drenerer til Østersjøen og i russiske elver som drenerer til Kvitsjøen og Finskebukta (Neva).

I Driva hvor *Gs* ble påvist i 1980 har det vært registrert en økning i laksefangsten de siste 10-15 årene, og i 2012 ble det fisket 9,3 tonn laks i elva og om lag like mye med kilenot i Sunndalsfjorden. Til sammenlikning ble det fisket i gjennomsnitt 10,8 tonn laks i Driva i årene 1966-1975 og 2,0 tonn i årene 1994-1998 (Johnsen m.fl. 1999). Dette kan tyde på at den infiltrerte laksebestanden i Driva over tid kan ta seg opp igjen. På den andre siden tyder studier av laksunger i Driva på at tettheten av eldre laksunger er svært lav. Mens det i 1977 ble funnet mer enn 30 eldre laksunger (1 år og eldre) pr. 100 m², var tettheten i 2012 litt over 2 laksunger/100 m² og i fire andre år på 2000-tallet har den ligget

mellom 0,5 og 2,7 eldre laksunger/100 m² (Solem m.fl., 2013, og pers. medd.). Beregning av smoltproduksjonen i Driva i 2008 viste også svært lav tetthet med 0,11 smolt pr. 100 m² (Arnekleiv m.fl., 2010). I årene 2013-2016 var fangstene av voksen laks i Driva forholdsvis beskjedne, med henholdsvis 2.6, 2.4, 2.0 og 5.0 tonn.

Strategien for villaksforvaltningen har siden 1986 vært å utrydde *Gs* fra norske elver, en strategi som er forankret i St. prp. nr. 1 2006-2007, side 168: «Regjeringa meiner målet for arbeidet med å nedkjempe *Gyrodactylus salaris* framleis skal vere å bli kvitt parasitten der dette er mogleg samtidig som risikoen for smittespreiing til nye område blir minimalisert». Siden 1975 er patogene varianter av *Gs* blitt påvist på laksunger i totalt 50 norske vassdrag (Hytterød m.fl., 2016) inklusive på røye (*Salvelinus alpinus*) i flere innsjøer i Fustavassdraget i Nordland. Per 2. februar 2016 er 22 elver friskmeldt etter rotenonhandling, 18 elver venter på å bli friskmeldt, 3 elver er under behandling og 7 elver er infisert med *Gs* (<http://www.vetinst.no/sykdom-og-agens/gyrodactylus-salaris>). Elvene som fortsatt er infisert, ligger i Driva-regionen (4 elver) og i Drammensregionen (3 elver). En ikke-patogen variant av *G. salaris* er funnet på røye i flere vann med utløp i Numedalslågen (Ramirez m.fl., 2014).

Fullskala rotenonbehandling har vært vellykket i små (nedslagsfelt <100 km²) og mellomstore (100-500 km²) vassdrag, men var tidligere lite vellykket i store (>500 km²) vassdrag. Det siste tiåret er flere store vassdrag behandlet. Blant disse ble Rana (nedslagsfelt 3800 km²) og Røssåga (2100 km²) friskmeldte i 2013. Men i Rana ble *Gs* igjen påvist 1. september 2014 og ble umiddelbart (4. oktober) behandlet med rotenon. I september 2015 ble andre og siste del av behandlingen gjennomført. Blant de nylig behandlede vassdragene er det utført rotenonbehandling i Steinkjervassdraget (nedslagsfelt 2100 km²) som ble friskmeldt i 2014, og i Vefsna (4100 km²) som er under friskmelding (Anon., 2014). Lærdalselvi (nedslagsfelt 1200 km²) ble behandlet med kombinasjonsmetoden (surt aluminiumsulfat i hovedelva og rotenon i sideelver) i 2011-2012 og forventes å bli friskmeldt i 2017. Rauma (nedslagsfelt 1200 km²) ble behandlet med rotenon i 2013-2014.

De tre store vassdragene Driva, Drammenselva og Skibotnelva har vært infisert med *Gs* i om lag 30-40 år. I Driva er det under bygging en fiskesperre som skal stå ferdig i 2017. Planen er å stoppe laksen ved fiskesperra i mer enn én laksegenerasjon, og deretter kjemisk behandle elva nedenfor fiskesperra. I Drammenselva er det ingen behandlingsplan, men det ble i 2015 nedsatt en arbeidsgruppe med formål å se på mulighetene for en fremtidig behandling av vassdraget. Et lokalt settefiskanlegg brukes til å produsere yngel for utsetting ovenfor anadrom sone og sideelver i vassdraget (samt smolt på anadrom strekning). Skibotnelva ble behandlet med rotenon i 1988, i 1992 og 1995, og på nytt i 2015 og 2016 da parasitten ble igjen påvist i 1998.

Skulle det vise seg umulig å utrydde *Gs* i et eller flere store vassdrag er det mulig at laksen over tid vil kunne tilpasse seg parasitten (naturlig utvalg) ettersom det som nevnt ovenfor med stor sannsynlighet finnes betydelig arvelig variasjon hos laks i motstandskraft mot *Gs*.

I dette prosjektet vil vi undersøke hvorvidt laksen i de tre vassdragene Driva, Drammenselva og Skibotnelva har opparbeidet seg økt motstandskraft mot parasitten gjennom det naturlige utvalget i elva (genetisk tilpassing) over flere laksegenerasjoner. Det vil vi finne ut ved å undersøke grad av motstandskraft (målt som dødelighet) og infeksjonsintensitet (antall parasitter per fisk) hos laksunger etter laks fra de tre *Gs*-infiserte vassdragene, og sammenlikne det vi finner med grad av motstandskraft hos laksunger etter laks fra *Gs*-frie, nærliggende vassdrag i en kontrollert smittetest.

3 Materiale og metoder

I smittetesten brukte vi laksunger etter villaks fra tre norske Gs-infiserte (Skibotnelva, Driva og Drammenselva) og tre norske Gs-frie (Altaelva, Eira/Surna/Toåa og Numedalslågen) laksestammer; dvs. en gyro-fri og en gyro-infisert stamme i fra hver av tre geografiske regioner; i testen inkluderte vi også laksunger etter fisk fra den russiske elva Neva som renn ut i Finskebukta i Austersjøen og som er kjent for å ha ei laksestamme med høg motstandskraft mot gyro (Tabell 1 og Figur 11). Laksungene fra hver av de sju stammene var avkom etter 25 hanfisk og 25 hunnfisk. Stamfisken ble fanget i løpet av sommeren/høsten 2014, og stryking/befrukning ble gjort i løpet av oktober- november 2014 (Tabell 2).

3.1 De tre Gs-infiserte stammene

Driva – avkom etter stamfisk fanget i kilenot ved Flåøya i Sunndalsfjorden (Figur 1). Stamfisken (35 hannfisk og 32 hunnfisk) ble fanget i løpet av juni-juli 2014 og ble oppbevart i et flytende kar nær kilenota (Figur 2) inntil den 30. september ble transportert med båt til Nofima, Sunndalsøra hvor de ble holdt i en 70 m² overbygd betongdam fram til kjønnsmodning. Den nybefrukta rogn ble lagt inn i eget klekkeri hos Nofima, Sunndalsøra.

