

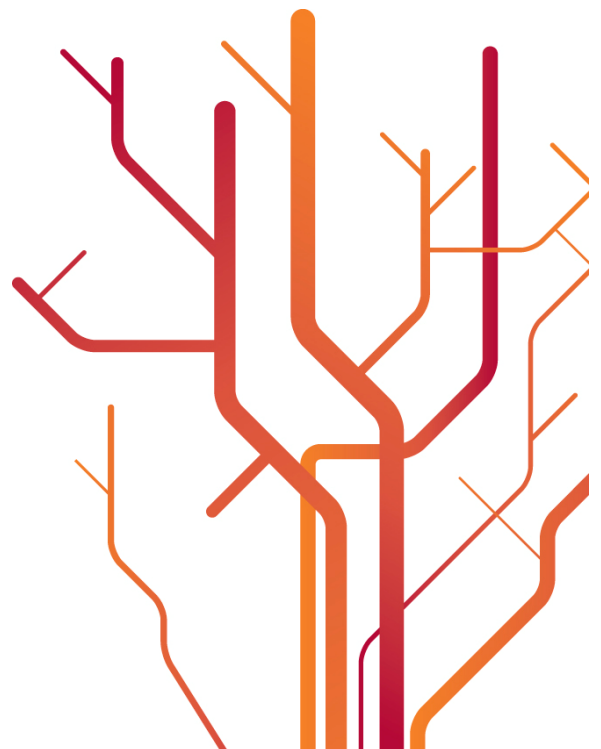
Parasittsamfunn hos sjørørret (*Salmo trutta* L.) i Hardanger og Steigen



Christian Dalen

Mastergradsoppgave i fiskehelse (60 stp)

Mai 2011



Sammendrag

Parasittsamfunnene hos sjøørret (*Salmo trutta*) fisket i sjø i Hardanger og Steigen ble undersøkt vinter, sommer og høst med hensyn på om det var ulikheter mellom parasittsamfunnene, og endringer i samfunnene mellom de ulike årstidene. Totalt ble det registrert 14 parasittarter og parasittgrupper, der ni var marine og fem var fra ferskvann. De marine parasittsamfunnene var svært like hos sjøørret i Hardanger og Steigen, både med hensyn på artssammensetning, og prevalens og gjennomsnittlig intensitet av de ulike artene. *Lepeophtheirus salmonis*, *Cryptocotyle lingua*, *Eubothrium* sp. og *Hemiurus* spp. hadde høyest prevalens i begge områder. *Echinorhynchus gadi* var den eneste marine arten som hadde klart ulik forekomst ved at den var relativt vanlig i Steigen, men svært sjelden i Hardanger. Artssammensetningen i de marine parasittsamfunnene var for øvrig dominert av generalister i begge områder. Artssammensetningen i parasittsamfunnene fra ferskvann var også dominert av generalister, der *Diplostomum* spp. ble registrert hyppigst i begge områder med prevalens rundt 20 %. Av registrerte arter av ferskvannsparasitter ble samtlige registrert hos sjøørret i Hardanger, mens kun tre ble registrert i Steigen. Det er imidlertid usikkert om dette skyldes tilfeldigheter, nord-sør gradient eller landskapsøkologi. Prevalens og abundans av både parasittarter fra ferskvann og marine parasittarter endret seg mellom vinter, sommer og høst. Årsakene til dette var sannsynligvis ulike nærings- og habitatvalg kombinert med ulik tid tilbrakt i sjøen hos sjøørretene som ble fisket i de ulike årstidene.

Innhold

INNLEDNING	1
OMRÅDEBESKRIVELSE	6
HARDANGER (59° N, 05° Ø)	6
STEIGEN (67° N, 15° Ø)	7
MATERIALE OG METODER	9
INNSAMLING AV MATERIALE.....	9
<i>Hardanger</i>	9
<i>Steigen</i>	9
<i>Garnfiske</i>	9
REGISTRERING AV PARASITTER.....	10
KLASSIFISERING.....	11
DEFINISJONER	12
STATISTIKK OG TALLBEHANDLING.....	12
<i>Beregning av artsfordeling i komponentsamfunn</i>	13
<i>Beregning av prosentvis likhet mellom to komponentsamfunn</i>	13
RESULTATER	14
TOTALOVERSIKT AV DIVERSITET.....	14
<i>Marine parasitter</i>	14
<i>Ferskvannsparasitter</i>	14
<i>Antall parasittarter per fisk</i>	16
<i>Artsfordeling og prosentvis likhet</i>	16
FOREKOMST AV PARASITTER VINTER, SOMMER OG HØST	17
<i>Parasitter med frittlevende transmisjonsstadium</i>	17
<i>Næringstransmitterte parasitter</i>	19
DISKUSJON	23
TAKK!	34
REFERANSER	35
APPENDIKS	46

Innledning

Parasittisme er den mest utbredte livsstrategien blant alle verdens organismer (Windsor 1998; Bush et al. 2001). Til tross for dette har parasittene fått liten oppmerksomhet sammenlignet med de frittlevende vertebratene de utnytter (Windsor 1998). Forholdet gjenspeiles også i kunnskapen om sjøørret (*Salmo trutta*), der etter hvert mye er kjent ved den generelle biologien (Baglinière & Maisse 1999; Klemetsen et al. 2003; Harris & Milner 2006), mens mindre er kjent om sjøørretens parasittsamfunn. Parasittsamfunn er et komplekst begrep, som kan betraktes på flere nivåer. I litteraturen benyttes en hierarkisk inndeling for å skille de ulike nivåene. Esch (1990) har sammenfattet dette, der *infrsamfunn* er det laveste nivået, som omfatter alle parasitter i ett enkelt vertsendivid. Neste nivå er *komponentsamfunn*, som omfatter alle parasitter i én enkelt vertspopulasjon. Det øverste nivået er *sammensatte samfunn*, og omfatter samtlige parasitter i et økosystem. I denne oppgaven avgrenses begrepet ”parasittsamfunn” til kun å omhandle komponentsamfunn, som vil innebære samtlige parasitter hos en sjøørretpopulasjon.

Parasittsamfunn hos sjøørret er spesielt interessant ettersom den gjennom livet veksler mellom to svært ulike miljøer; ferskvann og saltvann (Klemetsen et al. 2003). Den tilbringer sine første leveår i ferskvann, før den smoltifiserer og svømmer ut i sjøen som smolt (Berg & Berg 1989; Jonsson & Jonsson 2002; Klemetsen et al. 2003). Tiden fra ørreten klekkes til den er smolt kan variere fra ett til åtte år, der antall år øker med økende breddegrad (L'Abée-Lund et al. 1989). Varigheten på sjøoppholdet varierer også med breddegraden. I Nord-Norge kan det vare mellom 60-80 dager, mens det i Sør-Norge kan vare enda lenger (Berg & Jonsson 1990; Jonsson & Jonsson 2002). Etter sjøoppholdet returnerer både kjønnsmoden og umoden sjøørret til ferskvann for å gyte og overvintre (Jonsson 1985; Berg & Berg 1989). Deretter starter sesongsyklusen på nytt, med et nytt sjøopphold på våren og sommeren etterfulgt av gyting/overvintring i ferskvann på høsten og vinteren (Klemetsen et al. 2003). Dette er den generelle livshistorien, men det finnes alternative livshistorier. Sjøørret kan også overvintre i sjøen, trolig som følge av dårlige overvintringsforhold i ferskvannssystemene (Jonsson & Jonsson 2002; Rikardsen 2002).

Migrasjon mellom saltvann og ferskvann påvirker diversitet og dynamikk i parasittsamfunn hos anadrome laksefisk (Dogiel 1961; Pennel et al. 1973; Frimeth 1987a; Frimeth 1987b; Bailey et al. 1989), og katadrome arter som ål (Kristmundsson 2007; Jakob et al. 2009).

Ektoparasitter er mest utsatt for endringer i salinitet siden de er i direkte kontakt med vannet (Dogiel 1961; Frimeth 1987b; Bailey et al. 1989; Finstad & Bjørn 1995; Kristoffersen 1995). Tarmparasitter er også utsatt for endringer i salinitet, blant annet som følge av at laksefisk må drikke mye i saltvann for å kompensere for vanntap gjennom osmose (McCormick & Saunders 1987). Dette fører til økt osmolaritet i tarmen som kan påvirke tarmparasitter fra ferskvann. Økning av salinitet i tarmen kan også føre til morfologiske endringer i tarmsystemet hos fisk (MacLeod 1978), som igjen kan ha en indirekte effekt på tarmparasitter fra ferskvann (Frimeth 1987b). I følge Dogiel (1961) og Möller (1978) vil ikke øvrige endoparasitter påvirkes i særlig grad siden osmolariteten i andre organer, muskler og bukhule endrer seg lite, men det finnes unntak. Bailey *et al.* (1989) viste at ferskvannssikten *Phyllodistomum umblae*, som lever i nyren hos laksefisk (Appleby 2002), dør raskt ut hos *Oncorhynchus nerka* i saltvann. Fysiologiske endringer i nyra i form av redusert urinproduksjon med økt osmolaritet ble antatt å være årsaken.

Generelt er det én gjennomgående ulikhet mellom parasittsamfunn hos fisk i saltvann og parasittsamfunn hos fisk i ferskvann: Parasittsamfunn hos fisk i ferskvann domineres av spesialister, mens parasittsamfunn hos fisk i saltvann domineres av generalister (Bush 1990; Marcogliese 1995). Spesialister er betegnelsen på parasitter som er avhengig av én enkelt vertsart, eller nært beslektet vertsarter for å fullføre livssyklusen (Esch & Fernández 1993). Generalister derimot, kan benytte flere ubeslektede vertsarter (Esch & Fernández 1993). I følge Marcogliese (1995) er dette en tilpassning til det enorme habitatet marine parasitter lever i. De allerede begrensede mulighetene for transmisjon kan ikke begrenses ytterligere til kun én spesifikk vertsart. Marine parasitter benytter også ofte transportverter, slik at de kan opprettholde infektive stadier over lengre tid og dermed øke sjansen for transmisjon (Marcogliese 1995). Nematoden *Pseudoterranova decipiens* kan for eksempel reetablere seg som L₃-larve to ganger hos bekkerøye (*Salvelinus fontinalis*), noe som er aktuelt ved predasjon av opprinnelig transportvert (Burt 1990).

Ved siden av salinitetsendringer forekommer det også andre sesongbetonte endringer som påvirker parasittsamfunn hos sjøørret gjennom et år. Sjøtemperaturen vil blant annet endres i takt med årstidene, og det er en kjent sak at temperatur påvirker utviklingstid hos vekselvarme organismer (Gillooly et al. 2002). Det er for eksempel en positiv korrelasjon mellom økt vanntemperatur og reproduksjonsrate hos haptormark (Gannicott & Tinsley 1998; Buchmann & Bresciani 2006), og mellom økt vanntemperatur og utviklingstid fra copepoditt til adult hos

lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*) (Stien et al. 2005). Endringer i vanntemperatur kan også påvirke overlevelse og infektivitet blant frittlevende transmisjonsstadier hos parasittarter som *Cryptocotyle lingua* og lakselus (Möller 1978; Tucker et al. 2000). Videre krever flere parasittarter tilstedeværelse av spesifikke mellomverter for å fullføre livssyklusen (Bush et al. 2001). Mange av disse mellomverte er kortlevde, og har selv sesongbetonte livssykluser, som igjen vil påvirke transmisjon hos parasittene (Marcogliese 1995; Bush et al. 2001). Slike parasittarter må derfor synkronisere livssyklusene med tilstedeværelsen av essensielle mellomverter og sluttverter gjennom året (Bush et al. 2001), noe som resulterer i en svært sesongbetont transmisjon (Meyer 1972; Smith 1973).

Esch og Fernández (1993) beskriver klimatiske forhold som tetthetsuavhengige faktorer, med tanke på hvordan de påvirker forekomst av parasitter. Det er med andre ord miljøet som påvirker parasittene, og ikke tettheten av parasittene selv. I følge Esch og Fernández (1993) og Bush *et al.* (2001) er det disse faktorene som i størst grad påvirker dynamikken i parasittsamfunn hos fisk. Tetthetsavhengige faktorer, som hovedsakelig består av immunrespons hos vert, interaksjoner mellom parasitter og parasittindusert vertsdødelighet, påvirker parasittsamfunn hos fisk i mindre grad (Esch & Fernández 1993).

Tetthetsuavhengige faktorer kan variere mellom ulike geografiske områder. Det samme kan også økosystemene gjøre, som igjen innebærer ulik tilgang på mellomverter og sluttverter (Holmes 1990). Dette medfører at den geografiske plasseringen til vertspopulasjonen kan ha betydning for diversiteten i det tilhørende parasittsamfunnet. For eksempel er diversiteten av ferskvannsfisk større i Sør-Norge enn i Nord-Norge (Pethon 2005), som igjen fører til at diversiteten av ferskvannsparasitter er større i Sør-Norge enn i Nord-Norge (Sterud 1999). Dette forholdet ble også registrert av Smith (1983) som undersøkte parasittsamfunn hos stasjonær ørret fra Sør- til Nord-Norge, hvor diversiteten var størst i Sør-Norge. Knudsen *et al.* (2005) registrerte også større diversitet av ferskvannsparasitter hos laksesmolt (*Salmo salar*) i Midt-Norge (Trøndelag) enn i Nord-Norge (Finnmark).

De fleste studier av parasittsamfunn hos ørret er utført på stasjonær ørret i ferskvann (Smith 1983; Hartvigsen & Halvorsen 1993; Hartvigsen & Kennedy 1993; Molloy et al. 1995; Byrne et al. 2000; Kennedy & Hartvigsen 2000; Byrne et al. 2002). Tradisjonelt har parasittsamfunn hos ørret blitt beskrevet som isolasjonist-samfunn (Kennedy & Hartvigsen 2000). Slike samfunn består av få arter med begrensede koloniseringsmuligheter, og infrapopulasjonene er

generelt små, hvor parasittene sjelden forekommer i store nok intensiteter til at de kan forårsake signifikante interaksjoner med hverandre (Holmes 1986). Med andre ord, tetthetsavhengige faktorer påvirker parasittsamfunn hos ørret i liten grad.

Utover kartlegging av diversitet i parasittsamfunn hos stasjonær ørret, har mye av fokuset dreid seg om å finne mønster og likheter i parasittsamfunn mellom geografisk adskilte ørretpopulasjoner (Hartvigsen & Halvorsen 1993; Hartvigsen & Kennedy 1993; Byrne et al. 2000). I den forbindelse har det blitt utformet ulike teorier. I følge Kennedy (1900) er parasittsamfunn hos stasjonær ørret i større grad stokastiske samlinger enn forutsigbare samfunn, noe som delvis bekreftes av Hartvigsen og Kennedy (1993). Det er altså i stor grad tilfeldigheter som avgjør hvilke arter som utgjør de ulike parasittsamfunnene. Hartvigsen og Halvorsen (1993) på sin side, støttet Hanskis (1982) "rescue effect" hypotese da de undersøkte parasittsamfunn hos ørret i nærliggende innsjøer i Nord-Norge. Kort fortalt går hypotesen ut på at det er et positivt forhold mellom lokal intensitet og regional utbredelse hos en art. Det vil si at arter som har høy, lokal intensitet også er regionalt utbredt (kjernearter), mens arter som har lav, lokal intensitet har liten grad av regional utbredelse (satelittarter). Betegnelsen "rescue effect" kommer av ideen om at utvandrere fra omkringliggende populasjoner av kjernearter reduserer muligheten for lokal utryddelse (Hanski 1991). Hartvigsen og Halvorsen (1993) registrerte både kjernearter og satelittarter hos stasjonær ørret og konkluderte at parasittsamfunnene var relativt forutsigbare ved at man kunne forvente å finne kjerneartene i de ulike samfunnene. Senere undersøkte Byrne *et al.* (2000) parasittsamfunn hos ørret i fire innsjøer i Irland. Deres konklusjon havnet et sted i mellom Kennedys stokastiske samlinger og Hanskis rescue effect-hypotese, der parasittsamfunnene hadde en viss grad av forutsigbarhet, men hvor stokastiske hendelser fortsatt bidro til ulikheter mellom samfunnene.

Parasittsamfunn hos sjøørret er studert i mindre grad. Det er gjort studier i ferskvann, hvor sjøørret har inngått i materialet (Smith 1983; Byrne et al. 2000), og et fåtall studier er gjort på sjøørret i sjø (Fahy 1983; Molloy 1993; Bristow et al. 1996; Byrne et al. 1999; Urquhart et al. 2010). Hovedfokuset i studiene har vært å dokumentere hvilke parasittarter som finnes hos sjøørret i sjø, altså diversiteten. Bristow *et al.* (1996) er de eneste som har utført slike studier i Norge, da parasittsamfunnet hos sjøørret i Tanafjorden ble undersøkt. Stor andel ferskvannsparasitter i forhold til marine parasitter tydet imidlertid på at sjøørretene nylig hadde utvandret fra ferskvann. I Storbritannia har også parasittsamfunn hos geografisk

adskilte sjøørrepopulasjoner blitt sammenlignet. Urquhart *et al.* (2010) viste at parasittsamfunnene hos geografisk adskilte sjøørrepopulasjoner langs kysten av Skotland hadde relativt lik artssammensetning. Det var imidlertid stor variasjon i prevalens og abundans av de ulike artene i de ulike parasittsamfunnene til tross for avstander ned mot 20 mil mellom sjøørrepopulasjonene. Byrne *et al.* (1999) registrerte den samme trenden hos sjøørrepopulasjoner langs kysten av Irland. Totalt sett var det de samme artene som forekom hyppigst i parasittsamfunnene, men det varierte mellom lokalitetene hvilken som var den mest dominerende. I begge studier ble det for øvrig registrert flere marine parasitter enn parasitter fra ferskvann.

Ingen har tidligere sammenlignet parasittsamfunn hos geografisk adskilte sjøørrepopulasjoner i Norge. Knudsen *et al.* (2005) sammenlignet parasittsamfunn hos laksesmolt fra Tanafjorden, Altafjorden, Malangen og Trondheimsfjorden. De registrerte ulikheter mellom samfunnene både ved at det var flere marine parasittarter i Nord-Norge enn i Midt-Norge, og ved at prevalens av de ulike artene varierte mellom fjordene. Undersøkelser av parasittsamfunn hos vill torsk (*Gadus morhua*) langs norskekysten har vist lignende forhold, med høyere antall arter i Nord- enn i Sør-Norge (Heuch 2009).

Felles for nevnte studier av parasittsamfunn hos sjøørret er også at de har beskrevet diversiteten i sommerhalvåret. Kunnskap om parasittsamfunn hos sjøørret som overvintrer i sjøen er derfor svært begrenset. I lys av dette er hensikten med denne oppgaven å undersøke diversiteten ved tre tidspunkter; vinter, sommer og høst, i parasittsamfunnene hos sjøørret fra to geografisk adskilte sjøørrepopulasjoner; den ene i Sør-Norge (Hardanger), den andre i Nord-Norge (Steigen). På bakgrunn av det foregående blir følgende hypoteser undersøkt:

1. Det forventes liten grad av likhet mellom parasittsamfunnene hos sjøørret i Hardanger og Steigen, som følge av stor geografisk avstand.
2. Det forventes at diversiteten av ferskvannsparasitter er større i Hardanger enn i Steigen.
3. Det forventes at det marine parasittsamfunnet domineres av generalister, mens parasittsamfunnet fra ferskvann domineres av spesialister.
4. Det forventes endringer i parasittsamfunnene mellom vinter, sommer og høst som følge av variasjon i klimatiske forhold, næringsvalg, habitatvalg og tiden sjøørretene har vært i sjøen.

