

Lisa Obrestad

Overlevingsevne og åtferdsresponsar på lysstimuli hjå vaksne skottelus (*Caligus elongatus*) etter tap av vert.

Masteroppgåve i Biologi

Rettleiar: Anna S. Båtnes

Medretteiar: Cecilie Miljeteig & Maja Hatlebakk

Juni 2024



Lisa Obrestad

Lisa Obrestad

Overlevingsevne og åtferdsresponsar på lysstimuli hjå vaksne skottelus (*Caligus elongatus*) etter tap av vert.

Masteroppgåve i Biologi
Rettleiar: Anna S. Båtnes
Medretteiar: Cecilie Miljeteig & Maja Hatlebakk
Juni 2024

Noregs teknisk-naturvitskaplege universitet
Fakultet for naturvitskap
Institutt for biologi



Samandrag

Lakseoppdrett i Noreg har representert ei suksesshistorie med stor verdiskaping. Produksjonen har likevel stagnert dei siste åra på grunn av utfordringar med lus, i stor grad utfordringar med lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*). Men det er og utfordringar knytt til den mindre kjente og studerte parasitten skottelus (*Caligus elongatus*). Særs i produksjonsområda PO10-PO13 kan skottelusa vere eit betydeleg problem. Skottelus er ein generalist som kan utnytte over hundre ulike vertsartar. På tross av sin høge forekost er skottelus ein mindre studert art, spesielt når det kjem til kartlegging av åtferd.

Målet med denne oppgåva var å undersøka overlevingsevne og åtferdsresponsar på lysstimuli hjå begge kjønn av vaksne skottelus etter tap av vert. I tillegg ønska ein å estimera symje-, og søkkjehastigheita til vaksne skottelus.

Trettifem skottelus av kvart kjønn vart manuelt fjerna frå atlantisk laks (*Salmo salar*), og individuelt overført til ein inkubator med kontinuerleg gjennomstrøyming av sjøvatn for overvaking av overlevingsevne. Skottelusa overlevde i snitt 18,0 (AF, vaksne ho-lus) og 16,8 (AM, vaksne hann-lus) dagar. Ein samanlikning av overlevingskurvene viste ingen signifikant skilnad i overleving mellom kjønna, men tendensen var at AF levde noko lengre.

To eksperimentoppsett vart utvikla for å filme åtferdsresponsane til vaksne skottelus utsett for tolv ulike lysstimuli. Det eine oppsette baserte seg på å ankre fast (tjore) individa i ein tråd slik at ein sikra at dei ikkje festa seg til veggen av akvariet. Denne metoden viste seg å ikkje vere eigna til bruk på skottelus då dødelegheita var høg. Det andre oppsettet såg på fem til seks frittsymjande skottelus i ei vassøyle som vart utsett for dei ulike lysstimuliane med mørkeperiodar i mellom for kontroll. Videomaterialet vart analysert ved hjelp av SLEAP, eit djuplæringsrammeverk for sporing av fleire dyr samstundes. Gjennomsnittleg hastigheit og djupne i tillegg til estimat av maksimums- og søkkjehastigheit vart kalkulert basert på videoane av den frittsymjande lusa. Videomaterialet viste ingen åtferdsresponsar på lys hjå vaksne skottelus. Skottelusa viste stor symjekapasitet og haldt seg for det meste i toppen av vasskolonna. Gjennomsnittleg symjehastigheit var på $1,14 \text{ cm s}^{-1}$ (AF) og $0,98 \text{ cm s}^{-1}$ (AM), estimert maksimumshastigheit var 8 cm s^{-1} og søkkjehastigheita var $1,28 \text{ cm s}^{-1}$ (AF) og $0,88 \text{ cm s}^{-1}$ (AM).

Funna i dette studiet indikerer at skottelus er ein robust generalistart av sjølus. Forventa overleving var lengre enn to veker, og frittsymjande individ var kapable til å symje i lengre periodar. Skottelus viste ingen åtferdsrespons på lys. På grunn av desse karakteristikkane er det viktig å vidare undersøka dei reinfiserande eigenskapane til skottelus. Arten har moglegheit til å verta svært talrik i sjøbaserte merdar, og kan potensielt utgjere ein trussel for både ville og kultiverte populasjonar av fisk.

Abstract

Salmon farming in Norway has represented a success story with significant value creation. However, its recent growth has been impeded by sea lice infestations, particularly by the salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis*). There are also challenges associated with the lesser-known and studied lice species *Caligus elongatus*. This parasite can be a significant problem, especially in production zones PO10-PO13. *Caligus elongatus* is a generalist parasite capable of infesting over a hundred different host species. Despite its prevalence, it remains understudied, particularly in terms of its behavior.

This study aimed to enhance the understanding of *C. elongatus* behavior by examining adult lice survival post-host detachment, their response to light stimuli, and estimating their swimming and sinking speeds.

35 adult lice of each sex were removed from their laboratory host, Atlantic salmon (*Salmo salar*), using pincers and placed individually in a flow-through incubator system with filtered seawater to monitor survival daily. Adult females (AF) had a mean survival of 18,0 days (n=35) and adult males (AM) had a mean survival of 16,8 days (n=35). Kaplan-Meier survival analysis showed no significant sex-based differences, but a Cox-regression with the variable sex and mean experienced water temperature did show that one could expect the AF to survive longer than the AM.

Two experimental setups were developed to film the behavioral responses of *Caligus elongatus* exposed to twelve different light stimuli. One setup involved tethering individuals with a thread to force them to remain in the center of an aquarium. However, this method proved unsuitable as it significantly reduced louse survival. The second setup used a 56 cm tall aquarium with five to six free-swimming individuals. They were exposed to twelve different light stimuli, interspersed with dark periods working as control. The experiment was filmed, and lice movement was analyzed using SLEAP, a deep-learning framework for multi-animal tracking. Average speed, depth, as well as estimates of maximum and sinking speeds, were calculated based on the video footage of free-swimming lice. The analysis did not show any behavioral response in *C. elongatus* to the light. The *C. elongatus* showed good swimming capacity and did for the most part stay in the top of the water column. The mean swimming speed was 1 cm s^{-1} , and the lice could experience a max speed of 8 cm s^{-1} . AF sank with a speed of $1,28 \text{ cm s}^{-1}$ and AM sank with a speed of $0,88 \text{ cm s}^{-1}$.

The findings of this study indicate that *Caligus elongatus* is a resilient generalist species of sea lice. The observed survival rate of adult *C. elongatus* exceeded two weeks, and individuals were capable of sustained swimming for extended periods. Furthermore, the species exhibited no behavioral response to light exposure.

Given these characteristics, it is important to further investigate the reinfective properties of *C. elongatus*. This species has the potential to thrive in aquaculture environments and pose a threat to both wild and farmed fish populations.

Forord

Denne masteroppgåva var eit samarbeid med Taskforce Lakselus ved NTNU SeaLab. Oppgåva var på 30 studiepoeng og var ein del av Lektorutdanninga i realfag for trinn 8–13 (MLREAL) ved NTNU Trondheim. Dette er ei disiplinlagleg masteroppgåve i biologi som såg på overlevingsevne og symjeåttferd hjå fiskeparasitten skottelus (*Caligus elongatus*).

Eg vil rette ei stor takk til rettleiar Anna S. Båtnes og medrettleiarar Cecilie Miljeteig og Maja Hatlebakk for god hjelp med metodeutvikling og laboratoriearbeid i tillegg til gode konstruktive tilbakemeldingar i skriveprosessen. De har lært meg mykje dette halvåret!

Profesjonsrelevans og berekraftig utvikling

Oppgåva hadde ein profesjonsrelevans ved at den var med på å byggja min kompetanse innanfor biologifaget. I tillegg til å gje ei fagleg djupn, gav den erfaringar med det å arbeida innafor eit forskingsfelt. Det å planlegga, gjennomføra og vurdere vitenskaplege forsøk er alle viktige erfaringar å ha med seg inn i den naturfaglege delen av læreryrket. Biologifaget er eit mogeleg emneval på studieførebuande og påbygg på vidaregåande. Det er nyttig og viktig med lærarar som har erfaring frå akademia slik at ein kan møte elevspørsmål om vidare utdanning og forskning.

Samstundes er masteroppgåva relevant for det 14. målet i FNs berekraftsmål som omhandlar livet i havet¹. Eit berekraftig havbruk vil mellom anna avhenge av at ein får bukt med luseproblematikken, og for å klara det treng ein meir biologisk kunnskap om sjølve parasitten^{2,3}. I læreplanverket for biologi under det tverrfaglege temaet berekraftig utvikling står det at: «Biologisk kompetanse kan bidra til ei meir berekraftig forvaltning av naturen og naturressursane»⁴. Gjennom denne masteroppgåva har eg fått utvikla min biologiske kompetanse, og eg håper på at eg i løpet av dei neste åra skal få vere med å utvikle biologisk kompetanse og berekraftig medvit hjå mange elevar.

Kjelder forord:

1. FN-Sambandet. 2024. «Livet i havet». Henta 15.03.24 <https://fn.no/om-fn/fns-baerekraftsmaal/livet-i-havet>
2. Nina. 2024. «Bærekraftig havbruk». Henta 29.04.24 <https://www.nina.no/Bærekraftig-samfunn/Bærekraftig-havbruk>
3. Imsland, Albert K. D., Sagerup, Kjetil, Remen, Mette & Bloch-Hansen, Karin. 2019. «Kunnskaps- og erfaringskartlegging av skottelus». *Akvaplan-niva rapport: APN-60795*. <https://www.fhf.no/prosjekter/prosjektbasen/901539/>
4. Kunnskapsdepartementet. 2021. «Tverrfaglege tema» Fastsett som forskrift ved kongeleg resolusjon. Læreplanverket for Kunnskapsløftet 2020.

Innhald

Figurar	xiv
Tabellar	xv
Forkortingar	xvi
1 Introduksjon.....	1
1.1 Bakgrunn	1
1.1.1 Norsk akvakultur og lus.....	1
1.2 <i>Caligus elongatus</i> – Skottelus.....	2
1.2.1 Livssyklus	2
1.2.2 Morfologi.....	4
1.2.3 Temperaturpåverknad.....	5
1.2.4 Vertsartar	6
1.2.5 Skadar påført vertsfisk.....	7
1.3 Bekjemping av lus	7
1.3.1 Lus og oppdrett, kva vert det jobba med?.....	8
1.4 Mål.....	9
2 Metode	10
2.1 Skottelusekulturen.....	10
2.1.1 Inkubator for lusehald.....	11
2.2 Overleving hjå vaksne skottelus utan vert.....	12
2.3 Eksperimentoppsett til kartlegging av lysrespons	12
2.3.1 Lysstimuli.....	12
2.3.2 Tjora skottelus.....	13
2.3.3 Frittsymjande skottelus.....	14
2.4 Digital sporing av rørsle.....	16
2.4.1 SLEAP – Social LEAP Estimates Animal Poses	16
2.4.1.1 Trening av modell ved hjelp av maskinlæring	16
2.4.1.1 Validering av sporing (Engelsk: tracking)	18
2.5 Databehandling	18
2.5.1 Lengstlevande og forventade levealder	18
2.5.2 Bearbeiding av data frå digital sporing i SLEAP	18
2.5.2.1 Posisjon i vassøyla	19
2.5.2.2 Gjennomsnittleg hastigheit	19
2.6 Statistiske framstillingar og testar.....	20
2.6.1 Framstilling og samanlikning av overlevingsdata.....	20
2.6.2 Samanlikning av gjennomsnittleg hastigheit og vertikal fordeling.....	20

3	Resultat	21
3.1	Overleving	21
3.2	Lysåtferd	23
3.2.1	Tjora skottelus	23
3.2.2	Frittsymjande skottelus	25
3.2.2.1	Vertikal fordeling i vassøyla	25
3.2.2.2	Gjennomsnittleg symjehastigheit	25
3.2.2.1	Maksimumshastigheit	31
3.2.2.2	Søkkjehastigheit	31
4	Diskusjon	32
4.1	Overlevingsevne	32
4.2	Lysåtferd	33
4.2.1	Tjora lus	33
4.2.2	Frittsymjande lus	35
4.2.3	Maksimumshastigheit	38
4.2.4	Søkkjehastigheit	38
4.3	Vidare forskning	39
4.3.1	Kartlegging av overlevingsevne	39
4.3.2	Kartlegging av åtfersdresponsar på lysstimuli	40
4.3.3	Kartlegging av skottelusa sin påverknad på vill fisk	40
5	Konklusjon	41
	Referanseliste	43
	Vedlegg 1: Rekkefølge på lysstimuliane	51
	Vedlegg 2: Styring av lys med Arduino IDE	53
	Vedlegg 3: Oversikt over tal individ per replikat med frittsymjande lus	56
	Vedlegg 4: Oversikt stimuli, bilete & analyse	57
	Vedlegg 5: Tabell over lusedata nytta til statistisk analyse	63
	Vedlegg 6: Python-script for teikning av symjemønster	67
	Vedlegg 7: Grafar over symjemønster	68
	Vedlegg 8: Skottelus.py, eit eigedefinert Python-bibliotek	76
	Vedlegg 9: Python-script – Djupn AF	80
	Vedlegg 10: Python-script – Djupn AM	81
	Vedlegg 11: Python-script – Hastigheitsdata frå ei h5-fil	83
	Vedlegg 12: Python-script – Søkkjehastigheit	84
	Vedlegg 13: Statistiske analysar med R	85
	Vedlegg 14: Overlevingsdata	86

Figurar

- Figur 1:** Oversikt over utviklinga til skottelus (*Caligus elongatus*) under laboratorievilkår (10 °C), basert på funn av Piasecki & MacKinnon (1995). dph = dagar etter klekking, dpi = dagar etter infisering, ph = etter klekking (Engelsk: post hatch). Dei tjukke pilene representerer skalskifte.....2
- Figur 2:** Eit dorsalt bilete av skottelus (*Caligus elongatus*), AF (Vaksne ho-lus) til venstre og AM (Vaksne hann-lus) til høgre (Kabata, 1979, fig. 549 & 550).....5
- Figur 3:** Inkubator med kontinuerleg gjennomstrøyming av sjøvatn. Den bestod av inkubatorkassen med 112 sentrifugerøyr (A), to reservoar (B) og (E), ei elektrisk pumpe (D) og røyr (C) og (F).....11
- Figur 4:** Oppsett for forsøk med tjora lus. Bestod av to NIR-lyskastarar (A), ein programmerbar lysboks (B), eit GoPro Hero 3+ kamera med stativ (C), og tre oppheng med mosegummi (D) ned i akvariet. Akvariet hadde ei grunnflate på 32x22 cm og høgd på 19 cm. Bakgrunnen var av mosegummi og gorillatape.....14
- Figur 5:** Oppsett for frittsymjande lus. Fire NIR-lyskastarar (A), ein programmerbar lysboks (B), eit akvarium (C), eit videokamera (E) med lysdekke over skjerm (D).....15
- Figur 6:** Skjermdump frå SLEAP, eit maskinlæreprogram nytta til å spore lusa digitalt. Viser analyse av frittsymjande skottelus (*Caligus elongatus*). Til venstre: digital sporing av fire lus under 250 bilete, før manuell validering. Til høgre: digital sporing av fire lus under 250 bilete etter manuell validering.....17
- Figur 7:** Kaplan-Meier overlevingskurve for AF (Vaksne ho-lus) og AM (Vaksne hann-lus) av skottelus (*Caligus elongatus*) (log-rank-test, p-verdi = 0,11). Kurvene representerer sannsynet for at AF og AM av skottelus overlever til n-te dag.....23
- Figur 8:** Oversikt over totalt antal levande tjora lus (n=31) før dei vart utsett for ein ny stimulus. Stimuli var 3 minutt, akklimatiseringa i mellom kvart stimuli var 10 minutt.....24
- Figur 9:** Flytande snitt (n=25) over symjehastigheit for tre tjora AF (Vaksne ho-lus) av skottelus (*Caligus elongatus*) over 33 sekund med mørke (kontroll) før første og femte eksponering for lysstimuli etter at dei har blitt tjora.....25
- Figur 10:** Vertikal fordeling av AF (Vaksne ho-lus) i vasskolonna under 100 sek kontroll (mørke) og 100 sek stimuli (lys), med eit mellomrom på 80 sek. Første rad er svakt konstant lys (I1.P1), andre rad er svakt blinkande lys (I1.P2), tredje rad er sterkt konstant lys (I2.P1) og fjerde rad er sterkt blinkande lys (I2.P2). Kvar farga linje representerer den vertikale fordelinga til eitt individ av skottelus. Tal individ (n) for mørke (M) og lys (L) er merka i kvar figur.....27

Figur 11: Vertikal fordeling av AM (Vaksne hann-lus) i vasskolonna under 100 sek av kontroll (mørke) og 100 sek stimuli (lys), med 80 sek i mellom. Første rad er svakt konstant lys (I1.P1), andre rad er svakt blinkande lys (I1.P2), tredje rad er sterkt konstant lys (I2.P1) og fjerde rad (I2.P2) er sterkt blinkande lys. Kvar farga linje representerer den vertikale fordelinga til eitt individ av skottelus. Tal individ (n) for mørke (M) og lys (L) er merka i kvar figur.....28

Figur 12: Kart over symjemønster til to rundar med AF (Vaksne ho-lus) under same stimulus (B.I2.P2). Replikat to (venstre) og replikat fire (høgre). Grøne sirkclar er der lusa starta, røde er der ho var når den digitale sporinga vart stoppa.....29

Figur 13: Vertikal posisjon i vassøyla for individ av AM (Vaksne hann-lus) under stimulus raudt, sterkt, konstant lys (R.I2.P1). Kvar farga linje representerer eitt individ. Ved 40 sekund går lysstimulusen på, markert på grafen med ei stipla linje.....30

Tabellar

Tabell 1: Oversikt over målt lysstyrke på lysstimuli over spekteret for synleg lys (E_{PAR} ; 400-700 nm) for eksperimentoppsettet med tjora skottelus (*Caligus elongatus*) og oppsettet med frittsymjande skottelus.....13

Tabell 2: Median overlevingstid, gjennomsnittleg overleving med standardavvik og tal for lengstlevande for vaksne skottelus (*Caligus elongatus*) utan vert (AF er vaksne ho-lus; AM er vaksne hann-lus).....22

Tabell 3: Opplevd temperatur i inkubatoren for individ av skottelus (*Caligus elongatus*) under overlevingsforsøk. Tabellen viser gjennomsnittet av gjennomsnittleg temperatur med standardavvik, i tillegg til lågaste og høgaste gjennomsnittstemperatur for kvart individ.....22

Tabell 4: Resultat frå to cox-regresjonsmodellar. Ein samanlikna overlevinga til skottelus (*Caligus elongatus*) utan vert, basert på variabelen kjønn (Cox1), den andre regresjonen samanlikna skottelusa si overleving basert på variablane kjønn og opplevd vasstemperatur (Cox2).....23

Tabell 5: Oversikt over gjennomsnittleg symjehastigheit for individ av tjora AF (Vaksne ho-lus) i løpet av 33 sekund med kontroll (B.I2.P2.M) eller stimulus (B.I2.P2). B.I2.P2 = Blått, sterkt, blinkande lysstimulus.....25

Tabell 6: Resultat frå t-testar av samanlikning mellom vertikal fordeling i vassøyla, representert som djupne-verdiar, under kontroll (mørke) og stimuli (lys).....29

Tabell 7: Estimert gjennomsnittleg symjehastigheit over alle individ av skottelus (*Caligus elongatus*) før og under kvart stimuli. Skottelusa var her frittsymjande i ei vassøyle på 13x15x50cm.....30

Tabell 8: Resultat frå t-testar der ein samanlikna gjennomsnittleg symjehastigheit for kvart individ av skottelus (*Caligus elongatus*) under kontroll (mørke), med gjennomsnittleg symjehastigheit for kvart individ under stimuli (lys). P-verdiar merka med raud skrift viser verdiar lågare enn eit signifikansnivå på 0,05.....30

Tabell 9: Resultat frå t-testar der ein samanlikna gjennomsnittleg hastigheit og gjennomsnittleg djupne for alle individ av AM (Vaksne hann-lus) av skottelus (*Caligus elongatus*) før og under raudt, sterkt, konstant lys (R.I2.P1). Hastigheits- og djupneverdiane var frå analyse av 40 sekund før lusa vart utsett for lysstimulus, og 40 sekund med stimulus.....31

Tabell 10: Oversikt over estimert maksimumshastigheit (cm s^{-1}) for skottelus (*Caligus elongatus*). Estimert er basert på videoar av fritt symjande lus.....31

Tabell 11: Tabell over gjennomsnittleg søkkjehastigheit med standardavvik, loddrett ned vassøyla (y-retning), og gjennomsnittleg søkkjehastigheit diagonalt nedover, hjå skottelus (*Caligus elongatus*). Tabellen inneheld standardavvik for dei gjennomsnittlege hastigheitane.....32

Forkortingar

AF	Adult Female, vaksen ho-lus
AM	Adult Male, vaksen hann-lus
IMM	Ikkje-medikamentelle behandlingsmetodar
PO	Produksjonsområde
B.x.x	Del av forkorting på stimulus, lyset var blått.
G.x.x	Del av forkorting på stimulus, lyset var grønt.
R.x.x	Del av forkorting på stimulus, lyset var raudt.
x.I1.x	Del av forkorting på stimulus, lyset hadde låg intensitet.
x.I2.x	Del av forkorting på stimulus, lyset hadde høg intensitet.
x.x.P1	Del av forkorting på stimulus, lyset var konstant.
x.x.P2	Del av forkorting på stimulus, lyset var blinkande.
x.x.x.M	Del av filnamn, M for mørke, kontroll/mørke før angitt stimuli.
x.x.x.1	Del av filnamn, talet tyder nummer på forsøksrunde.