Drammenselva – avkom etter stamfisk fanga av Hellefoss-Åmot Kultiveringsanlegg, Hokksund, Buskerud (Figur 3). Etter at Gs ble påvist i 1987 har det blitt drevet en omfattende utsetting av klekkerilaks (yngel) ovenfor infisert elv og i Gs-frie sideelver, samt smolt i hovedvassdraget.

Skibotnelva (Figur 4) – avkom etter stamfisk fra Haukvik genbank, Vinjeøra, Sør- Trøndelag.

Neva (Figur 5) – avkom etter stamfisk fra NINA Forskningsstasjon, Ims, Rogaland.

3.2 De tre Gs-frie stammene

Surna/Toåa/Eira – avkom etter stamfisk fanga i disse tre elvene tilhører samme geografiske område som Driva (Figur 1). Den opprinnelige planen var å bruke materiale bare fra Surna (Figur 1), men fordi det ikke ble mulig å få tak i mange nok stamfisk fra Surna, ble det supplert med materiale i det vesentlige fra Eira, men også fra Toåa (Figur 1). Toåa renn ut i samme fjordsystemet (Todalsfjorden i Stangvikfjorden) som Surna (Surnadalsfjorden i Stangvikfjorden), medan Eira renn ut i et anna fjordsystem (Eresfjorden/Langfjorden i Romsdalsfjorden). Materialet fra Surna og Toåa fikk vi som øyerogn fra Statkraft Rossåa settefiskanlegg, Todalen, Møre og Romsdal, mens materialet fra Eira fikk vi som øyerogn fra Statkraft Energi Settefiskanlegg, Eresfjord.

Numedalslågen – avkom etter stamfisk fanga i Numedalslågen ved Hvitvingfoss (Figur 3). Numedalslågen tilhører samme geografiske område som Drammenselva. Dette materialet ble produsert av Lardal Jeger og Fiskerlag, Svarstad, Vestfold.

Alta (Figur 4) - avkom etter stamfisk fra NINA Forskningsstasjon, Ims, Rogaland. Den geografiske avstanden mellom Altaelva og Skibotnelva er større enn mellom de andre parene av Gs-frie og Gs-infiserte elver, men siden det ikke drives stamfiske etter laks i Troms fylke, var det ikke mulig å hente stamfisk nærmere.

3.3 Villaks eller oppdrettslaks

Fra hver av de 70 stamfiskene (35 hannfisk, 32 hunnfisk og tre med ukjent kjønn) som ble fanget i kilenot ved Flåøya ble det ved ankomst Nofima, Sunndalsøra tatt en vevsprøve (liten bit av fettfinnen) og en skjellprøve. Ved NINA, Trondheim ble disse prøvene brukt til å bestemme om fiskene var villaks eller oppdrettslaks. Rømt oppdrettslaks ble forkastet på bakgrunn av skjellkarakterer, og enkelte fisk klekket i naturen ble forkastet på bakgrunn av at de var genetisk mer lik oppdrettslaks enn villaks (Sten Karlsson, NINA, pers. medd.). Av de 70 ble seks fisk (to hannfisk, en hunnfisk, og tre med ukjent kjønn) klassifisert som oppdrettslaks og disse ble derfor ikke brukt som foreldre ved produksjon av Driva-materialet.

Tilsvarende undersøkning ble gjort av NINA for stamfisken fanget i Surna/Toåa/Eira, Drammenselva og Numedalslågen. Fra Surna/Toåa/Eira fikk vi bare overført øyerogn etter villaks. Vevsprøve fra Drammenselva og Numedalslågen ble tatt ved strykning, men resultatene i ettertid viste at alle stamfiskene vi brukte fra Drammenselva og Numedalslågen var villaks.

Stamfisken av Alta-stamme var avkom etter villaks som har gått én generasjon på NINA Forskningsstasjon, lms, mens stamfisken av Neva-stamme har vært flere generasjoner på samme anlegg. Stamfisken av Skibotn-stamme var fra Genbank for villaks på Haukvik.

3.4 Klekking og startfôring

Forsøksdesignet er vist i Figur 6. Materialet fra alle sju stammene ble lagt inn i eget klekkeri ved Nofima, Sunndalsøra. Materialet fra Driva ble lagt inn som nybefrukta rogn, mens materialet fra de seks andre stammene kom til Nofima, Sunndalsøra som øyerogn i januar 2015 (Tabell 1). Rogna fra hver stamme ble lagt inn i mange replikate klekkebakker (Tabell 2), og ble startfôret i tre replikate 0,36 m² kar i Hall 4 (Figur 7) med 280 yngel/kar for Alta og 1200 yngel/kar for de seks andre stammene. For grupperingen Surna/Toåa/Eira ble det startfôret totalt 1948 yngel; 958 (49,2 %) fra Surna, 279 (14,2 %) fra Toåa og 711 (36,5 %) fra Eira.

Da fisken var om lag 6 gram (15.09.2015) ble et tilfeldig utvalg av 100 fisk fra hvert 0,36 m² kar (300 fisk/stamme) overført til hvert av to 7 m² kar i Hall 5. For Alta-stammen ble det overført 234 fisk til hvert av de to 7 m² kara. Forsøksoppsettet er vist i Figur 6. Fram til smitting med Gs 28.10.2015 døde 18 fisk i kar 5 (0,98 %) og 13 fisk i kar 6 (0,65 %).

3.5 Smittetest hos Nofima, Sunndalsøra

Planen var å smitte fisken i de to karene med Gs-infiserte laksunger fra Driva. NINA fant i løpet av to dager med elektrofisking (80 laksunger 15.09.2015, 45 laksunger 24.09.2015) svært få parasitter på årsyngel i Driva og svært få eldre laksunger, som vanligvis er infisert med flere parasitter. Vi brukte de innfangete laksungene til å smitte og oppformere parasitter på et tilfeldig utvalg av 300 overskytende laksunger fra Driva stammen. Dette forsøket ble startet 29.09.2015 ved først å avlive de 125 laksungene, dele hver av dem opp i noen få stykker og tilsette disse i en stamp med de 300 fiskene. Denne oppformeringen ble mislykket, kanskje på grunn av blod fra de 125 som har vist seg å kunne ha en negativ effekt på parasitten (Harris m. fl., 1998).

Et nytt oppformeringsforsøk med de samme 300 fiskene ble startet 13.10.2015 med 80 nye laksunger som NINA fanget i Driva 8.10.2015. De 80 ble avlivet, men ikke delt opp, før de ble satt sammen med de 300 fiskene i en 75 liters stamp med luftbobling. Etter ett døgn ble de 80 døde Driva-laksungene fjernet fra stampen etter at vi ikke fant noen parasitter på et sampel av de, og luftboblinga ble erstattet med vann inn/ut av karet. Oppformeringen pågikk i 16 dager fra 13. til 29.10.2015.

Dei 2 x 2000 fiskene (i gjennomsnitt ca. 17 gram) ble smittet torsdag 29.10.2015 i 2 kar, hvert med ca. 550 liter vann (3,6 fisk/liter, 62 kg/m³) og 150 Gs-infiserte yngel. Etter et døgn ble det satt på vann inn/ut av karet, og samme dagen ble det funnet godt med parasitter på noen av de 150 Gs-infiserte fiskene som ble sjekket. Derfor ble det bestemt å la de 2x150 Gs-infiserte fiskene gå sammen med de 2x2000 fiskene til mandag 02.11.2015. Denne smittetesten ble avsluttet 20.01.2016, 84 dager etter smitte.