Områdebeskrivelse

Hardanger (59° N, 05° Ø)

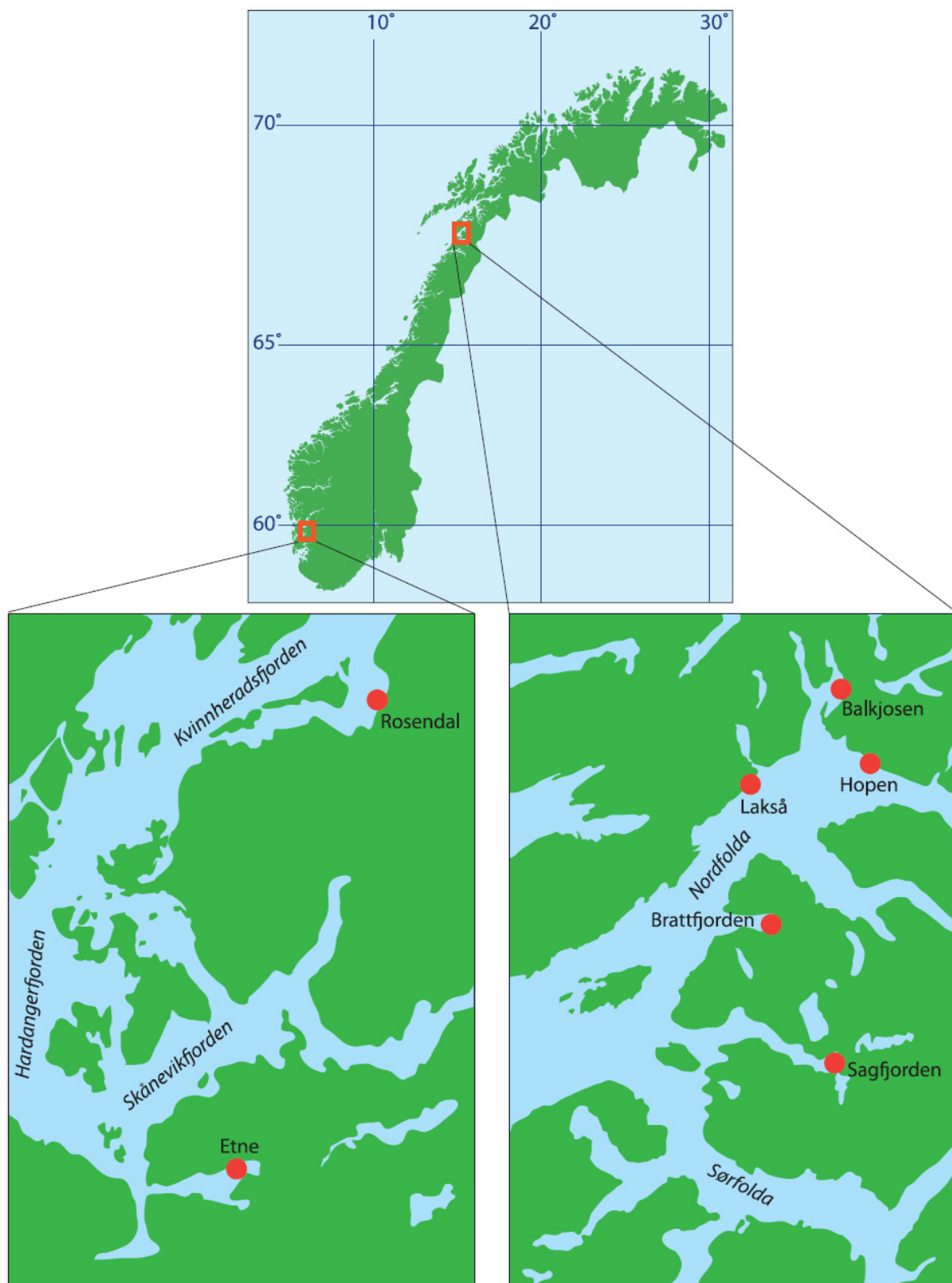
Hardangerfjorden er Norges nest lengste fjord med en total lengde på ca 165 km. Terskeldybden er 150 meter og største dyp er over 850 meter (Skaala et al. 2009). Mellom januar og oktober i 2010 var sjøtemperaturen i de øverste tre meterne av vannsøylen i ytre Hardangerfjord mellom to og 18 grader, mens saliniteten varierte mellom 11 og 33 promille (Asplin 2011). Fiskesamfunnet i Hardanger er artsrikt, men forekomsten av de ulike artene har endret seg i de senere år. Sydlige arter som mulle (*Mullus surmuletus*) og brungylt (*Acantholabrus palloni*) har begynt å dukke opp, mens bestandene av tradisjonelt viktige arter innen fiskeri som brisling (*Sprattus sprattus*) og torsk har gått ned (Skaala et al. 2009; Bjørge et al. 2010). Brisling blir for øvrig regnet som en nøkkelart i Hardangerfjorden ved at den er et viktig bindeledd i næringskjeden mellom plankton og andre fiskearter (Skaala et al. 2009), der i blant sjøørret (Torstensen et al. 2009). Hardangerfjorden har Norges tettste konsentrasjon av oppdrettsanlegg. For å sette dette i perspektiv kan det nevnes at biomassen av oppdrettslaks i 2008 var 50 000 ganger større enn biomassen av villaks i fjorden (Skaala et al. 2009). Med bakgrunn i tidligere registreringer av infeksjonsnivå av lakselus og telling av gytefisk, betegnes tilstanden til sjøørretbestandene i Hardangerfjorden som kritisk (Skaala et al. 2010).

Det ble fisket sjøørret i Rosendal og Etne (se figur 1). Begge lokalitetene ligger i ytre Hardangerfjord. Det er ca 36 km i luftlinje mellom lokalitetene, hvor Rosendal ligger nordøst for Etne adskilt av Skåneviksfjorden, Halsnøya og Husnesfjorden. I Rosendal ble samtlige sjøørreter fisket i bukta på innsiden av Snillstveitøy, altså i selve Rosendal. Ferskvannsutløp i forbindelse med lokaliteten består av små elver og bekker. I Etne foregikk fisket i Etnefjorden, og da hovedsakelig på nordsiden inn mot Øvstebø. Etneelva som renner ut innerst i fjorden er en av Hardangerfjordens viktigste lakseelver (Skaala et al. 2010), noe som har ført til at Etnefjorden behandles som "nasjonal laksefjord". Dette innebærer at fjorden er underlagt en rekke tiltak som skal verne om en sårbar villaksbestand, herunder restriksjoner mot oppdrettsvirksomhet (St. prp. Nr. 32 (2006-2007)). Ved siden av å være lakseførende stammer også en av Hardangerfjordens største sjøørretpopulasjoner fra Etneelva (Hansen et al. 2007). I resultatene er sjøørret fra Rosendal og Etne slått sammen og presentert som "Hardanger".

Steigen (67° N, 15° Ø)

Nordfolda i Steigen er 60 km lang med et terskeldyp på 250 meter og største dyp på 525 meter (Aure & Pettersen 2004). Mellom april og oktober i 2010 var sjøtemperaturen i de øverste 4 meterne av vannsøyla i Nordfolda mellom fire og 14 grader, mens saltiniteten varierte mellom 17 og 30 promille (Asplin 2011). Fiskesamfunnet i Steigen består av gode bestander med økonomisk viktige arter som torsk, sei (*Pollachius virens*) og hyse (*Melanogrammus aeglefinus*) (Berg 2005). Sildebestanden (*Clupea harengus*) i Norfolda er også god (Røttingen & Torstensen 2006; Torstensen & Røttingen 2008), noe som medfører et utbredt sildefiskeri i fjorden (Berg 2005). Det drives også oppdrett av laksefisk i Norfolda, der total biomasse i fjorden var ca 5000 tonn i 2010 (www.fdir.no).

I Steigen ble det fisket sjørørret på fem lokaliteter: Balkjosen, Hopen, Laskå, Brattfjorden og Sagfjorden (se figur 1). Størst andel sjørørret ble fisket i Sagfjorden, Hopen og Balskjosen, mens kun fire sjørørreter totalt ble fisket i Lakså og Brattfjorden. Alle lokalitetene ligger innenfor fjordsystemet Norfolda/Folda. Mellom lokalitetene Balkjosen og Sagfjorden, som ligger i hver sin ytterkant av studieområdet, er det 27 km i luftlinje. På samtlige lokaliteter renner det ut små elver som er tilknyttet innsjøer med kort avstand fra sjøen og lav høydeforskjell. Dette gjør det mulig for sjørørret å vandre opp i innsjøene (personlig observasjon, 2010). I enkelte av vassdragene forekommer det ved siden av sjørørret, sympatriske bestander av anadrom røye (*Salvelinus alpinus*) og laks (Karlsen & Sæter 1991; Jørgensen 2001). Tidligere undersøkelser av sjørørretbestander i ferskvannssystemer i Steigen har vist at det generelt er gode bestander (Karlsen & Sæter 1991; Jørgensen 2001). I resultatene er sjørørret fra Balkjosen, Hopen, Sagfjorden, Laskå og Brattfjorden slått sammen og presentert som "Steigen".



Figur 1: Kart over Hardanger (venstre) og Steigen (høyre). Lokalitetene det ble fisket sjøørret på er merket av med røde sirkler.

Materiale og metoder

Innsamling av materiale

Hardanger

I løpet av 2010 ble det fisket sjøørret med garn i sjøen i fire perioder, hvor hver periode varte fra tre til fem dager. Første periode var i slutten av februar, andre periode i slutten av mars, tredje periode i slutten av mai og siste periode i slutten av september. Materialet fra februar og mars ble slått sammen og behandlet som "vinter" i resultatene, mens materialet fra slutten av mai ble behandlet som "sommer" og materialet fra september ble behandlet som "høst".

Steigen

På samme måte som i Hardanger, ble det også i Steigen fisket sjøørret med garn i sjøen i fire perioder i løpet av 2010. Første periode var i første uka av mai, andre periode i slutten av juni, tredje periode i midten av juli og siste periode i slutten av september. Materialet fra mai ble behandlet som "vinter" i resultatene, til tross for at mai vanligvis forbindes med vår. Dette skyldes en lang vinter i Nord-Norge i 2010. I mai var det fortsatt lav vannføring i elver og bekker i forbindelse med lokalitetene, og innsjøene var islagt. Snøen lå helt ned i fjæra, og minusgrader underveis i feltarbeidet førte til isdannelse i enkelte fjorder (personlig observasjon, 2010). Videre ble materialet fra juni og juli slått sammen og behandlet som "sommer" i resultatene, mens materialet fra september ble behandlet som "høst".

Garnfiske

Garnfisket foregikk med flytegarn i littoralsonen, hovedsakelig på dyp mellom én og 10 meter. Garnene ble satt med den ene enden inn mot land, og deretter strekt utover i en tilnærmet rett vinkel fra land. Det ble fisket både ved flo- og fjæresjø, alt ettersom hva som var mest gunstig på den respektive lokalitet. Flytegarnene hadde maskevidder på 21, 26, 28, 32 og 38 millimeter fra knute til knute. Lengden på garnene var 30 meter, og dybden var to meter. Antall garn som ble brukt samtidig var avhengig av forholdene, både med hensyn på vær, vind og fangstutbytte. Det ble maksimalt benyttet ti garn samtidig. Straks etter utsett, ble garnene kontrollert. Det vil si at da det siste garnet i utsettet var satt, ble det første kontrollert. Dermed gikk det maksimalt to timer fra et garn var satt, til det ble kontrollert. Dette ble gjort

for å minimere tap av ektoparasitter på sjøørretene, men også for å kunne befri eventuell bifangst av andre fiskearter. Sjøørret ble klipt ut av garnene og lagt i zip-poser (se tabell 1 for lengde og vekt på fanget fisk). Garn og hender som hadde vært i kontakt med sjøørreten ble undersøkt for ektoparasitter. Eventuelle ektoparasitter som satt igjen på garnet og hendene etter sjøørreten var klipt ut, ble lagt i den samme zip-posen som den respektive sjøørreten ble lagt i.

Tabell 1: Oppsummering av data fra sjøørret fisket vinter, sommer og høst 2010 i Hardanger og Steigen. N = antall fisk, L_G = gaffellengde. Tall merket med * inkluderer også sjøørret hvor kun lusetelling er foretatt.

	Hardanger			Steigen		
	Vinter	Sommer	Høst	Vinter	Sommer	Høst
N	35	48	22	13	23 60*	19
Gjennomsnitt \pm S.D. L_G (mm)	322,7 \pm 71,5	313,5 \pm 102,9	248,5 \pm 54,4	310,6 \pm 61,1	373,1 \pm 63,6 293,3* \pm 105,9*	223,8 \pm 37,2
Gjennomsnitt \pm S.D. vekt (g)	396,2 \pm 292,0	467,4 \pm 569,3	206,0 \pm 144,2	385,2 \pm 276,2	606,0 \pm 314,1 382,9* \pm 620,7*	147,1 \pm 94,5
Gjennomsnitt \pm S.D. (K-faktor)	1,01 \pm 0,11	1,08 \pm 0,15	1,21 \pm 0,09	1,15 \pm 0,12	1,09 \pm 0,15 0,91* \pm 0,16*	1,19 \pm 0,07

Registrering av parasitter

Så langt det var mulig, ble sjøørretene undersøkt for ektoparasitter i felt i fersk tilstand. Hele kroppsoverflaten, gjeller og munn ble undersøkt ved hjelp av håndluper (2x og 10x forstørrelse), og eventuelle funn ble artsbestemt og telt. Lengde (gaffellengde) og vekt ble også registrert. Deretter ble sjøørretene snarest frosset ned. Ved tilfeller der værforholdene gjorde det vanskelig å registrere ektoparasitter i felt, ble fisken frosset ned med en gang. Den resterende registreringen av parasittene hos sjøørretene foregikk på et laboratorium ved BFE (UiT). Frossen sjøørret ble tint ved romtemperatur, og dersom det ikke var registrert ektoparasitter i felt, ble dette gjort først med samme metode som i felt. Deretter ble buken åpnet ved hjelp av skalpell, og det ble undersøkt med håndlupe for parasitter i bukhalen og på indre organer. Videre ble mage- og tarmsystemet klippet opp og undersøkt for parasitter under stereolupe (6,5 – 40x forstørrelse), både mage- og tarmvegg. Tarminnholdet ble blandet ut i fysiologisk saltvann og ristet i et dramsglass. Løsningen ble så silt gjennom en planktonduk,

og den gjenværende massen på duken ble skylt av i ei petriskål. Innholdet i petriskåla ble videre undersøkt for parasitter under stereolupe. Deretter ble øynene snittet opp med skalpell og innholdet ble undersøkt for parasitter under stereolupe. Til slutt ble antall svarte prikker (*C. lingua*-metacercarier) telt på rygg- og halefinne. Gjennom hele prosedyren ble eventuelle funn klassifisert og telt. Dersom det forekom tvil ved klassifiseringen, ble parasittene midlertidig konserverert på 70 % etanol for en senere sikker klassifisering.

Klassifisering

Ved siden av størrelsen til de ulike parasittene og hvor i sjøørreten de var lokalisert, ble følgende kriterier satt for klassifisering av parasittene (se appendiks for bilder):

- Digenea:** Iktene ble slekts- og artsbestemt etter plassering av acetabulum, testikler og eventuelle papiller (bilde 1,2,3,4). Tilstedeværelse av ecsoma ble satt som et kriterium for registrering av individer i slekten *Hemiurus* (bilde 4). Karakteristiske, svarte prikker på rygg- og halefinne ble registrert som *C. lingua* (bilde 5), til tross for at hver svarte prikk ikke nødvendigvis representerer en levende metacercarie (Lysne et al. 1995).
- Eucestoda:** Bendelmark ble slektsbestemt etter scolex-morfologi (bilde 6 og 9). Tilstedeværelse av scolex var også et kriterium for telling av antall individer. Individer i slekten *Eubothrium* sp. ble ikke artsbestemt ettersom det forekommer to arter innenfor slekten som er morfologisk svært like (Bristow & Berland 1989). Den ene, *E. crassum*, er en ferskvannsparasitt (Vik 1963), mens den andre *Eubothrium* sp. (foreløpig uten artsnavn), er en marin parasitt (Saksvik et al. 2001). Som følge av dette, kunne ikke *Eubothrium* sp. regnes som en ferskvannsparasitt i resultatene, selv om det kan ha forekommet innblanding av *E. crassum* blant registrert *Eubothrium* sp.
- Monogenea:** Haptormark ble artsbestemt på grunnlag av opisthaptormorfologi (bilde 10).
- Acanthocephala:** Krassere ble artsbestemt etter proboskismorfologi (bilde 11).

Nematoda: Som følge av stor likhet og diversitet innenfor rekken kombinert med noe ødelagt materiale forårsaket av fryse- og opptiningsprosessen, ble tarmparasitter i rekken slått sammen og registrert som én gruppe; "Nematoda". Denne gruppen av parasitter ble videre behandlet som én "art" i figurer og diversitetsanalyser i resultatene.

Alle nematoder som med sikkerhet kunne klassifiseres i familien Anisakidae, det vil si L₃- larver innkapslet på overflaten av indre organer (bilde 12), ble også registrert som én gruppe; "Anisakidae", og behandlet som én "art" i resultatene. Eventuelle Anisakidae i tarmen, som f. eks. *Hysterothylacium aduncum*, ble plassert i gruppen "Nematoda".

Crustacea: Fastsittende stadier (chalimus) på kropp og finner ble utelukkende klassifisert som *Lepeophtheirus salmonis* (bilde 13). Eventuell innblanding av fastsittende *Caligus elongatus* ble derfor ikke registrert. Morfologi ble benyttet for å skille adulte stadier innenfor underrekken Crustacea (bilde 15 og 16).

Definisjoner

Følgende økologiske termer ble benyttet i henhold til Margolis *et al.* (1982) for forekomst av parasitter:

Prevalens: Andelen av verter i samplet som er infisert med en gitt parasittart, dividert på total antall verter i samplet. Produktet uttrykkes i prosent.

Gjennomsnittlig intensitet: Totalt antall individer av en gitt parasittart i samplet, dividert på totalt antall verter i samplet som er infisert med den gitte parasittarten. Produktet viser gjennomsnittlig antall parasitter av den gitte arten per infiserte vert i samplet.

Abundans: Totalt antall individer av en gitt parasittart i samplet, dividert på totalt antall verter i samplet. Produktet viser gjennomsnittlig antall parasitter av den gitte arten per vert i samplet.

Statistikk og tallbehandling

Tallbehandling og statistiske undersøkelser av innsamlede data, ble gjort ved hjelp av Microsoft Excel 2003. Chikvadrattester ble benyttet for å teste prevalens mellom to områder, der $p < 0,05$ indikerte signifikant forskjell. Siden parasitter i de aller fleste tilfeller er klumpet

fordelt (Poulin 2007) og ikke normalfordelt i en vertspopulasjon (jfr. resultater figur 4 og 5), ble ikke-parametriske tester benyttet for å teste abundans. Ved test av to områder mot hverandre, ble Mann-Whitney U-test benyttet, mens ved testing av tre tidspunkter mot hverandre, ble Kruskal-Wallis test benyttet. Begge tester indikerte signifikant forskjell dersom $p < 0,05$.