1 Introduksjon

1.1 Bakgrunn

Med ein veksande verdspopulasjon kjem eit auka behov for mat, og akvakulturindustrien er ein viktig bidragsytar til matforsyninga (United Nations, 2019). Rekordåret 2020 gav ein verdsomspennande havbruksproduksjon på 122,6 millionar tonn, der 87,5 millionar av desse var akvatiske dyr, noko som svara til omlag halvparten av all akvatisk dyrefangst same år (FAO, 2022). Finnefisk-produksjonen frå marin akvakultur var i 2020 på meir enn 8,3 millionar tonn. Atlantisk laks (*Salmo salar*) utgjorde 30% av dette, og størsteparten var norsk laks (FAO, 2022). Meir enn 1,5 millionar tonn norsk laks, til ein verdi av 100 milliardar norske kroner, vart slakta i 2022 (Fiskeridirektoratet, 2022). Havbruket er viktig for både matforsyninga og verdiskapinga i Noreg.

1.1.1 Norsk akvakultur og lus

Historia om norske fiskeoppdrett representerer ei suksesshistorie som starta med vellukka forsøk på 60/70-talet, og vaks til ein kommersiell viktig aktør frå og med 80-talet (Asche et al., 1999). Veksten var først bratt, men har i løpet av dei siste åra flata meir ut (Iversen et al., 2019). Ektoparasitten lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*) er ein avgjerande faktor til denne utflatinga (Myhre Jensen et al, 2020; Treasurer et al., 2022). Luseproblematikken avgrensar havbruket sin produktivitet og overskot (Liu & Bjelland, 2014). Omlag all infisering av lus på oppdretta laksefisk i Nord-Atlanteren er av artane lakselus og skottelus (*Caligus elongatus*) (Revie et al., 2002; Boxaspen, 2006; Boxshall, 2022; Treasurer et al., 2022). Begge desse artane utgjer ein trussel for vill laksefisk (Costello, 2006). I 2020 kom det i overkant av 500 000 villaks frå havet til Noregskysten, det svarar til talet på oppdrettslaks i 2.5 vanlege merdar (Miljødirektoratet, 2021). I tillegg utgjer dei eit velferdsproblem for den oppdretta fisken (Hogans & Trudeau, 1989; Sommerset et al., 2022; Treasurer et al., 2022; Sommerset et al., 2023; Sommerset et al., 2024).

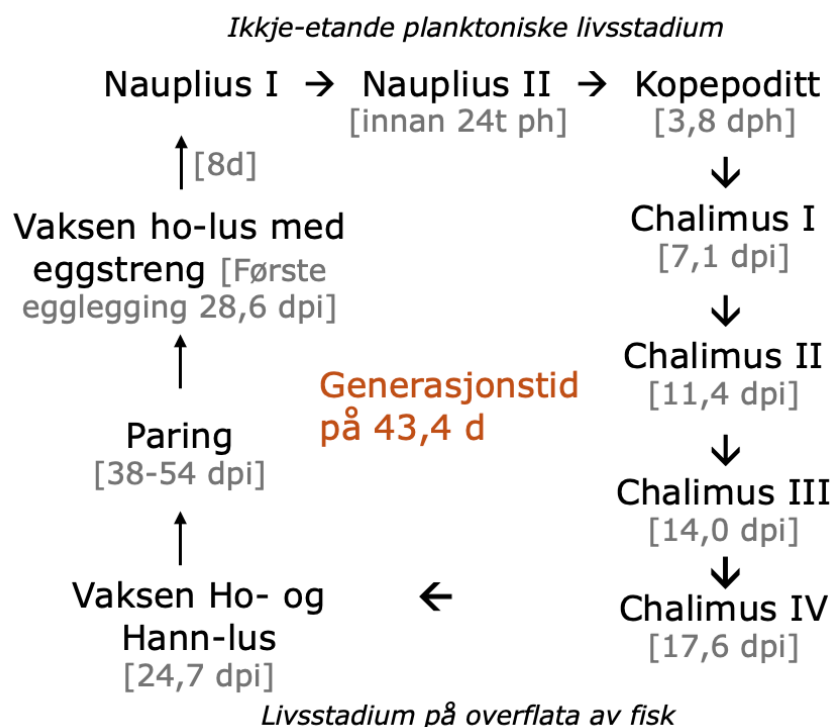
Ei av dei største velferdsutfordringane for norsk oppdrettsfisk er skadar relatert til lakselus og ikkje-medikamentelle behandlingsmetodar (IMM), det kjem tydeleg fram i Veterinærinstituttets årlege fiskehelse rapport (Sommerset et al., 2024). Samstundes er ikkje lakselusa åleine om å skada oppdrettsfisken. Det har vore rapportert eit aukande velferdsproblem knytt til den litt mindre kjente lusearta, skottelus (Sommerset et al., 2023). Næringa har sjølve rapportert det til å vera eit av dei ti største problema for norsk oppdrettslaks generelt (Sommerset et al., 2023). Omfanget av infeksjonar av skottelus er rapportert å vera noko mindre i 2023 samanlikna med føregåande år, men er framleis ein av dei ti største sjukdoms- og velferdsutfordringane i PO10-PO13 (PO: Produksjonsområde)

(Produksjonsområdeforskriften, 2017; Sommerset et al., 2024). Medan lakselusa har fått mykje merksemd både i samfunnet generelt og som forskingsobjekt, er det betydeleg mindre kjennskap og kunnskap om skottelusa. Med aukande rapportert førekomst og færre studium knytt til skottelus er denne lusa ein ektoparasitt av veksande interesse.

1.2 *Caligus elongatus* – Skottelus

1.2.1 Livssyklus

Skottelus har ein livssyklus beståande av 8 ulike stadium, som alle er skilde med eit skalskifte (Piasecki & MacKinnon, 1995; Piasecki, 1996). Figur 1 gir ei oversikt over heile livssyklusen til skottelusa, og utviklingstider basert på studium utført under laboratorievilkår ved 10 °C, og med røye (*Salvelinus alpinus*) som vertsfisk. Skottelus vert kopepodittar 3,8 dagar etter klekking, og første eggstreng kjem 28,6 dagar etter infisering ved 10°C (Piasecki & MacKinnon, 1995). Til samanlikning tok det i følge Myhre (2021) 4,8 og 3,3 dagar etter klekking før ein hadde kopepodittar ved 9 °C og 12 °C. Første eggstreng kom 30,7 og 20,8 dagar etter infeksjon ved 9 °C og 12 °C.



Figur 1: Oversikt over utviklinga til skottelus (*Caligus elongatus*) under laboratorievilkår (10 °C), basert på funn av Piasecki & MacKinnon (1995). dph = dagar etter klekking, dpi = dagar etter infisering, ph = etter klekking (Engelsk: post hatch). Dei tjukke pilene representerer skalskifte.

Dei planktoniske stadia

Tre av utviklingsstadia er planktoniske (Pike et al., 1993b). Planktoniske stadium verkar som spreingsstadium for lusa. Planktoniske lus kan spreia seg over relativt store område ved hjelp av vasstraumane (Boxshall & Özak, 2022). Før klekking kan ein observera rørsle inne i egget før larva sprett ut av skalet (Pike et al., 1993b, Eichner, 2022). Dei to første stadia, nauplius I og II, er larvestadium, dei livnærer seg på ein plommesekk, og er omlag 0,5 mm lange (Pike et al., 1993b; Hemmingsen et al., 2020; Boxshall & Özak, 2022). Nauplius I har raudlege pigment langs kantane som vert meir spreidd etter skalskifte til nauplius II (Schram, 2004).

Det tredje stadiet er den infektive kopepoditten (Pike et al., 1993b; Piasecki & MacKinnon, 1995; Sandvik et al., 2019). Den største påfallande skilnaden mellom nauplius og kopepoditt er lengd, kopepodittane er relativt mykje lengre enn nauplius I og II (Pike et al., 1993b). Kopepodittar er aktive symjarar og nyttar to par togreina symjeføter til å flytta seg på ein karakteristisk hoppande måte (Piasecki & MacKinnon, 1995; Boxshall & Özak, 2022).

Dei tre planktoniske stadia av skottelus er alle positivt fototaktiske, og den fototaktiske responsen er mest utvikla hjå kopepodittane (Hogans & Trudeau, 1989; Piasecki & MacKinnon, 1995; Hemmingsen et al., 2020).

Skotteluskopepodittar er i tillegg kjemotaktiske, og nyttar feromon for å lokalisera vert, i tillegg til fysiske signal som salinitet og vasstraum (Mordue et al., 2022). Dersom ein potensiell vert er innanfor ein radius på 10 cm, vil dei symja mot verten uavhengig av om det kjem lys frå den retninga eller ikkje (Hogans & Trudeau, 1989). Når verten er lokalisert festar kopepoditten seg ved hjelp av gripeklør og antenna, før den ankrar seg fast ved hjelp av frontalfilamentet (Piasecki & MacKinnon, 1995; Hemmingsen et al., 2020). Når kopepoditten er ankra fast skiftar den skal og blir til det første chalimusstadiet (Piasecki & MacKinnon, 1995).

Dei fastsittjande stadia

Skottelus har fire fastsittjande chalimusstadium, chalimus I-IV, før den når vaksenstadiet. Den har inga preadult stadium slik ein finn hjå til dømes lakselus (Piasecki, 1996). Chalimusstadia til skottelus nyttar fibertrådar saman med frontalfilamentet til å halda seg fast på overflata til fisken, sjølve filamentet er betre utvikla samanlikna med frontalfilamentet hjå chalimus av lakselus (Pike et al., 1993a). Kvart chalimusstadium er større enn det føregåande, og frå chalimus III har ein moglegheit til å skilja mellom kjønn (Piasecki & MacKinnon, 1995). Etter det sjuande skalskiftet er lusa vaksen, og den vil etter kort tid vera mobil på overflata til fisken (Hemmingsen et al., 2020). Vaksne lus skil seg frå chalimus stadia mellom anna ved at dei har eit breiare og rundare ryggskjold (Kabata, 1979).

Formeiring

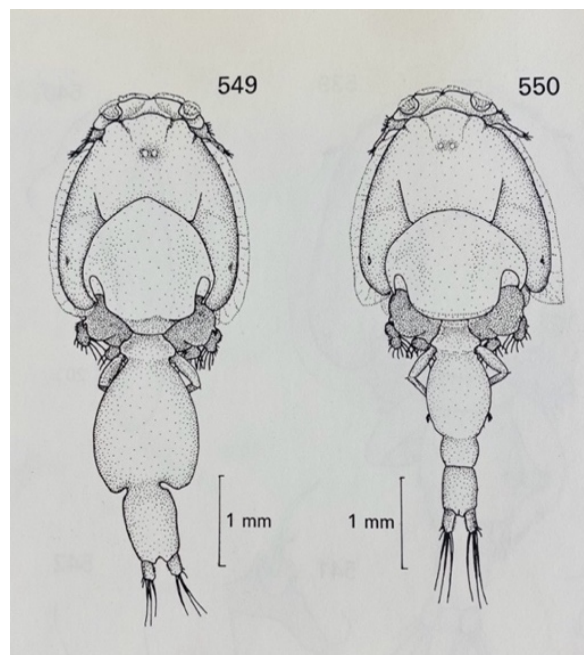
Skottelus er særkjønna. Hannane vert tidlegare og meir mobile samanlikna med holusa, men vaksne hann-lus (AM, frå engelsk: Adult Male) og vaksne ho-lus (AF, frå engelsk: adult female) vert kjønnsmodne på same tid (Piasecki & MacKinnon, 1995). Før AM er kjønnsmodne festar dei seg til ei AF. Ved kjønnsmodning vert spermotoforar transportert frå AM til ein *spermsekk* i AF (MacKinnon & Piasecki, 1992). AM klarar å lokalisera AF ved hjelp av feromon som AF slepp ut (Boxshall & Özak, 2022). Kjønnsraten er varierende, men det er alltid flest AF, og i oktober og november er det merkbart få AM (Hogans & Trudeau, 1989). Ein har tidlegare hevda at AM dør etter paring, og at andelen AM difor vert kraftig redusert etter kjønnsmodning (Piasecki & MacKinnon, 1995).

Ubefrukta egg frå eggstokkane går gjennom eggleiarane til eggstrengene hjå AF. På vegen vert dei befrukta av sperm laga i spermsekken (MacKinnon & Piasecki, 1992). Eggstrengene opptre frå 285 døgngader etter infisering (ddpi) (Piasecki & MacKinnon, 1995). Ved 9 °C tek det 30,7 dagar før første eggstreng kjem, og ved 12 °C tek det 20,8 dagar (Myhre, 2021). Dei tallerkenforma egg vert klekka etter tur, distalt frå eggstrengen (Pike et al., 1993b). Ein har ikkje funne ein effekt av fotoperiode når det kom til klekking av skotte- og lakselusegg (Pike et al., 1993b; Gravid, 1996). Innan 363 ddpi er den første skotteluslarva klekt (Piasecki & MacKinnon, 1995). Gjennomsnittleg antal egg per eggstreng er mellom 60 og 89 (Hogans & Trudeau, 1989; Piasecki & MacKinnon, 1995). Myhre (2021) fann talet på egg til å vera temperaturavhengig, det var i snitt flest egg ved ein vassstemperatur på 9 °C, gjennomsnittleg tal på egg var då 123,6 (n = 67). Modne egg har eit karakteristisk embryo med lilla pigment medan umodne egg har ein lys gul eller kvitleg farge (Pike et al., 1993b).

1.2.2 Morfologi

Alle artane i *Caligus*-familien har tallerkenforma lunular nær den fremre delen av frontalfilamentet som dei nyttar til feste (Figur 2; Hogans & Trudeau, 1989; Bui et al., 2022). Skottelus har ein dorsoventral flat kropp som gjer at dei ligg nær vertskroppen og med det reduserer påverknaden av vasstraumen rundt (Hemmingsen et al., 2020; Boxshall & Özak, 2022). Auga er plasserte rett framfor eggstokkane på cephalothorax (MacKinnon & Piasecki, 1992). Eit karaktertrekk hjå skottelus er at AF sine kjønnsorgan er lenger enn resten av kroppen, medan AM sitt fjerde bein ikkje når enden av kroppen (Kabata, 1979). AF og AM av skottelus er liknande i kroppsstorleik (Bui et al., 2022). Hogans & Trudeau (1989) beskriv skottelusa med ei lengd på 6-8 mm, medan Piasecki (1996) beskriv AF til ein snittlengde på 4,93 mm og AM med snittlengde på 4,33 mm. Respirasjonen skjer truleg direkte over overflata til alle sjølus, og då også hjå skottelusa (Fields et al., 2022). AM har eit ovalt kjønnskompleks medan AF har eit kompleks som er meir rektangulært (Kabata, 1979).

Vaksne skottelus har velutvikla symjeføter, noko som gjer at dei kan symja fritt i vasskolonna (Hemmingsen et al., 2020). Samanlikna med lakselus er skottelus ein mykje betre symjar (Øines et al., 2006; Heuch et al., 2007). Skottelusa skil seg ut frå andre lus i symjeåtferd, den forlèt relativt ofte verten sin og sym etter ein ny vert i vassmassane (Nielson et al., 1987; Piasecki & MacKinnon, 1995). Truleg løyser AM seg lettare frå verten og vert planktoniske, samanlikna med AF (Pike & Wadsworth, 1999). Skottelus har i tillegg nokre lipidlager som gjer at dei er rusta til å overleva periodar i vassmassane, medan lakselus til dømes ikkje har slike lager (Bui et al., 2022).



Figur 2: Eit dorsalt bilete av skottelus (*Caligus elongatus*), AF (Vaksne ho-lus) til venstre og AM (Vaksne hann-lus) til høgre (Kabata, 1979, fig. 549 & 550).

1.2.3 Temperaturpåverknad

Generasjonstida til skottelus er negativt korrelert med vassstemperatur, og tek 43,3 dagar ved 10 °C, 35 dagar ved 10-12 °C (Hogans & Trudeau, 1989; Piasecki & MacKinnon, 1995; Groner et al., 2016; Myhre, 2021; Bui et al., 2022; Fields et al., 2022). Følgjeleg fører dette til sesongmessige svingingar i lusetal, med større mengder lus funne om sommaren og hausten (Hogans & Trudeau, 1989; Revie et al., 2002; Imsland et al., 2019b). Det er større lusepåslag tidleg på hausten samanlikna med tidleg sommar, truleg relatert til at sjøtemperaturen er høgare på hausten enn sommaren (Heuch et al., 2007; Imsland et al., 2018). Global oppvarming av havet kan gje større og tidlegare årstidsavhengige toppar av lus (MacKenzie, 2022). Kalde temperaturar førar til høgare dødstal i tillegg til større lus (Pike et al., 1993b; Myhre, 2021). Ved temperaturar under 3 °C klarar ikkje egg å klekka

suksessfullt, men AF kan overvintra på fisken (Piasecki & MacKinnon, 1995; Fields et al., 2022). Dei fleste skottelus løyser seg frå verten sin når vatnet vert kaldt, unntaket er nokre modne AF som overvintrar og truleg går inn i ein form for dvalemodus på fisken (Piasecki & MacKinnon, 1995).

1.2.4 Vertsartar

Skottelus er ein vertsgeneralist då den har meir enn 80 kjente vertsartar (Kabata, 1979). Boxshall & Özak (2022) hevdar det kan vera over 100 ulike vertsartar, noko som gjer skottelusa til den caligiden med desidert flest moglege vertar. Ein finn skottelus på mellom anna hai og skater (Elasmobranchii) og kvalarten vågekval (*Balaenoptera acutorostrata*) (Kabata, 1979; Boxshall & Özak, 2022). I tillegg er skottelus relativt vanleg på laksefisk som sjøaure (*Salmo trutta*) og atlantehavslaks (*Salmo salar*), og på torskfisk som sei (*Pollachius virens*) og lyr (*Pollachius pollachius*) (Øiens et al., 2006; Heuch et al., 2007). Det er og rapportert større funn på rognkjeks (*Cyclopterus lumpus*) og sild (*Clupea harengus*) (Øiens & Heuch, 2005).

Studium av vertspreferanse indikerer at skottelusa føretrekk torsk og rognkjeks (Øiens et al., 2006; Heuch et al., 2007). Potensielt kan ein slik preferanse bety at skottelus er ein større trussel når det kjem til oppdrett av torsk samanlikna med lakseoppdrett, likevel vert det jamleg avlusa mot skottelus i PO11-PO13 (Produksjonsområde), som oftast er det skottelus saman med lakselus (Sommerset et al., 2024). Då Kristin Ottesen (2024) skulle rapportera lusestatusen frå Nord-Noreg for 2023 på FHF (Fiskeri- og havbruksnæringens forskningsfinansiering) sin lusekonferanse, kunne ho fortelja om «enorme påslag» av skottelus, og at den i Nord kunne utgjera «enormt stor plage». Skottelusa er altså eit velferdsproblem for lakseoppdrett i PO9-PO13, trass i at den har ein preferanse for magrare fisk (Imslund et al., 2019b).

Sjølve smitten av skottelus på oppdrettsfisk er antatt å hovudsakleg koma frå ville bestandar av sei og lyr (á Norði et al., 2015). Det samlar seg enormt mykje villfisk rundt norske fiskeoppdrettsanlegg (Dempster et al., 2009; Uglem et al., 2014). Sei er den fisken som samlar seg i størst mengd målt i biomasse (Uglem et al. 2009). Truleg går skottelusa både frå oppdrett til villfisk og motsett. Ein antek at effekten av skottelus på villfisk er underestimert. Det kan koma av at fangstmetodane når ein skal undersøka villfisk, ikkje tek høgde for at skottelusa ofte slepp verten sin (Todd et al., 2006). Treasurer & Pope (2000) hevda at det å telja med skottelus som ligg igjen i bøtta med anestesimiddel er viktig for å få representative lusetal når ein har rutinemessige luseteljningar.

Costello (2006) hevdar at det første lusepåslaget i eit lakseoppdrett ofte er skottelus, men at lakselusa vert den dominerande arten etter kvart. Lakselus er den parasitten som er mest øydeleggjande for havbruket, då den står for det meste av lusepåslaget i det nordlege

Atlanterhavet, med unntak av nordlege delar av Noreg og Fundybukta i Canada (Hogans & Trudeau, 1989; Hemmingsen et al., 2020). Ifølge undersøking av returnerande villaks i Skottland, har ein ikkje bevis for at høg abundans av lakselus har ein negativ effekt på intensiteten av skottelus på same fisk. Tendensen på returnerande villaks i Skottland var at laks med mange lakselus og hadde mykje skottelus (Todd et al., 2006). På oppdrettsfisk kan skotte- og lakselus vera ei utfordring parallelt i same merd, ein behandlar for skottelus både åleine og saman med lakselus (Ottesen 2024; Sommerset et al., 2024). Frå Skottland er det rapportert lite lakselus i merd dersom ho har mykje skottelus (Revie et al., 2002). Det er difor noko usikkert om abundans av skottelus i havbruket er invers korrelert med lakselus.

1.2.5 Skadar påført vertsfisk

Påslag av skottelus er eit velferdsproblem for vertsfisken, sjølv ved små mengder lus dersom fisken er liten (Imsland, 2019a). Skottelusa beitar på overflata til verten og et slim, skinn, muskulatur og blod (Hogans & Trudeau, 1989; Mustafa et al., 2000; Rodger et al., 2022). Etterkvart vil fisken få overflatesår, blødingar og tap av skjel (Mustafa et al., 2000; Rodger et al., 2022). Sjølv skadane frå éi einskild skottelus er tydeleg på fiskeoverflata (Hogans & Trudeau, 1989). Beitinga kan skapa hudsår som svekkjer og i verste fall øydelegg omsoreguleringa til fisken, noko som kan vera fatalt (Hogans & Trudeau, 1989; Grimnes & Jakobsen, 1996; Mustafa et al., 2000). Hudskadane kan i tillegg gje bakteriar og andre patogen moglegheita til å trenga inn i fisken (Hogans & Trudeau, 1989; Mustafa et al., 2000).