I løpet av den 84 dagers smittetesten ble død fisk fjernet fra hvert av de to smittekarene en gang per dag. De døde fiskene fra hver dag ble lagt i en felles plastpose merket med dato og ble lagt på frysen for senere uttak av vevsprøver og måling av vekt og lengde. Det samme ble gjort for alle fiskene som overlevde testen.

I løpet av testen ble det tatt ut et tilfeldig utvalg av 50 fisk fra hvert kar på tre ulike tidspunkt: ved økende (dag 44 etter smitte), stor (dag 55 i kar nr. 5 og dag 63 i kar nr. 6) og avtakende (dag 63 i kar nr. 5 og dag 71 i kar nr. 6) dødelighet. Ved avslutning av forsøket ble det tatt ut et tilfeldig utvalg av 100 fisk fra hvert kar. Disse totalt 300 fiskene ble lagt på sprit for senere telling av antall parasitter per fisk.

3.6 Genotyping

Så langt har vi sporet 1304 av de totalt 1347 overlevende fiskene til rett laksestamme ved genotyping med 12 mikrosatelitt markører (i dette materialet med total 192 forskjellige alleler; Celeste Jacq, Nofima, pers. medd.). Dårlig DNA kvalitet i vevs-prøvene fra fiskene som døde i testen har gjort at det så langt ikke har vært mulig å regne ut separat overlevelse for Eira, Surna og Toåa, selv ikke når vi økte antall mikrosatelitt markører til 22 (med totalt 563 alleler). Overlevelsen til laksungene fra disse tre stammene må derfor presenteres som et felles estimat for disse tre stammene (Eira/Surna/Toåa).

Ettersom vi vet hvor mange fisk vi hadde i starten av testen i hvert kar for hver stamme kan vi regne ut prosent overlevelse for hver stamme, forutsatt at de 300 fiskene vi tok ut i løpet av testen ved slutten av testen ville hatt same prosent relativ overlevelse mellom stammene som de fiskene som overlevde testen.

Først når vi har fått genotypet alle de 2721 (=2378+300+43) resterende fiskene kan vi regne ut separat overlevelse for Eira, Surna og Toåa og få mer pålitelige overlevelsestall for hver av de sju stammene. Da kan vi også regne ut hvor stor variasjon det er i overlevelse mellom de ulike familiene i hver stamme, noe som også vil gi oss et godt estimat av størrelsen på den genetiske variasjonen i overlevelse i hver stamme, og ikke minst pålitelig estimat av den genetiske variasjonen i overlevelse for de tre norske infiserte stammene og for de tre norske Gs-frie stammene.

En statistisk analyse av allel-data generert med de 22 ovenfor nevnte mikrosatelitt markørene fra en vevsprøve fra alle foreldrene til laksungene i testen, viser at foreldrene grupperer seg i fire ulike

genetiske grupper: Skibotnelva/Altaelva, Driva/Surna/Toåa/Eira, Drammenselva/Numedalslågen, og Neva som den fjerde. Dette kan tyde på at det i større grad skjer streifing av fisk mellom stammer i kvar av disse fire gruppene enn mellom de fire gruppene. Grad av genetisk markørslektskap mellom fisk i hver stamme og mellom fisk frå ulike stammer, tyder på det samme.

I mai 2018 prøvde vi å spore et tilfeldig utvalg av 10 av fiskene som døde i smittetesten ved hjelp av 55 000 SNP-markører, både til sin stamme og sine foreldre. Det viste seg å være mulig, men koster vesentlig mer (kr 140 per fisk) enn sporing ved hjelp av mikrosatelitt markører (kr 75 per fisk).

3.7 Smittetest hos HÅK, Hokksund

For å få undersøkt i hvilken grad de sju stammene rangerer seg likt med omsyn til overlevelse når de ble smittet med haplotype A (fra laksunger i Driva) og F (fra laksunger i Drammenselva) ble 3005 yngel fra de sju stammene (200 fra Alta, 255 fra Surna/Toåa/Eira og 450 fra hver av de fem andre stammene) sendt til Hellefoss-Åmot Kultiveringsanlegg (HÅK), Hokksund 06.07.2015 der det ble gjennomførte en smittetest i to 1 m² kar med Gs fra infisert yngel fra Drammenselva. Fisken ble smittet 23.09.2015 og ble avsluttet 18.10. 2015 etter 26 dager da alle så nær som tre fisk var døde, trolig på grunn av et svært høyt smittepress i de to små kara.

Denne smittetesten var ikke definert som en del av prosjektet, men noe HÅK tilbød seg å gjøre på dugnad. Mangel på finansiering gjør at vi så langt ikke har fått genotypet (for sporing til stamme, far og mor) vevsprøvene fra disse fiskene.

4 Foreløpige resultater og diskusjon

Noen nevneverdig dødelighet ble ikke observert før 30-35 (kar 6) og 35-40 (kar 5) dager etter smitte (Figur 8 og 9). Forsøket ble avsluttet 84 dager etter smitte etter at det bare ble registrert enkelte døde fisk de siste to (kar 6) og tre (kar 5) ukene av testen. Ved avslutning av forsøket levde fortsatt 33.2 % (kar 5) og 39.6 % (kar 6) av fiskene.

Prosent overlevelse for hver av de sju stammene (gjennomsnitt for de to karene) er vist i Figur 10. Disse foreløpige resultatene kan oppsummeres som følger:

- Som forventet var overlevelsen hos laksunger fra Neva-stammen betydelig høyere (69.7 %) enn for alle de norske elvestammene (i gjennomsnitt 28.4 %; Alta 18.0 % til Driva 36.8 %).
- Systematisk og signifikant høyere overlevelse hos de tre norske *Gs*-inifiserte stammene sammenlignet med de tre norske *Gs*-frie stammene ($5,7 \pm 1,6$ %-poeng, $P < 0.001$).
- Laksunger fra den *Gs*-inifiserte Skibotnelva hadde statistisk signifikant høyere overlevelse enn laksunger fra den *Gs*-frie Altaelva ($9.0 \pm 2,7$ %-poeng; $P < 0.01$), og laksunger fra den *Gs*-inifiserte Drammenselva hadde statistisk signifikant høyere overlevelse enn laksunger fra den *Gs*-frie Numedalslågen ($6.8 \pm 2,7$ %-poeng; $P = 0.01$).
- Laksunger fra Driva hadde høyere overlevelse enn laksunger fra *Gs*-frie Eira/Surna/Toåa, men denne forskjellen var ikke statistisk signifikant ulik fra null ($2,8 \pm 2,8$ %-poeng; $P = 0.31$).
- Laksunger fra Driva hadde høyest overleving av de seks undersøkte norske stammene.

Hva kan vi lære av disse resultatene?