Beregning av artsfordeling i komponentsamfunn

Simpsons diversitetsindeks ble benyttet for å beregne artsfordelingen i parasittsamfunnene. Indeksen antyder sannsynligheten for at to tilfeldige individer i et komponentsamfunn tilhører ulike arter (Krebs 1989), og den beregnes etter følgende ligning:

$$1 - D = 1 - \sum (p_i)^2$$

Der: $1 - D$ = Simpsons diversitetsindeks

p_i = Andelen av individer av en gitt art i komponentsamfunnet.

En lav verdi vil indikere dominans av én art i komponentsamfunnet, mens en høy verdi indikerer en jevn fordeling mellom de ulike artene i komponentsamfunnet.

Beregning av prosentvis likhet mellom to komponentsamfunn

Likheten mellom parasittsamfunnene ble beregnet ved hjelp av Renkonens indeks for prosentvis likhet (Krebs 1989):

$$P = \sum (\text{minimum } p_{1i}, p_{2i})$$

Hvor: P = Prosentvis likhet mellom samfunn 1 og 2

p_{1i} = Prosentandelen av art i i samfunn 1

p_{2i} = Prosentandelen av art i i samfunn 2

Renkonens indeks går fra null til 100 %, der null er ingen likhet, mens 100 % er total likhet.

Resultater

Totaloversikt av diversitet

Det ble totalt registrert 14 parasittarter og parasittgrupper, der ni var marine, mens fem var fra ferskvann (figur 2). Av disse ble samtlige 14 registrert hos sjøørret i Hardanger, mens 12 ble registrert hos sjøørret i Steigen.

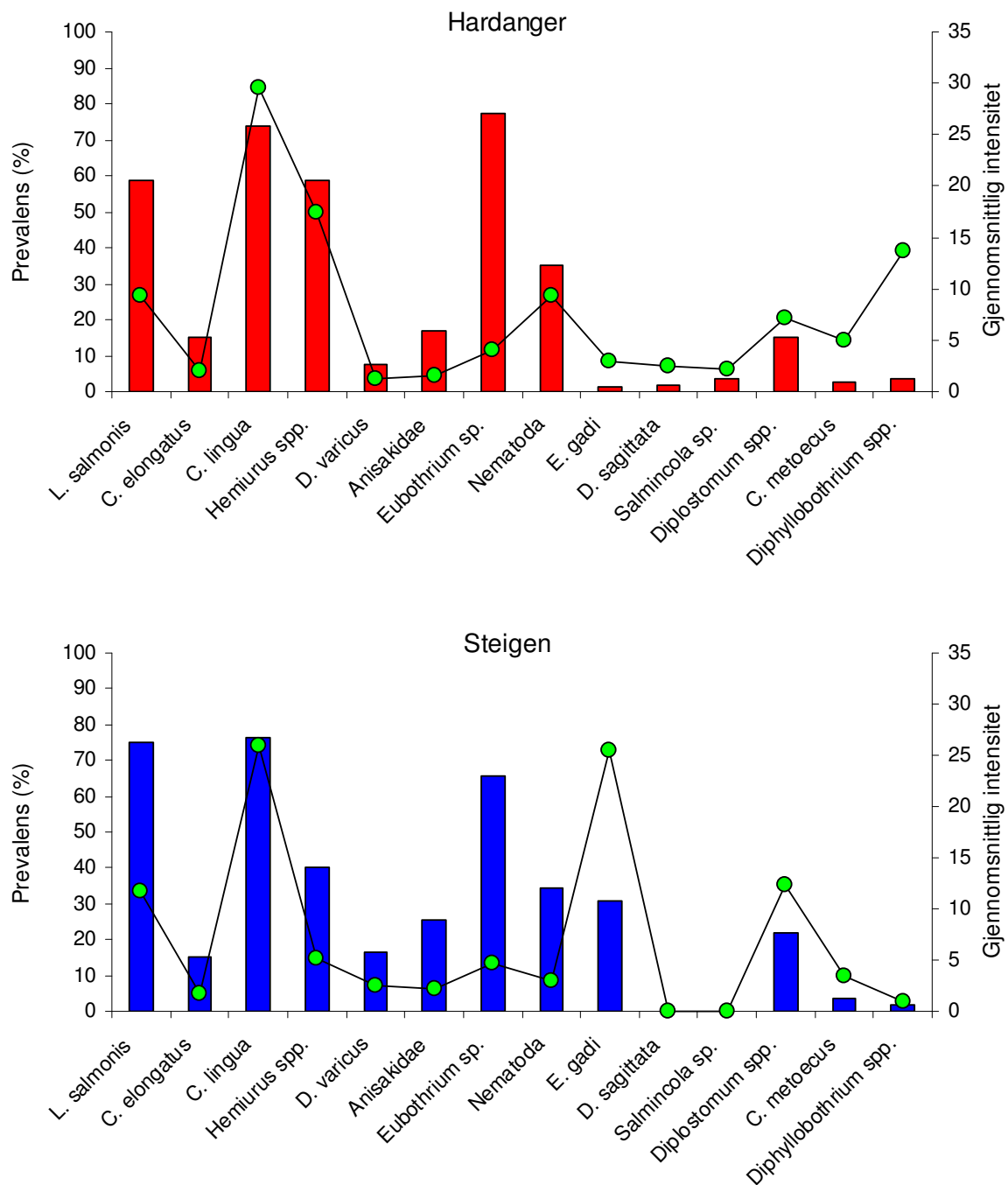
Marine parasitter

De ni marine parasittartene og -gruppene ble registrert hos sjøørret både i Hardanger og Steigen (figur 2). Generelt var det stor grad av likhet mellom områdene i både prevalens og gjennomsnittlig intensitet av de ulike artene og gruppene. Felles for begge områder var at *Lepeophtheirus salmonis*, *Cryptocotyle lingua*, *Eubothrium* sp. og *Hemiurus* spp. hadde høyest prevalens (figur 2). De nevnte parasittene hadde prevalens over 50 % i Hardanger, mens *L. salmonis*, *C. lingua* og *Eubothrium* sp. hadde prevalens over 50 % i Steigen. Prevalens av *L. salmonis* var signifikant høyere i Steigen enn i Hardanger (chikvadrattest, $p=0,01$), mens prevalens av *Hemiurus* spp. var signifikant høyere i Hardanger enn i Steigen (chikvadrattest, $p=0,03$). Det var ingen signifikante forskjeller i prevalens av *Eubothrium* sp. og *C. lingua* mellom områdene. Det samme gjaldt også Nematoda, Anisakidae, *Derogenes varicus* og *Caligus elongatus* som alle hadde prevalens under 25 % hos sjøørret i begge områder. *Echinorhynchus gadi* var den eneste av de registrerte parasittene som hadde klart ulik prevalens mellom sjøørret i Hardanger og Steigen. I Hardanger ble det kun registrert én infisert sjøørret, mens prevalens i Steigen var 31 %. Prevalens var dermed høyst signifikant ulik mellom områdene (chikvadrattest, $p=1,22 \cdot 10^{-8}$). *L. salmonis*, *Hemiurus* spp. og *E. gadi* hadde også signifikante forskjeller i abundans mellom sjøørret i Hardanger og Steigen (Mann-Whitney U-test, $p<0,05$), hvor abundansen til *L. salmonis* og *E. gadi* var høyest i Steigen, mens abundansen til *Hemiurus* spp. var høyest i Hardanger (jfr. gjennomsnittlig intensitet, figur 2). De øvrige marine parasittartene og -gruppene som ble registrert hadde stor grad av likhet i gjennomsnittlig intensitet mellom sjøørret i begge områder.

Ferskvannsparasitter

Av registrerte arter fra ferskvann; *Crepidostomum metoecus*, *Diphyllobothrium* spp., *Diplostomum* spp., *Discocotyle sagittata* og *Salmincola* sp., ble alle funnet hos sjøørret i Hardanger, mens kun *Diplostomum* spp., *C. metoecus* og *Diphyllobothrium* spp. ble funnet i

Steigen (figur 2). I begge områder hadde *Diplostomum* spp. høyest prevalens av registrerte ferskvannsparasitter, med rundt 20 % (figur 2). De øvrige artene av ferskvannsparasitter var sjeldne med prevalens under fem prosent i begge områder.

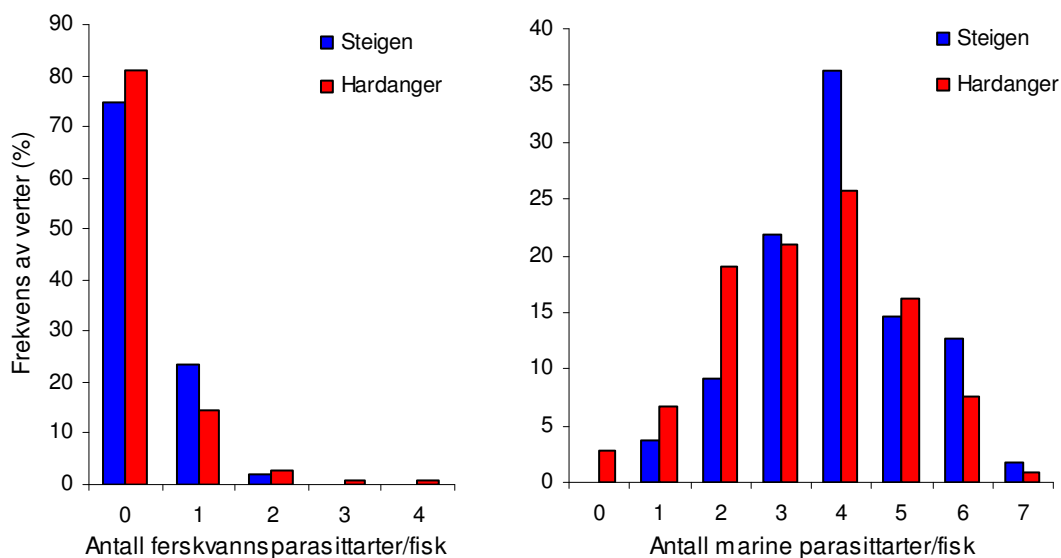


Figur 2: Prevalens (søyler) og gjennomsnittlig intensitet (punkter) av parasittarter og parasittgrupper i parasittsamfunn hos sjørret i Hardanger (n = 105) og Steigen (n = 55, *n = 92 for *L. salmonis* og *C. elongatus*) fisket vinter, sommer og høst 2010.

Antall parasittarter per fisk

Både i Hardanger og Steigen ble det registrert maksimalt sju marine parasittarter og -grupper per sjøørret (figur 3). I Hardanger var det tre sjøørreter uten marine parasitter, mens det i Steigen på det minste ble registrert én marin parasittart hos to sjøørreter. I begge områder var det høyest frekvens av sjøørreter som var infisert med fire marine parasittarter/grupper (figur 3). Gjennomsnittlig antall marine parasittarter/grupper per sjøørret i Steigen var 4,0, mens det per sjøørret i Hardanger var 3,4.

I begge områder var det relativt sett høyest frekvens av sjøørreter uten noen ferskvannsparasitter (figur 3). Antall arter av ferskvannsparasitter per sjøørret var høyest i Hardanger, hvor det ble registrert fire arter hos én sjøørret. I Steigen ble det maksimalt registrert to arter per sjøørret. Gjennomsnittlig antall arter av ferskvannsparasitter per fisk var 0,3 både i Hardanger og Steigen.



Figur 3: Antall arter av ferskvannsparasitter (venstre) og antall marine parasittarter/parasittgrupper (høyre) per undersøkt sjøørret i Hardanger (n = 105, rød) og Steigen (n = 55, blå) fisket vinter, sommer og høst i 2010.

Artsfordeling og prosentvis likhet

Simpsons diversitetsindeks var svært lik mellom parasittsamfunnene hos sjøørret i Hardanger og Steigen (tabell 2, neste side), og den antyder at det ikke forekom enkeltarter som dominerte i noen av parasittsamfunnene. Renkonens indeks for prosentvis likhet viste en likhet på over 60 % mellom parasittsamfunnene (tabell 2), som i følge Wallace (1981) regnes som signifikant likhet.

Tabell 2: Simpsons diversitetsindeks og Renkonens indeks for parasittsamfunn hos sjørret i Hardanger (n=105) og Steigen (n=55) fisket vinter, sommer og høst 2010.

	Hardanger	Steigen
Simpsons diversitetsindeks	0,70	0,75
Renkonens indeks	65 %	

Forekomst av parasitter vinter, sommer og høst

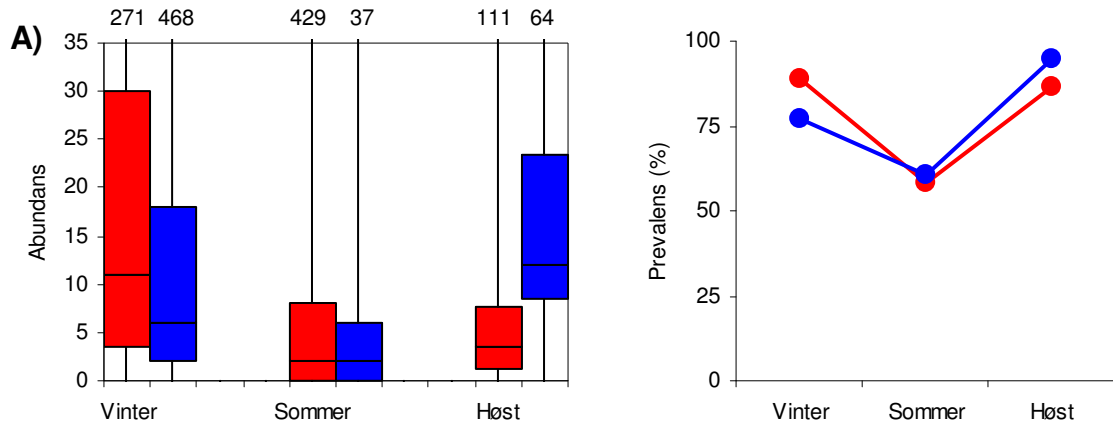
Parasitter med frittlevende transmisjonsstadium

L. salmonis, *C. lingua* og *Diplostomum* spp., hadde stor grad av likhet i prevalens mellom sjørret i Hardanger og Steigen både vinter, sommer og høst (figur 4A,B og C). Prevalens av *C. lingua* i de ulike årstidene hadde samme mønster i begge områder med en høyere prevalens på vinteren og høsten enn på sommeren (figur 4A). I Hardanger var prevalens signifikant høyere både på vinteren (chikvadrattest, $p=0,003$) og på høsten (chikvadrattest, $p=0,02$) sammenlignet med på sommeren, mens den i Steigen var signifikant høyere på høsten enn på sommeren (chikvadrattest, $p=0,01$). Abundans av *C. lingua* fulgte også det samme mønsteret i begge områder, med høyere abundans på vinteren og høsten enn på sommeren. Det var imidlertid ulikheter mellom områdene med hensyn på når de største endringene i abundans forekom. I Hardanger var det mellom vinter og sommer (Mann-Whitney U-test, $p=0,002$), mens det i Steigen var mellom sommer og høst (Mann-Whitney U-test, $p=0,0006$).

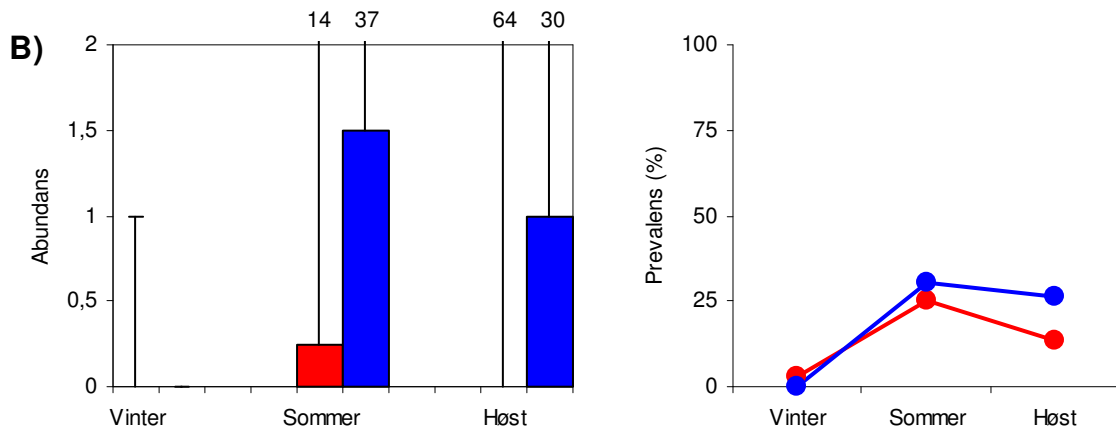
På vinteren ble det kun registrert ett *Diplostomum*-individ hos sjørret i Hardanger, mens ingen ble registrert i Steigen (figur 4B). På sommeren derimot var prevalens av *Diplostomum* spp. signifikant høyere enn om vinteren både i Hardanger (chikvadrattest, $p=0,006$) og Steigen (chikvadrattest, $p=0,03$), med prevalens rundt 30 %. På høsten ble det registrert lignende prevalens av *Diplostomum* spp. som på sommeren hos sjørret i begge områder.

Prevalens av *L. salmonis* var relativt lik mellom vinter, sommer og høst hos sjørret både i Hardanger og Steigen, hvor den i Hardanger var jevnt over noe lavere enn i Steigen (figur 4C). Prevalens var signifikant høyere på sommeren i Steigen enn i Hardanger (chikvadrattest, $p=0,02$). Det samme gjaldt også abundansen (Mann-Whitney U-test, $p=0,003$). De høyeste intensitetene ble imidlertid registrert på høsten i Hardanger, der én sjørret var infisert med 121 *L. salmonis*. I Steigen ble det registrert høyest intensitet på sommeren med 57 *L. salmonis* hos én sjørret. I begge områder så abundans av *L. salmonis* ut til å være høyere på sommeren og høsten enn på vinteren, uten at disse endringene viste seg å være statistisk signifikant (Kruskal-Wallis test, $p>0,05$).

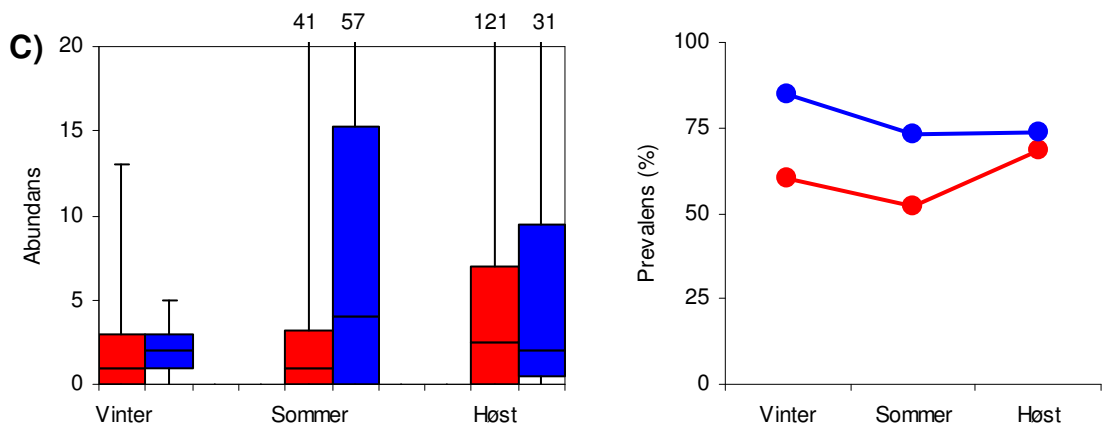
Cryptocotyle lingua



Diplostomum spp.