Det er i tillegg spekulert i at lus som skotte- og lakselus kan opptre som vektorar for sjukdomsframkallande bakteriar og virus mellom merdar og anlegg, men dette er lite undersøkt (MacKenzie, 2022; Rodger et al., 2022). På 80-talet i Skottland var store påslag av skottelus ofte forbunde med utbrot av vibriose, men kva som kom først er usikkert (Hemmingset et al., 2020). Lusepåslag fører ofte til ei meir hoppande åtferd hjå fisken, noko som kan gje overflateskadar grunna kollisjon (Ottesen, 2024). Lusepåslag er i tillegg stressande for verten og kan gje stressrelatert reduksjon av immunforsvaret, den metabolske raten går opp, og fisken vert utmatta og sløv (Rodger et al., 2022).

1.3 Bekjemping av lus

Det norske Mattilsynet har sett ei øvre grense på 0,5 AF av lakselus per oppdrettsfisk i snitt per merd. I perioden der smolten sym ut i sjøen er denne grensa justert ned til 0,2 for å skåna villaksen (Mattilsynet, 2023). Det er inga statleg regulering av skottelus, eller krav om teljing og rapportering. I PO11-PO13 har likevel nokre anlegg laga seg ei handlingsgrense på 5-10 lus per fisk i snitt (Imsland et al., 2019b).

For å oppretthalda eit lågt lusenivå av lakselus, både med omsyn til vill og kultivert fisk, vert eit spekter av ulike medikamentelle og ikkje medikamentelle behandlingsmetodar (IMM) jamleg gjennomført (Sommerseth et al., 2023). Vanlegvis er det snakk om IMM utført på brønnbåtar eller lekterar (Imsland et al., 2020). For å kunna overføra fisken til båt må den samlast på eit mindre volum, dette vert kalla trenging. Trenging kan skje ved at ein løftar botn av merden opp, før ein deler den i to ved hjelp av ei kulelinje (Føre et al., 2018). Då er fisken trengt saman på eit mykje mindre volum og ein kan pumpa den inn i brønnbåten til behandling (Nersten, 2021). Trenginga utgjer ein velferdsrisiko som stressar fisken og kan gje skadar på både finnar, auge, gjeller og hud (Roth et al., 2012; Erikson et al., 2016; Rodger et al., 2022; Sommerset et al., 2023). I løpet av trenginga kan ein del av lusa mista verten sin, anten ved at den slepp verten, eller mekanisk ved at fiskane gnissar mot kvarandre (Nersten, 2021; Oppedal 2024).

1.3.1 Lus og oppdrett, kva vert det jobba med?

Det skjer framgang på to komplementære forskingsfelt med mål om å kontrollera skotte- og lakselusa. Det eine feltet er å forska på lusa sin biologi, det andre er å utvikla berekraftig havbruksteknologi som hindrar lusepåslag (Oppedal et al., 2022; Treasurer et al., 2022). I følgje sluttrapporten til det FHF-finansierte forskingsprosjektet KEKS, Kunnskaps- og erfaringskartlegging om *Caligus elongatus* (skottelus), hastar det å få auka den biologiske kunnskapen kring skottelusa (Imsland et al., 2019b). Dei trekkjer fram «kartlegging av skottelusmobilitet» som eit aktuelt tema for vidare arbeid.

Ein veit lite om skottelus som løyser seg frå verten sin, men ein veit at kvantitativ måling av dyrerørsle er fundamentalt i studiet av dyreåtferd (Pereira et al., 2022). Ein veit ikkje kor lenge skottelus kan overleva i vassmassane, og kor godt dei eventuelt kan etablera seg på ein ny vert. I tillegg veit ein lite om den frittsymjande skottelusa let seg påverka av lys. Ein veit generelt lite om skottelusa sin lysrespons, men det er anteke at vaksne skottelus er positivt fototaktiske (pers. Comm, C. Miljeteig). Truleg held skottelusa seg i dei øvre vasslaga i havet der det er mest lys (Hemminsens et al., 2020). Funn frå á Norði kan indikera at skottelusa kan opptre djupare enn det lakselusa kan (2015). Det er ikkje studert korleis skottelusa forhold seg til ulike lysstimuli, fargar og periodar av lys, og ein veit lite om den vertikale fordelinga i vassamassane. Ein har heller ikkje oversikt over symje- og søkkjehastigheit til skottelus.

Ein motivasjon bak dette studiet er å bidra med biologisk kunnskap om skottelusmobilitet og -åtferd. Kunnskapen kan truleg seia litt om i kva grad det er viktig å ta initiativ til å verta kvitt mobil lus i vasskolonna medan fisken vert behandla på brønnbåt eller lekter.

1.4 Mål

Målet med dette prosjektet er å undersøka overlevingsevne, lysresponsar og symjeåtferd hjå vaksne skottelus (*Caligus elongatus*) etter tap av vert. For å undersøka dette vil følgande forskingsspørsmål verta adressert:

- For kor lenge kan ei vaksen skottelus overleva etter tap av vert, og er dette ulikt for AM og AF?
- Korleis reagerer vaksne skottelus på lys, er åtfërda ulik for lys av ulike fargar, intensitetar og periodar?
- Kva er maksimums- og søkkjehastigheita til vaksne skottelus?

2 Metode

All forsøks- og metodeutvikling vart gjennomført ved NTNU SeaLab (Trondheim, Noreg). Forsøka vart gjennomført som ein del av forskingsplattforma Taskforce Lakselus ved NTNU. Det vart gjennomført kvantitative analysar av vaksne skottelus (*Caligus elongatus*) for å kartlegga overlevingsevne og reaksjon på ulike lysstimuli. For å kartlegga dette er det gjort eksperiment på levande lus (kap. 2.1). Overlevingsrate er overvaka (kap. 2.2), og ein har sett på korleis skottelus responderer på lysstimuli (kap. 2.3).

2.1 Skottelusekulturen

Til eksperimenta vart det nytta vaksne skottelus frå skottelusekulturen på NTNU SeaLab. Kulturen var frå Sørøya i Vest-Finmark (61 °N, 12 °A), og kom til SeaLab august 2023. Første generasjon vart oppsmitta den 21.08.23. Til denne oppgåva vart det nytta andre og tredje generasjon. Skottelusa stod på atlantisk laks (*Salmo salar*) i kar på 400 L, med eit konstant lysregime. Vassgjennomstrøyminga var på mellom 350 og 550 L / t, justert etter storleik på fisk og oksygenmetting i vatnet. Vasstemperaturen i kara var på 7,7 °C ± 2,36°C (Gjennomsnitt ±SD) under forsøksperioden.

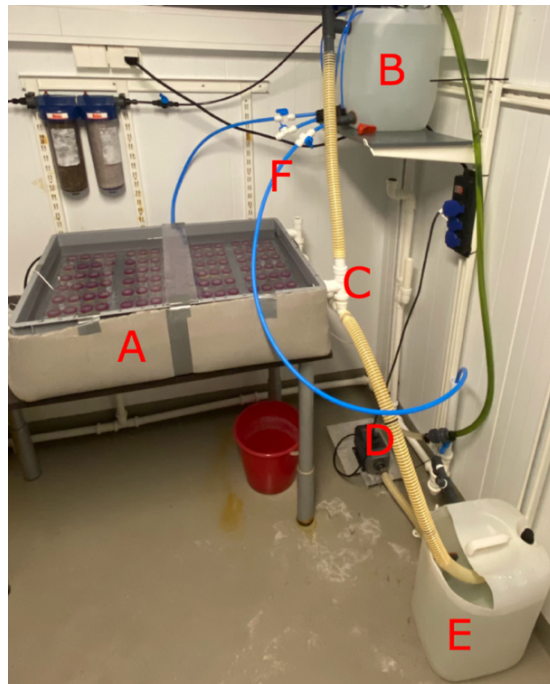
For å ha skottelusmateriale tilgjengeleg var det naudsynt å halde vertsfisk slik at skottelusa, som er ein direkte parasitt, kunne gjennomføra livssyklusen sin. Hald av laks og belastning av lus var regulert av godkjent forsøksdyrtillating (FOTS ID 29582). Fisken fekk dagleg tilsyn som inkluderte sjekk av all fisk for eventuelle skadar og måling av temperatur og oksygenmetting i vatnet.

Laksen vart fanga med håv, og overført til bedøvingskar og sedert med ei blanding av 0,2 mL/L Benzoak vet. (Benzokain 200 mg/mL) og 5mg/L Aquacalm Vet. (Metomidat hydroklorid). Ein plukka skottelus til forsøk med pinsett, og sjekka håv og bedøvingskar for avhoppa lus som anbefalt i Treasurer & Pope (2000). For å minimere handtering av fisken og tap av lus som kunne hoppa av dersom fisken vart stressa valte ein å plukke vertsfisken rein for skottelus når ein først håva den opp.

2.1.1 Inkubator for lusehald

Inkubatoren for lusehald vart opphavelig utvikla og nytta til klekking og utvikling av eggstrenger (Furberg, 2022; Båtnes et al., 2024), men vart i denne oppgåva nytta til å halda lus utan vert. Inkubatoren fekk kontinuerleg tilført filtrert sjøvatn frå sjøvassuttaket på SeaLab inn i eit reservoar (Figur 3B). Derifrå gjekk vatnet til inkubatorkassen (Figur 3A), ved hjelp av naturleg fall og trykk, gjennom ein todelt slange som igjen delte seg i to (Figur 3C). Dei fire vassinnløpa i inkubatorkassen var på 4 mm. Under vassinntaka var det eit uttak i kassen som fullførte gjennomstrøyminga ved at vatnet gjekk ut til eit reservoar på golvet (Figur 3E). Det var eit overløp frå reservoar B til E for å skapa eit stabilt vassnivå. Mellom vassreservoara var det ei pumpe (Figur 3D) som pumpa vatnet frå reservoar E til reservoar B for å oppretthalda ein jamn vasstemperatur. Vatnet i inkubatoren vart varma opp av temperaturen i rommet, og det vart kjølt ned av vatn tilført reservoar B frå sjøvassuttaket. Ved å stilla på vasstraumen inn i inkubatoren kunne ein justera vasstemperaturen i inkubatorkassen.

Vatnet i inkubatoren heldt ein gjennomsnittstemperatur på $10,13\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,67\text{ }^{\circ}\text{C}$ og ein gjennomsnittleg salinitet på $32,84\text{ ppt} \pm 0,48\text{ ppt}$ gjennom forsøksperioden. Inkubatorkassen hadde 112 sentrifugerøyr (Falcon polypropylene 50 mL sentrifugerøyr) i individuelle spor i ei plexiglasplate (Figur 3A). Kvart sentrifugerøyr var systematisk merka. For å skapa gjennomstrøyming i sentrifugerøyra var botn og topp av røyra dekkja med ein planktonduk ($150\text{ }\mu\text{m}$). Sjølve vassgjennomstrøyminga i inkubatoren var på 4-6 dL / min, tilsvarende ei vassutskifting på 3,6 - 5,3 mL / min per sentrifugerøyr.



Figur 3: Inkubator med kontinuerleg gjennomstrøyming av sjøvatn. Den bestod av inkubatorkassen med 112 sentrifugerøyr (A), to reservoar (B) og (E), ei elektrisk pumpe (D) og røyr (C) og (F).

2.2 Overleving hjå vaksne skottelus utan vert

Skottelus vart tekne av sedert vertsfisk med pinsett og individuelt plassert i sentrifugerøyr i inkubator-kassen (Figur 3A) kor ein overvaka overlevinga utan vert. Lusa si overleving vart undersøkt dagleg mellom klokka 11 og 16, og vass-temperatur og -salinitet i inkubator-kassen vart målt. Aktive lus eller lus festa til vegg vart rekna som levande. Inaktive skottelus vart stimulert mekanisk ved saltvasssprut med ei plastpipette opp til fem gonger. Ingen rørsle etter fem vasssprut kategoriserte lusa som immobil. Skottelusa vart rekna som død etter to påfølgande dagar som immobil for å hindra feilvurdering, men dødsdagen vart sett til første dag som immobil.

2.3 Eksperimentoppsett til kartlegging av lysrespons

Det vart nytta to ulike forsøksoppsett med mål om å kartlegga lysrespons i form av symjeåtferda hjå vaksne skottelus. Materialet frå desse oppsetta skulle i tillegg nyttast til å rekne ut maksimums- og søkkjehastigheita til skottelusa. Begge oppsetta nytta sjøvatn henta frå reservoar B ved hjelp av ein slange (Figur 3, B & F).

2.3.1 Lysstimuli

Forsøksdesignet var eit fullt faktorielt design med tre bølglengder (blå [B], grøn [G], raud [R]), to intensitetar (høg [I2], låg [I1]) og to periodar (konstant [P1], blinkande 0,5 sek lys:3 sek mørke [P2]). I alt tolv lysstimuli (Tabell 2). Desse lysstimuliane vart gitt lusa i ei bestemt tilfeldig rekkefølge for kvart replikat (Vedlegg 1). All lysstimuli vart gitt i tre minutt. Før kvart stimuli var det ti minutt med mørke for akklimering som kontroll. I liknande forsøk på kopepodittar av lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*) vart det nytta lysintervall på ti minutt (Nordtug et al., 2021). Intensitetstopp for blått var ved 460 nm, for grønt var den ved 521 og for raudt lys var den ved 627 nm (Tabell 1).

Lyskjelda bestod av ei 8x8 LED matrise (Adafruit 2870 NeoPixel NeoMatrix 64 RGBW Warm White LED Matrix Module, Adafruit, New York, USA) og eit Arduino Uno Rev.3 mikrokontrollkort (Arduino Uno Rev 3, Arduino, Ivrea, Italia), heretter referert til som *lysboxen*. Lysboxen vart styrt av Arduino, programmert ved hjelp av Arduino IDE versjon 2.3.2. Lysboxen vart manuelt skridd av og på ved å nytta ein knapp på boksen og stoppeklokke under forsøka med tjora lus. I snitt varte lysstimuliane i 3 minutt og 4 sekund $\pm 0,00$ i tjoringsforsøka. Lysboxen vart programmert til å køyra samtlige stimulus og akklimeringar i førehandsbestemt, tilfeldig rekkefølge under forsøka med frittsymjande lus (Vedlegg 1; Vedlegg 2). For å få til å lage riktige løkker i C++ som sørga for at programmet køyrde alle lysstimuli og pausar etter kvarandre vart ChatGPT nytta til hjelp (OpenAI, 2023).

Tabell 1: Oversikt over målt lysstyrke på lysstimuli over spekteret for synleg lys (E_{PAR} ; 400-700 nm) for eksperimentoppsettet med tjora skottelus (*Caligus elongatus*) og oppsettet med frittsymjande skottelus.

Stimuli	Topp (nm)	Full width at half max. (nm)	E_{PAR} ($W\ m^{-2}$)
Tjora lus			
B.I1	460	21	0,004
B.I2	460	21	0,69
G.I1	521	33	0,004
G.I2	521	32	0,467
R.I1	627	19	0,005
R.I2	627	18	0,487
Frittsymjande lus			
B.I1	460	17	0,0004
B.I2	460	21	0,0094
G.I1	521	32	0,0008
G.I2	521	32	0,013
R.I1	627	20	0,001
R.I2	627	20	0,013
NIR-Lampe	846		0,000

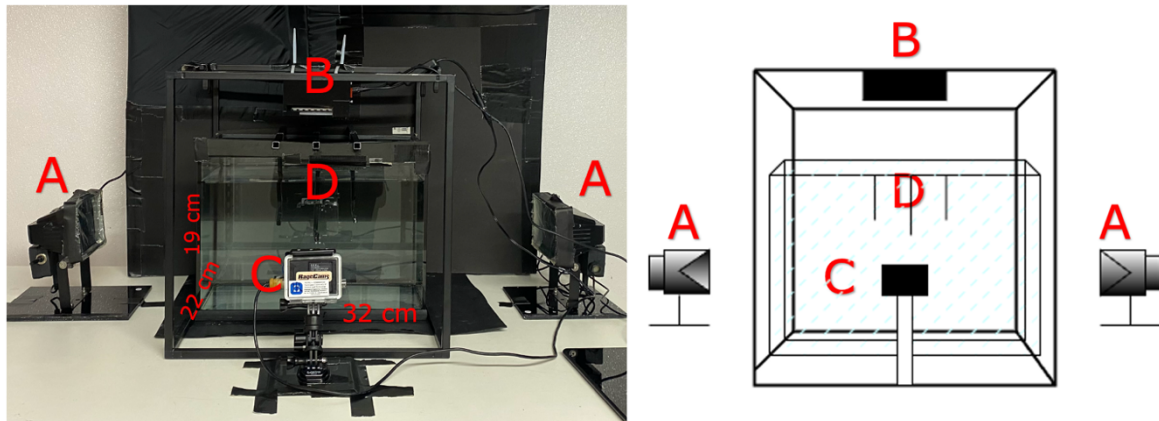
2.3.2 Tjora skottelus

For å sørge for at lusa heldt seg i vassmassane og ikkje festa seg til veggane i akvariet valde ein å nytte tjoring som metode (engelsk: tethering). Det er ein metode der ein ankrar fast forsøksindivid (Hwang et al., 1993). Forsøksoppsettet vart utvikla av to masterstudentar ved NTNU, Eirin Marie O. Espås og Bjørn Richard Prestbakk, hausten 2023, til forsøk på preadulte og vaksne lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*) (Espås, in prep.; Prestbakk, in prep.).

Forsøksoppsettet (Figur 4) bestod av eit akvarium av glas med grunnflate på 22 x 32 cm og høgd 19 cm (utvendige mål), volumet var 13 L. Rundt akvariet stod ein kube av ei svart modulhulle (Cube modulhulle, Clas Ohlson, Noreg). Sentrert over akvariet hang ein lysboks i modulen som lyskjelde (Kap. 2.3; Figur 4B). På kvar side av akvariet stod ei nær-infraraud (NIR) lampe (~845 nm, Eneo, Tyskland) (Figur 4A). NIR-lampene vart målt til å ha ein intensitetstopp ved 846 nm, heile lysspekteret var utanfor spekteret for synleg lys. Bak oppsettet var det svart mosegummi (6 mm, Panduro, Noreg) festa med gorillatape (9.14m x 25. mm, Gorilla Glue Company, Chorley Lancashire, Storbritannia), for å skapa jamn bakgrunn og god kontrast på videoen. Den tjora lusa hang ned i akvariet ved hjelp av eit oppheng av mosegummi i midten (Figur 4D). Forsøka vart filma med eit GoPro Hero 3+ kamera (GoPro Inc., San Mateo CA, USA) (Figur 4C). Det vart filma i 2.7 K | 30 FPS. Heile oppsettet og kameraet var dekkja med ein lystett duk av eit polyuretanstoff under forsøka

for å hindre lysforureining. Temperaturen i rommet var $13,5 \text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,3 \text{ }^{\circ}\text{C}$ og vatnet i akvariet heldt $12,4 \text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,6 \text{ }^{\circ}\text{C}$.

Vaksne skottelus vart limt (Super glue precision 5, Loctite, Westlake OH, USA) til ein 4 cm lang sytråd av nylon delt i to (Sytråd polyester 200m Art. 14064, falk, Tyrkia). Sytråden var festa i eit oppheng som ein senka ned i akvariet. Kvart sett av tjora lus vart utsett for tre til seks lysstimulus med kontroll før ein bytte til nye lus.



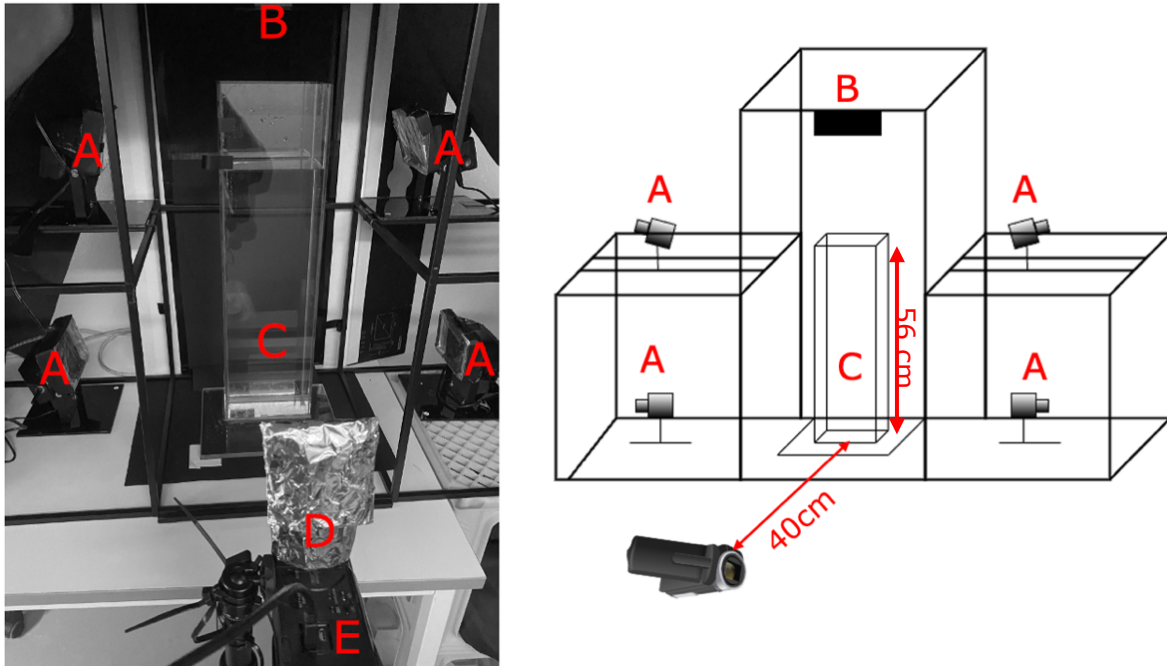
Figur 4: Oppsett for forsøk med tjora lus. Bestod av to NIR-lyskastarar (A), ein programmerbar lysboks (B), eit GoPro Hero 3+ kamera med stativ (C), og tre oppheng med mosegummi (D) ned i akvariet. Akvariet hadde ei grunnflate på 32x22 cm og høgd på 19 cm. Bakgrunnen var av mosegummi og gorillatape.