Laksungene fra de tre norske *Gs*-inifiserte stammene hadde høyere overlevelse enn laksungene fra de tre *Gs*-frie stammene. Da vi forventer at det var minimale forskjeller i motstandskraft mot gyro mellom disse norske laksestammene før de ble inifiserte med *Gs*, tyder disse resultatene på at det har skjedd ei naturlig utvalg for større motstandskraft mot *Gs* i de *Gs*-inifiserte laksestammene fra den tida disse ble inifiserte med *Gs*. Dette er som forventet da det i den tidligere nevnte smittetesten med laksunger fra Drammenselva (se Kapittel 2) ble påvist betydelig genetisk variasjon i motstandskraft mot *Gs*.

Forskjellene i overlevelse mellom laksunger fra de tre geografiske gruppene (Skibotnelva og Altaelva, Drammenselva og Numedalslågen, og Driva og Eira/Surna/Toåa), kan skyldes større streifing av gytefisk med høy motstandskraft mot *Gs* mellom nærliggende (Driva og Eira/Surna/Toåa) enn mer fjerntliggende (Skibotnelva og Altaelva) laksestammer, hvor lenge de tre *Gs*-inifiserte elvene har vært smittet, ulik praksis når det gjelder kultivering med klekkeri-fisk som ikke har vært utsatt for *Gs*-smitte (sjå Tabell 11) og ulikt innslag av rømt oppdrettslaks i elvene.

For eksempel vil trolig to runder med rotenon-behandling av Skibotnelva og utsett av usmittet klekkeri-ungel med foreldre fra tre *Gs*-frie elver (Målselva, Nordreisa og Alta, se Figur 11) ha redusert effekten av det naturlige utvalget for motstandskraft mot gyro og dermed redusert overlevelsen til laksungene fra Skibotnelva. Overlevelsen til laksungene fra Drammenselva ville trolig ha vært høyere visst ikke usmitta klekkeri-ungel hadde blitt satt ut hvert år i *Gs*-frie sideelver (og smolt i

hovedvassdraget) noe som ventelig har redusert styrken på det naturlige utvalget for motstandskraft mot parasitten.

At overlevelsen av laksunger fra Driva ikke var signifikant høyere enn av laksunger fra Eira/Surna/Toåa var uventet. Men at laksungene fra Driva hadde høyest overlevelse av de seks undersøkte norske stammene kan tyde på at det også har skjedd et naturlig utvalg for økt motstandskraft mot gyro i Driva, spesielt etter 2002, det siste året det ble satt ut usmitta klekkeri-yngel i Driva. Denne genetiske motstandskraften kan ha spredd seg med streifet gytefisk fra de seks *Gs*-infriserte elvene i Driva regionen til spesielt Surna og Toåa, og fra de sju *Gs*-infriserte elvene i Rauma-regionen til Eira (se Figur 11). At det gjennomsnittlige slektskapet mellom Driva-fiskene bare var marginalt høyere enn mellom Driva-fiskene på den ene siden og Eira/Surna/Toåa fiskene på den andre siden, tyder også på betydelig utveksling av genetisk materiale ved streifing av fisk mellom Driva, Eira, Surna og Toåa. Men det relativt høye slektskapet mellom Driva og Surna har nok også sin forklaring i utsett av smolt fra Surna i Driva tidlig på 1980-tallet (se Figur 11). Høyt slektskap mellom laksestammer i denne regionen kan også skyldes at elver i denne regionen lenge har hatt et betydelig større innslag av oppdrettslaks enn elver i de to andre regionene som er med i smittetesten. Men resultatene fra dette forsøket gir ikke noko grunnlag for å kvantifisere effekten av noen av de ovenfor nevnte faktorene på den observerte skilnaden i overleving hos laksunger fra de seks norske laksestammene.

Men resultatene fra dette forsøket gir ikke noe grunnlag for å kvantifisere effekten av noen av de ovenfor nevnte faktorene på forskjellen i overlevelse hos laksunger fra disse seks norske laksestammene.

Konklusjon

Resultat fra smittetesten i dette forsøket og fra den tidligere smittetesten i Drammenselva er en rimelig god dokumentasjon på at laksen i *Gs*-infriserte vassdrag over tid kan opparbeide seg større motstandskraft mot gyro og slik tilpasse seg og leve bedre med parasitten.

5 Etterord

Prosjektet ble av ulike årsaker langt mer kostbart enn vi forutså på søknadstidspunktet (Figur 12). De viktigste årsakene til dette er større kostnader ved innsamling av stamfisk fra Driva (bygging og utlegging av merd ved Flåøya), mer arbeid med planlegging og oppfølging av innsamling av materiale fra de andre stammene, og en forlenget smittetest fordi vi på grunn av lite Gs på yngel fanget i Driva måtte oppformere parasitten på annen fisk, og vi ikke lyktes med dette ved første forsøk. Dette gjør at vi ikke har midler igjen til å genotype de fiskene som døde i testen, noe som gjør at vi ikke kan presentere endelige overlevelsestall for hver stamme (Delmål 1), og heller ikke har kunne estimert størrelsen på den genetiske variasjon for overlevelse (Delmål 2). En ferdigstilling av disse to delmålene håper vi å få på plass i løpet av vinteren 2017 med interne midler i Nofima.

I søknaden ble det sagt at Delmål 3 ikke kunne gjennomføres uten ekstra midler fra andre finansieringskilder, noe som var planlagt skulle skje ved fiskelaboratoriet ved NHM, UiO. Da dette laboratoriet ble avviklet i 2013 ble det ikke aktuelt å søke om midler til dette.

6 Tabeller og figurer

Tabell 1 Genetisk materiale innsamlet sommer/høst 2014.

Tre norske gyro infiserte stammer:

Skibotnelva (Haukvik) – Gyro påvist i 1979

Driva – Gyro påvist i 1980

Drammenselva – Gyro påvist i 1987

Fem stk 5x5 diallel sett for hver stamme

Hofisk nr	Hannfisk nr.				
	1	2	3	4	5
1	x	x	x	x	x
2	x	x	x	x	x
3	x	x	x	x	x
4	x	x	x	x	x
5	x	x	x	x	x

Tre norske gyro frie stammer:

Alta (lms) - En stamme i nærheten av Skibotnelva

Surna/Eira/Toåa - En stamme i nærheten av Driva

Numedalslågen - En stamme i nærheten av Drammenselva

Baltisk stamme med høy resistens mot gyro

Neva (lms)

Hver stamme:

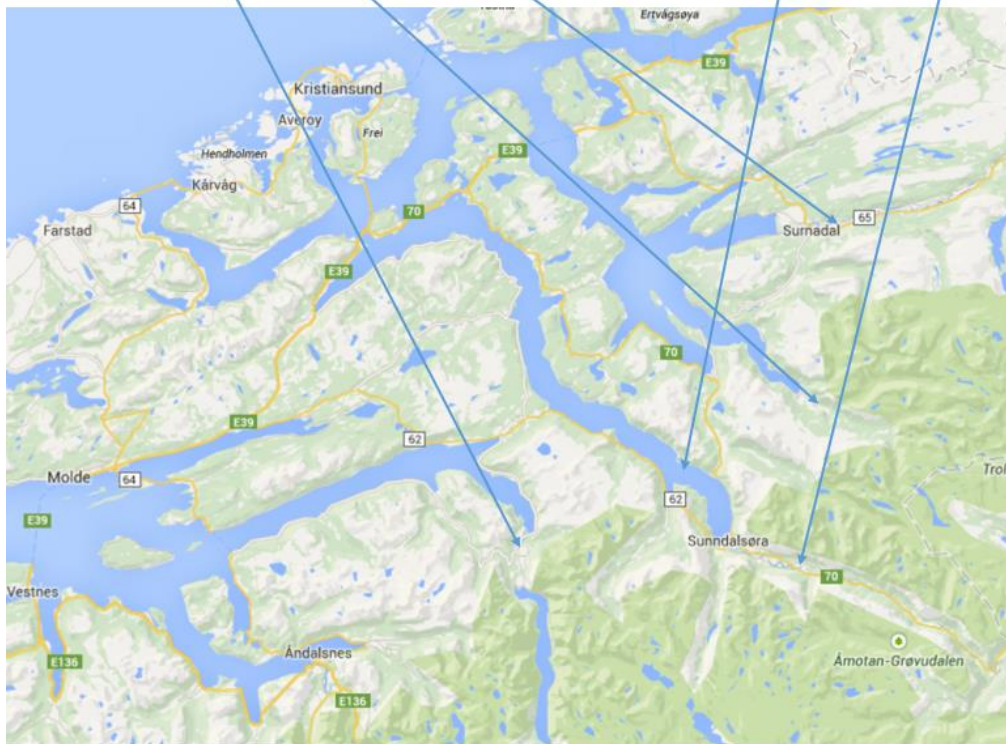
Avkom etter om lag 25 hannfisk og 25 hofisk fra hver stamme

Tabell 2 For hver stamme antall fedre og mødre, strykedato og startfôringsdato.

Elvestamme	Antall fedre	Antall mødre	Antall grupper i klekkeriet	Strykedato	Til Nofima som øyerogn	Starfôringsdato
Skibotnelva	25	25	25	6. nov	6.01.14	9/4
Altaelva	23	23	23	11.nov	12.01.14	14/4
Driva	29	29	29	3. og 10. nov	*	23/3
Surna/ <u>Toåa</u> /Eira	26	29	29	14. okt-24. nov	5. og 26.02.14	17/4, 28/4, 4/5
Drammenselva	25	25	25	24. nov	26. 01.14	15/4
Numedalslågen	30	30	30	8. nov	26. 01.14	15/4
Neva	25	25	25	11. nov	12. 01.14	14/4

* Kilenotfanga stamfisk frå Flå til Nofima 30.09. 2014

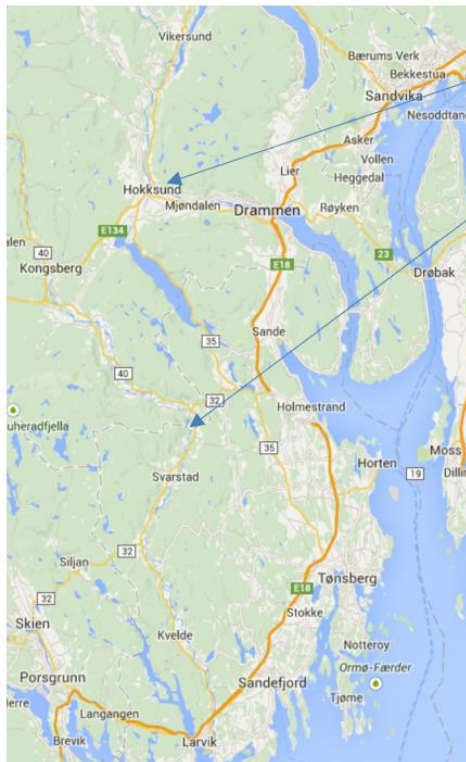
Eira/Toåa/Surna Flåøya Driva



Figur 1 Kart som viser lokaliseringa av Driva, Surna, Toåa og Eira.



Figur 2 Stamfisk fra Driva ble fanget i kilenot ved Flåøya i juni-juli 2014, og oppbevart i merd der fram til transport til Nofima, Sunndalsøra 30. september 2014.



Drammenselva

Numedalslågen

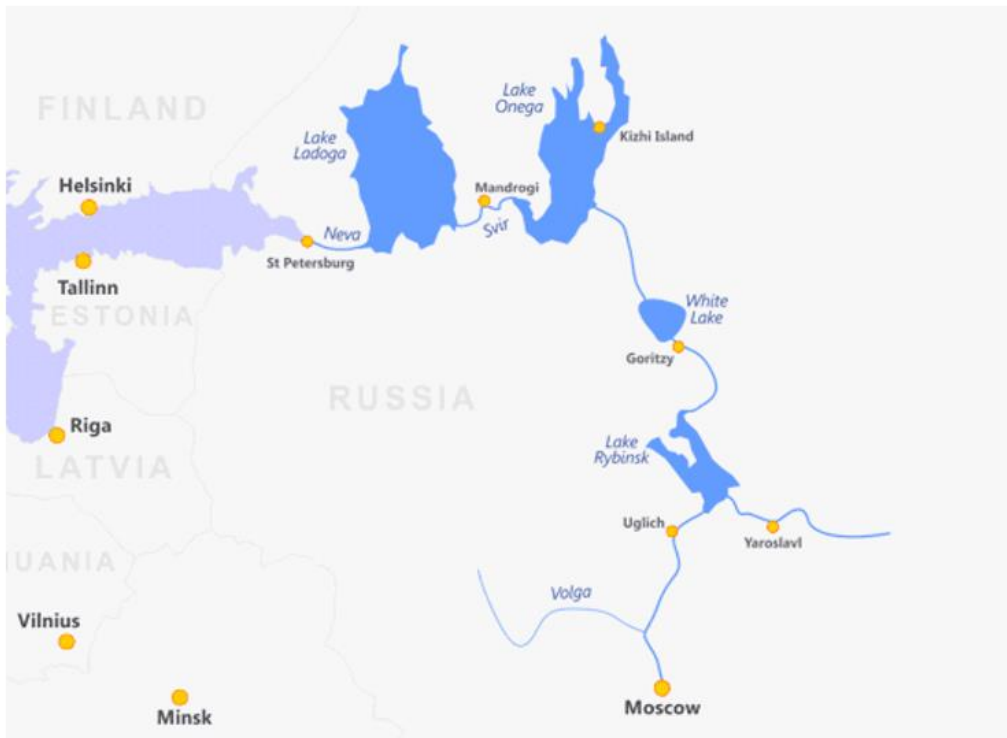


Figur 3 Kart som viser hvor stamfisken fra Drammenselva og Numedalslågen ble fanget.