Lepeophtheirus salmonis



Figur 4: Abundans (box-whisker plot) og prevalens for parasittarter registrert hos sjøørret i Hardanger (rød) og Steigen (blå) vinter, sommer og høst 2010. Ved høyere maksimal, observert intensitet i box-whisker plottet enn angitt skala (y-akse), er intensiteten angitt på toppen av viskeren. Medianen i plottet (svart, horisontal strek) er ikke tegnet hvis den er null eller har lik verdi som første kvartil.

Næringstransmitterte parasitter

Prevalens av *E. gadi* hos sjøørret i Steigen var signifikant høyere på vinteren (chikvadrattest, $p=0,005$) og høsten (chikvadrattest, $p=1,81 \cdot 10^{-6}$) enn på sommeren (figur 5F). Abundans av *E. gadi* i Steigen var svært høy på høsten som følge av at flere sjøørreter var infisert med over 40 *E. gadi* (figur 5F). Dette var ikke tilfellet på vinteren, der to *E. gadi* hos én sjøørret var høyeste registrerte intensitet. I Hardanger ble *E. gadi* kun registrert på sommeren.

Eubothrium sp. hadde tilnærmet lik prevalens hos sjøørret i Hardanger vinter, sommer og høst, med rundt 80 % (figur 5D). Abundans av *Eubothrium* sp. i Hardanger var også relativt lik i de tre årstidene. Prevalens av *Eubothrium* sp. hos sjøørret i Steigen var rundt 80-90 % på vinteren og sommeren, men på høsten var den signifikant lavere enn i Hardanger med 30 % (chikvadrattest, $p=0,002$). Abundans av *Eubothrium* sp. i Steigen hadde en signifikant nedadgående trend mellom vinter, sommer og høst (Kruskal-Wallis test, $p=0,001$). Den var for øvring signifikant høyere på vinteren i Steigen enn på vinteren i Hardanger (Mann-Whitney U-test, $p=0,013$).

Hemiurus spp. hadde tilnærmet lik prevalens og abundans mellom vinter og sommer hos sjøørret i Hardanger (figur 5E). På høsten derimot var både prevalens (chikvadrattest, $p=0,002$) og abundans (Mann-Whitney U-test= $0,00009$) signifikant høyere enn på sommeren. Prevalens av *Hemiurus* spp. hos sjøørret i Steigen så ut til å være høyere på sommeren enn vinteren og høsten, men forskjellene var ikke statistisk signifikante (chikvadrattest, $p>0,05$). Det var heller ingen store endringer i abundans mellom årstidene i Steigen. Både prevalens (chikvadrattest, $p=8,39 \cdot 10^{-5}$) og abundans (Mann-Whitney U-test, $p=3,97 \cdot 10^{-6}$) var signifikant høyere i Hardanger enn i Steigen på høsten. Det var også forskjeller mellom områdene med hensyn på intensitet. Hos sjøørretene i Hardanger ble det registrert intensiteter på over 60 *Hemiurus* spp. i hver årstid, mens det hos sjøørretene i Steigen maksimalt ble registrert 15 *Hemiurus* spp.

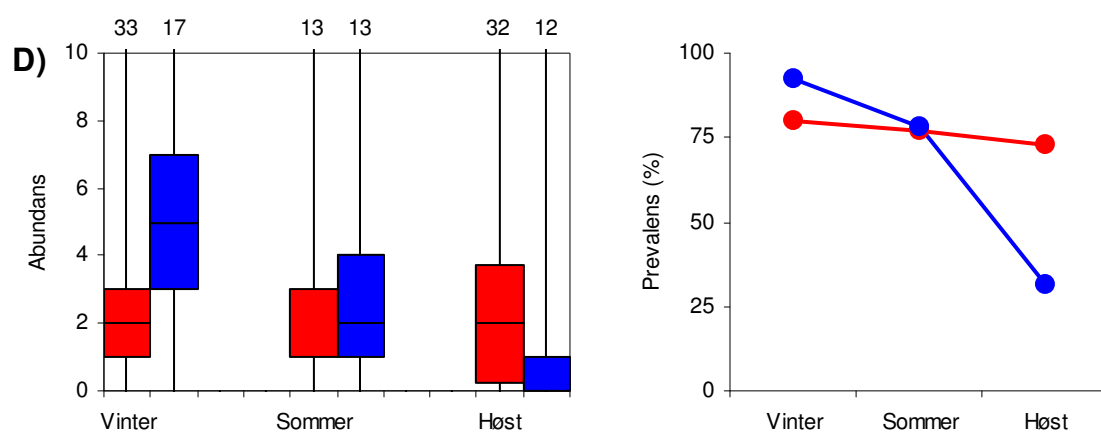
I Steigen var prevalens og abundans av Nematoda hos sjøørret relativt lik både vinter, sommer og høst (figur 6H). I Hardanger derimot, var prevalens av Nematoda signifikant høyere på sommeren enn på vinteren (chikvadrattest, $p=2,98 \cdot 10^{-6}$) og høsten (chikvadrattest, $p=0,0001$). Abundans av Nematoda hadde også signifikante endringer mellom vinter, sommer og høst i Hardanger (Kruskal-Wallis test $p=4,79 \cdot 10^{-7}$). Den høyeste intensiteten av Nematoda ble registrert på sommeren i Hardanger med 90 Nematoda hos én sjøørret (figur

6H). Abundans var for øvrig også signifikant høyere på sommeren i Hardanger enn på sommeren i Steigen (chikvadrattest, $p=0,04$).

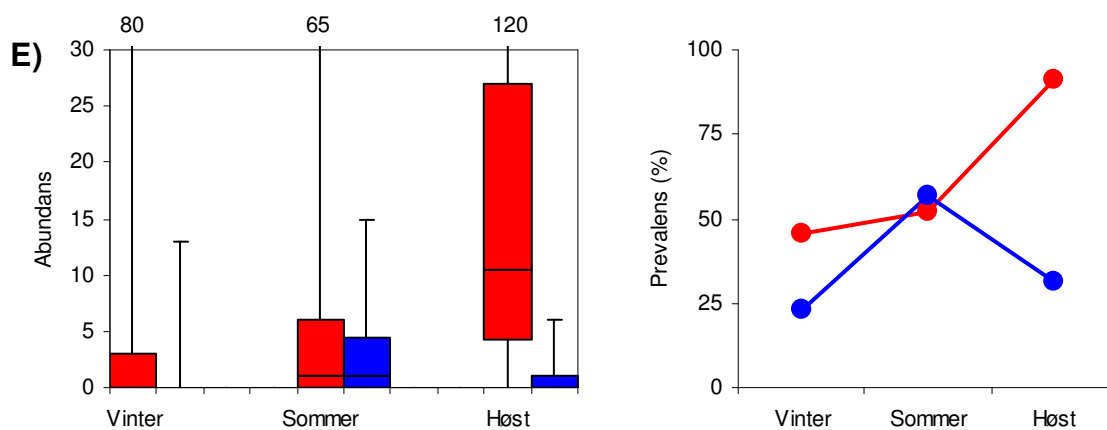
Anisakidae hadde prevalens under 25 % på vinteren og sommeren i Hardanger (figur 6G). På høsten var ingen av de undersøkte sjøørretene i Hardanger infisert. Prevalens av Anisakidae var også lav på høsten hos sjøørret i Steigen med 10 %. Høyest prevalens ble registrert på vinteren i Steigen med 46 %. Abundans av Anisakidae var lav i begge områder i alle årstider som følge av lave intensiteter av Anisakidae hos infiserte sjøørreter. Den høyeste registreringen ble gjort i Steigen på vinteren, hvor én sjøørret var infisert med fem L₃-larver (figur 6G).

Derogenes varicus ble ikke registrert i Steigen på vinteren og sommeren (figur 6I). På høsten ble den registrert med prevalens på 47 %. Prevalens var dermed signifikant høyere på høsten enn på sommeren i Steigen (chikvadrattest, $p=0,0002$). Det samme gjaldt også abundans (Mann-Whitney U-test, $p=0,003$). I Hardanger ble ikke *D. varicus* registrert på høsten, men på vinteren og sommeren var prevalens rundt 10 %.

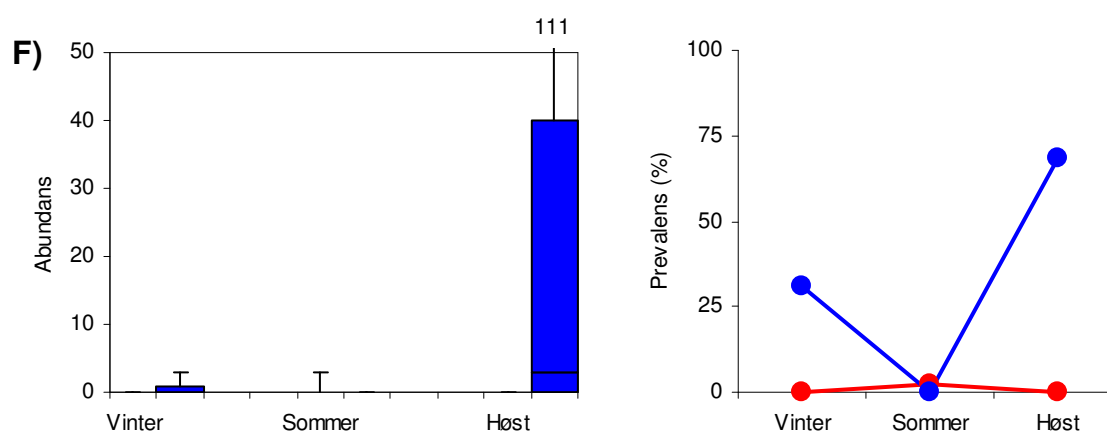
Eubothrium sp.



Hemiurus spp.

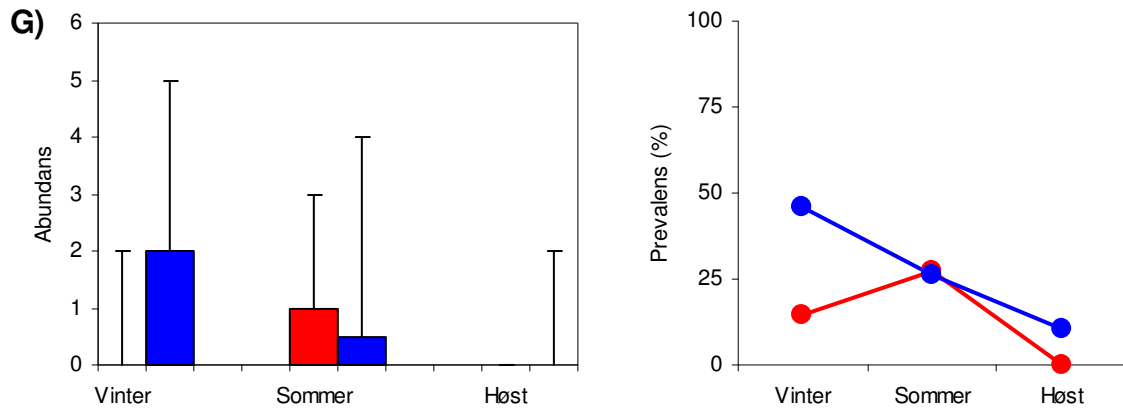


Echinorhynchus gadi

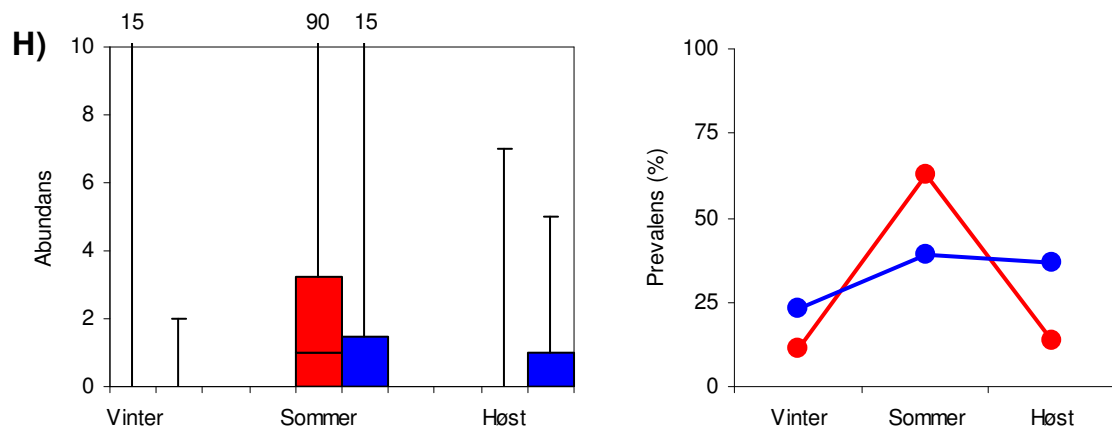


Figur 5: Abundans (box-whisker plot) og prevalens for parasittarter registrert hos sjørret i Hardanger (rød) og Steigen (blå) vinter, sommer og høst 2010. Ved høyere maksimal, observert intensitet i box-whisker plottet enn angitt skala (y-akse), er intensiteten angitt på toppen av viskeren. Medianen i plottet (svart, horisontal strek) er ikke tegnet hvis den er null eller har lik verdi som første kvartil.

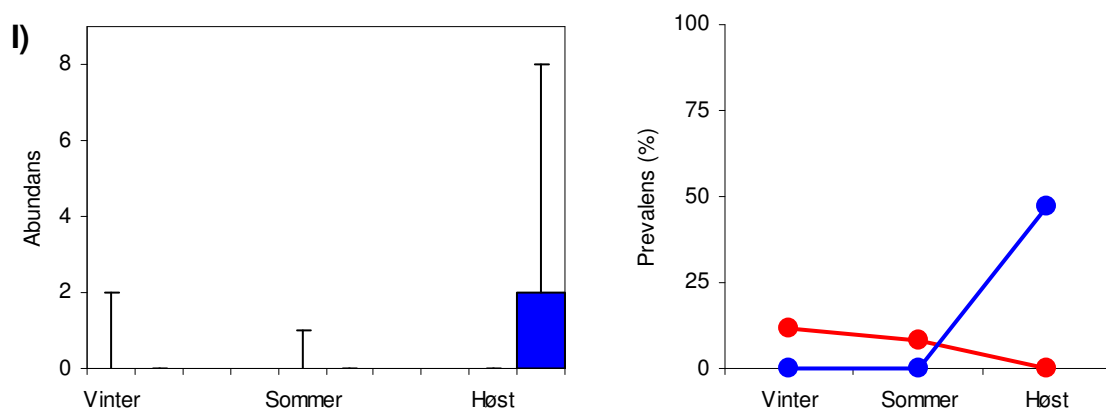
Anisakidae



Nematoda



Derogenes varicus



Figur 6: Abundans (box-whisker plot) og prevalens for parasittarter og -grupper registrert hos sjørøret i Hardanger (rød) og Steigen (blå) vinter, sommer og høst 2010. Ved høyere maksimal, observert intensitet i box-whisker plottet enn angitt skala (y-akse), er intensiteten angitt på toppen av viskeren. Medianen i plottet (svart, horisontal strek) er ikke tegnet hvis den er null eller har lik verdi som første kvartil.

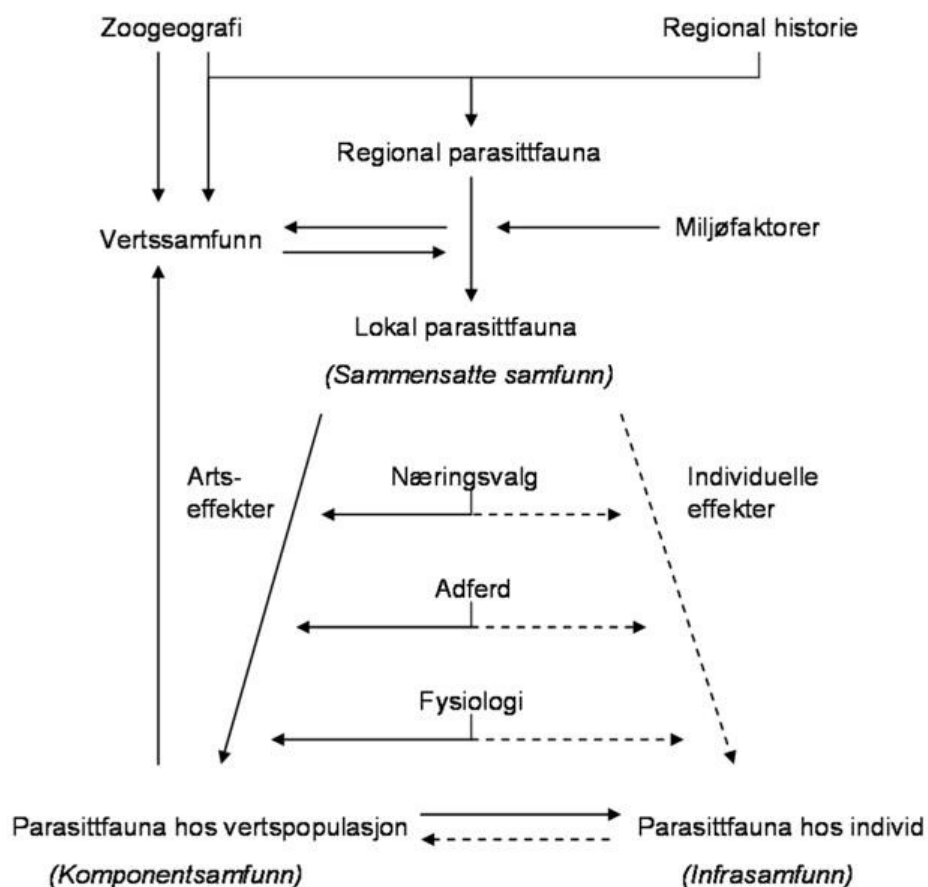
Diskusjon

Totalt sett var samfunnene av marine parasitter hos sjøørret i Hardanger og Steigen slående like, både med hensyn på artssammensetning, og prevalens og gjennomsnittlig intensitet av de ulike artene. Holmes (1990) har illustrert hvilke faktorer som påvirker diversitet og dynamikk i parasittsamfunn hos fisk (se figur 7). Likhetene mellom parasittsamfunnene hos sjøørret i Hardanger og Steigen skyldes sannsynligvis at flere av disse faktorene hadde stor grad av likhet mellom områdene. Dette innebærer først og fremst stor grad av likhet mellom de regionale parasittfaunaene, siden de danner grunnlaget for de ulike komponentsamfunnene, der i blant hos sjøørret. De regionale parasittfaunaene er igjen et resultat av regional historie og zoogeografi. Ettersom naturlig forflytning av både fisk, fugl og sjøpattedyr mellom ulike fjorder langs norskekysten er mulig, har trolig dette forekommet gjentatte ganger opp igjennom historien. Forflytning av sluttverter bidrar til spredning av parasitter (Esch 1990; Esch & Fernández 1993; Bush et al. 2001), og dette er sannsynligvis en av årsakene til at de marine parasittsamfunnene hos sjøørret i Hardanger og Steigen hadde stor grad av likhet.