2.3.3 Frittsymjande skottelus

Forsøksoppsettet vart utvikla i samarbeid med rettleiarar og masterstudenten Eirin Marie O. Espås (Figur 5). Det bestod av eit akvarium (Glassblåserverksted, Fakultetet for naturvitenskap NTNU, Noreg) med innvendig grunnflate 13x15 cm og høgd 56 cm (Figur 5C), totalt volum var 11 L. Rundt akvariet stod ei modulhulle (Cube modulhulle, Clas Ohlson, Trondheim, Noreg) med funksjon som lysoppheng. På kvar side av akvariet var det festa to NIR-lamper ($\sim 845 \text{ nm}$, Eneo, Tyskland) (Figur 5A; Tabell 1). Sentrert ovanfor akvariet hang ein programmerbar lysboks som lyskjelde (Figur 5B). Det vart nytta same lysboks som for tjora lus, men ein svakare lysstimulus (2.3.1; Tabell 1; Vedlegg 2.)

Eit videokamera (Sony Handycam HDR-XR550, Sony) (Figur 5E) stod sidelengs for å filma akvariet vertikalt. Kameraet stod 40 cm framfor oppsettet og var festa til ein quadrapod (Quadrapod Elite Copy Stand, Forensic Imaging, Inc., USA). Kameraet stod noko under midten av akvariet, det gjorde at ein til dels filma underifrå. Ein filma video i .mov-format og med 25 bilete i sekundet. For å hindre lysforureining vart kameraskjermen dekt med mosegummi og deretter aluminium (Figur 5D). Temperaturen i rommet var $13,0 \pm 0,9 \text{ }^{\circ}\text{C}$ og akvarievatnet heldt $12,7 \pm 0,3 \text{ }^{\circ}\text{C}$. Kvart replikat starta med at ein tilførte 5 eller 6 lus i toppen av akvariet. Mengd lus avhang av tilgjengelege vaksne lus på gjeldande tidspunkt

(Vedlegg 3). Deretter starta ein videokameraet og dekte til skjermen. Det vart køyrde tolv stimuli i planlagt tilfeldig rekkefølge for kvart replikat med fem til seks lus. Både individ av lus og sjøvatn i akvariet vart byta ut for kvart replikat.



Figur 5: Oppsett for frittsymjande lus. Fire NIR-lyskastarar (A), ein programmerbar lysboks (B), eit akvarium (C), eit videokamera (E) med lysdekke over skjerm (D).

2.4 Digital sporing av rørsle

For å undersøka symjemonster og -hastigheit frå videomaterialet var det ønskeleg å få spore kvar einiskild lus under kontroll og stimuli digitalt. Eit spor (Engelsk: track) er koordinatposisjonen i videoen til ei einiskild lus bilete for bilete (Pereira et al., 2022).

2.4.1 SLEAP – Social LEAP Estimates Animal Poses

Djuplæringsrammeverket SLEAP (Social LEAP Estimates Animal Poses, Pereira et al. 2022) vart nytta til å spora kvar einiskild lus på videomaterialet. SLEAP er eit maskinlæringsystem som spora og orienterte fleire dyr på video, samstundes (Pereira et al., 2022). Sjølve analysen var topp-ned (Engelsk: top-down), det vil seia at maskinen først detekterte dyret på videoen, før den orienterte gitte delar (Engelsk: node) av dyret.

SLEAP nytta maskinlæringsalgoritmar som måtte køyrast på ein GPU (Grafikkprossessor). I tillegg trong SLEAP forholdsvis mykje arbeidsminne (20GB RAM) og videominne (over 8GB VRAM) for å analysere 2500 bilete, noko som gjorde den utfordrande å køyra på vanlege berbare datamaskiner. Mengd naudsynt RAM var lineært korrelert med tal på bilete ein valde å analysere. I første runde vart NTNUs superdatamaskin IDUN nytta. IDUN er i utgangspunktet ikkje berekna på å køyra interaktivt og tilgangen er dermed købasert, noko som var uføreseieleg å arbeide med. Eit alternativ vart NTNUs Openstack skyteneste, der fekk ein låna ein GPU som vart nytta i heile masterperioden.

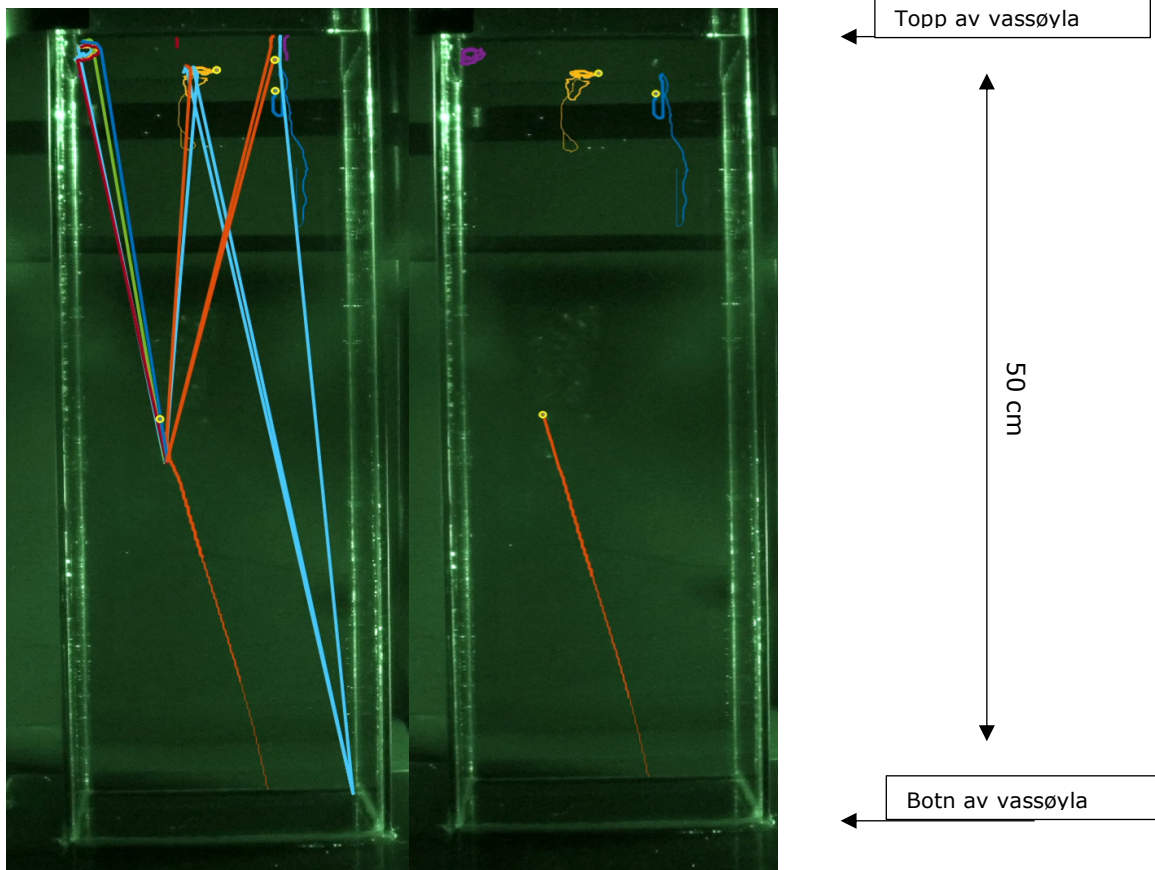
2.4.1.1 Trening av modell ved hjelp av maskinlæring

Maskinlæringsprosessen starta med manuell markering av kvar lusa var på eit utval bilete frå aktuell video. Utvalet bestod av 20 videobilete med lik tids-avstand mellom kvart. Ein valte lik avstand for å sikre at store delar av videoen var representert i dei første 20 bileta. Merka bilete vart nytta til å trene opp SLEAP i å detektera skottelus på aktuell video. Første treningsmodell detekterte skottelus på 20 nye tilfeldige videobilete. Detekteringa vart manuelt validert og korrigert, og modellen vart deretter trent på nytt. Fleire rundar med trening vart køyrd, basert på tidlegare treningar og korrigeringar, fram til modellen var tilstrekkeleg i sine sporingar. Det vart trent opp ein ny modell for kvar einiskild video. Kvar modell for dei seks videoane av frittsymjande lus kravde fire til seks rundar med trening. For videoane av tjora lus var det nok med ein til to rundar med trening. I analysen av videomaterialet frå forsøka vart lusa først gitt to delar: hovud og bakdel. Kvaliteten på videoane var for dårleg til at ein klarte å lære maskinsystemet opp til å orientere retninga på skottelusa. Difor vart SLEAP i staden trent opp gjennom å leggje hovud og bakdel som samanfallande punkt midt på ryggskjoldet til skottelusa.

I analysen av videoane for tjora lus fann ein først manuelt det videobiletet der ein såg at stimulusen starta. Kvar video av tjora lus innehald ein stimulus. Deretter vart det analysert 1000 bilete (33 sek. video) rett før stimulusen starta, og ein lagra analysen i ei fil. Etterpå

analyserte ein dei neste 1000 bileta etter at stimulusen var skrudd på, og lagra den analysen i ei anna fil.

Berre sterkt grønt lys var synleg på videoane med frittsymjande lus. Samanlikna med tjøringsvideoane var desse videoane av dårlegare oppløysing, og lysstimuliane var svakare. Det vart manuelt rekna fram til kva tid dei resterande stimuliane starta ut ifrå det sterke synlege grønne lyset (Vedlegg 4). På grunn av lengda på videoane vart det avgjort å spora rørsla til lusa under akklimering og stimulus, 40 (1000 bilete) sekund frå punktet der lysstimulus vart skrudd på. Dette for å hindra at eventuelle reknefeil skulle føra til at det vart analysert lys som mørke eller motsett. Ein analyserte såleis 100 sekund (2500 bilete). Deretter var det eit opphald på 80 sekund (2000 bilete), der stimulusen gjekk på etter 40 sekund, før ein analyserte nye 100 sekund (2500 bilete).



Figur 6: Skjermdump frå SLEAP, eit maskinlæreprogram nytta til å spore lusa digitalt. Viser analyse av frittsymjande skottelus (*Caligus elongatus*). Til venstre: digital sporing av fire lus under 250 bilete, før manuell validering. Til høgre: digital sporing av fire lus under 250 bilete etter manuell validering.

2.4.1.1 Validering av sporing (Engelsk: tracking)

Trent modell i SLEAP vart køyrd på 2500 bilete av anten kontroll eller lysstimulus på video av frittsymjande lus. Ein video hadde 5-6 lus (Vedlegg 3), men SLEAP gav ut 96 ± 47 ($n=144$) ulike spor, og spora var ofte blanda saman. Difor vart kvar analyse manuelt gjennomgått og retta på. Figur 6 viser spora til fire ulike lus i løpet av 250 bilete, både før og etter validering. Videoane av tjoa lus kravde mindre tid på validering, spora var i større grad korrekte.

Springa av lus i SLEAP vart lagra i eit hdf5-format (h5-fil). H5-fila utgjorde ei matrise med fire dimensjonar. Den første gav informasjon om biletet (Engelsk: frame) som var analysert. Den andre dimensjonen inneheldt delane i skjelettet (Engelsk: node), det var to; hovud og bakdel, men denne dimensjonen vart fjerna frå listene ein genererte i Python då hovud og bakdel var samanfallande i analysen. Den tredje dimensjonen inneheldt x- og y-koordinatane, medan den fjerde dimensjonen inneheldt informasjon om kva nummer lus kvart spor gjaldt.

2.5 Databehandling

2.5.1 Lengstlevande og forventa levealder

For å få tal på overlevinga til skottelusa vart det henta data på lengstlevande og forventa levealder for AF (Vaksne ho-lus) og AM (Vaksne hann-lus). Lengstlevande (Engelsk: Longevity) var det individet som hadde levd lengst (Wiese & Willis, 2004). Forventa levealder var definert som tal på dagar eit individ var forventa å leva (Manly, 1981). Talet på forventa levealder vart estimert på fleire måtar, ein nytta gjennomsnittleg levealder, median overlevingstid og Kaplan-Meier estimatet (Camus & Zeng, 2011; Goel et al., 2010; Bewick et al., 2004). Medan lengstlevande sa noko om eitt individ, sa forventa levealder noko om gruppa i heilskap (Wiese & Willis, 2004; Müller et al., 2010).

2.5.2 Bearbeiding av data frå ditigal sporing i SLEAP

SLEAP gav ut filer i hdf5-format som omhandla informasjon om bilete, del, posisjon og lus. Det vart utvikla script i Python som henta ut ulike verdiar av interesse frå desse hdf5-filene. Eit script som teikna symjemønsteret i vassøyla vart henta frå eksempelsidene til SLEAP, det vart manuelt endra på og tilpassa, og ChatGPT vart nytta til å skrive to linjer som teikna starten og slutten av sporet (Vedlegg 6; OpenAI, 2023). Dei andre Python-scripta vart skrivne sjølv med noko hjelp frå familie. Eit par gonger under utviklinga av script vart ChatGPT nytta for å finne syntax-feil raskare (OpenAI, 2023). For å korte ned scripta vart det laga eit eige bibliotek i Python der ein definerte funksjonar som ein importerte til dei andre scripta (Vedlegg 8).

Gjennomsnittleg hastigheit med standardavvik, gjennomsnittleg vertikal posisjon i vassøyla med standardavvik og prosentverdi over kor mange av dei 2500 analyserte bileta

som hadde eit spor for den einiskilde lusa vart rekna ut for kvar einiskild lus ved hjelp av Python-script (Vedlegg 5). I snitt vart skottelusa spora på $68,3 \pm 23,7$ % (SD) av dei analyserte 2500 bileta. Spor av lus der lusa var spora mindre enn 10% av analysetida vart ekskludert frå vidare analysar for å ta bort eventuelle feildetekteringar.

2.5.2.1 Posisjon i vassøyla

For å få ei grov oversikt over symjemønsteret til den frittsymjande lusa vart kvart spor visualisert ved hjelp av x- og y-koordinatane i h5-fila frå SLEAP. Ein svakheit med figurane var at dei ikkje viste kvar akvarieveggane gjekk (Vedlegg 7). Det vart difor utvikla script som teikna posisjon i vassøyla over tid under kontroll og påfølgande stimulus. Eit script for AF der ein såg på djupn i cm (Vedlegg 9), og eit script for AM der ein såg på prosentvis djupn då vassøyla var av ulik høgd i dei tre replikata (Vedlegg 10). Medan vassøyla var 50 cm høg for alle replikat med AF vart det avgjort etter første replikat med AM å justera vassøyla ned til 40 cm. Vassøyla vart justert for å minske spegelen som vart danna i overflata på grunn av at kameraet stod lågt. AM var til tider ikkje synleg på videoen på grunn av brytninga i toppen av vassøyla.

2.5.2.2 Gjennomsnittleg hastigheit

X- og y-koordinatane for to påfølgande bilete saman med Pythagoras' læresetning vart nytta til å rekne ut hastigheit mellom to bilete. Eit script i Python skreiv ut gjennomsnittleg hastigheit mellom kvart bilete for alle lus i gjeldande replikat (Vedlegg 11). I tillegg vart det rekna ut kor stor prosentdel av dei 2500 analyserte bileta (100 sek) som hadde eit spor av gjeldande lus. Scriptet estimerte også maksimumshastigheita til kvart individ. Det vart gjort ved å hente ut den høgaste hastigheitsverdien frå ei liste med lister over hastigheiter mellom kvart bilete for kvar einiskild lus.

Det vart og rekna ut gjennomsnittleg søkkjehastigheit basert på kjente tilfelle av søkkjing (Vedlegg 12). Ein omgjorde hastigheitsverdiane til cm s^{-1} ved å nytte høgda på vassøyla i røynda og at FPS var 25. Under valideringa av SLEAP vart det notert ned kva bilete ei lus starta å søkkja og kva bilete ho slutta å søkkja. For at lusa skulle verta rekna som søkkjande måtte ho ligge horisontalt i vassøyla, og ho måtte ha eit jamt spor nedover. Skottelus søkk noko diagonalt nedover, truleg har det med morfologi å gjera. Ein rekna difor ut både diagonal og vertikal søkkjehastigheit. Det vart rekna gjennomsnitt av dei gjennomsnittlege søkkjehastigheitene for både AF og AM ($n=30$ per kjønn).

2.6 Statistiske framstillingar og testar

Alle statistiske analysar vart gjennomført ved hjelp av R gjennom RStudio (Posit Software PBC, Versjon 2024.04.0+735; Vedlegg 13). Signifikansnivået for avkrefting ved hypotesetesting vart sett til 0,05.

2.6.1 Framstilling og samanlikning av overlevingsdata

Det vart teikna to Kaplan-meier-kurver i R over overlevinga til AF og AM ved hjelp av biblioteket «survival» (Vedlegg 14). Ved å nytte Kaplan-Meier antek ein at sannsynet for å overleve ikkje vert påverka om ein kom tidleg eller seint inn i studiet (Goel et al., 2010). Altså at skottelus som vart plukka av ein fisk i januar er anteke å ha likt sannsyn for å overleve i inkubatoren, som ei skottelus som vart plukka i april. Dag 0 var dagen dei vart overført til inkubatoren. For å samanlikne overlevingskurvene vart det nytta ein log-rank-test, den samanlikna kvart punkt på kurva der nullhypotesen var ingen skilnad mellom kjønn i forventa levetid (Goel et al., 2010).

For å kunna ta høgd for både kjønn og vassstemperatur vart det utført Cox-regresjon uttrykt med Hazard-funksjonen. Ein Hazard-funksjon er uavhengig av tid, og er sannsynet for å døy gitt at ein har overlevd opp til gjeldande punkt (Goel et al., 2010). Hazard-verdiane frå regresjonen seier noko om sannsynet for å døy gitt ein variabel (Bewick et al., 2004). Ein cox-regresjonsmodell i R gjer ut p-verdiar der ein har samanlikna overlevingssannsynet basert på variablane. Regresjonsmodellar gjer også ut ein samsvar-verdi (Engelsk: concordance), den seier noko om kor godt Cox-regresjonen representerer datasettet.

2.6.2 Samanlikning av gjennomsnittleg hastigheit og vertikal fordeling

For å seia noko om aktivitetsnivå under mørke og lys vart gjennomsnittleg hastigheit for kvar kontroll og påfølgande lysstimulus samanlikna ved hjelp av ein t-test. Ein testa då om lusa var meir aktiv under lys eller mørke. Det vart og utført t-testar over gjennomsnittleg vertikal posisjon i vassøyla for metoden med frittsymjande lus. Ein testa då for om lusa heldt seg i ulik sjikt av vassøyla under mørke og lys.

3 Resultat

3.1 Overleving

Skottelusa (*Caligus elongatus*) overlevde i snitt 18,0 (AF, vaksne ho-lus) og 16,8 (AM, vaksne hann-lus) dagar i inkubatoren (Tabell). Ein sjekka overlevinga på i alt 35 individ av kvart kjønn (Vedlegg 14). Lusa kunne overleve opp imot ein månad i inkubatoren, men symjeaktiviteten var betydeleg redusert etter eit par-tre veker, og lusa stod meir festa til ein kant. Få AM døydde i løpet av dei første dagane, medan nokre AF gjorde det. Det var ikkje ein tendens at AF levde noko lengre enn AM (log-rank-test, $p=0,11$; Figur 7).

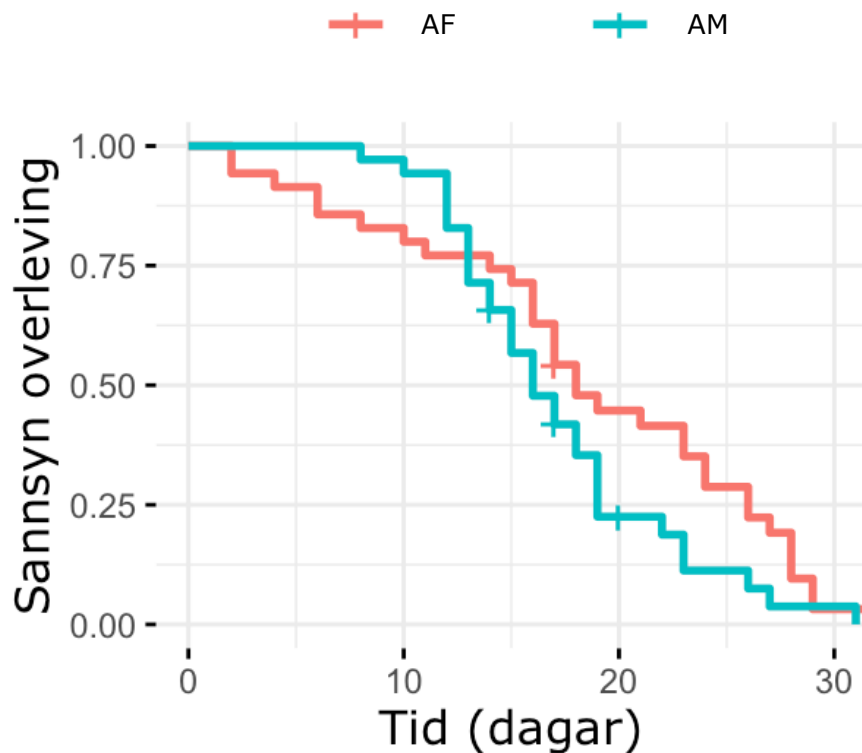
I tillegg til levetid vart det og rekna ut gjennomsnittstemperaturen på vatnet i inkubatoren for leveperioden for kvart individ (Tabell 3). For å ytterlegare samanlikna overlevinga til skottelusa vart det laga to cox-regresjonsmodellar (Tabell 4). Den eine regresjonsmodellen (Cox1) baserte seg på variabelen kjønn, og viste ingen signifikant skilnad i overlevingsevne mellom kjønn. Den andre regresjonsmodellen (Cox2) baserte seg på to variablar, kjønn og temperatur. Den viste ein signifikant skilnad i overlevingsevna til kjønn, der ein kunne forventa at AF levde noko lengre enn AM etter tap av vert dersom ein tok høgd for vasstemperatur ($p=0,001$; Tabell 4). Opplevd vasstemperatur for alle individ i inkubatoren var i snitt på $10,3 \text{ °C} \pm 0,5 \text{ °C}$ (SD) (Tabell 3). Ei samanlikning (ANOVA) av Cox1 og Cox2 viste at dersom ein medrekna temperatur-variabelen passa regresjonsmodellen noko betre til datasettet, men generelt var samsvarsverdiane låge (Tabell 3).