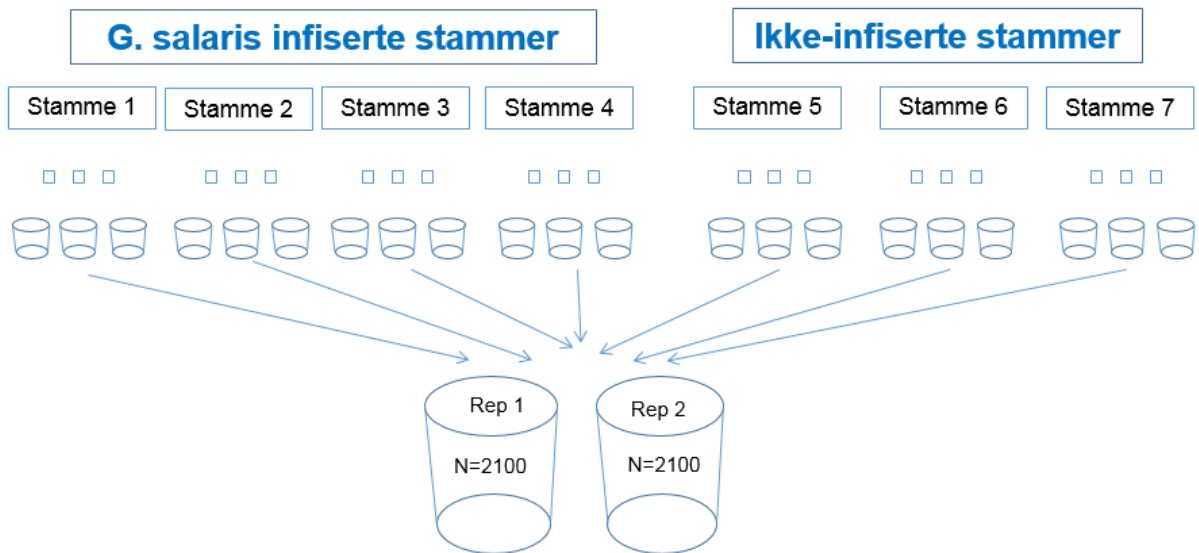
Skibotnelva - Alta



Figur 4 Kart som viser lokaliseringa av Skibotnelva og Alta. Materialet fra Skibotnelva ble hentet fra Genbank Haukvik, Møre og Romsdal, mens materialet fra Alta ble hentet fra NINA Forskningsstasjon, Ims, Rogaland.



Figur 5 Kart som viser lokaliseringa av Neva. Materialet fra Neva ble hentet fra NINA Forskningsstasjon, Ims, Rogaland.

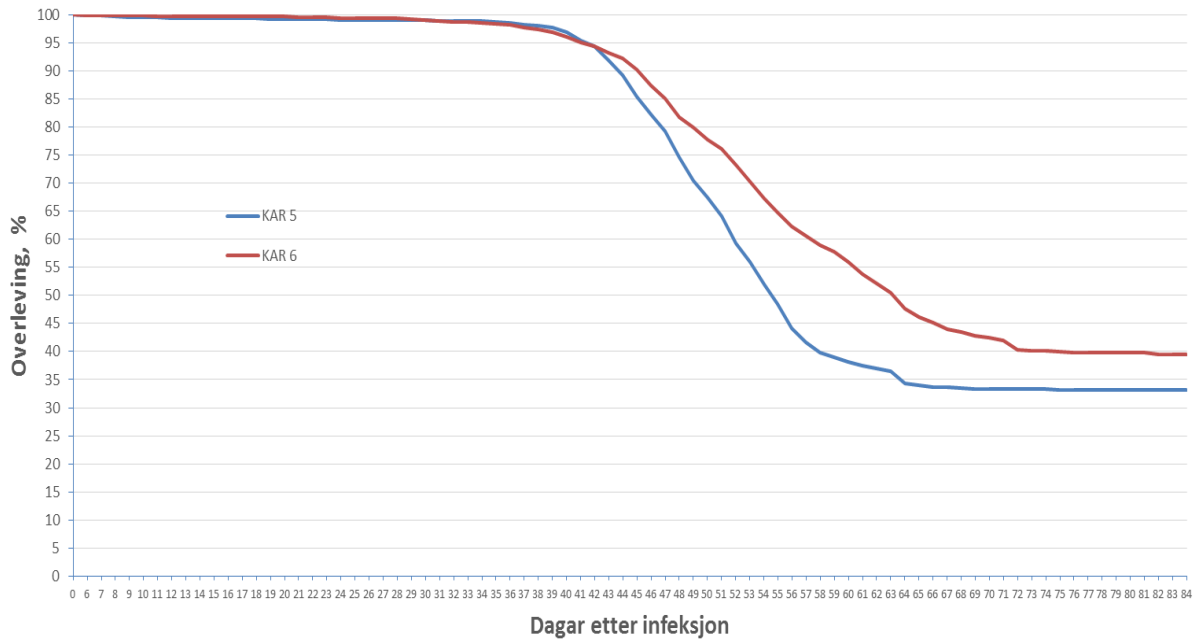


Ved 8-10 g til smittetest (haplotype A)
300 fisk fra hver stamme til hvert kar.

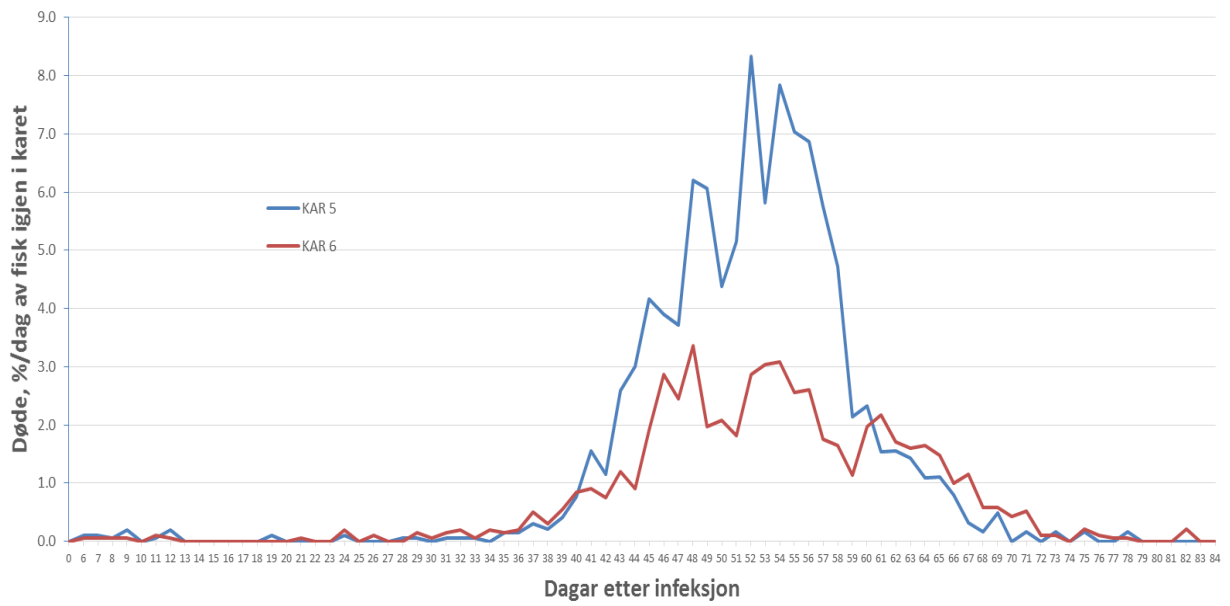
Figur 6 Forsøksdesign.