Det er ikke nødvendig å gå langt bakover i historien for å finne spor av naturlig forflytning av fisk langs norskekysten. Dette forekommer også i dag. Flere arter, inkludert sjøørret, har utbredelser som strekker seg mer eller mindre langs hele norskekysten (Pethon 2005). Selv om de ikke kontinuerlig vandrer opp og ned langs kysten, kan parasitter spres fra individ til individ. Sjøørret kan også ved ekstreme tilfeller foreta lange sjøvandringer, som fra Oslofjorden til Sør-Trøndelag (Jonsson et al. 1995), og fra Normandie i Frankrike til vestkysten av Danmark (Euzenat et al. 1999). I den forbindelse kan det nevnes at Byrne *et al.* (1999) registrerte klart høyest prevalens av fire marine arter i parasittsamfunnet hos sjøørret på vestkysten av Irland. Tre av artene; *L. salmonis*, *Eubothrium* sp. og *Hemiurus* sp, var de samme som ble funnet hyppigst hos sjøørret i Hardanger og Steigen.

E. gadi var den eneste marine parasittarten som hadde klart ulik forekomst mellom sjøørret i Hardanger og Steigen. Dette forholdet ble også registrert av Knudsen *et al.* (2005) hos laksesmolt, hvor prevalens i Nord-Norge (Tana) var 36 %, mens den i Midt-Norge (Trondheimsfjorden) var null. Bristow og Berland (1991) fant heller ikke *E. gadi* hos voksen laks i Sør-Norge (Sotra), mens Bristow *et al.* (1996) registrerte prevalens på 14 % hos voksen laks i Nord-Norge (Tana). Dette kan tyde på at *E. gadi* forekommer mer hyppig hos laksefisk i Nord-Norge enn hos laksefisk i Sør-Norge. Det kan spekuleres i om ulik forekomst av

mellomverter og sluttverter for *E. gadi* mellom landsdelene er årsaken til dette. Bunnlevende amfipoder er parasittens første mellomvert (Taraschewski 2005; Nickol 2006), noe det er kjent at sjøørret konsumerer i begge landsdeler (Knutsen et al. 2001; Knutsen et al. 2004; Rikardsen et al. 2006). *E. gadi* kan også benytte transportvert (Nickol 2006), men ettersom sjøørret i Nord-Norge hovedsakelig spiser pelagisk fisk (Grønvik & Klemetsen 1987; Rikardsen et al. 2006; Rikardsen et al. 2007) som igjen hovedsakelig spiser pelagiske krepsdyr (Dalpadado et al. 2000; Pethon 2005), er amfipoder den mest sannsynlige infeksjonskilden. Det kan tenkes at forekomsten av amfipoder varierer mellom ulike fjorder, og fra år til år. Det samme gjelder også forekomst av potensielle sluttverter, som er en forutsetning for at amfipodene i det hele tatt infiseres. Kysttorsk (*Gadus morhua*) er en effektiv sluttvert for *E. gadi* siden den ofte spiser amfipoder (Klemetsen 1982), noe som kan resultere i infeksjon med hundrevis av *E. gadi* (Berland 2002a). Tettheten av kysttorsk er mye større i Nord-Norge enn i Sør-Norge (Berg 2010; Gjøsæter 2010), og det kan spekuleres i om dette er en av årsakene til at *E. gadi* forekom mer hyppig hos sjøørret i Steigen enn hos sjøørret i Hardanger.



Figur 7: Faktorer som påvirker diversitet og dynamikk i parasittsamfunn hos fisk, etter Holmes (1990).

Samfunnene av ferskvannsparasitter hos sjøørret i Hardanger og Steigen var også relativt like, spesielt med tanke på prevalens av *Diplostomum* spp., *Diphyllbothrium* spp. og *Crepidostomum metoecus*. I motsetning til ulike fjorder er ulike ferskvannssystemer mer isolert i forhold til hverandre på grunn av landskapsbarrierer. En tilnærming der utforming av landskap benyttes for å beskrive strukturering av samfunn, betegnes som landskapsøkologi innenfor generell økologi (Turner 1989). En rekke studier viser betydningen av landskapsøkologi for diversiteten i parasittsamfunn hos geografisk adskilte populasjoner av ulike ferskvannsfisk. Esch (1971) viste blant annet at allogene parasitter hadde høyere frekvens i eutrofe innsjøer enn i oligotrofe innsjøer, trolig som følge av mindre interaksjon med dyr utenfor systemet. Allogene parasitter er parasitter som benytter fisk som mellomvert, men som har fugl og pattedyr som sluttvert (Esch 1990). Videre fant Kennedy (1978) en positiv korrelasjon i parasittsamfunn hos ørret mellom antall parasittarter og størrelse på innsjø. Han fant også en negativ korrelasjon mellom antall parasittarter og antall høydemeter fra havnivå til innsjø. Marcogliese og Cone (1991) antydde også at dybden på innsjøen kunne ha betydning for artssammensetningen i parasittsamfunn hos laksefisk.

Landskapsøkologi kan forklare likhetene og ulikhetene mellom samfunnene av ferskvannsparasitter hos sjøørret i Hardanger og Steigen. Både *Diplostomum* spp. og *Diphyllbothrium* spp., som ble registrert i begge områder, er allogene ved at de har fiskepisende fugl som sluttverter (Appleby 2002; Berland 2002b). I motsetning til autogene parasitter som benytter fisk som sluttvert (Esch 1990), har allogene parasitter et større spredningspotensial gjennom at fugl kan distribuere parasittene over store områder uavhengig av landskapsbarrierer (Kennedy 1900). Autogene parasitter som *D. sagittata* og *Salmincola* sp. derimot, er avhengig av at fisk kan vandre mellom ulike ferskvannssystemer for spredning. Dette kan være en av årsakene til at *D. sagittata* og *Salmincola* sp. kun ble registrert i Hardanger.

En annen årsak til at *D. sagittata* og *Salmincola* sp. kun ble registrert i Hardanger kan være en nord-sør gradient langs norskekysten med hensyn på antall arter av ferskvannsparasitter. Dette ble også registrert av Knudsen *et al.* (2005) hos laksesmolt, og av Smith (1983) hos stasjonær ørret. Det skal nevnes at Bristow *et al.* (1996) registrerte *D. sagittata* hos laks og *Salmincola* sp. hos sjøørret i Tana, altså lengre nord enn Steigen. Tanavassdraget er imidlertid spesielt ved at det har sitt utspring i Finland. Derfor kan det tenkes at *D. sagittata* og *Salmincola* sp. i Tana er østlige innvandrere, og dermed ikke følger nord-sør gradienten slik som de ville gjort

i mer utpregede kystvassdrag som de i Steigen. På den andre siden registrerte Hartvigsen og Halvorsen (1993) *D. sagittata* hos ørret i en innsjø på Kvaløya i Troms, som i aller høyeste grad er et kystvassdrag. *Salmincola* sp. er derimot ikke registrert i tidligere undersøkelser av parasittsamfunn hos kystnære ørretbestander nord i Nordland og Troms (Smith 1983; Hartvigsen & Halvorsen 1993; Nilsen 2006). Det skal imidlertid nevnes at prevalens av *Salmincola* sp. var svært lav i Hardanger. Det kan derfor være tilfeldig at den ikke ble registrert i Steigen, siden det ble fisket færre sjøørreter der. Forventningen om at diversiteten av ferskvannparasitter skulle være større hos sjøørret i Hardanger enn i Steigen innfris derfor under tvil, men flere studier av parasittsamfunn hos sjøørret i ulike landsdeler må legges til grunn for å avgjøre om dette skyldes landskapsøkologi eller nord-sør gradient.

Av de marine parasittartene og -gruppene som ble registrert hos sjøørret i Hardanger og Steigen, kan kun lakselus og *Eubothrium* sp. betegnes som spesialister (Saksvik et al. 2001; Heuch & Schram 2002). *Eubothrium* sp. kan imidlertid også infisere laks, og lakselus kan infisere både laks og røye (*Salvelinus alpinus*), men siden disse fiskeartene er relativt nært beslektet med ørret, defineres de fortsatt som spesialister etter Esch og Fernández (1993). De resterende sju arter og grupper er generalister (Køie 1979; Gibson & Bray 1986; Appleby 2002; Berland 2002c; Heuch & Schram 2002; McClelland 2005; Taraschewski 2005). Dette bekrefter den generelle antagelsen om at generalister dominerer parasittsamfunn hos fisk i saltvann (Bush 1990; Marcogliese 1995), også stemmer for sjøørret i Hardanger og Steigen.

Forventningen om at spesialister skulle dominere parasittsamfunnet fra ferskvann ble derimot ikke innfridd. *D. sagittata* og *Salmincola* sp. er spesialister hos laksefisk (Sterud 1999; Heuch & Schram 2002; Mo 2002), mens *Diplostomum* spp, *Diphyllobothrium* spp. og *C. metoecus* er generalister (Appleby 2002; Berland 2002b). Det var dermed total dominans av generalister hos sjøørret i Steigen, mens det i Hardanger var tre mot to i favør generalistene. Det skal nevnes at *Eubothrium* sp., som ble registrert i begge områder, sannsynligvis også besto av *Eubothrium crassum*, siden denne parasitten er svært vanlig hos stasjonær ørret langs hele norskekysten (Smith 1983). Det kan heller ikke utelukkes at ørretspesialister fra ferskvann dør ut som følge av sjøørretenes migrasjon til saltvann, for som det ble nevnt innledningsvis er spesielt ektoparasitter og tarmparasitter følsomme for slike miljøforandringer (Dogiel 1961; Frimeth 1987b; Bailey et al. 1989; Kristoffersen 1995). Den beste metoden for å undersøke ferskvannparasitter hos sjøørret vil derfor være å fiske sjøørret i ferskvann i avsluttende fase av ferskvannsoffholdet.

Det er uenigheter om *Salmincola* sp., som ble funnet hos sjøørret i Hardanger, er en ren ørretspesialist, eller om den er *Salmincola salmoneus* som også infiserer laks (Heuch & Schram 2002). Gurney (1933, sitert i Friend 1939) hevdet i sin tid at morfologien mellom *Salmincola* sp. hos ørret og *S. salmoneus* var så ulik at det var to ulike arter. Han ga derfor ”ørretarten” et eget artsnavn: *Salmincola gordonii* Gurney. Friend (1939) støttet dette og viste til ulik plassering i gjellekammeret, der *S. gordonii* var festet til selve veggen, mens *S. salmoneus* var festet til én bestemt sone på gjellefilamentene. Senere hevdet Kabata (1969) at morfologien ikke var ulik nok til at det var snakk om to ulike arter, men Fryer (1983) tok opp tråden og argumenterte igjen for *S. gordonii* som egen art. Han viste til ulik morfologi med spesielt vekt på bulla, som hos *S. salmoneus* har kortere ”stilk” og lenger såle (se appendiks-bilde 19). Han henviste også til flere elver hvor *S. salmoneus* infiserte laks, men ikke sympatriske ørretpopulasjoner. Dette ble også observert av Kusterle (2010), som registrerte nærmere 100 % prevalens av *S. salmoneus* hos laks i Altaelva, uten at sympatrisk sjøørret var infisert. Samtlige *Salmincola* sp. som ble funnet i Hardanger oppfyller alle beskrivelsene til Friend (1939) og Fryer (1983) angående *S. gordonii* (appendiks, bilde 17,18,20). Men som følge av uenigheter om dens eksistens som egen art (jfr. Kabata, 1969) ble den betegnet som *Salmincola* sp. i resultatene.

Det var forventet at ulike habitatvalg hos sjøørretene i de ulike årstidene kunne forårsake endringer i parasittsamfunnene mellom vinter, sommer og høst. *C. lingua* har strandsnegl (*Littorina littorea*) som første mellomvert (Stunkard 1930), og littoralsonen er dermed et utsatt sted for å bli infisert med parasitten (Tolonen & Karlsbakk 2003). Infeksjonen skjer ved at *C. lingua*-cercarier bryter ut av sneglen og aktivt oppsøker en potensiell andre mellomvert, som er ulike arter av fisk (Stunkard 1930; Appleby 2002). På høsten ble det fisket små sjøørret i begge områder (se tabell 1). Størrelsen på disse antydte at en stor andel var førstegangs sjøvandrere, altså smolt (L'Abée-Lund et al. 1989). For smolt er grunne områder i littoralsonen det primære beiteområdet (Knutsen et al. 2001), noe som gjør de utsatt for *C. lingua*-infeksjoner. På høsten hadde sannsynligvis også sjøørretene tilbrakt store deler av sommeren i sjøen, slik at *C. lingua*-metacercarier hadde akkumulert. Dette kombinert med habitat i littoralsonen, forklarer trolig høy prevalens av parasitten på høsten hos sjøørret i Hardanger og Steigen.

På sommeren ble det fisket større sjøørret enn på høsten i begge områder. Lavere prevalens av *C. lingua* hos disse enn hos smolten på høsten, kan trolig forklares med følgende: Det er kjent at sjøørret over 2-300 gram i større grad jakter pelagisk fisk utenfor littoralsonen enn smolt (Knutsen et al. 2001; Rikardsen & Amundsen 2005). Dette medfører at de eksponeres mindre for *C. lingua*-cercarier enn smolt. Sammenlignet med sjøørretene som ble fisket på høsten, hadde også majoriteten av sjøørretene som ble fisket på sommeren tilbrakt kortere tid i sjøen. Tiden for mulig akkumulering av *C. lingua* var derfor også kortere. På den andre siden har undersøkelser av annen anadrom laksefisk vist at metacercariene overlever fiskens ferskvannsopphold (Frimeth 1987a). Dersom dette er tilfellet også hos sjøørret, skulle det bety at akkumuleringer av *C. lingua* utover sommeren også kunne observeres året etterpå, siden metacercariene har levetider over ett år (Frimeth 1987a; Lysne et al. 1995; Tolonen & Karlsbakk 2003). I så fall skyldes lavere forekomst av *C. lingua* hos sjøørret som ble fisket på sommeren i større grad ulike habitatvalg enn ulik tid tilbrakt i sjøen.

Spørsmålet er hvordan sjøørretene som overvintret i sjøen i Hardanger fikk signifikant høyere abundans av *C. lingua* enn sjøørretene som ble fisket på sommeren, siden disse var tilnærmet like store. Tetthetsavhengige faktorer som parasittindusert vertsdødelighet regnes som lite sannsynlig, siden det kreves svært høye intensiteter før metacercariene har betydelig, patogen effekt (Lysne et al. 1995). Infeksjonsraten til *C. lingua* på vinteren var trolig svært lav siden både produksjon, infektivitet og overlevelse av cercariene reduseres ved lave vanntemperaturer (Robson & Williams 1970; Möller 1978). Det kan imidlertid tenkes at det forekom enkelte infeksjoner hos sjøørretene som overvintret i sjøen, mens de som overvintret i ferskvann ikke var i sjøen. Dette er trolig hovedårsaken til at forekomsten av *C. lingua* var signifikant høyere på vinteren enn på sommeren i Hardanger. En annen mulig forklaring kan være at sjøørretene som ble fisket på vinteren stammer fra andre vassdrag enn de som ble fisket på sommeren. Jonsson og Jonsson (2002) og Rikardsen (2002) har spekulert i om sjøørret som overvintret i sjøen stammer fra små elvevassdrag med dårlige overvintringsforhold. I lys av at infektiviteten til *C. lingua*-cercariene avtar med redusert salinitet (Möller 1978), kan det videre spekuleres i om høyere salinitet ved små elvemunninger enn ved store elvemunninger medfører høyere infeksjonsrater av *C. lingua*. Dermed kan sjøørret som stammer fra små elvevassdrag ha høyere abundans av *C. lingua* enn sjøørret fra større elvevassdrag.

Forekomsten av *C. lingua* og *Diplostomum* spp. så ut til å ha et negativt forhold hos sjøørret i begge områder. På vinteren da forekomsten av *C. lingua* var høy, var *Diplostomum* spp. fraværende, mens på sommeren da forekomsten av *C. lingua* var lavere, var prevalens av *Diplostomum* spp. rundt 30 %. Tydelig negativ korrelasjon mellom nevnte parasitter på sommeren i Hardanger illustrerer dette (se appendiks-figur 8). Årsaken til det negative forholdet kan være at sjøørretene som var infisert med *Diplostomum* spp. stammer fra vassdrag med innsjøer. Grunnen til dette er at damsnegl (*Lymnaea* sp.), som er første mellomvert for *Diplostomum* spp. (Höglund 1995; Appleby 2002), hovedsakelig lever i innsjøer (Økland & Økland 1996). Derimot er sannsynligvis *Diplostomum* spp. sjelden i små elvevassdrag som følge av lav tetthet av damsnegl. Fravær av *Diplostomum* spp. hos sjøørret som overvintret i sjøen i Hardanger og Steigen kan derfor tyde på at disse stammer fra små elvevassdrag, slik som Jonsson og Jonsson (2002) og Rikardsen (2002) spekulerte i. Sjøørretene på sommeren som hadde *Diplostomum* spp. stammer sannsynligvis fra vassdrag med innsjø. Det er for øvrig kjent at sjøørret som vandrer opp i elver med tilgang til innsjø ofte overvintret i innsjøen (Jonsson 1985). Derfor er det lite sannsynlig å finne disse i sjøen på vinteren. Muligheten for at *Diplostomum* spp. dør som følge av sjøørretens sjøopphold regnes som lite sannsynlig da det er vist at de kan overleve 40 uker i saltvann hos annen anadrom laksefisk (Bailey et al. 1989).

Stor andel adulte lakselus på vinteren hos sjøørret i Hardanger og Steigen (se appendiks- figur 10) bekrefter at disse sjøørretene hadde tilbrakt lengre tid i sjøen før de ble fisket. Utviklingstiden til lakselus fra copepoditt til adult, er over to måneder ved vanntemperaturer som de i sjøen på vinteren (Stien et al. 2005). Det må imidlertid tas høyde for at lakselus kan overleve på verten i opptil tre uker i ferskvann (Finstad & Bjørn 1995), så eventuelle kortere opphold i ferskvann og elvemunninger kan ikke utelukkes. Tidligere undersøkelser av lakselus på vinteren hos sjøørret både i Nord- og Sør-Norge har vist langt lavere prevalens (rundt 20 %) (Schram et al. 1998; Rikardsen 2004) enn det som ble registrert i Hardanger (60 %) og Steigen (85 %). Dette skyldes trolig et utbredt lakseoppdrett i begge fjordsystem, som til sammenligning ikke forekom i studieområdene til Schram *et al.* (2004) og Rikardsen (2004). Studier har vist at sjøørret som oppholder seg i områder med lakseoppdrett har høyere prevalens og intensitet av lakselus, enn sjøørret som oppholder seg i områder uten lakseoppdrett (Bjørn et al. 2001; Bjørn & Finstad 2002). Lakseoppdrett medfører at det er en unaturlig stor biomasse med laksefisk i fjordene på vinterstid. Dette gir lakselus god tilgang på potensielle verter også om vinteren, og dermed bedre forutsetninger for transmisjon til

tross for lang utviklingstid. Dette medfører spredning av copepoditter som kan infisere vill sjøørret som overvintrer i sjøen. Rømt oppdrettslaks kan for øvrig også være en betydelig smittekilde med lakselus, noe Finstad *et al.* (2010) påpekte etter å ha fanget to rømte oppdrettslaks på vinteren i Hardanger med henholdsvis 78 og 54 lus.