Tabell 2: Median overlevingstid, gjennomsnittleg overleving med standardavvik og tal for lengstlevande for vaksne skottelus (*Caligus elongatus*) utan vert (AF er vaksne ho-lus; AM er vaksne hann-lus).

Kjønn	Median overlevingstid	Gjennomsnittleg overleving (dagar)	Varians (SD)	Lengstlevande (dagar)	n
AF	18	18,0	8,4	33	35
AM	16	16,8	4,8	31	35

Tabell 3: Opplevd temperatur i inkubatoren for individ av skottelus (*Caligus elongatus*) under overlevingsforsøk. Tabellen viser gjennomsnittet av gjennomsnittleg temperatur med standardavvik, i tillegg til lågaste og høgaste gjennomsnittstemperatur for kvart individ.

Kjønn	Gjennomsnitt av gjennomsnittleg temperatur per individ	Varians (SD)	Lågaste gjennomsnittstemperatur (°C)	Høgaste gjennomsnittstemperatur (°C)	n
AF	10,3	0,4	9,2	9,2 10,9	35
AM	10,4	0,5	9,0	9,0 10,8	35



Figur 7: Kaplan-Meier overlevingskurve for AF (Vaksne ho-lus) og AM (Vaksne hann-lus) av skottelus (*Caligus elongatus*) (log-rank-test, p-verdi = 0,11). Kurvene representerer sannsynet for at AF og AM av skottelus overlever til n-te dag.

Tabell 4: Resultat frå to Cox-regresjonsmodellar. Samanlikning av overlevinga til skottelus (*Caligus elongatus*) utan vert, basert på variabelen kjønn (Cox1), den andre regresjonen samanlikna skottelusa si overleving basert på variablane kjønn og opplevd vasstemperatur (Cox2).

Modell	Variabel	Hazard	Samsvarverdi	p-verdi
Cox1	AM	1,513	0,54	0,54
Cox2	AM	1,772	0,628	0,001
Cox2	Temperatur	2,765		
Cox1~Cox2				0,0006

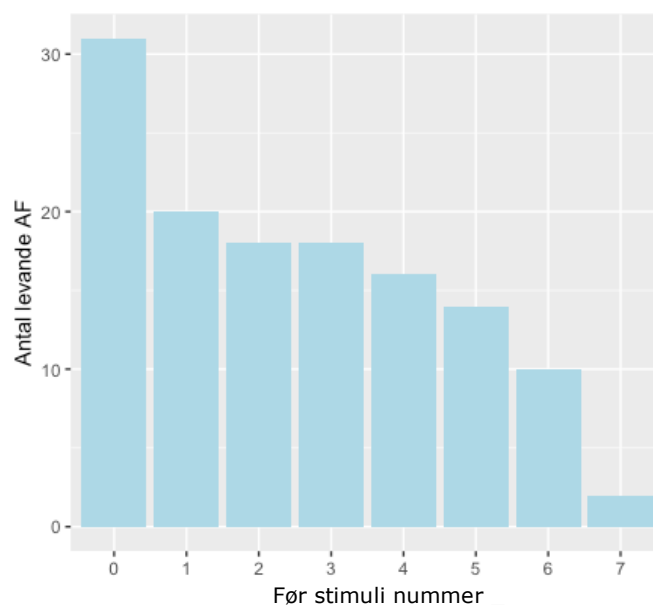
3.2 Lysåtferd

Lysåtferda til skottelus i forsøk vert her representert som rørslemønster og djupne i vassøyla. Ein undersøkte lysåtferda gjennom to ulike tilnærmingar; tjora lus (3.2.1) og frittsymjande lus (3.2.1).

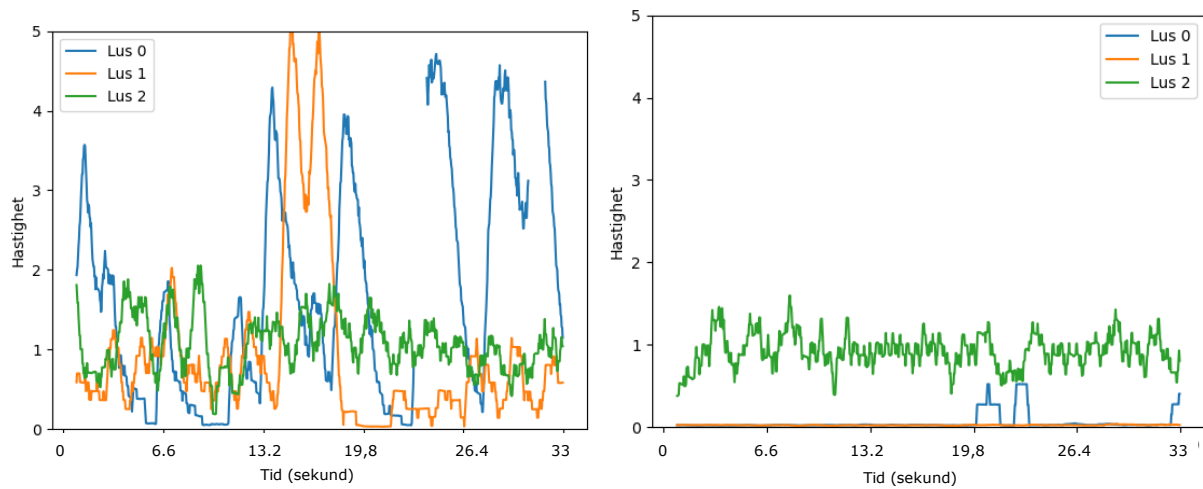
3.2.1 Tjora skottelus

Det var høg dødelegheit i forsøka med tjora lus, og dess lengre lusa hadde vore tjora, dess mindre var sannsynet for at ho var levande. Under oppliming, eller i løpet av første akklimatisering døyde i alt 11 av 31 lus (Figur 8). Etter å ha blitt utsett for seks ulike stimuli (å 3 minutt) og føregåande akklimatisering (å 10 minutt) levde berre 2 av 31 lus. Aktivitetsnivået til den tjora lusa var også avtakande med tid. Det kom tydeleg fram når ein samanlikna hastigheita på kontrollane til same tre tjora lus før første og femte lysstimulus (Figur 9). Tjorings-oppsettet vart og testa på AM, men AM viste liten til ingen rørsle som tjora.

Høg dødelegheit på grunn av metode gav resultat som var lite pålitelege. For å evaluera metoden vart det analysert delar av videomaterialet. Ein valde å digitalt spora alle individa av AF som vart utsett for blått, sterkt, blinkande lys (B.I2.P2.) (Tabell 4). Det vart ikkje funne ein skilnad i aktivitet, representert som gjennomsnittleg symjehastigheit, mellom kontroll (mørke) og B.I2.P2 (t-test, p-verdi = 0,6377). Derimot var det stor individuell skilnad mellom dei ulike tjora lusa (Tabell 4). Metoden tjoring (2.3.1) vart vurdert til å ikkje vera egna å bruka på skottelus.



Figur 8: Oversikt over totalt antal levande tjora lus (n=31) før dei vart utsett for ein ny stimulus. Stimuli var 3 minutt, akklimatiseringa i mellom kvart stimuli var 10 minutt.



Figur 9: Flytande snitt (n=25) over symjehastighet for tre tjora AF (vaksne ho-lus) av skottelus (*Caligus elongatus*) over 33 sekund med mørke (kontroll) før første og femte eksponering for lysstimuli etter at dei har blitt tjora.

Tabell 5: Oversikt over gjennomsnittleg symjehastighet for individ av tjora AF (Vaksne ho-lus) i løpet av 33 sekund med kontroll (B.I2.P2.M) eller stimulus (B.I2.P2). B.I2.P2 = Blått, sterkt, blinkande lysstimulus.

Replikat	Kontroll	Gj. hastighet	Stimulus	Gj. hastighet
1	B.I2.P2.M	0,80	B.I2.P2	0,60
1	B.I2.P2.M	1,96	B.I2.P2	2,11
1	B.I2.P2.M	0,47	B.I2.P2	0,33
2	B.I2.P2.M	2,45	B.I2.P2	1,10
2	B.I2.P2.M	0,29	B.I2.P2	3,14
2	B.I2.P2.M	0,5	B.I2.P2	0,10
3	B.I2.P2.M	0,41	B.I2.P2	0,28

3.2.2 Frittsymjande skottelus

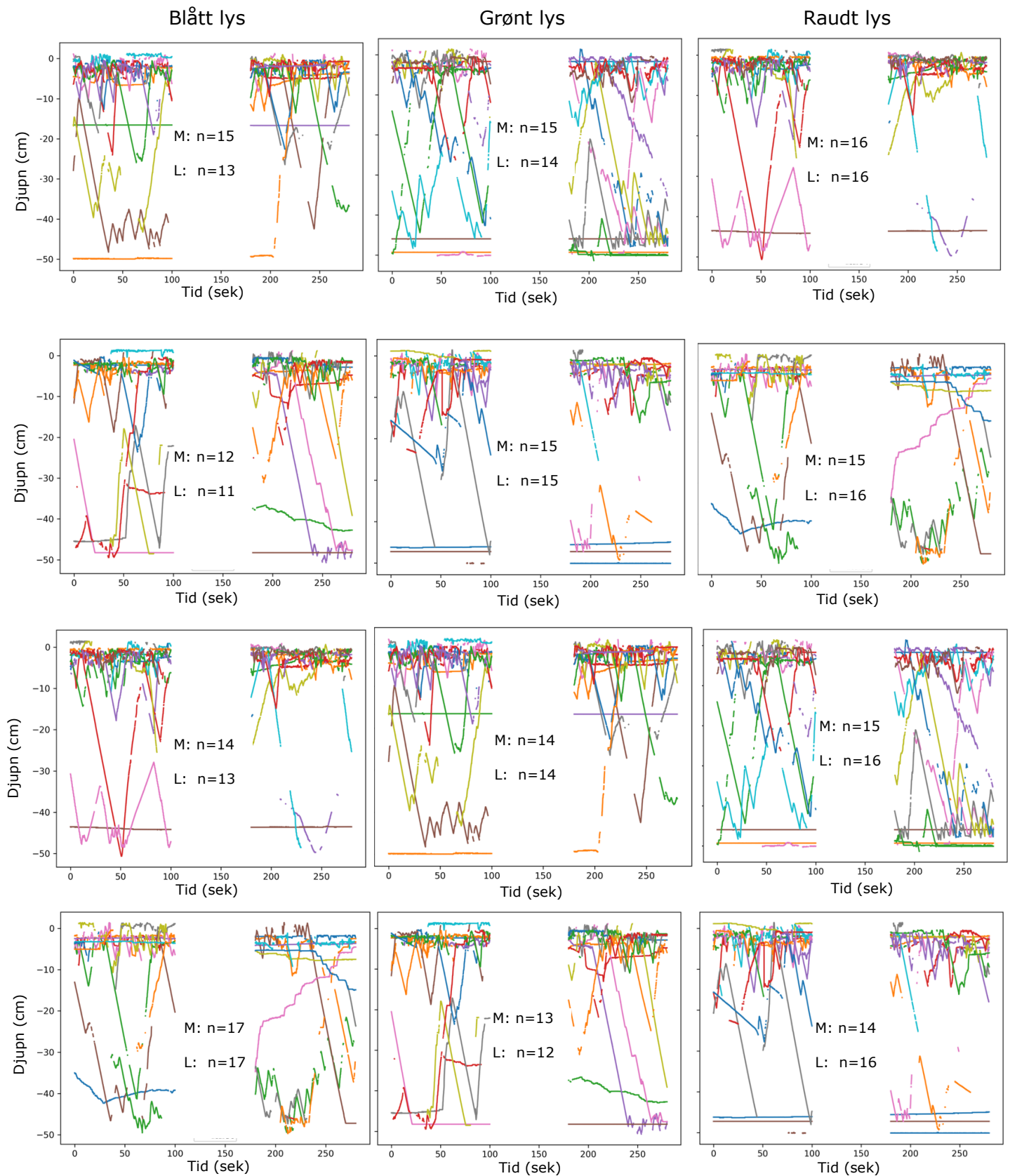
3.2.2.1 Vertikal fordeling i vassøyla

Skottelusa hadde generelt stor symjeaktivitet, og den vertikale fordelinga i vassøyla viste at lusa for det meste var i toppen av vassøyla. Skottelusa var samstundes aktiv og rørte seg nedover mot botn av søyla, men vertikal rørsle var like vanleg under mørke som under lys (Figur 10; Figur 11). Ho flytta seg mykje, og nytta heile vassøyla, men var for det meste i topp eller botn. Etter nesten tre timar med forsøk var skottelusa like aktiv som ved start. Symjemønstera i dei ulike replikata var ulike (Vedlegg 7). I replikat der skottelus vart utsett for same stimulus kunne ho for det meste halde seg i botn av vassøyla på eit replikat, medan ho på neste replikat viste motsett åtferd (Figur 12). Den vertikale fordelinga vart og sett på i form av gjennomsnittleg djupne (y -verdi). I snitt var lusa likt fordelt i vassøyla under mørke og lys (Tabell 6).

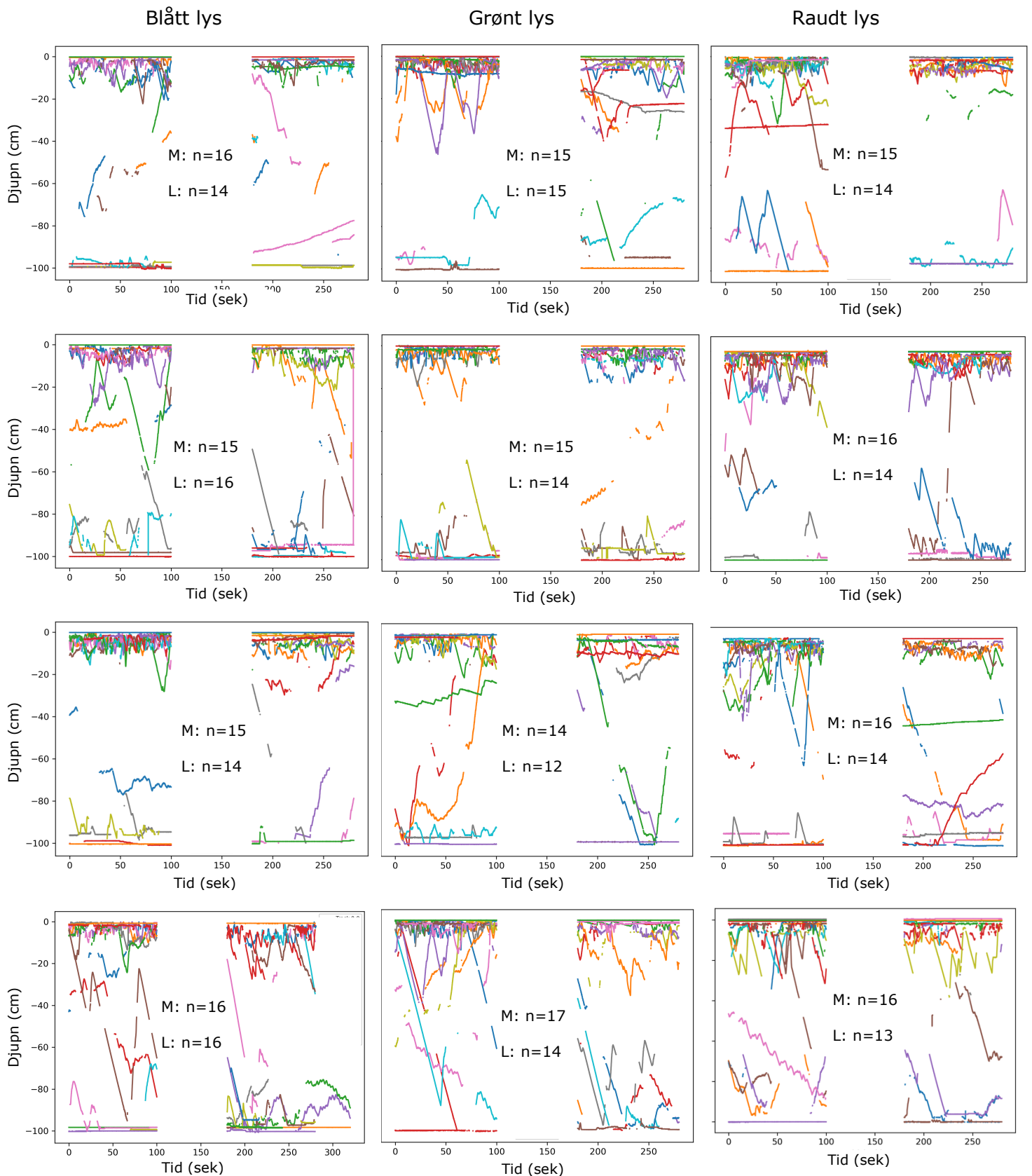
3.2.2.2 Gjennomsnittleg symjehastigheit

Gjennomsnittleg symjehastigheit vart rekna ut som ein parameter for å måle aktivitet (Tabell 7). AF av skottelus hadde ein gjennomsnittleg symjehastigheit på $1,14 \text{ cm s}^{-1} \pm 0,17 \text{ cm s}^{-1}$. Den gjennomsnittlege hastigheita for AM var $0,98 \text{ cm s}^{-1} \pm 0,15 \text{ cm s}^{-1}$. Begge kjønn hadde eit rykkvis symjemønster, og gjennomsnittet av rørsle vart påverka av at lusa til tider var heilt roleg.

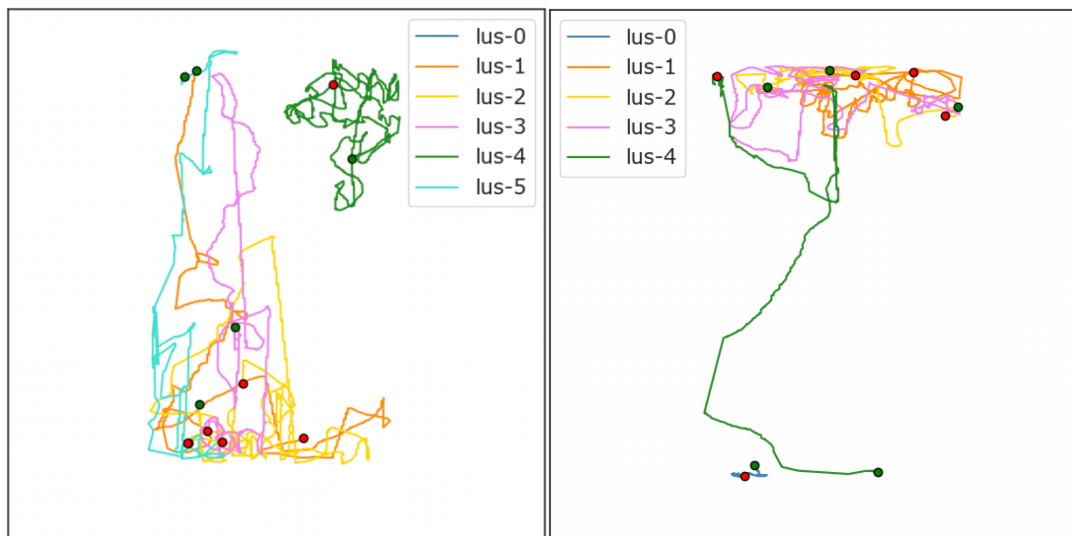
Ved samanlikning av den gjennomsnittlege symjehastigheita for alle individ av AF under kontroll og påfølgande stimulus, var det ingen signifikant skilnad i aktivitet (Tabell 8). Ved samanlikning av symjehastigheitene for AM var dei like aktive i mørke som i lyset under elleve av tolv stimuli (Tabell 8). Det vart funne ein statistisk signifikant høgare aktivitet blant individa av AM under raudt, sterkt, konstant lys (R.I2.P1) samanlikna med kontrollen (t-test, $p = 0,0272$). Som figurane av vertikal fordeling viser (Figur 10; Figur 11), var det eit opphald på 80 sekund i analysen der lyset gjekk på etter 40 sekund. For å sjekke om skilnaden i symjehastigheit mellom kontroll og stimulus for R.I2.P1 ikkje var ein falsk positiv vart dei resterande 80 sekunda analysert. Det var ingen signifikant skilnad i gjennomsnittshastigheit og vertikal fordeling mellom dei 40 sekunda med kontroll og dei påfølgande 40 sekunda med stimulus for AM under raudt, sterkt konstant lys (Figur 13; Tabell 8).



Figur 10: Vertikal fordeling av AF (Vaksne ho-lus) i vasskolonna under 100 sek kontroll (mørke) og 100 sek stimuli (lys), med eit mellomrom på 80 sek. Første rad er svakt konstant lys (I1.P1), andre rad er svakt blinkande lys (I1.P2), tredje rad er sterkt konstant lys (I2.P1) og fjerde rad er sterkt blinkande lys (I2.P2). Kvar farga linje representerer den vertikale fordelinga til eitt individ av skottelus. Tal individ (n) for mørke (M) og lys (L) er merka i kvar figur.