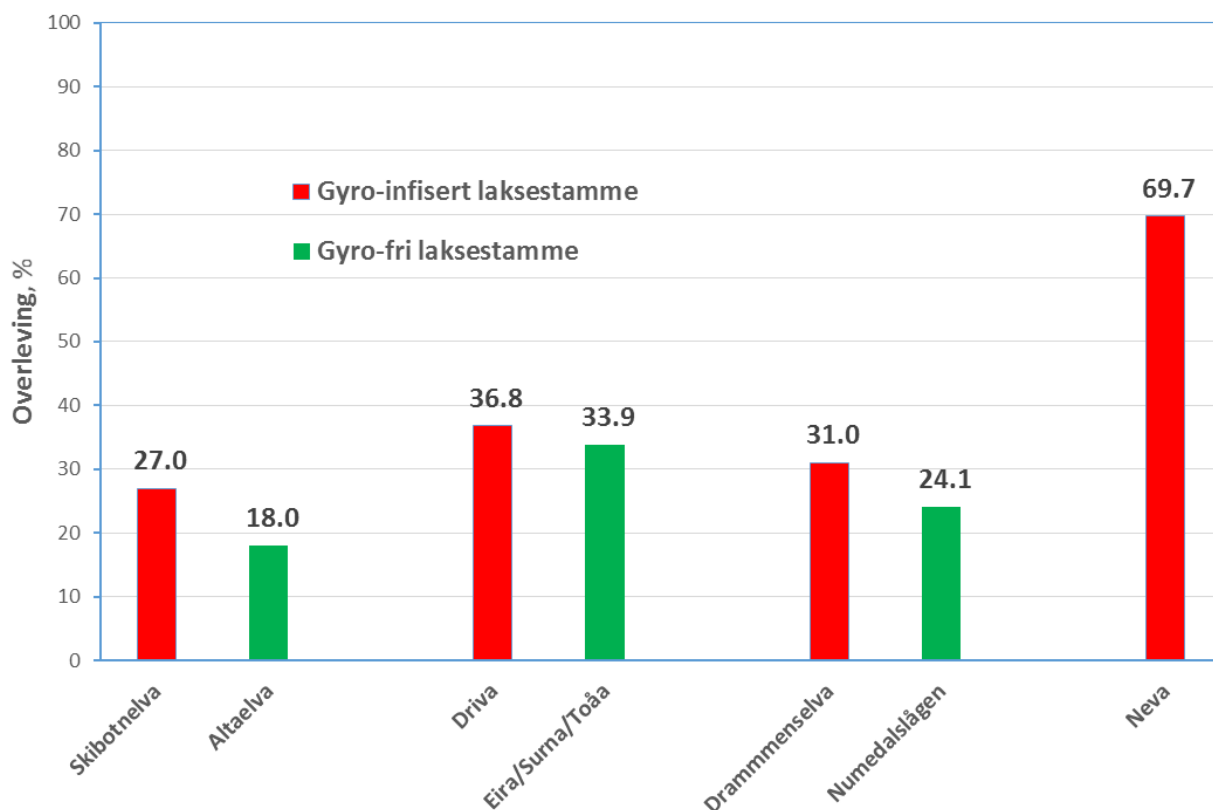
Figur 7 Yngelen fra hver stamme ble startfôret i tre 0,75 m² kar i Hall 4 hos Nofima, Sunndalsøra.



Figur 8 Prosent overlevende fisk til ulik tid etter infeksjon med Gs-infisert yngel fra Driva.



Figur 9 Prosent døde fisk per dag av antall fisk igjen på den aktuelle dagen.



Figur 10 Prosent overlevende fisk per stamme (gjennomsnitt av de to karene) i smittetesten hos Nofima, Sunndalsøra med Gs-infisert yngel fra Driva. Foreløpige tall etter genotyping av de overlevende fiskene (1304) i de to karene. Det gjenstår å genotype de 2378 fiskene som døde i smittetesten og de 300 fiskene som ble tatt ut i løpet av testen.

Skibotnelva

Gyro påvist i 1977, 1992 og 1998. Behandla med rotenon i 1988 og 1995 og i 2015 og 2016. Utsett av klekkeri-yngel med foreldre frå Skibotnelva i 1982 (6600 stk) og 1983 (10 100) og smolt i 1993 (9 000) og 1994 (7500); utsett av klekkeri-yngel med foreldre fra Målselva i 1980 (45 000) og 1981 (35 000), utsett av klekkeri-yngel med foreldre fra Nordreisa i 1984 (14 000), og klekkeri-smolt med foreldre fra Altaelva i 1984 (6 000).

Driva

Gyro påvist i 1980, har ikkje vore behandla mot gyro. Utsett av klekkeri-yngel og -smolt med til dels ukjent opphav frå tidleg 1960-talet til og med 1979. Utsett frå klekkeri av ukjent tal årsyngel med foreldre frå Driva og i sideelvar til Driva i 1980, 1982, 1983, 1984, 1985 og 1995. Utsett av i gjennomsnitt 39 000 klekkeri-smolt med foreldre frå Driva frå og med 1993 til og med 2002. Utsett av klekkeri-smolt med foreldre frå Surna i 1981 (?), 1982 (32 000), 1983 (?), 1984 (?), 1985 (35 000).

Drammenselva

Gyro påvist i 1987, har ikkje vore behandla mot gyro. Årleg utsett av klekkeri-avkom etter foreldre frå Drammenselva: Om lag 300 000 ein-somrig yngel i gyro-frie sideelvar og 100 000-120 000 to-somrig smolt i elva.

Neva

Neva renn ut i Finskebukta i Austersjøen og er kjent for å ha laks med høg motstandskraft mot gyro. Ikkje kjent når den vart infisert med gyro. Materialet brukt i smittetesten har sitt opphav frå egg teke inn til lms i 1983 frå eit klekkeri i Finland som hadde teke inn egg frå Neva i 1972, 1974 og 1976.

Andre gyro infiserte elver i Driva og Rauma regionen:

Driva regionen

Gyro påvist i 1980 (Usma, Batnfjordelva), 1981 (Litledalselva), Bøvra (1986) og 1989 (Storelva). Behandla med rotenon i 1986 og 1989 (Bøvra), 1991 (Storelva) og 1994 (Batnfjordelva). Friskmeld i 1994 (Bøvra og Storelva) og 1999 (Batnfjordelva).

Rauma regionen

Gyro vart påvist i 1980 (Rauma/Istra, Isa/Glutra), 1982 (Skorga), 1985 (Måna), 1991 (Innfjordelva). Behandla med rotenon i 1992 (Rauma/Istra, Måna, Innfjordelva) og i 2013 og 2014 (alle elvane).

Figur 11 Informasjon om dei fire gyro-infiserte laksestammene fram til fiskematerialet i gyro-testen vart samla inn sommaren/høsten 2014.

FoU-partnere

Nofima
NINA
NHM, UIO
Driva elveeierlag
Hellefoss-Åmot Kultiveringsanlegg

Finansiering – kontanter (kr 1.725 000)

Marint miljøsikrings- og verdiskapingsfond i M&R (kr 1.245.000)

Driva elveeierlag	} kr 480 000
Sunndal kommune	
Øvre Eiker kommune	
Hellefoss-Åmot Kultiveringsanlegg	
<u>AquaGen AS</u>	
Marine Harvest AS	
<u>SalmoBreed AS</u>	

Dugnad (kr 460 000)

Hellefoss-Åmot Kultiveringsanlegg, Hokksund, Buskerud
Rossåa settefiskanlegg, Todalen, Møre og Romsdal
NINA Forskningsstasjon, Ims, Rogaland
Haukvik genbank, Vinjeøra, Sør- Trøndelag
Lardal Jeger og Fiskerlag, Svarstad, Vestfold.