Utviklingstiden hos lakselus fra copepoditt til adult er kortere på sommeren og høsten som følge av økt vanntemperatur (Stien *et al.* 2005). Dette medfører økt transmisjonsrate, som sannsynligvis forklarer høyere intensiteter av lakselus hos sjøørret i Hardanger og Steigen på sommeren og høsten enn på vinteren. Intensitetene var også høyere enn det som er registrert hos sjøørret i områder uten lakseoppdrett (Schram *et al.* 1998; Bjørn *et al.* 2001; Rikardsen 2004). Tidligere studier har vist at andelen larvestadier i forhold til adulte stadier av lakselus hos sjøørret på seinsommeren og høsten, er mye større i områder med lakseoppdrett enn i områder uten lakseoppdrett (Bjørn *et al.* 2001; Bjørn & Finstad 2002). Dette ble også observert hos sjøørret i Hardanger på høsten (se appendiks-figur 10).

I ”Nasjonal handlingsplan mot lus på laksefisk” er 0,1 lakselus per gram sjøørret (relativ tetthet) satt som et mål for å unngå negative effekter på sjøørretpopulasjonene (Taranger *et al.* 2010). Negative effekter innebærer først og fremst sårdannelse som igjen kan medføre problemer med osmoregulering, sekundære bakterieinfeksjoner og i verste fall død (Bjørn & Finstad 1997; Heuch & Schram 2002). Videre kan det innebære økt konsentrasjon av stresshormoner i sjøørretens blod (Bjørn & Finstad 1997), og stress har en negativ effekt på immunforsvaret hos fisk (Lillehaug *et al.* 2002). Det er også vist at høye intensiteter av lakselus hos sjøørretsmolt kan føre til prematur tilbakevandring til ferskvann (Bjørn *et al.* 2001). I Nordfold i Steigen hadde over 50 % av sjøørretene som ble fisket på sommeren relativ tetthet over 0,1 (se appendiks-figur 9). For det første betyr dette at disse sjøørretene var i faresonen for nevnte negative effekter av lakselus. For det andre kan det indikere at lakseoppdrettet i fjorden medfører økt relativ tetthet av lakselus hos sjøørretene, siden relativ tetthet over 0,1 er sjelden i fjorder uten lakseoppdrett (Bjørn *et al.* 2001; Bjørn & Finstad 2002). Signifikant høyere abundans av lakselus i Steigen enn i Hardanger på sommeren skyldes sannsynligvis at sjøørretene i Hardanger ble fisket en måned tidligere enn sjøørretene i Steigen. Dette bekreftes av resultater fra Bjørn *et al.* (2010), som registrerte betydelig høyere prevalens og abundans av lakselus hos sjøørret i Hardanger i det aktuelle tidsrommet.

Det var forventet at ulike næringsvalg hos sjøørretene i de ulike årstidene kunne føre til endringer i forekomsten av næringstransmitterte parasitter mellom vinter, sommer og høst. På vinteren var prevalens og abundans av nevnte parasitter generelt lav både i Hardanger og Steigen. Med unntak av *Eubothrium* sp. hadde alle prevalens under 50 %. Nematoda, Anisakidae, *Hemiurus* spp., *Eubothrium* spp., *D. varicus* og *E. gadi* benytter alle små krepsdyr som første mellomvert (Køie 1979; Gibson & Bray 1986; Saksvik et al. 2001; Berland 2002c; McClelland 2005; Taraschewski 2005). Blant disse skiller *E. gadi* seg ut ved at den benytter bunnlevende amfipoder, mens de øvrige hovedsakelig benytter planktoniske copepoder og krill. Forekomsten av planktoniske krepsdyr er lav om vinteren (Ellertsen & Melle 2010). I kombinasjon med økt utviklingstid hos parasittene ved lav temperatur (Gillooly et al. 2002), bidrar dette sannsynligvis til lav transmisjonsrate for næringstransmitterte parasitter gjennom vinteren. De fleste næringstransmitterte parasittene hos sjøørret i Hardanger og Steigen på vinteren var derfor trolig et resultat av eldre infeksjoner fra sommeren og høsten før. Det kan dermed tenkes at antall parasitter som dør av alderdom er høyere enn antall nye infeksjoner. I følge Fahy (1980) kan *Eubothrium* sp. leve over to år hos sjøørret, noe som kan forklare høy prevalens av parasitten på vinteren i begge områder. Prevalens av *Eubothrium* sp. påvirkes også i liten grad av sjøørretens ferskvannsopphold på høsten (Fahy 1980). Ferskvannsopphold kan derimot føre til dødelighet av marine ikter som *Derogenes varicus* og *Hemiurus* spp. Kunnskap om levetid hos marine, adulte ikter er svært begrenset (Cribb 2005; Paperna & Dzikowski 2006). Eventuell kort levetid, dødelighet under ferskvannsopphold og lav infeksjonsrate vinterstid er mulige forklaringer på lav prevalens og abundans av disse parasittene hos sjøørret på vinteren i Hardanger og Steigen.

Ettersom infeksjonsraten til næringstransmitterte parasitter øker ved økt tetthet av mellomverter (Anderson 1993), skulle det forventes en økning i forekomsten av parasittene fra vinter til sommer. Bakgrunnen for dette er at tettheten av planktoniske krepsdyr øker på sommeren (Ellertsen & Melle 2010), og dermed trolig også tettheten av infiserte transportverter, som sjøørret hovedsakelig konsumerer (Knutsen et al. 2001; Rikardsen et al. 2006; Rikardsen et al. 2007). Med unntak av *E. gadi* og Nematoda var det imidlertid ingen store endringer i forekomsten av marine, næringstransmitterte parasitter hos sjøørret i Hardanger og Steigen mellom vinter og sommer. Sett i sammenheng med registreringene av *C. lingua* og *Diplostomum* spp. kan dette mulig forklare ved at en stor andel av sjøørretene som ble fisket på sommeren sannsynligvis overvintret i ferskvann. Høyere prevalens av

ferskvannsparasitter hos sjøørretene på sommeren enn på vinteren i begge områder indikerer også dette (se appendiks-tabell 3). Sjøørretene som overvintret i ferskvann hadde trolig et lavt antall marine parasitter da de vandret ut i sjøen, siden flere marine tarmparasitter dør ut i løpet av ferskvannsoopholdet (Dogiel 1961). Tiden fram til sjøørretene ble fisket var trolig ikke lang nok til at marine, næringstransmitterte parasitter hadde akkumulert til høye intensiteter.

En interessant observasjon var at prevalens og abundans av marine, næringstransmitterte parasitter var svært lik mellom sjøørret i Hardanger og Steigen på sommeren (se figur 5 og 6). Siden næringsvalg er avgjørende for forekomst av slike parasitter hos marin fisk (Polyanski 1961; Holmes 1990), var dette trolig relativt likt mellom sjøørret i begge områder. I denne sammenhengen er *Hemiurus* spp., Anisakidae og Nematoda spesielt interessante siden de kan benytte små, pelagiske fiskearter som sild, småsil (*Ammodytes tobianus*) og brisling som transportverter (McGladdery & Burt 1985; MacKenzie 1987; Groenewold et al. 1996; Tolonen & Karlsbakk 2003). Dette er sentrale byttefisker i dietten hos sjøørret. Sild er den viktigste byttefisken i Nord-Norge (Grønvik & Klemetsen 1987; Rikardsen & Amundsen 2005; Rikardsen et al. 2006; Rikardsen et al. 2007), mens både brisling og sild er viktige byttefisk i Sør-Norge (Knutsen et al. 2001; Knutsen et al. 2004). Mellomverter og transportverter som er infisert med flere ulike parasittarter kan i følge Poulin (2005) bidra til strukturering av marine parasittsamfunn hos fisk. Det vil si at det danner seg et mønster i prevalens og intensitet mellom ulike parasittarter ved at disse infiserer fisken samtidig fra én og samme transportvert. Det kan tenkes at sild og brisling fungerer som slike felles transportverter, og at dette til dels kan forklare hvorfor både artssammensetning, prevalens og abundans av marine, næringstransmitterte parasitter var svært lik mellom sjøørret i Hardanger og Steigen på sommeren. Stor andel sild i dietten hos sjøørret fisket i Steigen på sommeren var sannsynligvis også årsaken til at disse ikke var infisert med *E. gadi*, siden denne parasitten er sjelden hos sild (McGladdery & Burt 1985; Tolonen & Karlsbakk 2003).

Hos marine fiskearter som torsk, lange og brosme, kan enorme antall Anisakidae akkumuleres over tid som følge av at de ofte spiser infiserte transportverter (Berland 2002c). Med tanke på at sild er en viktig del av dietten til sjøørret, og transportvert for Anisakidae, skulle det forventes at det forekom slike akkumuleringer også hos sjøørret. Resultatene fra Hardanger og Steigen, hvor det maksimalt ble registrert fem L₃-larver per sjøørret, tyder imidlertid på at dette ikke forekommer. Dette kan skyldes at det generelt var lite Anisakidae i de undersøkte fjordene, men det kan også tenkes at sjøørret er mindre mottakelig for reetablering av disse

parasittene sammenlignet med torskefiskene. Det kan spekuleres i om dette skyldes ulik anatomi og fysiologi mellom artene. Samtlige L₃-larver som ble registrert hos sjøørretene var lokalisert på områder av pylorusblindsekkene med mye omkringliggende fettvev. Dette ble også påpekt av Wooten og Smith (1975), som undersøkte infeksjoner av *Anisakis* sp. hos ørret i ferskvann. Ulik deponering av fett i bukhulen mellom laksefisk og torskefisk (Kryvi & Totland 1997) kan derfor være en tenkelig årsak til ulik mottakelighet av Anisakidae. Muligheten for at Anisakidae dør ut i løpet av sjøørretens ferskvannsopphold regnes som lite sannsynlig, siden det er kjent at parasittene uten problem kan leve som L₃-larver i bukhulen hos stasjonær ørret i ferskvann (Wooten & Smith 1975).

På høsten var spesielt abundans av *Hemiurus* spp. i Hardanger og *E. gadi* og *D. varicus* i Steigen signifikant større enn på vinteren og sommeren. Dette kan ha flere mulige forklaringer: For det første hadde sjøørretene på høsten sannsynligvis tilbrakt store deler av sommeren i sjøen, slik at parasittene hadde tid til å akkumulere. For det andre kan det tenkes at transmisjon av parasittene via første mellomvert er mer effektivt enn transmisjon via transportvert hos sjøørret. Dietten hos små sjøørret består hovedsakelig av invertebrater (Lyse et al. 1998; Knutsen et al. 2001). Dermed spiser små sjøørret en større andel mellomverter enn stor sjøørret, som hovedsakelig spiser transportverter.

Som forventet var det endringer i forekomsten av parasitter mellom vinter, sommer og høst i parasittsamfunnene hos sjøørret i Hardanger og Steigen. Årsakene til dette var sannsynligvis ulike nærings- og habitatvalg kombinert med ulik tid tilbrakt i sjøen hos sjøørretene som ble fisket i de ulike årstidene. Totalt sett var de marine parasittsamfunnene hos sjøørret i begge områder svært like, både med hensyn på artssammensetning, og prevalens og gjennomsnittlig intensitet av de ulike artene. Sannsynligvis skyldes dette at marine parasitter har et stort spredningspotensial gjennom naturlig forflytning av transportverter og autogene- og allogene sluttverter langs kysten. Det marine parasittsamfunnet hos sjøørret i Hardanger og Steigen var dominert av generalister, et resultat som var forventet siden generalister ofte dominerer marine parasittsamfunn hos fisk (Bush 1990; Marcogliese 1995). Derimot var det ikke forventet at parasittsamfunnet fra ferskvann også var dominert av generalister. Imidlertid må det tas hensyn til at spesialister fra ferskvann kan ha dødd ut i løpet av sjøørretenes sjøopphold. Antall arter av ferskvannsparasitter var størst i Hardanger, men siden *D. sagittata* og *Salmincola* sp. ble registrert med svært lav prevalens og intensitet, er det usikkert om dette skyldes tilfeldigheter, nord-sør gradient eller landskapsøkologi.

Takk!

Først vil jeg takke Roar Kristoffersen for god veiledning og mange gode diskusjoner om parasittisme hos fisk. Det har både vært interessant og motiverende! Jeg vil også takke Pål Arne Bjørn og Havforskningsinstituttet for administrering av feltarbeid. Det var dét som gjorde denne oppgaven mulig! I den forbindelse vil jeg også takke Rune Nilsen og Rosa Maria Serra-Llinares for meget bra opplæring i felt, og hjelp til innsamling av materiale. Sist, men ikke minst, vil jeg takke Adina Svedberg for kanonbra samarbeid under feltarbeidet!

Referanser

- Anderson, R. M. (1993). Epidemiology. In: *Modern Parasitology*. Ed. by Cox, F. E. G. Blackwell Science Cambridge. s.75-116
- Appleby, C. (2002). Trematoda (ikter). In: *Fiskehelse og fiskesykdommer*. Ed. by Poppe, T. Universitetsforlaget AS. Oslo. s.205-209
- Asplin, L. (2011). "Observasjonsbøyer for miljødata." Havforskningsinstituttet. Tilgjengelig på: <http://talos.nodc.no:8080/observasjonsboeye/>.
- Aure, J. & Pettersen, R. (2004). Miljøundersøkelser i norske fjorder 1975-2000, 5. Nordland, Ofotfjorden, Tysfjorden, Nordfolla og Sørfolla fjordene, glomfjorden, ranafjorden og vefsenfjorden. *Fisken og havet, nummer 8*. Havforskningsinstituttet.s.26-45.
- Baglinière, J. L. & Maisse, G. (1999). *Biology and ecology of the brown and sea trout*. Praxis. Cornwall.
- Bailey, R. E., Margolis, L. & Workman, G. D. (1989). Survival of certain naturally acquired freshwater parasites of juvenile sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), in hosts held in fresh and sea water, and implications for their use as population tags. *Canadian Journal of Zoology* 67: 1757-1766.
- Berg, B. W. (2005). Sjø (kystsoner) og land. *Kommuneplanens arealdel 2004-2014*. Steigen kommune.s.1-39.
- Berg, E. (2010). Kystorsk nord for 62 N. *Havforskningsrapporten 2010*. Gjørseter, H., Haug, T., Hauge, M., Karlsen, Ø., Knutsen, J. A., Røttingen, I., Skilbrei, O. & Sunnset, B. H. Havforskningsinstituttet.s.153.
- Berg, O. K. & Berg, M. (1989). The duration of sea and freshwater residence of the sea trout, *Salmo trutta*, from the Vardnes River in northern Norway. *Environmental Biology of Fishes* 24(1): 23-32.
- Berg, O. K. & Jonsson, B. (1990). Growth and survival rates of the anadromous trout, *Salmo trutta*, from the Vardnes River, northern Norway. *Environmental Biology of Fishes* 29: 145-154.
- Berland, B. (2002a). Acanthocephala (krassere). In: *Fiskehelse og fiskesykdommer*. Ed. by Poppe, T. Universitetsforlaget AS. Oslo. s.215
- Berland, B. (2002b). Cestoda (bendelmark). In: *Fiskehelse og fiskesykdommer*. Ed. by Poppe, T. Universitetsforlaget AS. Oslo. s.209-211
- Berland, B. (2002c). Nematoda (rundmark). In: *Fiskehelse og fiskesykdommer*. Ed. by Poppe, T. Universitetsforlaget AS. Oslo. s.212-215

- Bjørge, A., Myksvoll, M. & Bjelland, O. (2010). Kystøkologi i Porsangerfjorden og Hardangerfjorden. *Havforskningsrapporten 2010*. Havforskningsinstituttet.s.66-69.
- Bjørn, P. A., Asplin, L., Nilsen, R., Boxaspen, K. K., Finstad, B., Uglem, I., Kålås, S. & Barlaup, B. (2010). Lakselusinfeksjon på vill laksefisk langs Norskekysten i 2010. Havforskningsinstituttet.s.1-21.
- Bjørn, P. A. & Finstad, B. (1997). The Physiological Effects of Salmon Lice Infection on Sea Trout Post Smolts. *Nordic Journal of Freshwater Research* 73: 60-72.
- Bjørn, P. A. & Finstad, B. (2002). Salmon lice, *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer), infestation in sympatric populations of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), and sea trout, *Salmo trutta* (L.), in areas near and distant from salmon farms. *ICES Journal of Marine Science* 59: 131-139.
- Bjørn, P. A., Finstad, B. & Kristoffersen, R. (2001). Salmon lice infection of wild sea trout and Arctic charr in marine and freshwaters: the effects of salmon farms. *Aquaculture Research* 32: 947-962.
- Bristow, G. A., Alvik, T. & Bohne, H. (1996). Some parasites of marine salmonids from Tanafjorden, Finnmark, Norway. *Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology* 6: 25-32.
- Bristow, G. A. & Berland, B. (1989). *Eubothrium crassum* (Cestoda: Pseudophyllidea) - one species or two? Electrophoretic evidence for species status of sea-water and fresh-water forms. The 14th symposium of the Scandinavian Society for Parasitology. Helsingør, Danmark, 2-4 august 1989 (abstract).
- Bristow, G. A. & Berland, B. (1991). A report of some metazoan parasites of wild marine salmon (*Salmo salar* L.) from the west coast of Norway with comments on their interactions with farmed salmon. *Aquaculture* 98: 311-318.
- Buchmann, K. & Bresciani, J. (2006). Monogenea (Phylum Platyhelminthes). In: *Fish Diseases and Disorders*. Ed. by Woo, P. T. K. CABI Publishing s.297-344
- Burt, M. D. B., Campbell, J. D. and Likely, C. G. (1990). Serial Passage of Larval *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda:Ascaridoidea) in Fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 693-695.
- Bush, A. O. (1990). Helminth communities on avian hosts: determinants of pattern. In: *Parasite communities: Patterns and processes*. Ed. by Esch, G., Bush, A., Aho, J. Chapman and Hall. New York. s.194-232
- Bush, A. O., Fernández, J. C., Esch, G. W. & Seed, J. R. (2001). *Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge University Press. Cambridge.