Figur 11: Vertikal fordeling av **AM** (Vaksne hann-lus) i vasskolonna under 100 sek av kontroll (mørke) og 100 sek stimuli (lys), med 80 sek i mellom. Første rad er svakt konstant lys (I1.P1), andre rad er svakt blinkande lys (I1.P2), tredje rad er sterkt konstant lys (I2.P1) og fjerde rad (I2.P2) er sterkt blinkande lys. Kvar farga linje representerer den vertikale fordelinga til eitt individ av skottelus. Tal individ (n) for mørke (M) og lys (L) er merka i kvar figur.



Figur 12: Kart over symjemønster til to rundar med AF (Vaksne ho-lus) under same stimulus (B.I2.P2). Replikat to (venstre) og replikat tre (høgre). Grøne sirkclar er der lusa starta, røde er der ho var når den digitale springinga vart stoppa.

Tabell 6: Resultat frå t-testar av samanlikning mellom vertikal fordeling i vassøyla, representert som djupne-verdiar, under kontroll (mørke) og stimuli (lys).

Stimuli	AF		AM	
	t-test over gj. djupn (cm) per einskild spor		t-test over gj. djupn (%) per einskild spor	
	p-verdi	t-verdi	p-verdi	t-verdi
B.I1.P1	0,5975	-0,534	0,4034	0,8546
B.I1.P2	0,5246	0,6441	0,5537	-0,6020
B.I2.P1	0,6846	-0,4107	0,9451	0,0695
B.I2.P2	0,1966	1,3207	0,2602	-1,1473
G.I1.P1	0,5115	0,6650	0,9773	-0,0288
G.I1.P2	0,7713	-0,2936	0,3821	-0,8885
G.I2.P1	0,7643	-0,3033	0,4008	0,8546
G.I2.P2	0,1717	1,4117	0,5162	-0,6596
R.I1.P1	0,9772	0,0289	0,6762	0,42186
R.I1.P2	0,9250	-0,095	0,9912	-0,01118
R.I2.P1	0,3667	0,918	0,8987	-0,12846
R.I2.P2	0,9784	0,0274	0,8023	-0,25288

Tabell 7: Estimert gjennomsnittleg symjehastigheit over alle individ av skottelus (*Caligus elongatus*) før og under kvart stimuli. Skottelusa var her frittsymjande i ei vassøyle på 13x15x50cm.

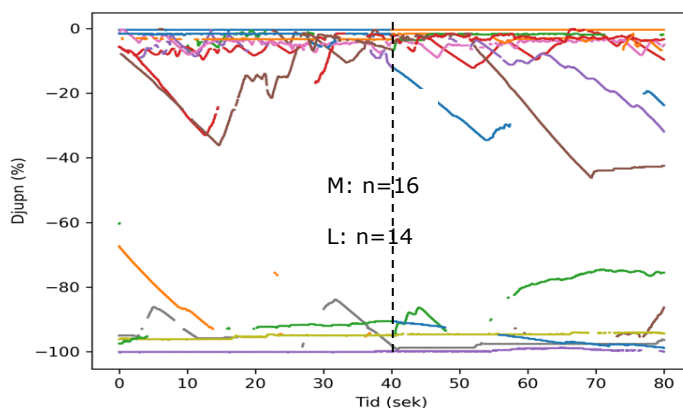
Stimuli	Estimert gjennomsnittleg symjehastigheit (cm s ⁻¹)			
	AF		AM	
	Mørke (kontroll)	Stimuli (lys)	Mørke (kontroll)	Stimuli (lys)
B.I1.P1	1,3	1,1	0,9	0,7
B.I1.P2	1,1	0,9	1,0	0,9
B.I2.P1	1,1	1,1	1,1	1,0
B.I2.P2	1,1	1,1	0,9	0,9
G.I1.P1	1,4	1,3	1,0	0,8
G.I1.P2	1,1	1,0	1,0	1,0
G.I2.P1	1,0	1,0	1,0	0,8
G.I2.P2	1,3	1,3	1,1	0,9
R.I1.P1	1,5	1,5	1,1	0,9
R.I1.P2	1,0	1,0	1,4	1,2
R.I2.P1	1,0	1,0	1,1	0,8
R.I2.P2	1,0	1,2	1,0	0,8

Tabell 8: Resultat frå t-testar der ein samanlikna gjennomsnittleg symjehastigheit for kvart individ av skottelus (*Caligus elongatus*) under kontroll (mørke), med gjennomsnittleg symjehastigheit for kvart individ under stimuli (lys). P-verdiar merka med raud skrift viser verdiar lågare enn eit signifikansnivå på 0,05.

Stimuli	AF		AM	
	t-test over gj. hastigheit per einskild spor		t-test over gj. hastigheit per einskild spor	
	p-verdi	t-verdi	p-verdi	t-verdi
B.I1.P1	0,4687	-0,7358	0,3110	-1,0318
B.I1.P2	0,5421	-0,6199	0,4151	-0,8291
B.I2.P1	0,7450	0,3290	0,3780	-0,8964
B.I2.P2	0,8844	-0,1466	0,9683	-0,0401
G.I1.P1	0,5595	-0,5909	0,1972	-1,3219
G.I1.P2	0,6835	-0,4119	0,9237	-0,0967
G.I2.P1	0,7150	0,3692	0,4125	-0,8346
G.I2.P2	0,6178	0,5064	0,2071	-1,2918
R.I1.P1	0,7151	0,3685	0,0742	-1,8546
R.I1.P2	0,9688	0,0395	0,9609	0,0495
R.I2.P1	0,9211	-0,1000	0,0272	-2,3356
R.I2.P2	0,5811	0,5595	0,3933	-0,8677

Tabell 9: Resultat frå t-testar der ein samanlikna gjennomsnittleg hastigheit og gjennomsnittleg djupne for alle individ av AM (Vaksne hann-lus) av skottelus (*Caligus elongatus*) før og under raudt, sterkt, konstant lys (R.I2.P1). Hastigheits- og djupneverdiane var frå analyse av 40 sekund før lusa vart utsett for lysstimulus, og 40 sekund med stimulus.

Test over:	p-verdi	t-verdi
Gj. hastigheit	0,3173	1,0206
Gj. djupn	0,6073	0,5198



Figur 13: Vertikal posisjon i vassøyla for individ av AM (Vaksne hann-lus) under stimulus raudt, sterkt, konstant lys (R.I2.P1). Kvar farga linje representerer eitt individ. Ved 40 sekund går lysstimulusen på, markert på grafen med ei stipla linje.

Tabell 10: Oversikt over estimert maksimumshastigheit (cm s^{-1}) for skottelus (*Caligus elongatus*). Estimateret er basert på videoar av fritt symjande lus.

Stimuli	Maksimumshastigheit AF		Maksimumshastigheit AM	
	Mørke (cm s^{-1})	Stimuli (cm s^{-1})	Mørke (cm s^{-1})	Stimuli (cm s^{-1})
B.I1.P1	8,2	8,1	8,0	8,1
B.I1.P2	8,1	8,0	7,7	7,9
B.I2.P1	8,1	8,1	7,7	7,8
B.I2.P2	8,2	8,0	7,3	8,1
G.I1.P1	8,1	8,1	7,6	7,9
G.I1.P2	8,0	8,1	8,1	8,1
G.I2.P1	8,1	8,0	8,0	8,0
G.I2.P2	8,0	8,2	7,6	7,6
R.I1.P1	8,1	8,0	8,1	7,7
R.I1.P2	8,1	8,1	8,1	7,7
R.I2.P1	8,1	7,8	7,6	7,7
R.I2.P2	8,0	8,0	7,6	7,2

3.2.2.1 Maksimumshastigheit

Skottelusa var gode symjarar som rørte seg i rykk og napp. Det vart estimert at dei kunne kome opp i ein fart på $8,16 \text{ cm s}^{-1}$ (Tabell 10). Makshastigheita vart rekna ut per 0,04 sek. AF hadde generelt ein høgare maksimumshastigheit enn AM (t-test, $p < 0,0001$). Det var liten skilnad på den høgaste hastigheita målt under kvar av analyserundane. Skottelusa kom opp i same maksimumshastigheit både i mørket og når ho vart utsett for lysstimuli.

3.2.2.2 Søkkjehastigheit

AF sokk loddrett gjennom vassøyla med ein fart på $1,14 \text{ cm s}^{-1} \pm 0,11$ (Gjennomsnitt \pm SD). AM sokk loddrett gjennom vassøyla med ein fart på $0,88 \text{ cm s}^{-1} \pm 0,11$. Medrekna rørsle sidelengs i vassøyla var den diagonale søkkjehastigheita for AF på $1,28 \text{ cm s}^{-1} \pm 0,14$ og for AM var ho $1,07 \text{ cm s}^{-1} \pm 0,12$ (Tabell). Det var noko individuell skilnad i kor stor grad lusa sokk diagonalt.

Tabell 11: Tabell over gjennomsnittleg søkkjehastigheit med standardavvik, loddrett ned vassøyla (y-retning), og gjennomsnittleg søkkjehastigheit diagonalt nedover, hjå skottelus (*Caligus elongatus*). Tabellen inneheld standardavvik for dei gjennomsnittlege hastigheitane.

Kjønn	Gj. søkkjehastigheit y-retning (cm s^{-1})		Gj. søkkjehastigheit x- og y- retning (cm s^{-1})		n
		SD		SD	
AF	1,14	0,11	1,28	0,14	30
AM	0,88	0,11	1,07	0,12	30

4 Diskusjon

Formålet med dette studiet var å kartlegga overlevingsevne og åtferdsresponsar på lysstimuli hjå vaksne skottelus (*Caligus elongatus*). Skottelus vart fjerna frå vert, og plassert i ein inkubator for å overvaka overleving. I tillegg vart både tjora og frittsymjande skottelus eksponert for tolv ulike lysstimuli der ein filma åtferdsresponsane.

4.1 Overlevingsevne

Vaksne ho-lus (AF, vaksne ho-lus) og vaksne hann-lus (AM, vaksne hann-lus) har nokså lik overlevingsevne etter tap av vert. I snitt levde AF i 18,0 dagar (median = 18) og AM i 16,8 dagar (median = 16) (Tabell 3). Når ein samanlikna overleving basert på kjønn fann ein ingen signifikant skilnad (Figur 7; Tabell 4). Men, Cox1-regresjonen gav ein samsvarverdi på 0,54, det vil seia at regresjonen ikkje passa betre enn tilfeldigheit. Når regresjonen ikkje passar til datasettet er ikkje estimeringa påliteleg.

Derimot kan det på overlevingskurvene verka som om det var ein tendens til at AF overlevde lengre enn AM. Det vert og underbygd dersom ein ser på p- og Hazard-verdiane etter Cox2-regresjonen av overlevingsdataen (Tabell 4). Hazard-verdien for AM viste at det var 77% større sannsyn for å døy dersom ein er AM samanlikna med AF (p-verdi = 0,001). At AF er forventa å leva lengre enn AM kan stemma bra med eit liknande studium der ein såg på overlevinga hjå den slekta arten lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*) etter tap av vert (Prestbakk, in prep.). Ei samanlikning av overlevinga til AF og AM ved 12 °C viste at AF var forventa å leva lengre enn AM hjå parasitten lakselus.

Samstundes er det ikkje sikkert at tal for lakselus er eigna til å underbyggja tendensar ein ser hjå skottelus. Det er tydeleg at overlevingsevna hjå lakse- og skottelus er svært ulik. Medan lengstlevande AF og AM av skottelus levde i 33 og 31 dagar (Tabell 3), var talet for lengstlevande AF og AM av lakselus på 10 dagar for både kjønn (Prestbakk, in prep.). Forventa overleving for AF av lakselus var 8 dagar og for AM var den 5 dagar. Det er tydeleg at skottelusa klarar seg lengre utan ein vert enn det lakselusa klarar, og det er ein tendens til at AF lever litt lengre enn AM. Skottelus har fleire lipiddråper i kroppen, desse manglar lakselus (Bui et al., 2022). Det kan henda at det er dei energilagerna som gjer at skottelusa kan overleva lengre enn lakselusa etter å ha blitt fjerna frå verten sin.

Det er ikkje berre kjønn som påverkar overlevingsevna til skottelusa, vasstemperaturen er også relevant her. Hazard-verdien for temperatur var 2,765 (Tabell 4). Høgare

vasstemperatur gav lågare forventa overleving. Ein må likevel ikkje stola for mykje på Hazard-verdiane, samsvarverdien for Cox2-regresjonen med variablane kjønn og temperatur var på 0,628, ein relativt låg samsvarsverdi (Tabell 4). Berre litt over 60% av datasettet vart korrekt representert i modellen. Ser ein på skilnaden i temperaturverdiane, så er ikkje skilnaden særleg stor (Vedlegg 14; Tabell 3). Det kan då hende at Cox2-regresjonen gav ein falsk positiv på grunn av den låge samsvarsverdien. På ei anna side er ei forventning om at høgare temperatur svekkjer overlevingsevna i samsvar med det ein veit om skottelus og vasstemperatur frå før av. Høgare temperaturar førar til raskare metabolisme og utvikling frå larve til vaksen lus (Piasecki & MacKinnon, 1995; Myhre, 2021; Bui et al., 2022). Det er då naturleg å venta at høgare vasstemperatur i inkubatoren vil føra til at energilagerna i skottelusa vert brukt opp noko raskare, og den vil svelte ihel raskare.

Ein kan diskutera kor overførbart resultata frå dette studiet er på overlevingsevna til skottelus etter tap av vert ute i naturen. I inkubatoren (Figur 3) hadde skottelusa moglegheit til å festa seg til ein vegg, den måtte ikkje konstant nytta energi for å halda seg oppe i vassmassane. Det er naturleg å tenkja at skottelus som mistar verten sin i havet, ikkje i realiteten har over to veker på seg til å finna ny vert. Samstundes er det tydeleg at livsstrategien til skottelus er meir spesialisert til å overleva utan vert samanlikna med lakselus. Skottelus er ein artsgeneralist som kan vera tent med å byta vert, dersom noverande vert er ugunstig, då den har relativt stort sannsyn for å finna ein ny eigna vert. Lakselus derimot har få alternativ til vertsfisk då den er avhengig av å finne ein ny laksefisk. Resultata frå overlevingsdelen av dette studiet underbyggjer påstanden om at skottelus er ein robust parasitt som kan overleva ei stund i frie vassmassar. Det er hevda at sidan skottelusa evnar å overleva i vassmassane, har den evne til å reinfisera nyleg behandla fisk i oppdrettet (Oppedal, 2024).

4.2 Lysåtferd

Det viste seg å vera stor skilnad i dei to metodane (2.3.2; 2.3.3) nytta til å undersøka lysåtferd, men ingen av metodane var truleg særleg eigna for forsøk med skottelus.

4.2.1 Tjora lus

Tjoring som metode vart valt for å hindra skottelusa i å søkkja til botn, eller til å festa seg i ein akvarievegg under lysstimuliane. Ein hadde lite erfaringar med å undersøka symjekapasiteten til skottelus frå SeaLab, og det finst ikkje litteratur som har jobba med åtferdsundersøkingar av skottelus. Difor vart det avgjort å basera seg på erfaringar frå arbeid med lakselus, der tjoring viste seg å kunna vera ein eigna metode, spesielt for arbeid med AF (Espås, in prep.; Prestbakk, in prep.).

Dødelegheita av skottelus var høg som følgje av metoden, og symjehastigheita var korrelert med tid som tjora (Figur 8; Figur 9). Difor eigna ikkje tjøringsmetoden seg for å utforska åtferd hjå skottelus.

Tjoringa baserte seg på å festa lusa til eit oppheng i vatnet ved hjelp av lynlim. Det er anteke at respirasjonen til sjølus skjer over overflata. Ein moglegheit er at det å dekkja deler av ryggskjoldet med lim kan ha hindra lusa sin respirasjon. Men det er kanskje ei lite truverdig forklaring då tjoring var eigna på lakselus som og er ei sjølus.

Ei anna moglegheit er at lynlimen kan ha vore giftig for skottelusa. Nokre lus var lettare å lima fast enn andre, og det varierte kor stor del av ryggskjoldet som vart dekkja av lim. Variasjon i mengd lim kan vera ei forklaring på kvifor nokre lus overlevde lengre enn andre. I forsøka til Hwang et al. (1993) vart det også nytta lim, men rapporten inneheldt ikkje informasjon om type lim, det kan henda at dei nytta ein mindre skadeleg variant enn den lynlimen som vart nytta i denne oppgåva. Samstundes var det same type lim som vart nytta i forsøka med lakselus (Espås, in prep.; Prestbakk, in prep.).

Tjoringa medførte ein del handtering av lusa. Lusa vart først plukka av fisken med pinsett, før ho på ny vart flytta med pinsett til ein arbeidsbenk der ho vart tjora med lim. Ein veit lite om i kva grad pinsetthandtering påverka skottelusa, men det er naturleg å tenkja seg at det kan ha skada lusa i nokon grad. Sidan skottelus er mindre enn vaksne lakselus, kan det henda at skottelusa tok meir skade av pinsetthandteringa samanlikna med lakselus. På den andre sida vart lusa handtert likt som under undersøkingar av overleving, der viste ho stor overlevingsevne i inkubatoren etter å ha blitt plukka av vertsfisk med pinsett.

Ein svakheit med metoden under tjøringsforsøka var at ein manuelt gjekk inn og skrudde på lysstimulusen. Det forstyrta lusa med både lyd og truleg litt lys. Trass i at oppsettet var dekt av ein lystett duk, måtte ein opna duken for å få tak i knappen som skrudde på lampa. Det vart nytta sterkare lys (Tabell 2) under tjøringsforsøka samanlikna med forsøka på frittsymjande skottelus. Den tjora lusa var nærmare lyskjelda enn det den frittsymjande lusa var, noko som forsterka denne skilnaden ytterlegare. Det kan vera mogleg at responsane på lysstimuliane burde vera tydlegare på den tjora lusa på grunn av at det var sterkare intensitetar. I analysen av sterkt, blått, blinkande lys vart det ikkje funne ein skilnad i aktivitet, i form av gjennomsnittleg symjehastigheit, mellom kontroll og stimulus (p -verdi = 0,6377). Det er og ein moglegheit at lysstimuliane var for kraftige, og at den tjora lusa vart blenda av dei.

Ein siste svakheit med tjoring var at tråden ved fleire tilfelle kunne sjå for tung ut for skottelusa. Lusa sprella aktivt utan at tråden flytta på seg. Dette skjedde med fleire AF, spesielt utover i forsøket. Det var og tydeleg at tråden var for tung til å flytta på når ein tjora opp AM, desse klarte ikkje å røra tråden sjølv rett etter at dei var blitt tjora. Truleg

har det å gjera med at AM er litt lettare og mindre samanlikna med AF. I forsøka med kopepoden *Centropages hamatus* vart det nytta hundehår, det er tynnare enn sytråd, det kan henda at AM hadde klart å røra seg dersom tråden hadde vore lettare (Hwang et al., 1993). Men *C. hamatus* har ei lengd på 0,58 mm, det er mykje mindre enn skottelus (Kabata 1979; EOL, 2024). Då er det ikkje truverdig å seia at tråden var for tung, derimot er det mogleg at limet kan ha hindra skottelusa å nytta symjeføtene skikkeleg. Ein kunne ha forventa at tjoring var ein eigna metode for skottelus, då den både har verka på mindre dyr som *C. hamatus* og liknande dyr som lakselus, men dette viste seg å ikkje stemme.

4.2.2 Frittsymjande lus

Ein fann ikkje fototaksis i skottelusa si vertikale fordeling i vassøyla (Figur 10; Figur 11). Samstundes var det tydeleg at lusa nokre gonger var meir aktiv enn andre, ofte var aktiviteten då høg under både kontroll og stimulus, slik som for AF under G.I1.P1 (Figur 10 øvst i midten). Det kan tyde på at det var ein annan hovudfaktor enn lys som påverka rørsleåtferda til skottelusa.

På den andre sida kan det henda at skottelusa hadde reagert meir på lyset dersom lysstimulusen hadde hatt sterkare intensitet. Stimuli med høg intensiteten på dei frittsymjande lusa hadde lågare E_{PAR} samanlikna med stimuli med høg intensitet under dei tjora forsøka (Tabell 1). Ein veit at lys minkar eksponentielt med vassdjupn, men vassøyla var blank og 40-50 cm djup, difor minka truleg ikkje lyset særleg mykje nedover i akvariet (Kaiser et al., 2020). Samstundes kan noko av lyset ha vorte reflektert i vassoverflata, og på den måten ha svekt lyset som nådde skottelusa i forsøket (Kaiser et al., 2020).

Den sterke lysintensiteten var frå 0,013-0,093 $W m^{-2}$, det svarar til omlag 0,0598-0,4278 μmol foton $m^{-2}s^{-1}$. I studium av fototaksis hjå raudåte (*Calanus finmarchicus*) viste hoppekrepsen respons ned til intensitetar på $9,8 \times 10^{-6}$ μmol foton $m^{-2}s^{-1}$ (Miljeteig et al., 2014). Skottelus og raudåte er frå same orden (Calanoida), difor er samanlikninga noko usikker, men slektskapet kan bety at skottelusa såg lysstimulusen. Forsøk på kopepodittar av lakselus har vist at dei reagerer på lys med intensitetar ned til 0,0015 μmol foton $m^{-2}s^{-1}$ (Nordtug et al., 2021). Lakselus er nærmare i slekt med skottelus enn raudåte, noko som underbyggjer påstanden om at skottelusa var i stand til å sjå lysstimulusen i forsøka til denne oppgåva. Men det forsøket var på kopepodittar og ikkje vaksne skottelus, så ein må vere noko forsiktig med samanlikninga. Likevel kan ein argumentere for at skottelusa såg stimuliane, men ho endra ikkje symjeåtferd som respons på dei.