Figur 12 En oversikt over deltakere i prosjektet og hvordan prosjektet ble finansiert med kontanter og dugnad.

7 Referanser

- Anonym, 2008. Handlingsplan (forslag) mot lakseparasitten *Gyrodactylus salaris*. Rapport fra Direktoratet for naturforvaltning.
- Arnekleiv, J.V., Rønning, L., Forseth, T., Fiske, P., Koksvik, J., Hindar, K., Kjærstad, G. 2010. Smoltundersøkelser i Driva i 2005-2009. NTNU Vitenskapsmuseet Rapp. Zool. Ser. 2010, 5: 1-42.
- Anttila, P., Romakkaniemi, A., Kuusela, J., Koski, P. 2008. Epidemiology of *Gyrodactylus salaris* (Monogenea) in the River Tornionjoki, a Baltic wild salmon river. *Journal of Fish Diseases* 2008, 31, 373–382. doi:10.1111/j.1365-2761.2008.00916.x
- Bakke T.A., Jansen P.A., Hansen L.P. 1990. Differences in the host resistance of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., stocks to the monogenean *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957. *Journal of Fish Biology* 37, 577–587.
- Bakke, T.A., Harris, P.D., Jansen, P.A. 1992. The susceptibility of *Salvelinus fontinalis* (Mitchell) to *Gyrodactylus salaris* Malmberg (Platyhelminthes; Monogenea) under experimental conditions. *J. Fish Biol.* 41, 499-507.
- Bakke T.A., Harris P.D., Cable J. 2002. Host specificity dynamics: observations on gyrodactylid monogeneans. *Int. J. Parasitol.* 32, 281-308.
- Bourret, V., Kent, M.P., Primmer, C.R., Vasamagi, A., Karlsson, S., Hindar, K., McGinnity, P., Verspoor, E., Bernatchez, L., Lien, S. 2013. SNP-array reveals genome-wide patterns of geographical and potential adaptive divergence across the natural range of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Molecular Ecology* 22, 532–551.
- Gilbey, J., Verspoor, E., Mo, T.A., Sterud, E., Olstad, K., Hytterød, S., Jones, C., Noble, L. 2006. Identification of genetic markers associated with *Gyrodactylus salaris* resistance in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Dis. Aquat. Org.* 71, 119–129.
- Hansen, H., Bachmann, L., Bakke, T.A. 2003. Mitochondrial DNA variation of *Gyrodactylus* spp. (Monogenea, Gyrodactylidae) populations infecting Atlantic salmon, grayling, and rainbow trout in Norway and Sweden. *International Journal for Parasitology* 33, 1471–1478.
- Harris, P.D. 1997. Ecological and genetic evidence of clonal reproduction in *Gyrodactylus gasterostei* Glaser, 1974. *Int. J. Parasitol.*, 28, 1595-1607.
- Harris, P.D., Soleng, A., Bakke, T.A. 1998. Killing of *Gyrodactylus salaris* (Platyhelminthes, Monogenea) mediated by host complement. *Parasitology* 117, 137-143.
- Hytterød, S., Lie Linaker, M., Hansen, H., Mo, T.A., Tavoranpanich, S., Bang Jensen, B. 2016. The surveillance programme for *Gyrodactylus salaris* in Atlantic salmon and rainbow trout in Norway 2015. Surveillance programmes for terrestrial and aquatic animals in Norway. Annual report 2015. Oslo: Norwegian Veterinary Institute.
- Ieshko, E.P., Shulman, B.S., Shchurov, I.L., Lulu, B. 2008. Long-term changes in the epizootic of juvenile salmon (*Salmo salar* L.) in the Keret River (White Sea basin) depending on the invasion of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957. *Parazitologiya* 42, 486-96. (In Russian.)
- Johnsen, B.O. 1978. Fiskeribiologiske undersøkelser i de lakseførende deler av Ranavassdraget. Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, Reguleringsundersøkelsene i Nordland. Rapport 7-1978, 1-54.
- Johnsen, B.O., Møkkelgjerd, P.I., Jensen, A.J. 1999. Parasitten *Gyrodactylus salaris* på laks i norske vassdrag, Statusrapport ved inngangen til år 2000 — NINA Oppdragsmelding 617: 1-129.

- Johnsen, B.O., Brabrand, Å., Jansen, P.A., Teien, H.-C., Bremset, G. 2008. Evaluering av bekjempelsesmetoder for *Gyrodactylus salaris*. Rapport fra ekspertgruppe. Utredning for DN 2008-7, 1-140.
- Johnsen, B.O., Jensen, A.J., Møkkelgjerd, P.I. 1999. *Gyrodactylus salaris* på laks i norske vassdrag, statusrapport ved inngangen til år 2000. NINA Oppdragsmelding 617: 1-129.
- Karlsson, S., Diserud, O.H., Fiske, P., Hindar, K. 2016. Widespread genetic introgression of escaped farmed Atlantic salmon in wild salmon populations. *ICES Journal of Marine Science*, doi:10.1093/icesjms/fsw121.
- Koski, P. 1996. Important parasites and diseases of freshwater and anadromous fish in northern Finland. - P. 87-89 on Larsen, T., ed. Report from seminar on fish diseases and organisation of the fish health service in the Finnish, Norwegian and Russian parts of the Barents region. *Høgskolen I Finnmark* 1996:12.
- Malmberg, G. 1988. *Gyrodactylus salaris* - infeksjoner, laxfisktransporter och odling i Norden. *Vattenbruk* 2, 22-29.
- Mo T.A. 1992. Seasonal variations in the prevalence and infestation intensity of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea, Gyrodactylidae) on Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L., in the River Batnfjordselva, Norway. *Journal of Fish Biology* 41: 697-707.
- Ramirez, R., Bakke, T.A., Harris, P.D. 2014. Same barcode, different biology: differential patterns of infectivity, specificity and pathogenicity in two almost identical parasite strains. *International Journal for Parasitology* 44: 543–549.
- Ramírez, R., Bakke, T.A., Harris, P.D. 2015. Population regulation in *Gyrodactylus salaris* – Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) interactions: testing the paradigm. *Parasites & Vectors* 8:392. DOI 10.1186/s13071-015-0981-4.
- Salte, R., Bentsen, H.B., Moen, T., Tripathy, S., Bakke, T.A., Ødegård, J., Omholt, S., Hansen, L.P. 2010. Prospects for a genetic management strategy to control *Gyrodactylus salaris* infection in wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) stocks. *Can. J. Fish Aquatic. Sci.* 67, 121-129.
- Solem, Ø., Johnsen, B.O., Arnekleiv, J.V., Hindar, K., Rønning, L., Kjærstad, G., Aalbu, F., Karlsson, S., Olstad, K. 2013. Kartlegging av ungfiskbestander i Drivavassdraget. - NINA Rapport 742. 29 pp. Norsk institutt for naturforskning (NINA), Trondheim.