- Byrne, C., nbsp, J., Holland, C., V., Poole, R., Kennedy, C. & R. (2002). Comparison of the macroparasite communities of wild and stocked brown trout (*Salmo trutta* L.) in the west of Ireland. *Parasitology* 124(04): 435-445.
- Byrne, C. J., Grey, C., Holland, C. & Poole, R. (2000). Parasite community similarity between four Irish lakes. *Journal of Helminthology* 74(04): 301-305.
- Byrne, C. J., Holland, C. & Tully, O. (1999). Metazoan parasite community structure of sea trout on the west coast of Ireland. *Journal of Fish Biology* 55(1): 127-134.
- Cribb, T. H. (2005). Digenea (endoparasitic flukes). In: *Marine Parasitology*. Ed. by Rohde, K. CABI Publishing. Wallingford. s.76-87
- Dalpadado, P., Ellertsen, B., Melle, W. & Dommasnes, A. (2000). Food and feeding conditions of Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus*) through its feeding migrations. *ICES Journal of Marine Science* 57(4): 843-857.
- Dogiel, V. A. (1961). Ecology of the parasites of freshwater fishes. In: *Parasitology of Fishes*. Ed. by Dogiel, V. A., Petrushevski, G. K. & Polyanski, Y. I. Oliver and Boyd LTD. Alva. s.1-47
- Ellertsen, B. & Melle, W. (2010). Norskehavet. *Havforskningsrapporten 2010*. Gjøsæter, H., Haug, T., Hauge, M., Karlsen, Ø., Knutsen, J. A., Røttingen, I., Skilbrei, O. & Sunnset, B. H. Havforskningsinstituttet.s.24-25.
- Esch, G., Shostak, A. W., Marcogliese, D. J. and Goater, T. M. (1990). Patterns and processes in helminth parasite communities: an overview. In: *Parasite communities: Patterns and processes*. Ed. by Esch, G., Bush, A., Aho, J. Chapman and Hall. New York. s.1-19
- Esch, G. W. (1971). Impact of Ecological Succession on the Parasite Fauna in Centrarchids from Oligotrophic and Eutrophic Ecosystems. *American Midland Naturalist* 86(1): 160-168.
- Esch, G. W. & Fernández, J. C. (1993). *A Functional Biology of Parasitism*. Chapman & Hall. Cambridge.
- Euzenat, G., Fournel, F. & Richard, A. (1999). Sea trout (*Salmo trutta* L.) in Normandy and Picardy. In: *Biology and ecology of the brown and sea trout*. Ed. by Baglinière, J. L. & Maisse, G. Praxis. Cornwall. s.175-203
- Fahy, E. (1980). *Eubothrium crassum* in migratory trout, *Salmo trutta* L., in the sea. *Journal of Fish Biology* 16: 99-104.
- Fahy, E. (1983). Food and gut parasite burden of migratory trout *Salmo trutta* L. in the sea. *Irish naturalists' journal* 21: 11-18.

- Finstad, B. & Bjørn, P. A. (1995). Survival of salmon lice, *Lepeophtheirus salmonis* Krøyer, on Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in fresh water *Aquaculture Research* 26: 791-795.
- Finstad, B., Hvidsten, N. A. & Uglem, I. (2010). Lakselusregistreringer i 2010: Vinterfiske etter sjøørret i Hardangerfjorden, Hitra og Flatanger og tråling etter laksesmolt i Namsenfjorden og Altafjorden. *NINA Rapport 624*. Norsk institutt for naturforskning.s.1-15.
- Friend, G. F. (1939). Gill parasites of brown trout in Scotland. *The Scottish Naturalist*: 123-126.
- Frimeth, J. P. (1987a). Potential use of certain parasites of brook charr (*Salvelinus fontinalis*) as biological indicators in the Tabusintac River, New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 65: 1989-1995.
- Frimeth, J. P. (1987b). A survey of the parasites of nonanadromous and anadromous brook charr (*Salvelinus fontinalis*) in the Tabusintac River, New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 65: 1354-1362.
- Fryer, G. (1983). The Salmincola (Crustacea: Copepoda) of the trout: Recent observations and some gleanings from the notes of the late G.F. Friend. *The Scottish Naturalist*: 91-102.
- Gannicott, A. M. & Tinsley, R. C. (1998). Environmental effects on transmission of *Discocotyle sagittata* (Monogenea): egg production and development *Parasitology* 117: 499-504.
- Gibson, G. I. & Bray, R. A. (1986). The Hemiuridae (Digenea) of fishes from the north-east Atlantic. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology* 51(1): 1-125.
- Gillooly, J. F., Charnov, E. L., West, G. B., Savage, V. M. & Brown, J. H. (2002). Effects of size and temperature on developmental time. *Nature* 417: 70-73.
- Gjøsæter, J. (2010). Kysttorsk sør for 62 N. *Havforskningsrapporten 2010*. Gjøsæter, H., Haug, T., Hauge, M., Karlsen, Ø., Knutsen, J. A., Røttingen, I., Skilbrei, O. & Sunnset, B. H. Havforskningsinstituttet.s.154.
- Groenewold, S., Berghahn, R. & Zander, C. (1996). Parasite communities of four fish species in the Wadden Sea and the role of fish discarded by the shrimp fisheries in parasite transmission. *Helgoland Marine Research* 50(1): 69-85.
- Grønvik, S. & Klemetsen, A. (1987). Marine food and diet overlap of co-occurring Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.), brown trout *Salmo trutta* L. and Atlantic salmon *S. salar* L. off Senja, N. Norway. *Polar Biology* 7(3): 173-177.

- Hansen, M. M., Skaala, Ø., Jensen, L. F., Bekkevold, D. & Mensberg, K. L. D. (2007). Gene flow, effective population size and selection at major histocompatibility complex genes: brown trout in the Hardanger Fjord, Norway. *Molecular Ecology* 16: 1413-1425.
- Hanski, I. (1982). Dynamics of Regional Distribution: The Core and Satellite Species Hypothesis. *Oikos* 38(2): 210-221.
- Hanski, I. (1991). Reply to Nee, Gregory and May. *Oikos* 62(1): 88-89.
- Harris, G. & Milner, N. (2006). *Sea Trout - Biology, Conservation & Management*. Blackwell Publishing Oxford. s.1-499.
- Hartvigsen, R. & Halvorsen, O. (1993). Common and rare trout parasites in a small landscape system. *Parasitology* 106(01): 101-105.
- Hartvigsen, R. & Kennedy, C. R. (1993). Patterns in the composition and richness of helminth communities in brown trout, *Salmo trutta*, in a group of reservoirs. *Journal of Fish Biology* 43(4): 603-615.
- Heuch, P. A. (2009). Prosjekt CODPAR: "Utviklingen av oppdrettstorskens parasittfauna fra utsett til slakt: overføring av parasitter mellom vill og oppdrettet torsk?". *Sluttrapport til Innovasjon Norge*.s.1-23.
- Heuch, P. A. & Schram, T. A. (2002). Crustacea (krepsdyr). In: *Fiskehelse og fiskesykdommer*. Ed. by Poppe, T. Universitetsforlaget AS. Oslo. s.219-228
- Holmes, J. C. (1990). Helminth communities in marine fishes. In: *Parasite communities: Patterns and processes*. Ed. by Esch, G., Bush, A., Aho, J. Chapman and Hall. New York. s.101-130
- Holmes, J. C., Price P. W. (1986). Communities of Parasites. In: *Community ecology: Pattern and Process*. Ed. by Kikkawa, J., Anderson, D. J. Blackwell Scientific Publications. London. s.187-213
- Höglund, J. (1995). Experiments on second intermediate fish host related cercarial transmission of the eye fluke *Diplostomum spathaceum* into rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Folia Parasitologica* 42: 49-53.
- Jakob, E., Hanel, R., Klimpel, S. & Zumholz, K. (2009). Salinity dependence of parasite infestation in the European eel *Anguilla anguilla* in northern Germany. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 66(2): 358-366.
- Jonsson, B. (1985). Life History Patterns of Freshwater Resident and Sea-Run Migrant Brown Trout in Norway. *Transactions of the American Fisheries Society* 114(2): 182-194.

- Jonsson, N. & Jonsson, B. (2002). Migration of anadromous brown trout *Salmo trutta* in a Norwegian river. *Freshwater Biology* 47(8): 1391-1401.
- Jonsson, N., Jonsson, B., Aass, P. & Hansen, L. P. (1995). Brown trout *Salmo trutta* released to support recreational fishing in a Norwegian fjord. *Journal of Fish Biology* 46: 70-84.
- Jørgensen, L. (2001). *Kartlegging av fiskebestandene i vassdrag med sjøvandrende laksefisk i Hamarøy og Steigen, Rapport nr 2001-09*. Nordnorske Ferskvannsbiologer.s.1-30.
- Kabata, Z. (1969). Revision of the Genus *Salmincola* Wilson, 1915 (Copepoda: Lernaepodidae). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 4: 2987-3047.
- Karlsen, T. & Sæter, L. (1991). *Fisk og fiskemuligheter i småvassdrag med anadrome laksefisk, Del 2: Salten*. Fylkesmannen i Nordland, Miljøvern avdelingen.s.1-153.
- Kennedy, C. R. (1900). Helminth communities in freshwater fish: structured communities or stochastic assemblages? In: *Parasite communities: Patterns and processes*. Ed. by Esch, G., Bush, A., Aho, J. Chapman and Hall. New York. s.131-156
- Kennedy, C. R. (1978). An analysis of the metazoan parasitocoenoses of brown trout *Salmo trutta* from British Lakes. *Journal of Fish Biology* 13: 255-263.
- Kennedy, C. R. & Hartvigsen, R. A. (2000). Richness and diversity of intestinal metazoan communities in brown trout *Salmo trutta* compared to those of eels *Anguilla anguilla* in their European heartlands. *Parasitology* 121(01): 55-64.
- Klemetsen, A. (1982). Food and feeding habits of cod from the Balsfjord, northern Norway during a one-year period. *ICES Journal of Marine Science* 40(2): 101-111.
- Klemetsen, A., Amundsen, P. A., Dempson, J. B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M. F. & Mortensen, E. (2003). Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* 12(1): 1-59.
- Knudsen, R., Rikardsen, A. H., Dempson, J. B., Bjørn, P. A., Finstad, B., Holm, M. & Amundsen, P. A. (2005). Trophically transmitted parasites in wild Atlantic salmon post-smolts from Norwegian fjords. *Journal of Fish Biology* 66(3): 758-772.
- Knutsen, J. A., Knutsen, H., Gjøsaeter, J. & Jonsson, B. (2001). Food of anadromous brown trout at sea. *Journal of Fish Biology* 59: 533-543.
- Knutsen, J. A., Knutsen, H., Olsen, E. M. & Jonsson, B. (2004). Marine feeding of anadromous *Salmo trutta* during winter. *Journal of Fish Biology* 64: 89-99.
- Krebs, C. J. (1989). *Ecological Methodology*. Harper Collins Publishers. New York.

- Kristmundsson, A. a. H., S. (2007). Parasite communities of eels *Anguilla anguilla* in freshwater and marine habitats in Iceland in comparison with other parasite communities of eels in Europe. *Folia Parasitologica* 54: 141-153.
- Kristoffersen, R. (1995). Temporal changes in parasite load of lake resident Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) held in brackish water cage culture. *Nordic Journal of Freshwater Research* 70: 49-55.
- Kryvi, H. & Totland, G. K. (1997). *Fiskeanatomi*. Høyskoleforlaget AS. Kristiansand. s.1-332.
- Kusterle, S. (2010). *The population dynamics of gill maggots (Salmincola salmoneus) on Atlantic salmon (Salmo salar) in a North-Norwegian River*. Master thesis, Department of Arctic and Marine Biology, University of Tromsø.s.1-39.
- Køie, M. (1979). On the Morphology and Life-History of *Derogenes varicus* (Müller, 1784) Looss, 1901 (Trematoda, Hemiuridae). *Z. Parasitenkd.* 59: 67-78.
- L'Abée-Lund, J. H., Jonsson, B., Jensen, A. J., Sættem, L. M., Heggberget, T. G., Johnsen, B. O. & Naesje, T. F. (1989). Latitudinal Variation in Life-History Characteristics of Sea-Run Migrant Brown Trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* 58(2): 525-542.
- Lillehaug, A., Nygaard, S., Eggset, G. & Poppe, T. (2002). Vaksinasjon. In: *Fiskehelse og fiskesykdommer*. Ed. by Poppe, T. Universitetsforlaget AS. Oslo. s.288-301
- Lyse, A. A., Stefansson, S. O. & Fernö (1998). Behaviour and diet of sea trout post-smolts in a Norwegian fjord system. *Journal of Fish Biology* 52: 923-936.
- Lysne, D. A., Hemmingsen, W. & Skorping, A. (1995). Pepsin digestion reveals both previous and present infections of metacercariae in the skin of fish. *Fisheries Research* 24: 173-177.
- MacKenzie, K. (1987). Relationships between the Herring, *Clupea harengus* L., and its Parasites. *Advances in Marine Biology* 24(263-319).
- MacLeod, M. G. (1978). Effects of salinity and starvation on the alimentary canal anatomy of the rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson. *Journal of Fish Biology* 12(1): 71-79.
- Marcogliese, D. J. (1995). The role of zooplankton in the transmission of helminth parasites to fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 5(3): 336-371.
- Marcogliese, D. J. & Cone, D. K. (1991). Importance of lake characteristics in structuring parasite communities of salmonids from insular Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology* 69: 2962-2967.

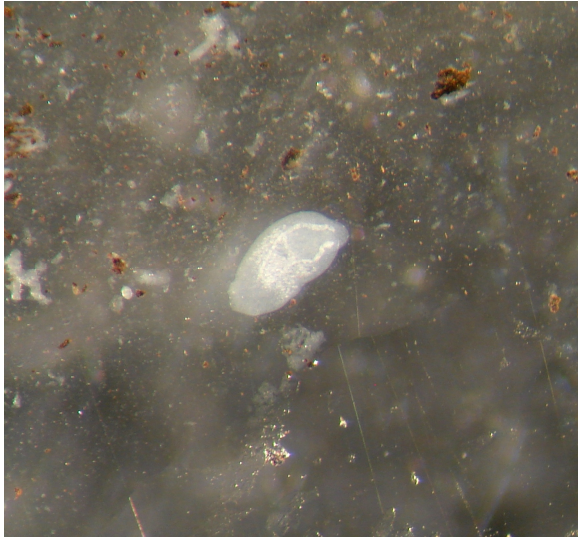
- Margolis, L., Esch, G., Holmes, J. C., Kuris, A. M. & Schad, G. A. (1982). The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). *Journal of Parasitology* 68(1): 131-133.
- McClelland, G. (2005). Nematoda (roundworms). In: *Marine Parasitology*. Ed. by Rohde, K. CABI Publishing. s.104-115
- McCormick, S. D. & Saunders, R. L. (1987). Preparatory Physiological Adaptations for Marine Life of Salmonids: Osmoregulation, Growth, and Metabolism. *American Fisheries Society Symposium*(1): 211-229.
- McGladdery, S. E. & Burt, M. D. B. (1985). Potential of Parasites for Use as Biological Indicators of Migration, Feeding, and Spawning Behaviour of Northwestern Atlantic Herring (*Clupea harengus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 42: 1957-1968.
- Meyer, M. C. (1972). The pattern of circulation of *Diphyllbothrium sebae* (Cestoda: Pseudophyllidea) in an enzootic area. *J Wildl Dis* 8(3): 215-220.
- Mo, T. A. (2002). Monogenea (haptormark). In: *Fiskehelse og fiskesykdommer*. Ed. by Poppe, T. Universitetsforlaget AS. Oslo. s.202-205
- Molloy, S., Holland, C. & Poole, R. (1995). Metazoan parasite community structure in brown trout from two lakes in western Ireland. *Journal of Helminthology* 69(03): 237-242.
- Molloy, S., Holland, C. and Poole, R. (1993). Helminth parasites of brown and sea trout *Salmo trutta* L. from the west coast of Ireland. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 93B(3): 137-142.
- Möller, H. (1978). The effects of salinity and temperature on the development and survival of fish parasites. *Journal of Fish Biology* 12(4): 311-323.
- Nickol, B. B. (2006). Phylum Acanthocephala. In: *Fish Diseases and Disorders*. Ed. by Woo, P. T. K. CABI Publishing. Wallingford. 1. s.444-465
- Nilsen, R. (2006). *Parasitter som biologiske markører på interaktiv segregering mellom stasjonær sympatrisk ørret og røye*. Cand. scient. oppgave, Institutt for akvatisk biologi, Universitetet i Tromsø. s.1-39.
- Paperna, I. & Dzikowski, R. (2006). Digenea (Phylum Platyhelminthes). In: *Fish Diseases and Disorders*. Ed. by Woo, P. T. K. CABI Publishing. Volume 1 Protozoan and Metazoan Infections. s.345-390
- Pennel, D. A., Becker, C. D. & Scofield, N. R. (1973). Helminths of Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from the Kvichak river system, Bristol Bay, Alaska. *Fishery Bulletin* 71(1): 267-277.

- Pethon, P. (2005). *Aschehougs store fiskebok*. Aschehoug. Aurskog. s.1-468.
- Polyanski, Y. I. (1961). Ecology of parasites of marine fishes. In: *Parasitology of fishes*. Ed. by Dogiel, V. A., Petrushevski, G. K. & Polyanski, Y. I. Oliver and Boyd LTD. Alva. s.48-83
- Poulin, R. (2005). Structure of parasite communities. In: *Marine parasitology*. Ed. by Rohde, K. CABI Publishing. Wallingford. s.309-315
- Poulin, R. (2007). Are there general laws in parasite ecology? *Parasitology* 134: 763-776.
- Rikardsen, A. H. (2002). *Marin vintervandring til sjøørret i Nord-Norge (Referat)*. NINA oppdragsmelding.s.25.
- Rikardsen, A. H. (2004). Seasonal occurrence of sea lice *Lepeophtheirus salmonis* on sea trout on two north Norwegian fjords. *Journal of Fish Biology* 65: 711-722.
- Rikardsen, A. H., Amundsen, P.-A., Knudsen, R. & Sandring, S. (2006). Seasonal marine feeding and body condition of sea trout (*Salmo trutta*) at its northern distribution. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 63(3): 466-475.
- Rikardsen, A. H. & Amundsen, P. A. (2005). Pelagic marine feeding of Arctic charr and sea trout. *Journal of Fish Biology* 66: 1163-1166.
- Rikardsen, A. H., Dempson, J. B., Amundsen, P. A., Bjørn, P. A., Finstad, B. & Jensen, A. J. (2007). Temporal variability in marine feeding of sympatric Arctic charr and sea trout *Journal of Fish Biology* 70: 837-852.
- Robson, E. M. & Williams, I. C. (1970). Relationships of Some Species of Digenea with the Marine Prosobranch *Littorina littorea* (L.) I. The Occurrence of Larval Digenea in *L. littorea* on the North Yorkshire Coast. *Journal of Helminthology* 44(2): 153-168.
- Røttingen, J. & Torstensen, E. (2006). Toktrapport, 7. november - 9. desember 2006. *Sild- og brislingundersøkelser i fjordene høsten 2006*. Havforskningsinstituttet.s.1-20.
- Saksvik, M., Nylund, A., Nilsen, F. & Hodneland, K. (2001). Experimental infection of Atlantic salmon (*Salmo salar*) with marine *Eubothrium* sp. (Cestoda: Pseudophyllidea): observations on the life cycle, aspects of development and growth of the parasite. *Folia Parasitologica* 48: 118-126.
- Schram, T. A., Knutsen, J. A., Heuch, P. A. & Mo, T. A. (1998). Seasonal occurrence of *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus* (Copepoda: Caligidae) on sea trout (*Salmo trutta*), off southern Norway. *ICES Journal of Marine Science* 55: 163-175.
- Skaala, Ø., Johnsen, G. H. & Barlaup, B. T. (2010). Prioriterte strakstiltak for sikring av ville bestander av laksefisk i Hardangerfjordbassenget i påvente av langsiktige forvaltningstiltak. *Rapport fra havforskningen*. Havforskningsinstituttet.s.1-39.