Frå figurane over posisjon i vassøyla (Figur 10; Figur 11) var det tydeleg at skottelusa for det meste heldt seg i det øvre sjiktet av akvariet, både når det var mørkt og når lysboksen lyst. Sjølv etter nesten tre timar i vatnet var både AF og AM av skottelus aktive oppe i toppen av akvariet. Det viser at skottelus dreg god nytte av sine velutvikla symjebein

(Øines et al., 2006). Truleg er det å halda seg i øvre vasslag ein del av livsstrategien for frittsymjande vaksne skottelus, og det kan ha gjort at den har utvikla seg til å verta meir mobil enn andre sjølus som til dømes lakselus.

Dersom skottelus trivs best i øvre vasslag er det venta at ho vil vera positiv fototaktisk. Hjø sjølus i laboratoriesamanheng er respons i åtferd positivt korrelert med lysintensitet (Bui et al., 2022). Det er då underleg at ingen av dei tolv ulike lysstimuliane førte til ein signifikant endring av gjennomsnittleg djupne-verdi mellom kontroll og stimulus (Tabell 6). Ingen signifikant skilnad i gjennomsnittleg djupne-verdi mellom kontroll og stimulus kan forklarast med at skottelusa ikkje var meir i dei øvre vasslaga når lystimuliane var på, men det kan og forklarast med at det var for få replikat med for stor varians. Det var mellom 12 og 17 replikat av kvar stimulus (Figur 10; Figur 11), og det var gjennomsnittlege djupne-verdiar frå 0-50 cm og 0-100%. Stort sett alle stimuli hadde lus som var i botn av akvariet både under mørke og lys. Stor varians kan ha svekka styrken på den statistiske samanlikninga. Det kan henda at det var ei form for endring i åtferd hjå skottelusa som respons på lysstimuliane, men at den ikkje var stor nok til å gje utslag på t-testane over gjennomsnittleg djupne-verdi. Samstundes ser det ikkje ut til å vera skilnad i grafane over vertikal fordeling under mørke og stimuli, og fleire replikat ville truleg ikkje vist noko anna enn funna i denne oppgåva (Figur 10; Figur 11).

Karta (Vedlegg 7) over symjemønsteret til den frittsymjande skottelusa under kontroll eller stimulus viste ikkje ei konsekvent rørsleåtferd basert på lysstimuli. Medan AF tilsynelatande vart trekt mot toppen i replikat to med blått, sterkt blinkande lys (B.I2.P2) som stimulus (Figur 12, til venstre), kan det sjå ut som om AF vart trekt mot botn under same stimulus i replikat tre (Figur 12, til høgre). Det kan bety at lusa var uanfakta av lysstimulusen, og at ho sumde vilkårleg rundt i vassmassane. Men, det kan og bety at ein annan faktor spelte ein større rolle på fordelinga i vassmassane enn det lysstimulusen gjorde. I replikat to var B.I2.P2 den ellefte stimulusen lusa vart utsett for, medan den i replikat tre utgjorde stimulus nummer to (Vedlegg 1). Lusa i replikat to hadde vore omlag to timar lengre i akvariet enn det lusa i replikat tre hadde då dei vart utsett for same stimulus (Vedlegg 4). Tid i akvariet kan ha vore ein gjeldande faktor på fordeling i vassøyla.

Ein annan faktor som kan ha forårsaka motsett åtferd mellom dei ulike replikata hadde individ med ulikt utgangspunkt. Replikat to nytta AF som hadde vore vaksne i fleire veker medan replikat tre nytta AF som nyleg hadde skifta skal og vorte vaksne. Det kan tenkjast at alder spelar en større rolle når det kjem til rørsleåtferd hjå vaksne skottelus, samanlikna med det lys gjer.

Ein fann ingen skilnad i gjennomsnittleg hastigheit for individ under mørke og lys (Tabell 8). Gjennomsnittshastigheit vart rekna ut som ein parameter for å måla aktivitet. Høgare

hastigheit i gjennomsnitt vart sett på som eit mål på høgare symjeaktivitet. Den gjennomsnittlege hastigheita var berre signifikant høgare hjå AM utsett for raudt, sterkt, konstant lys (R.I2.P1) samanlikna med den gjennomsnittlege hastigheita under kontrollen (Tabell 8). Det vart difor køyrt ein analyse av dei resterande 80 sekunda mellom allereie analysert mørke og lys. Ein t-test over gjennomsnittleg hastigheit på dette 80-sekunders-intervallet viste ingen skilnad i den gjennomsnittlege hastigheita under kontroll og stimulus (Tabell 9). Dersom ein ser på fordelinga i vassøyla (Figur 13) er det ikkje stor skilnad i posisjonering, men det kan kanskje sjå ut som om noko av lusa søker nedover i vassøyla når lysstimulusen vert skrudd på. Heller ikkje ei samanlikning av djupne-verdiar viste ein skilnad (Tabell 9). Samstundes viser Figur 11 at det er stor variasjon i når lusa går opp og ned, den vertikale fordelinga kan verka til å vera uavhengig av lys.

Forsøksoppsettet med dei frittsymjande lusa hadde svakheiter som kan ha påverka resultata for kalkulert posisjon og hastigheit til skottelusene i vassøyla. Akvariet var 15 cm breitt i x-retning og 13 cm djupt i z-retning, og kameraet stod noko lågt i forhold til akvariet. Videokameraet filma framsida av akvariet. Rørsle innover eller utover i planet vart ikkje medrekna på grunn av at ein filma berre med eitt kamera, og fekk med det ut video-materiale med to dimensjonar. Det betyr at aktivitet og hastigheit i planet ikkje vart medrekna når ein rekna gjennomsnittleg hastigheit. Det at ein filma frå berre ei side kan og ha påverka tala over posisjon i vassøyla i nokon grad. Til tider var lusa ikkje synleg på videoane fordi ho forsvann i vasspegelen i toppen av vassøyla. Ein justerte for dette på replikat to og tre for AM, men vasspegelen vart berre noko redusert ved justering, den vart ikkje borte. Dersom lusa var heilt i overflata under heile perioden som vart analysert kan det henda at ho ikkje var synleg, det kan forklara skilnaden i mengd replikat (Figur 10; Figur 11). Ei lus som ikkje vert detektert tilsvara eitt mindre replikat, færre replikat svekkjer den statistiske analysen.

Det at kameraet stod litt lågt betyr at øvre del av akvariet hadde færre piksel enn nedre del av akvariet, dette kan ha påverka hastigheitsutrekningane som baserte seg på posisjon frå eitt bilete til eit anna i nokon grad. Utrekningane tok høgd for at ein piksel tilsvara same avstand i røynda uavhengig kvar i videobiletet den kom ifrå.

Videokameraet utgjorde ein annan svakheit då det gav nokså kornete bilete. SLEAP kravde fleire rundar med trening på videoane frå frittsymjande lus relativt til GoPro-videoane frå den tjora lusa. I snitt vart den frittsymjande lusa detektert på 68% av videomaterialet som vart analysert. Ein tredjedel av tida klarte ein i snitt ikkje å seia kvar lusa var. Det kan kome av at lusa i nokre tilfelle skjulte seg i vasspegelen i toppen, men under valideringa av sporinga i SLEAP var det ein heil del tilfelle der ein la merke til lus som ikkje vart oppdaga av SLEAP. Det kan henda at SLEAP hadde klart å detektera fleire lus dersom videoane hadde vore av betre kvalitet.

Resultata frå forsøka med frittsymjande lus viste at skottelusa er svært aktiv i vassmassane, og at ho har god symjekapasitet. Skottelusa let seg ikkje påverka av lysstimuliane som ho vart utsett for. Det kan henda at oppsettet ikkje var eigna til å studera rørsleåtferda til skottelus i vasskolonna.

4.2.3 Maksimumshastigheit

I utgangspunktet kan ei maksimumshastigheit på 8 cm i sekundet verka til å vera høgt. Men, utrekninga av maksimumshastigheit var basert på bilete til bilete rekning, og det kan bety at lusa berre hadde halde farten i 0,04 sek, noko som gjer resultatet litt meir truverdig.

Samstundes er det fleire faktorar som svekkjer truverdet til estimert maksimumshastigheit. For det første var ikkje alltid sporet i SLEAP på same stad på lusa, det kan bety at ein får eit spor på bakdelen på eit individ ved eit videobilete, og eit spor på hovudet til individet ved neste videobilete. På den måten kan ein ha fått eit urealistisk høgt estimat på maksimumshastigheita. For det andre er det fleire ledd ved omgjeringa til eininga cm s^{-1} som gjer estimatet usikkert. Omgjeringa er basert på at vassøyla er 50cm, men den kan ha vore nokre millimeter i frå det. I tillegg er omgjeringa basert på at ein veit kva y-verdi som utgjer topp og botn av vassøyla, men dei verdiane er noko usikre. Pikslane er litt meir strekt ut i toppen samanlikna med dei i botn då videokameraet ikkje sto rett på , det kan også ha svekkja estimeringa i nokon grad, men truleg ikkje særleg stor grad. Når ein såg på figurar over eit flytesnitt av hastigheita til den frittsymjande lusa var desse hastigheitene oppe i 5 cm i sekundet, det er då ikkje utenkjeleg at eitt individ kan ha vore oppe i 8 cm sek^{-1} .

4.2.4 Søkkjehastigheit

Gjennomsnittleg søkkjehastigheit både vertikalt og diagonalt viste at AF sakk raskare enn AM (Tabell 11). Når det er snakk om søkkjehastigheita til pellets i oppdrettsamanheng, er det snakk om vertikal endring i posisjon i vasskolonna (Holmer et al., 2008). Difor tek ein utgangspunkt i søkkjehastigheita frå resultata som rekna i vertikal retning. AF sakk vertikalt i snitt $1,14 \text{ cm s}^{-1}$, medan AM hadde ein vertikal søkkjehastigheit på $0,88 \text{ cm s}^{-1}$. Ifølge desse resultata var den vertikale søkkjehastigheita til AF 30% raskare enn farta til AM. Dersom ein tek utgangspunkt i tala til Piasecki (1996) er AF 14% lengre enn AM i snitt. I tillegg har AF større kjønnsorgan enn AM. Det kan styrke truverdet til resultata noko, då større og tyngre element vil søkkja raskare på grunn av tyngdekrafta. Ein vil då kunne forventa at AF skal søkkja noko raskare enn AM på grunn av skilnad i morfologi.

Samstundes er det ikkje sikkert at heile skilnaden i søkkjehastigheit kan forklarast med ulikskap i storleik. Det er mogleg at noko av skilnaden i søkkjehastigheit for AF og AM kan

forklarast med unøyaktigheit i måling og omgjerung til cm. Ein må ta estimata av søkkjehastigheit som nettopp det, estimat og ikkje nøyaktig utrekning.

Derimot kan ei søkkjehastigheit på mellom 0,88 cm s⁻¹ og 1,14 cm s⁻¹ vera sannsynleg for skottelus dersom ein samanliknar med søkkjehastigheitene til lakselus (Oppedal 2024). Oppedal (2024) hevda at lakselus sokk med ein gjennomsnittleg hastigheit på 1,45 cm s⁻¹ for AF og 0,75 cm s⁻¹ for AM, og konkluderte med at lakselus i snitt søkk omlag 1 cm s⁻¹. Hogans & Trudeau (1989) beskriv både AF og AM av skottelus med ei lengd på 6-8 mm, AF av lakselus kan verta 10-12 mm, medan AM av lakselus vert 5-6 mm (Olsson, 2022). Det kan då vera sannsynleg at skottelusa søkk noko raskare enn AM av lakselus, men at ho søkk seinare enn AF av lakselus på grunn av tyngdekrafta. Estimata for søkkjehastigheita frå resultata i denne oppgåva kan med det verka sannsynlege.

Eit anna element når det kjem til søkkjehastigheita til skottelus er symjekapasiteten til denne parasitten. Etter tre timar med ulike lysstimuli var lusa framleis aktiv, og heldt seg oppe i toppen av vasskolonna. Kunnskap om søkkjehastigheit er ein relevant variabel i utvikling av spreingskart. Ein reknar på spreingsfaren av lakselus frå eit oppdrett til eit anna ved hjelp av kunnskap om vasstraum og søkkjehastigheit. Lakselus held seg lite symjande i vasskolonna, ho søkk (Oppedal, 2024). Erfaringar frå denne oppgåva viser at skottelusa derimot ikkje søkk i same grad, og det vil då påverke korleis ein bør kalkulere spreingsfaren av skottelus i eit område.

4.3 Vidare forskning

4.3.1 Kartlegging av overlevingsevne

Til vidare forskning på overlevingsevne hjå vaksne skottelus utan vert ville eg først og fremst ha sjekka overlevinga for fleire individ. Det kan hende at ein då hadde funne meir markante skilnadar mellom AF og AM. I tillegg kunne ein ha sjekka overlevinga ved ulike temperaturar, og sett på om det var ein samanheng med temperatur og overleving.

Det kunne også ha vore interessant å undersøka skottelusa i meir naturlege omgjevnadar som frittsymjande. Ein kunne til dømes utvikla ein metode for å overvaka overlevingsevna til frittsymjande vaksne skottelus i eit større bølgebasseng. I bølgebassenget ville ikkje skottelusa hatt mogelegheit til å kvila på ein vegg slik ho hadde mogelegheit til å gjere i inkubatoren. I tillegg kunne ein teke med bølgjer som ein påverkan naturleg faktor. Resultata frå eit slikt forsøk kunne ha gjeve verdifull informasjon kring overlevingsevne til skottelus. Samstundes kunne det gitt informasjon om kor lenge skottelusa er kapabel til å halda seg i dei øvre vasslaga i havet, og med det seia noko om kor lenge skottelus kan ligga latent i vatnet rundt ei oppdrettsmerd. Ein kunne og ha rekna ut søkkje- og symjehastigheit frå oppsettet med bølgebasseng og med det fått meir naturlege verdiar til å nytta i utvikling av spreingskart.

Det kunne og vore spanande å forska på skottelusa si reinfiseringsevne. Ein kunne vidareutvikla forsøka med bølgebassenget, og henta ut lus derifrå etter ulikt antal dagar, og sett på om lusa klarte å reinfisera laks (*Salmo salar*) på laboratorium.

4.3.2 Kartlegging av åtferdsresponsar på lysstimuli

Det var forholdsvis uventa at ein ikkje klarte å finna fototaktiske åtferdsmønster hjå skottelus i dette studiet. Det kunne difor vore interessant å jobba meir med metodeutvikling slik at ein kan arbeida mot å avkrefta påstanden om at skottelus ikkje er særleg påverkelege av lys. Påstanden vil då anten verta styrka eller avkrefta. Ein kunne testa fleire ulike oppsett og lysstimuli. Her kunne høgare vassøyale og bølgebasseng vore to interessante metodar. I forsøka i denne oppgåva var ein ikkje kritisk til scriptet som gav lysstimulusen til forsøka med tjora og frittsymjande lus. Til seinare burde ein ha testa ut dei ulike lysinnstillingane meir, før dei vart nytta til forsøk i større skala.

Samstundes kan det hende at det ikkje er visuelle stimuli er av den typen stimuli som påverkar symjeåtferda til skottelus mest. Det er vist at lakselus kan oppdaga fisk i nærleiken ved hjelp av feromon (Fields et al., 2007). Det kan henda at skottelus og kan det, og at lukt spelar ein viktigare rolle når det kjem til rørsleåtferd hjå skottelus enn det syn gjer. Det kunne vore interessant å sjå på responsar på feromon hjå skottelus.

Når det kjem til kameraoppsett og -bruk kan eit seinare forsøksoppsett vera tent med å ha to kamera slik at ein kan følgja lusa i rommet og ikkje berre todimensjonalt. Ein kunne i tillegg ha nytta eit kamera med zoom-objektiv som kunne stått lengre borte frå akvariet. På den måten vil skilnaden mellom topp og botn i akvariet vera mindre. Det fordrar at ein har eit betre kamera til rådigheit enn videokameraet som vart nytta i denne oppgåva.

4.3.3 Kartlegging av skottelusa sin påverknad på vill fisk

Skottelus er meir mobil enn lakselus, og ho forlèt lettare verten sin. Fisk som vert trenga i ei oppdrettsmerd vert ofte stressa, og det kan vera nok til at skottelusa hoppar av. Det kan henda ho då ligg latent i vatnet, men det er og naturleg å tenkja seg at ho kan hoppa over på ein vill fisk som er trekt mot oppdrettet på grunn av mellom anna spillfôr. Ein kunne prøvd å undersøka i kva grad skottelus frå oppdrett er ei utfordring for vill fisk. Til byrjande kartlegging kunne ein ha nytta kamerabasert luseteljningsteknologi, der kameraa hadde vore vendt utover frå merden. Kartlegginga kunne gitt ein indikasjon på kor reel denne problemstillinga er.

5 Konklusjon

Dette studiet har sett på overlevingsevne og åtferdsresponsar på lysstimuli hjå vaksne skottelus (*Caligus elongatus*) etter tap av vert.

35 vaksne ho-lus (AF) og 35 vaksne hann-lus (AM) vart plukka av vertsfisken og individuelt plassert i ein inkubator der ein overvaka overlevinga. I tillegg vart det køyrt tolv lysstimuli på 6 tjora AF som vart filma for å kunna analysere åtferdsresponsen. Tjoring er ein metode der ein ankrar individa i ein tråd, ved hjelp av lim, før dei vert senka ned i ei vasskolonne. Det vart og filma 12 lysstimuli på frittsymjande lus, kvart stimuli vart køyrt i tre replikat per kjønn med fem til seks lus i kvart replikat.

Skottelusa overlevde i snitt i godt over to veker etter tap av vert i ein inkubator. Halvparten av AF (n=35) levde etter 18 dagar og halvparten av AM (n=35) var levande etter 16 dagar. Det var fleire indikasjonar på at AF lever noko lengre enn AM. Dei lengstlevande skottelusa levde i ein månad, men dette er ikkje overførbart til naturen då skottelus som er fritt i vassmassane truleg må nytta mykje meir energi enn skottelus som etter eit par veker ofte stod roleg på veggen av sentrifugerøyrret dei vart oppbevarte i.

Tjoring viste seg og ikkje vera ein eigna metode for skottelus, og ein klarte ikkje å finna tydelege åtferdsendingar hjå den tjora skottelusa når ho vart utsett for lysstimuli. Heller ikkje den frittsymjande lusa viste tydelege endringar i symjeåtferd då ho vart eksponert for ulike lysstimuli. Derimot var det tydeleg at skottelus er gode symjarar, i tre timar heldt dei seg for det meste i toppen av vasskolonna som var 40-50 cm høg. Dei sym med ein snittfart på rundt 1 cm s^{-1} , og kan i ein brøkdel av eit sekund vera oppe i ein hastigheit på 8 cm s^{-1} .

Skottelusa var ikkje berre i toppen av vasskolonna, ho sokk til tider vertikalt med ein gjennomsnittleg søkkjehastigheit på $1,14 \text{ cm s}^{-1} \pm 0,11$ (Gjennomsnitt \pm SD) for AF (n=30) og $0,88 \text{ cm s}^{-1} \pm 0,11$ for AM (n = 30).

Skottelus er robuste lus som kan leva relativt lenge utan vert. Dei er gode symjarar som held seg i dei øvre sjikta av vatnet lenge. Difor bør ein vidare undersøka deira evne til å infisera ny fisk etter tap av vert. Potensielt kan frittsymjande skottelus overleva lenge og gjera stor skade på både vill og kultivert fisk.