- Skaala, Ø., Sjøtun, K., Husa, V., Falkenhaus, T., Kvamme, C., Bjelland, O., Asplin, L., Buhl-Mortensen, P., Hanse, P. K. & Ervik, A. (2009). Hardangerfjorden under lupa; interaksjonar mellom økosystem, akvakultur, bereevne og klimaendringar. *Havforskningstema*. Havforskningsinstituttet.s.1-12.
- Smith, H. (1983). *Noen parasitter på laksefisk i norge*. Hovedfagsoppgave i zoologisk anatomi. Universitetet i Bergen.s.1-76.
- Smith, H. D. (1973). Observations on the cestode *Eubothrium salvelini* in juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at Babine Lake, British Columbia. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 30: 947-964.
- Sterud, E. (1999). Parasitter hos norsk ferskvannsfisk. *Norsk zoologisk forening*(7): 1-22.
- Stien, A., Bjørn, P. A., Heuch, P. A. & Elston, D. A. (2005). Population dynamics of salmon lice *Lepeophtheirus salmonis* on Atlantic salmon and sea trout. *Marine Ecology Progress Series* 290: 263-275.
- Stunkard, H. W. (1930). Life history of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) with notes on the physiology of the metacercaria. *J. Morphol.* 50: 143-190.
- Taranger, G. L., Boxaspen, K. K., Madhun, A. S. & Svåsand, T. (2010). Effekter av lakselus på vill laksefisk. *Risikovurdering - miljøvirkninger av norsk fiskeoppdrett*. Havforskningsinstituttet.s.18-21.
- Taraschewski, H. (2005). Acanthocephala (thorny or spiny-headed worms). In: *Marine Parasitology*. Ed. by Rohde, K. CABI Publishing. Wallington. s.116-121
- Tolonen, A. & Karlsbakk, E. (2003). The parasite fauna of the Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* L.). *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 60(1): 77-84.
- Torstensen, E., Falkenhaus, T., Kvamme, C. & Dalpadado, P. (2009). Toktrapport, EPIGRAPH - Økosystemtokt Hardangerfjorden, April 2009. *EPIGRAPH/Hardangerfjorden*. Havforskningsinstituttet.s.1-22.
- Torstensen, E. & Røttingen, I. (2008). Toktrapport 6. november - 18. desember 2008. *Sild- og brislingundersøkelser i fjordene høsten 2008*. Havforskningsinstituttet.s.1-28.
- Tucker, C. S., Sommerville, C. & Wootten, R. (2000). The effect of temperature and salinity on the settlement and survival of copepodids of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837) on Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Diseases* 23(5): 309-320.
- Turner, M. G. (1989). Landscape Ecology: The Effect of Pattern on Process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 171-197.

- Urquhart, K., Pert, C. C., Fryer, R. J., Cook, P., Weir, S., Kilburn, R., McCarthy, U., Simons, J., McBeath, S. J., Matejusova, I. & Bricknell, I. R. (2010). A survey of pathogens and metazoan parasites on wild sea trout (*Salmo trutta*) in Scottish waters. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 67(3): 444-453.
- Vik, R. (1963). Studies of the helminth fauna of Norway. IV. Occurrence and distribution of *Eubothrium crassum* (Bloch, 1779) and *E. salvelini* (Schrank, 1790) (Cestoda) in Norway with notes on their life cycles. *Nytt magasin for zoologi* 11: 47-73.
- Wallace, J., R. K. (1981). An assessment of Diet-Overlap Indexes. *Transactions of the American Fisheries Society* 110: 72-76.
- Windsor, D. A. (1998). Controversies in parasitology, Most of the species on Earth are parasites. *International Journal for Parasitology* 28(12): 1939-1941.
- Wooten, R. & Smith, J. W. (1975). Observational and experimental studies on the acquisition of *Anisakis* sp. larvae (Nematoda: Ascaridida) by trout in fresh water. *International Journal for Parasitology* 5: 373-378.
- Økland, J. & Økland, K. A. (1996). *Dyreliv i vann og vassdrag*. Cappelen. Otta. s.106-107.

Appendiks



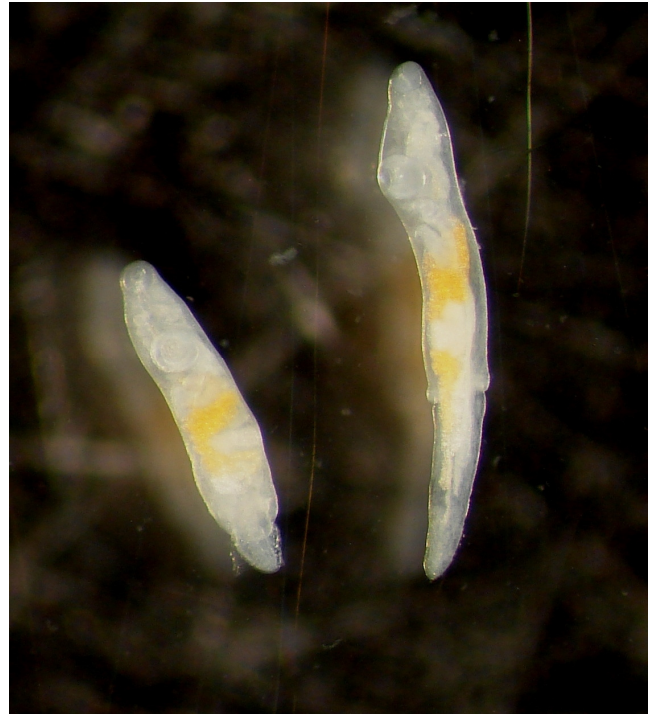
Bilde 1: *Diplostomum* sp. Foto: Christian Dalen



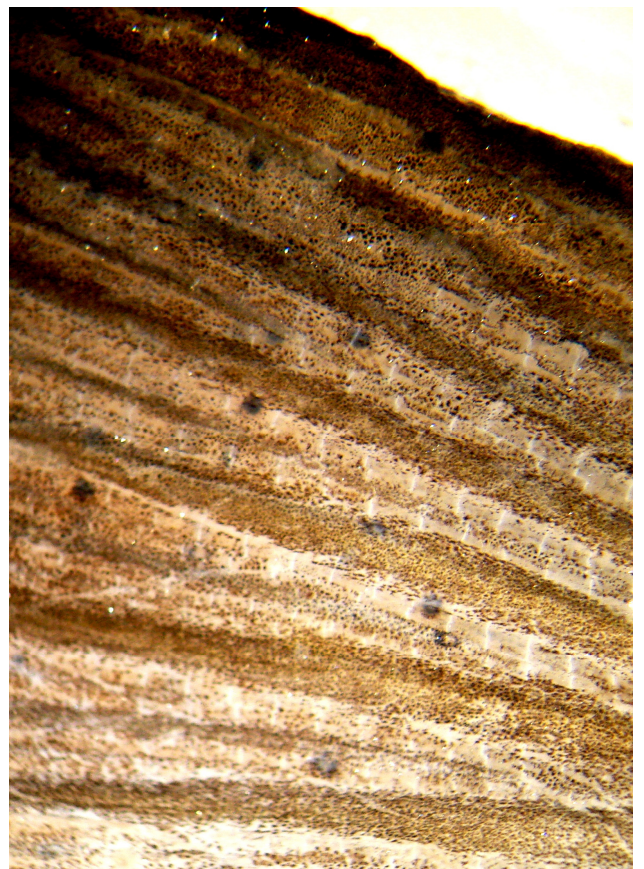
Bilde 2: *Crepidostomum metoecus*. Foto: Christian Dalen



Bilde 3: *Derogenes varicus*. Foto: Christian Dalen



Bilde 4: *Hemiurus* sp. Foto: Christian Dalen



Bilde 5: *Cryptocotyle lingua*, metacercarier på halefinne. Foto: Christian Dalen



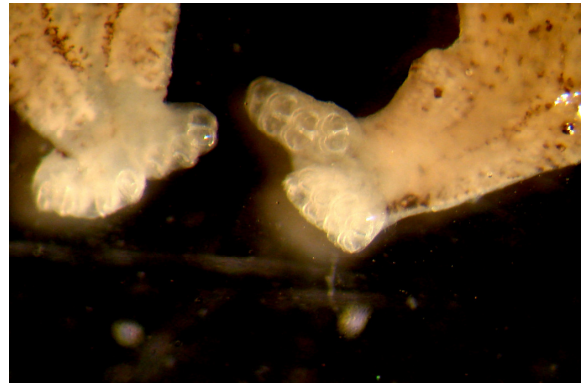
Bilde 6: *Eubothrium* sp., scolex. Foto: Christian Dalen



Bilde 9: *Diphyllobothrium* sp. Foto: Christian Dalen



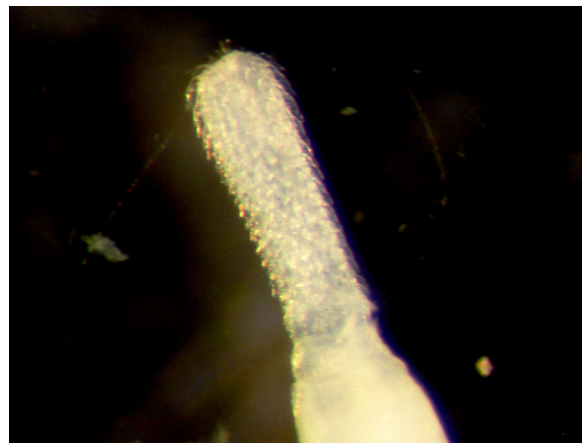
Bilde 7: *Discocotyle sagittata*. Foto: Christian Dalen



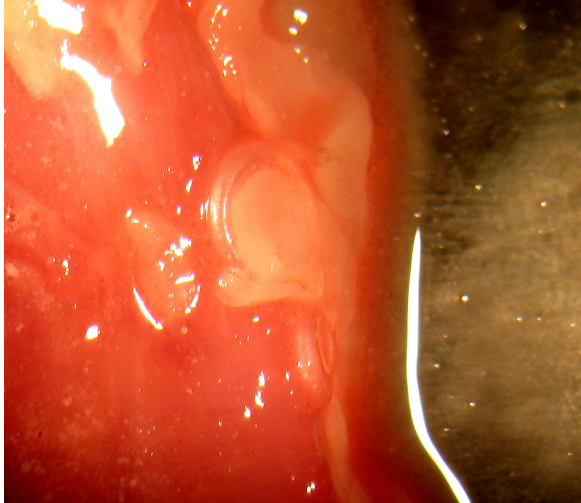
Bilde 10: *D. sagittata*, opisthaptor. Foto: Christian Dalen



Bilde 8: *Echinorhynchus gadi*. Foto: Christian Dalen



Bilde 11: *E. gadi*, proboskis. Foto: Christian Dalen



Bilde 12: Anisakidae på blindsekk. Foto: Christian Dalen



Bilde 15: *Salmincola* sp. Foto: Christian Dalen



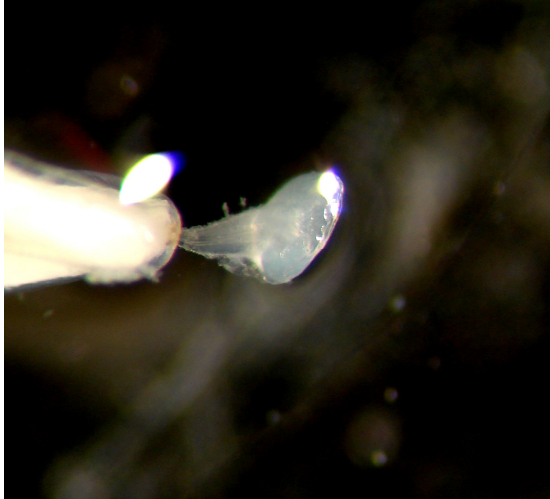
Bilde 13: *Lepeophtheirus salmonis* (Chalimus) på bukfinne Foto: Christian Dalen



Bilde 16: Fra venstre: *Caligus elongatus* (adult hunn), *L. salmonis* (adult hann), *L. salmonis* (adult hunn). Foto: Christian Dalen



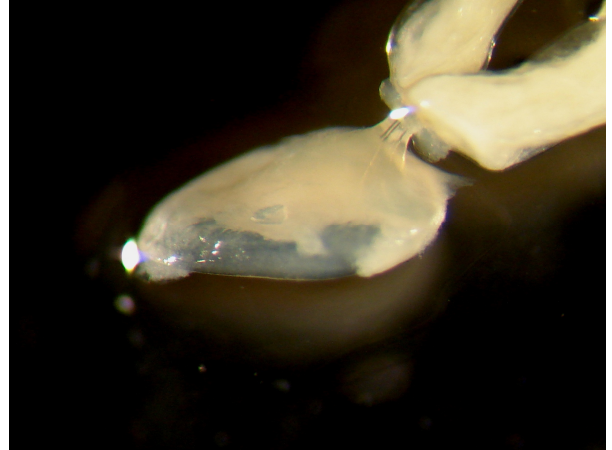
Bilde 14: *L. salmonis* (Adult hunn med eggstrenger). Foto: Christian Dalen



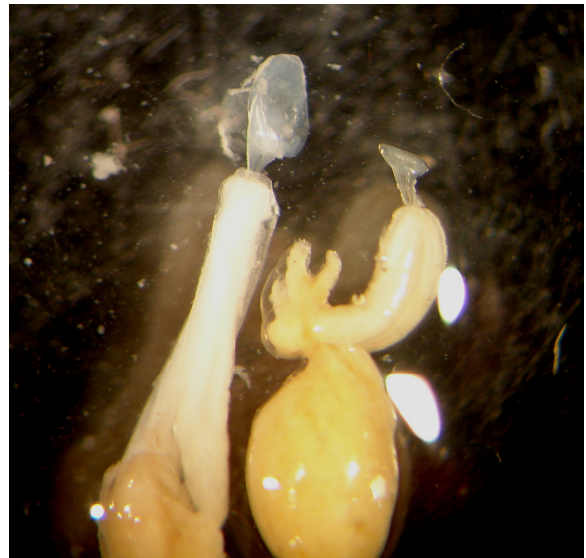
Bilde 17: Bulla hos *Salmincola* sp. fra sjørretet i Hardanger. Foto: Christian Dalen



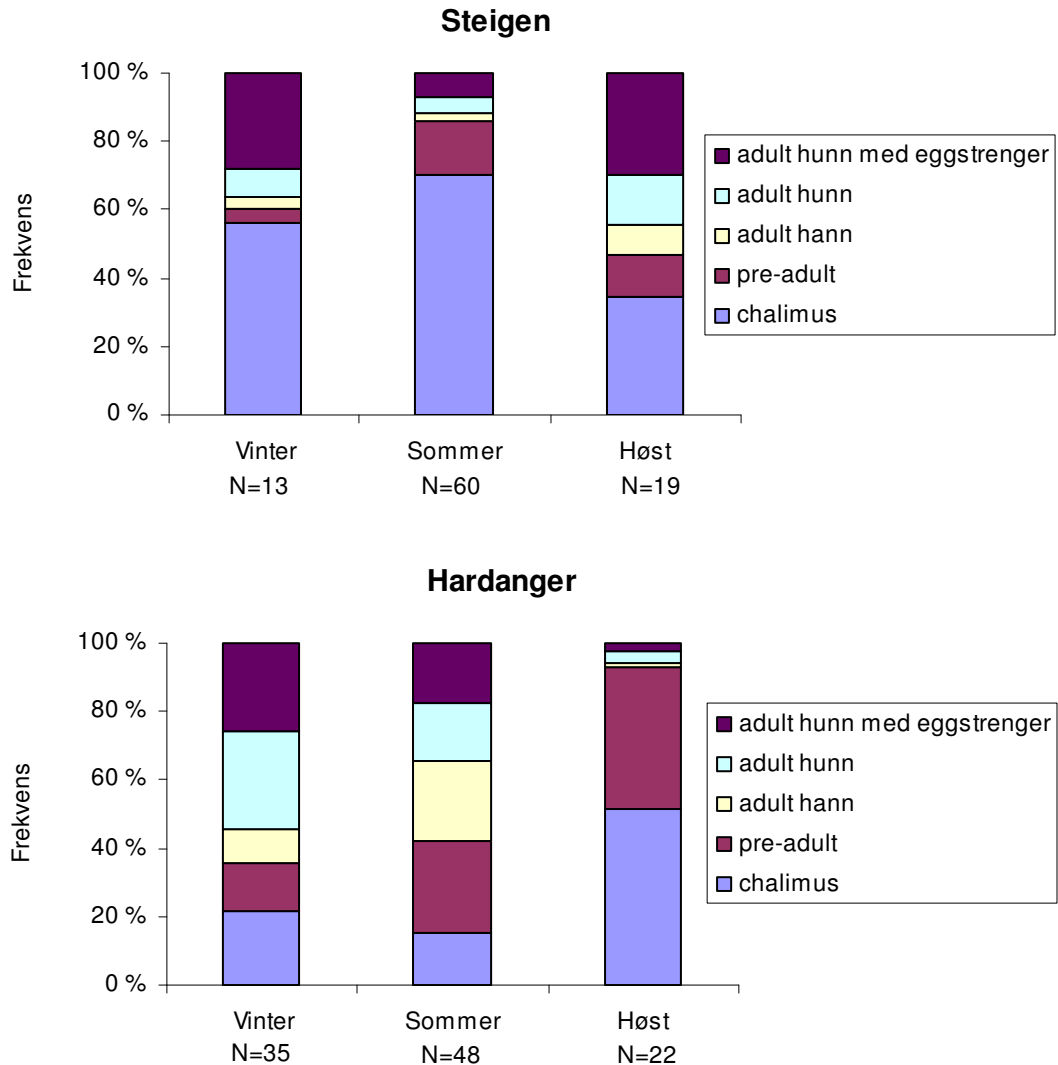
Bilde 18: Øverst: *Salmincola salmoneus*, kjønnsmoden hunn fra laks i Altaelva. Midten og nederst: *Salmincola* sp., kjønnsmoden hunn fra sjørretet i Hardanger. Foto: Christian Dalen



Bilde 19: Bulla hos *Salmincola salmoneus* fra laks i Altaelva. Foto: Christian Dalen



Bilde 20: Bulla hos *Salmincola salmoneus* fra laks i Altaelva (venstre) og *Salmincola* sp. fra sjørretet i Hardanger (høyre). Foto: Christian Dalen



Figur 10: Frekvens av ulike stadier av lakselus hos sjørret fisket i Steigen og Hardanger vinter, sommer og høst 2010.

Tabell 3: Prevalens (P_i , %) og gjennomsnittlig intensitet (GI) av ulike parasittarter registrert hos sjørret i Hardanger og Steigen vinteren, sommeren og høsten 2010.

Parasitter	Vinter		Hardanger Sommer		Høst		Vinter		Steigen Sommer		Høst	
	P_i	GI	P_i	GI	P_i	GI	P_i	GI	P_i	GI	P_i	GI
<i>Caligus elongatus</i>	17	1,3	17	2,1	9	4	-	-	13	1,4	32	2,3
<i>Diphyllbothrium</i> spp.	3	5	2	35	9	7,5	-	-	-	-	5	1
<i>Salmincola</i> sp.	-	-	8	2,3	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Discocotyle sagittata</i>	-	-	4	2,5	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Crepidostomum metoecus</i>	-	-	4	5	-	-	-	-	-	-	11	3,5