Referanseliste

- Aarseth, K. A. & Schram, T. A. (1999). Wavelength-specific behaviour in *Lepeophtheirus salmonis* and *Calanus finmarchicus* to ultraviolet and visible light in laboratory experiments (Crustacea: Copepoda). *Marine Ecology Progress Series* 186, 211-217. <http://www.jstor.org/stable/24853306>
- Asche, F., Guttormsen, A. G. & Tveterås, R. (1999). Environmental problems, Productivity and innovations in Norwegian salmon aquaculture. *Aquaculture Economics & Management*, 3(1), 19-29. <https://doi.org/10.1080/13657309909380230>
- Bewick, V., Cheek, L. & Ball, J. (2004). Statistics review 12: Survival analysis. *Critical calre* 8, 389-394. <https://doi.org/10.1186/cc2955>
- Boxaspen, K. (2006). A review of the biology and genetics of sea lice. *ICES Journal of Marine Science* 63(7), 1304-1316. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2006.04.017>
- Boxshall, G. A. (2022). Foreword. I J. Treasurer, I. Bricknell & J. Bron (Red.), *Sea Lice Biology and Control* (vii-viii). 5M Books. <http://doi.org/10.52517/9781789182194>
- Boxshall, G. A. & Özak, A. A. (2022). Introduction to sea lice morphology and biology. I J. Treasurer, I. Bricknell & J. Bron (Red.), *Sea Lice Biology and Control* (13-49). 5M Books. <http://doi.org/10.52517/9781789182194>
- Bui, S., Hamre, L. A., Skern-Mauritzen, R., Dalvin, S. & Bron, J. E. (2022). Sea lice behaviour. I J. Treasurer, I. Bricknell & J. Bron (Red.), *Sea Lice Biology and Control* (87-108). 5M Books. <http://doi.org/10.52517/9781789182194>
- Båtnes, A. S., Bjørnland, T., Hansen, S. S., Furberg, M. H., Middelthon, M., Ekundayo, O. I., Olsen, Y., Sæter, A. F., Bengston, J. M. & Miljeteig, C. (2024). *Ikke-medikamentell kontroll av lus: sammenlikning av avlusningsmetoder på bakgrunn av avlusningseffekt, fiskevelferd, toleranse mot og smittepotensial etter avlusning* (Sluttrapport SAMLUS, FHF prosjektnummer 901688) NTNU Taskforce lakselus. <https://www.fhf.no/prosjekter/prosjektbasen/901688/>
- Camus, T. & Zeng, C. (2011). Reproductive performance, survival and development of nauplii and copepodites, sex ratio and adult life expectancy of the harpacticoid copepod, *Euterpina acutifrons*, fed different microalgal diets. *Aquaculture Research* 42(8), 1159-1169. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2011.02919.x>
- Costello, M. J. (2006). Ecology of sea lice parasitic on farmed and wild fish. *Trends Parasitol.* 22(10), 475-483. <http://doi.org/10.1016/j.pt.2006.08.006>
- Dempster, T., Uglem, I, Sanchez-Jerez, P., Fernandez-Jover, D., Bayle-Sempere, J., Nilsen, R. & Bjørn, P. A. (2009). Coastal salmon farms attract large and persistent aggregations of wild fish: an ecosystem effect. *Marine Ecology Progress Series* 385, 1-14. <https://doi.org/10.3354/meps08050>
- Eichner, C. (2022). Sea lice development. I J. Treasurer, I. Bricknell & J. Bron (Red.), *Sea Lice Biology and Control* (50-68). 5M Books. <http://doi.org/10.52517/9781789182194>
- EOL - Encyclopedia of Life (2024, 08.01). Centropages hamatus (*Liljeborg 1853*). eol.org <https://eol.org/pages/46532636>

- Erikson, U., Gansel, L., Frank, K., Svendsen, E. & Digre, H. (2016). Crowding of Atlantic salmon in net-pen before slaughter. *Aquaculture* 465, 395-400. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.09.018>
- Espås, E. M. O. (in prep.). *Atferdsresponser hos voksne og preadulte lakselus (Lepeophtheirus salmonis)* [Masteroppgåve, Noregs Teknisk-Naturvitskaplege Universitet].
- FAO. (2022). *The State of World Fisheries and Aquaculture 2022. Towards Blue Transformation*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). <https://doi.org/10.4060/cc0461en>
- Fields, D., Weissburg, M. J. & Browman, H. I. (2007). Chemoreception in the salmon louse *Lepeophtheirus salmonis*: an electrophysiology approach. *Diseases of Aquatic Organisms* 78(2), 161-168. <https://doi.org/10.3354/dao01870>
- Fields, D., Skiftesvik, A. B. & Browman, H. I. (2017). Behavioural responses of infective-stage copepodids of the salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis*, Copepoda:Caligidae) to host-related sensory cues. *Journal of Fish Diseases* 41(6), 875-884. <https://doi.org/10.1111/jfd.12690>
- Fields, D., Morefield, R. & Bricknell, I. (2022). Sea lice physiology. I J. Treasurer, I. Bricknell & J. Bron (Red.), *Sea Lice Biology and Control* (150-166). 5M Books. <http://doi.org/10.52517/9781789182194>
- Fiskeridirektoratet (2023, 25. mai). *Salg 1994-2022*. fiskeridir.no. <https://www.fiskeridir.no/Akvakultur/Tall-og-analyse/Akvakulturstatistikk-tidsserier/Laks-regnbueoerret-og-oerret/Matfiskproduksjon>
- Frenzl, B., Stien, L. H., Cockerill, D., Oppedal, F., Richards, R. H., Shinn, A. P., Bron, J. E. & Migaud, H. (2014). Manipulation of farmed Atlantic salmon swimming behaviour through the adjustment of lighting and feeding regimes as a tool for salmon lice control. *Aquaculture* 424-425, 183-188. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.12.012>
- Furberg, M. H. (2022). *Sammenlikning av mekanisk og termisk avlusing: Klekkesuksess og larveutvikling fra eggstrenger med vurdering av smittepotensial hos lakselus (Lepeophtheirus salmonis)*. [Masteroppgåve, Noregs Teknisk-Naturvitskaplege Universitet]. NTNU Open.
- Føre, M., Svendsen, E., Alfredsen, J. A., Uglem, I., Bloecher, N., Sveier, H., Sunde, L. M. & Frank, K. (2018). Using acoustic telemetry to monitor the effects of crowding and delousing procedures on farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 495, 757-765. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.06.060>
- Goel, M. K., Khanna, P. & Kishore, J. (2010). Understanding survival analysis: Kaplan-Meier estimate. *International Journal of Ayurveda Research* 1(4), 274-278. <http://doi.org/10.4103/0974-7788.76794>
- Gravil, H. R. (1996). *Studies on the biology and ecology of the free swimming larval stages of Lepeophtheirus Salmonis (Kroyer, 1838) and Caligus Elongatus Nordmann, 1832 (Copepoda: Caligidae)* [Doktorgradsavhandling]. University of Stirling.
- Grimnes, A. & Jakobsen, P. J. (1996). The physiological effects of salmon lice infection on post-smolt of Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 48(6), 1179-1194. <http://doi.org/10.1111/j.1095-8649-1996.tb01813.x>
- Groner, M. L., McEwan, G. F., Rees, E. E., Gettinby, G. & Revie, C. W. (2016). Quantifying the influence of salinity and temperature on the population dynamics of marine ectoparasite. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 73(8), 1-11. <http://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0444>

- Hemmingsen, W., MacKenzie, K., Sagerup, K., Remen, M., Bloch-Hansen, K. & Imsland, A. K. D. (2020). *Caligus elongatus* and other sea lice of genus *Caligus* as parasites of farmed salmonids: A review. *Aquaculture* 522. <http://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735160>
- Heuch, P. A., Øines, Ø., Knutsen, J. A. & Schram, T. A. (2007). Infection of wild fishes by parasitic copepod *Caligus elongatus* on the south east coast of Norway. *Diseases of Aquatic Organisms* 77, 149-158. <https://doi.org/10.3354/dao01833>
- Hogans, W. E. & Trudeau, D. J. (1989). *Preliminary Studies on the Biology of Sea Lice, Caligus elongatus, Caligus curtus and Lepeophtheirus salmonis (Copepoda: Caligoida) Parasitic on Cage-Cultured Salmonids in the Lower Bay of Fundy (1715.)*. Fisheries and Oceans Canada. <https://publications.gc.ca/site/eng/459756/publication.html>
- Holmer, M., Black, Hansen, P. K., Karakassis, I., Borg, J. A. & Schembri, P. J. (2008). Monitoring of Environmental Impacts of marine Aquaculture. I M. Holmer, K. Black, C. M. Duarte, N. Marbá & I. Karakassis (Red.), *Aquaculture in the Ecosystem* (47-86). Springer. e-ISBN-13: 978-1-4020-6810-2
- Hwang, J.-S., Turner, J. T., Costello, J. H., Coughlin, D. J. & Strickler, J. R. (1993). A cinematographic comparison of behavior by the calanoid copepod *centropages hamatus* Liljeborg: tethered versus free-swimming animals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 167, 277-288. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(93\)90035-M](https://doi.org/10.1016/0022-0981(93)90035-M)
- Imsland, A. K. D., Hanssen, A., Nytrø, A. V., Reynolds, P., Jonassen, T. M., Hangstad, T. A., Elvegård, T. A., Urskog, T. C. & Mikalsen, B. (2018). It works! Lumpfish can significantly lower sea lice infestation in large-scale salmon farming. *Biology Open* 7(9). <https://doi.org/10.1242/bio.036301>
- Imsland, A. K. D., Frogg, N., Stefansson, S. O. & Reynolds, P. (2019a). Improvising sea lice grazing of lumpfish (*Cyclopterus lumpus* L.) by feeding live feeds prior to transfer to Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) net-pens. *Aquaculture* 511. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734224>
- Imsland, A. K. D., Sagerup, K., Remen, M., Bloch-Hansen, K., Hemmingsen, W. & Myklebust, E. A. (2019b). Kunnskaps- og erfaringskartlegging av skottelus (Akvaplan-niva rapport: APN-60795). Akvaplan-niva. <https://www.fhf.no/prosjekter/prosjektbasen/901539/>
- Imsland, A. K. D., Remen, M., Bloch-Hansen, K., Sagerup, K., Mathisen, R., Myklebust, E. A. & Reynolds, P. (2020). The possible use of lumpfish to control *Caligus elongatus* Infestation on farmed Atlantic salmon: a mini review. *Journal of Ocean University of China* 19(5), 1133-1139. DOI: 10.1007/s11802-020-4466-5
- Iversen, A., Hermansen, Ø., Nystøyl, R., Hess, E. J., Rolland, K. H., Garshol, L. D. & Marthinussen, A. (2019). *Kostnadsutvikling og forståelse av drivkrefter i norsk lakseoppdrett*. (Rapport 35/2019). Nofima. <https://www.fhf.no/prosjekter/prosjektbasen/901335/>
- Kabata, Z. (1979). *Parasitic Copepoda of British fishes*. London: The Ray Society. ISBN: 0 90387405 9
- Kaiser, M. J., Attrill, M. J., Jennings, S., Thomas, D. N., Barnes, D. K. A., Brierley, A. S. B., Graham, N. A. J., Hiddink, J. G., Howell, K. & Kaartokallio, H. (2020) *Marine Ecology Processes, Systems, and Impacts* (3. utgåve). Oxford University Press. ISBN: 9780198717850
- Liu, Y. & Bjelland, H. V. (2014). Estimating costs of sea lice control strategy in Norway. *Preventive Veterinary Medicine* 117(3-4), 469-477. <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2014.08.018>
- MacKenzie, K. (2022). Caligid in global aquaculture. I J. Treasurer, I. Bricknell & J. Bron (Red.), *Sea Lice Biology and Control* (69-86). 5M Books. <https://doi.org/10.52517/9781789182194>
- MacKinnon, B. M. & Piasecki, W. (1992). Reproduction in *Caligus elongatus*, or: "How sea lice become so numerous". *Bulletin of the Aquaculture Association of Canada* 92(3), 20-21. <https://eurekamag.com/research/002/479/002479588.php>

- Manly, B. F. (1981). Estimation of absolute and relative survival rates from the recoveries of dead animals. *New Zealand Journal of Ecology*, 4, 78-88. <https://www.jstor.org/stable/24052610>
- Mattilsynet. (2023, 19. juni). *Fakta om lakselus og lakselusbekjempelse*. mattilsynet.no <https://www.mattilsynet.no/fisk-og-akvakultur/fiske sykdommer/lakselus/fakta-om-lakselusbekjempelse>
- Miljeteig, C., Olsen, A. J., Båtnes, A., Altin, D., Nordtug, T., Alver, M. O., Speed, J. D. M. & Jenssen, B. M. (2014). Sex and life stage dependent phototactic responses of the marine copepod *calanus finmarchicus* (Copepoda: Calanoida). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 451, 16-24. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.10.032>
- Miljødirektoratet (2021, 24. november). *Situasjonen for villaksen har ikke blitt bedre*. Miljøstatus. <https://miljostatus.miljodirektoratet.no/tema/ferskvann/laks/>
- Misund, B., Olsen, M. S., Osmundsen, T. C. & Tveterås, R. (2023). The political economy of salmon aquaculture: Value sharing and societal support for Aquaculture in Norway. *Marine Resource Economics* 38(4), 365-390. <https://doi.org/10.1086/726242>
- Mordue, A. J., Pino-Marambio, J. & Pickett, J. A. (2022). Semiochemical tools for the management of sea lice. I J. Treasurer, I. Bricknell & J. Bron (Red.), *Sea Lice Biology and Control* (109-133). 5M Books. <https://doi.org/10.52517/9781789182194>
- Mustafa, A., MacWilliams, C., Fernandez, N., Matchett, K., Conboy, G. A. & Burka, J. F. (2000). Effects of sea lice (*Lepeophtheirus salmonis* Krøyer, 1837) infestation on macrophage functions in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Fish Shellfish Immunol* 10(1), 47-49. <https://doi.org/10.1006/fsim.1999.0229>
- Müller, D. W. H., Lackey L. B., Streich, W. J., Fickel, J. Hatt, J.-M. & Clauss M. (2010). Mating system, feeding type and ex situ conservation effort determine life expectancy in captive ruminants. *Proceedings of The Royal Society B* 278(1714). <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2275>
- Myhre, G. (2021). *Temperature-dependent development of embryonic, planktonic, and parasitic stages of the sea lice Caligus elongatus*. [Masteroppgåve, Universitetet i Bergen]. Bergen Open Research Archive. <https://bora.uib.no/bora-xmlui/handle/11250/2827084>
- Myhre Jensen E., Horsberg, T. E., Sevatdal, S. & Helgesen, K. O. (2020). Trends in de-lousing of Norwegian farmed salmon from 2000-2019 – Consumption of medicines, salmon louse resistance and non-medicinal control methods. *PLoS ONE* 15(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0240894>
- Nersten, M. (2021). *Fate of Lepeophtheirus salmonis and Caligus elongatus During Farmed Salmon Crowding*. [Masteroppgåve, Noregs Teknisk-Naturvitenskapelige Universitet]. NTNU Open. <https://ntnuopen.ntnu.no/ntnu-xmlui/handle/11250/2782504>
- Nielson, J. D., Perry, R. I., Scott, J. S. & Valerio, P. (1987). Interactions of caligid ectoparasites and juvenile gadids on George Bank. *Marine Ecology Progress series* 39, 221-232. <https://doi.org/10.3354/MEPS039221>
- á Norði, G., Simonsen, K., Danielsen, E., Eliassen, K., Mols-Mortensen, A., Christiansen, D. H., Steingrund, P., Galbraith, M. & Patursson, Ø. (2015). Abundance and distribution of planktonic *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus* in a fish farming region in the Faroe Islands. *Aquaculture Environment Interactions*, 7, 15-27. <https://doi.org/10.3354/aei00134>
- Nordtug, T., Kvæstad, B. & Hagemann, A. (2021). Responses and preferences of salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis* Krøyer 1836) copepodids to underwater artificial light sources. *Aquaculture* 532. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.736036>
- Olsson, R. (2022, 6. april). *Lakselus*. Snl.no. <https://snl.no/lakselus>
- OpenAI (2023) *ChatGPT* (GPT-4) [Stor språkmodell]. <https://chat.openai.com>
- Oppedal, F., Stien, L. H., Bui., S., Oldham, T. & Barrett, L. T. (2022). Physical prevention and control of sea lice. I J. Treasurer, I. Bricknell & J. Bron (Red.), *Sea Lice Biology and Control* (493-528). 5M Books. <https://doi.org/10.52517/9781789182194>

- Oppedal, F. (2024, 22.-23. januar). *Oppsamling av bevegelige lus som faller av og deres evne til spredning og reinfeksjon – FHF 901784 Luseoppamling Sjø* [Konferansepresentasjon]. Lusekonferansen 2024, Trondheim <https://fhf-cdn-gdexgwgdculf5dga0.z01.azurefd.net/media/mtblzeb1/30-frode-oppedal-havforskningsinstituttet.pdf>
- Ottesen, K. (2024, 22.-23. januar). *Nord-Norge «Situasjonen er status quo»* [Konferansepresentasjon]. Lusekonferansen 2024, Trondheim <https://fhf-cdn-gdexgwgdculf5dga0.z01.azurefd.net/media/rt2dp23k/4-kristin-ottesen-havet.pdf>
- Pereira, T. D., Tabris, N., Matsliah, A., Turner, D. M., Li, J., Ravindranath, S., Papadoyannis, E. S., Normand, E., Deutsch, D. S., Wang, Z. Y., McKenzie-Smith, C., Mitelut, C. C., Castro, M. D., D'Uva, J., Kislin, M., Sanes, D. H., Kocher, S. D., Wang, S. S. H., Falkner, A. L. [...] & Murthy, M. (2022). SLEAP: A deep learning system for multi-animal pose tracking. *Nature Methods* 19(4), 486-495. <https://doi.org/10.1038/s41592-022-01426-1>
- Piasecki, W. (1996). The developmental stages of *Caligus elongatus* von Nordmann, 1832 (Copepoda: Caligidae). *Canadian Journal of Zoology*, 74(8), 1459-1478. <https://doi.org/10.1139/z96-161>
- Piasecki, W. & MacKinnon, B. M. (1995). Life cycle of a sea louse, *Caligus elongatus* von Nordmann, 1832 (Copepoda, Siphonostomatoida, Caligidae). *Canadian Journal of Zoology*, 73(1), 74-82. <https://doi.org/10.1139/z95-009>
- Pike, A. W., Mackenzie, K. & Roward, A. (1993a). Ultrastructure of the frontal filaments in chalimus larvae of *Caligus elongatus* and *Lepeophtheirus salmonis* from Atlantic salmon, *Salmo salar*. I G. A., Boxshall & D. Defaye (Red.), *Pathogens of Wild and Farmed Fish: Sea Lice* (99-113). Ellis Horwood.
- Pike, A. W., Nordue, A. J. & Ritchie, G. (1993b). The development of *Caligus elongatus* Nordmann from hatching to copepodid in relation to temperature. I G. A., Boxshall & D. Defaye (Red.), *Pathogens of Wild and Farmed Fish: Sea Lice* (51-60). Ellis Horwood.
- Pike, A. W. & Wadsworth, S. L. (1999). Sealice on Salmonids: Their Biology and Control. *Advances in Parasitology* 44, 234-318. [https://doi.org/10.1016/s0065-308x\(08\)60233-x](https://doi.org/10.1016/s0065-308x(08)60233-x)
- Prestbakk, B. R. (in prep.). *Overlevelse, svømmekapasitet og reinfestasjon hos mobile stadier av lakselus (Lepeophtheirus salmonis) uten vert* [Masteroppgåve, Noregs Teknisk-Naturvitenskapelige Universitet].
- Produksjonsområdeforskriften. (2017). *Forskrift om produksjonsområder for akvakultur av matfisk i sjø av laks, ørret og regnbueørret*. (FOR-2017-01-16-61). <https://lovdata.no/dokument/SF/forskrift/2017-01-16-61>
- Revie, C. W., Gettinby, G., Treasurer, J. W. & Rae, G. H. (2002). The epidemiology of the sea louse, *Caligus elongatus* Nordmann, in marine aquaculture of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Scotland. *Journal of Fish Diseases* 25(7), 391-399. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2761.2002.00388.x>
- Rodger, H., Herrero, A. & Matthews, C. (2022). Pathologies associated with sea lice. I J. Treasurer, I. Bricknell & J. Bron (Red.), *Sea Lice Biology and Control* (134-149). 5M Books. <https://doi.org/10.52517/9781789182194>
- Roth, B., Grimsbø, E., Slinde, E., Foss, A., Stien, L. H. & Nortvedt, R. (2012). Crowding, pumping and stunning of Atlantic salmon, the subsequent effect on pH and rigor mortis. *Aquaculture* 326-329, 178-180. <http://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.11.005>
- Sandvik, A. D., Asplin, L. & Skardhamar J. (2019). *Modellering av smittsomme lakseluslarver-Bakgrunnsdata for Havforskningsinstituttets modellprodukt til Trafikklyssystemet* (Rapport fra havforskningen 2019-53.). Havforskningsinstituttet. <https://www.hi.no/hi/nettrapporter/rapport-fra-havforskningen-2019-53>
- Schram, T. A. (2004). Practical identification of pelagic sea larvae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84(1), 103-110. <https://doi.org/10.1017/S0025315404008963h>
- SLEAP Developers. (2024, 15.04.24). *Analysis examples*. Sleep.ai. https://sleep.ai/notebooks/Analysis_examples.html

- Sommerset, I., Wiik-Nielsen, J., De Oliveira, V. H. S., Moldal, T., Bornø, G., Haukaas, A. & Brun, E. (2023). *Fiskehelserapporten 2022* (Rapportserie nr. 5a/2023.). Veterinærinstituttet. <https://www.vetinst.no/rapporter-og-publikasjoner/rapporter/2023/fiskehelserapporten-2022>
- Sommerset, I., Wiik-Nielsen, J., Moldal, T., De Oliviera, V. H. S., Svendsen, J. C., Haukaas, A. & Brun, E. (2024). *Fiskehelserapporten 2023* (Rapportserie nr. 8a/2024.). Veterinærinstituttet. <https://www.vetinst.no/rapporter-og-publikasjoner/rapporter/2024/fiskehelserapporten-2023>
- Todd, C. D., Whyte, B. D. M., MacLean, J. C. & Walker, A. M. (2006). Ectoparasitic sea lice (*Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus*) infestations of wild, adult, one sea-winter Atlantic salmon *Salmo salar* returning to Scotland. *Marine Ecology Progress Series* 328, 183-193. <https://doi.org/10.3354/meps328183>
- Treasurer, J. W., Bricknell, I. & Bron, J. (2022). Introduction: a developing industry and the threat of sea lice. I J. Treasurer, I. Bricknell & J. Bron (Red.), *Sea Lice Biology and Control* (3-12). 5M Books. <https://doi.org/10.52517/9781789182194>
- Treasurer, J. W. & Pope, J. A. (2000). Selection of host sample number and design of monitoring programme for ectoparasitic sea lice (Copepoda: Caligidae) on farmed Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Aquaculture* 187, 247-260. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(00\)00309-4](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(00)00309-4)
- Uglem, I., Dempster, T., Bjørn, P. A., Sanchez-Jerez, P. & Økland, F. (2009). High connectivity of salmon farms revealed by aggregation, residence and repeated movements of wild fish among farms. *Marine Ecology Progress Series* 384, 251-260. <https://doi.org/10.3354/meps08001>
- Uglem, I., Karlsen, Ø., Sanchez-Jerez, P. & Sæther, B.-S. (2014). Impacts of wild fishes attracted to open-cage salmonid farms in Norway. *Aquaculture Environmental Interactions*, 6, 91-103. <https://doi.org/10.3354/aei00112>.
- United Nations. (2019). *The world population prospects 2019: Highlights*. https://population.un.org/wpp/Publications/Files/WPP2019_Highlights.pdf.
- Wiese, R. J. & Willis, K. (2004). Calculation of longevity and life expectancy in captive elephants. *Zoo Biology* 23(4), 365-373. <https://doi.org/10.1002/zoo.20011>
- Øines, Ø. & Heuch, P. A. (2005). Identification of sea louse species of the genus *Caligus* using mtDNA. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85(1), 73-79. <https://doi.org/10.1017/S0025315405010854h>
- Øines, Ø., Simonsen, J. H., Knutsen, J. A. & Heuch, P. A. (2006). Host preference of adult *Caligus elongatus* Nordmann in the laboratory and its implications for Atlantic cod aquaculture. *Journal of Fish Diseases*, 29(3), 167-174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2006.00702.x>

