



Smitta av BKD hos och mellan odlad och vild fisk

Transmission of BKD between and within farmed and wild fish

Xenia Vincze

Självständigt arbete • 15 hp
Sveriges lantbruksuniversitet, SLU
Institutionen för husdjurens utfodring och vård
Agronomprogrammet - husdjur
Uppsala 2022



Smitta av BKD mellan och inom odlad och vild fisk

Transmission of BKD between and within farmed and wild fish

Xenia Vincze

Handledare: Hanna Carlberg, Sveriges lantbruksuniversitet, institutionen för husdjurens utfodring och vård

Examinator: Anders Kiessling, Sveriges lantbruksuniversitet, institutionen för husdjurens utfodring och vård

Omfattning: 15 hp

Nivå och fördjupning: Grundnivå, G2E)

Kurstitel: Självständigt arbete i husdjursvetenskap, G2E

Kurskod: EX0865

Program/utbildning: Agronomprogrammet - husdjur

Kursansvarig inst.: Institutionen för husdjurens utfodring och vård

Utgivningsort: Uppsala

Utgivningsår: 2022

Omslagsbild: Fish by Bill Abbott (CC BY-SA 2.0)

Upphovsrätt: Alla bilder används med upphovspersonens tillstånd.

Nyckelord: BKD, bakteriell njurinflammation, Renibacterium salmoninarum, horisontell överföring, vertikal överföring, påverkan, vild och odlad fisk

Sveriges lantbruksuniversitet

Fakulteten för veterinärmedicin och husdjursvetenskap

Institutionen för husdjurens utfodring och vård

Publicering och arkivering

Godkända självständiga arbeten (examensarbeten) vid SLU publiceras elektroniskt. Som student äger du upphovsrätten till ditt arbete och behöver godkänna publiceringen. Om du kryssar i **JA**, så kommer fulltexten (pdf-filen) och metadata bli synliga och sökbara på internet. Om du kryssar i **NEJ**, kommer endast metadata och sammanfattning bli synliga och sökbara. Även om du inte publicerar fulltexten kommer den arkiveras digitalt. Om fler än en person har skrivit arbetet gäller krysset för samtliga författare. Läs om SLU:s publiceringsavtal här:

- <https://www.slu.se/site/bibliotek/publicera-och-analysera/registrera-och-publicera/avtal-for-publicering/>.

JA, jag/vi ger härmed min/vår tillåtelse till att föreliggande arbete publiceras enligt SLU:s avtal om överlåtelse av rätt att publicera verk.

NEJ, jag/vi ger inte min/vår tillåtelse att publicera fulltexten av föreliggande arbete. Arbetet laddas dock upp för arkivering och metadata och sammanfattning blir synliga och sökbara.

Sammanfattning

Bakteriell njurinflammation, BKD, är en sjukdom som ger upphov till förluster inom vattenbruksbranschen. Sjukdomen orsakas av bakterien *Renibacterium salmoninarum* där den mest karakteristiska symptomen är nedsatt immunförsvar samt förändringar i vävnader, främst njurarna. Syftet med denna litteraturstudie är att sammanställa befintlig information kring smittvägar samt påverkan på vild och odlad fisk av sjukdomen. BKD förekommer främst hos laxartade fiskar (*Salmonidae*) men även andra arter har visat sig utgöra potentiella reservoarer för bakterien, vilket kan bidra till nya och fler smittvägar än vad man tidigare trott. Sjukdomen smittas såväl horisontellt som vertikalt där mänsklig aktivitet är en viktig bidragande faktor till den horisontella smittvägen. Olika miljöfaktorer har visat sig påverka smittspridningen. Även fast bakterien muterar långsamt är den svårdiagnostiserad och det finns i dagsläget inte något effektivt vaccin mot sjukdomen. *Renibacterium s.* överlever en viss tid i sediment och kan spridas via vatten. Beroende på om infekterade fiskar utsöndrar bakterier motsvarande den minsta infektionsdosen som krävs för utveckling av sjukdom finns det möjlighet till spridning hos och mellan odlade och vilda bestånd. Dödlighet kan uppstå till följd av insjuknande men även av sekundära faktorer såsom stress och predation. Forskning visar även att vattentemperaturen har betydelse vid utveckling av sjukdom. Denna litteraturstudie visar att det finns utrymme för vidare forskning gällande påverkan på främst vild men även odlad fisk och potentiella smittvägar som kan ha en betydande roll för olika näringsvävar samt sjukdomsekologi.

Nyckelord: BKD, bakteriell njurinflammation, *Renibacterium salmoninarum*, horisontell överföring, vertikal överföring, påverkan, vild och odlad fisk, vattenbruk

Abstract

Bacterial kidney disease, BKD, is a disease that causes losses for the aquaculture industry. The disease is caused by the bacterium *Renibacterium salmoninarum*, where the most characteristic symptom is a weakened immune system and the bacterium causes changes in tissues, mainly the kidney. The purpose of this literature study is to compile existing information on transmission routes and the impact of the disease in wild and farmed fish. BKD occurs mainly in salmonids (*Salmonidae*), but other species are potential reservoirs of the bacterium and can contribute to new transmission routes than previously considered. The disease is transmitted horizontally and vertically, where human activity is an important contributing factor to the horizontal transmission route. Various environmental factors have been shown to affect the spread of infection. Even though the bacterium mutates slowly, it is difficult to diagnose and there is currently no efficient vaccine against the disease. *Renibacterium s.* survives during a limited time periods in sediments and can also spread via water. Depending on whether infected fish shed bacteria corresponding to the minimum infectious dose required for the development of the disease, there is a possibility of spreading between and within farmed and wild populations. Mortality may occur as a result of infection, but illness can also be associated with secondary factors such as increased stress and vulnerability for predation. Research has also shown that water temperature is important in the development of disease. This literature study shows that there is room for further research regarding the impact on mainly wild but also farmed fish and potential routes of infection that may have a role in the food web and disease ecology.

Keywords: BKD, bacterial kidney disease, *Renibacterium salmoninarum*, horizontal and vertical transmission, impact on wild and farmed fish, aquaculture

Innehållsförteckning

1.	Inledning	7
2.	BKD	9
2.1	Renibacterium salmoninarum	9
2.1.1	Diagnostik	10
3.	Smittvägar	11
3.1	Historia	11
3.2	Horisontell överföring	11
3.2.1	Miljö.....	12
3.3	Vertikal överföring	13
3.3.1	Gallring.....	13
3.4	Reservoarer och vektorer	14
4.	Påverkan	15
4.1	Stress	15
4.2	Predation.....	15
4.3	Vattentemperatur	16
4.4	Mottaglighet.....	17
4.5	Förekomst och påverkan	17
5.	Diskussion	20
5.1	Slutsats	21
	Referenser	23

1. Inledning

Den globala fiskproduktionen ökar, år 2018 beräknades den att uppnå närmare 180 miljoner ton till humankonsumtion. Den odlade fisken står för 52% av den humana fiskkonsumtionen medan resten kommer från vildfångad fisk (FAO 2020). FN:s livsmedels- och jordbruksorganisations (FAO) mål är att motverka hunger och fattigdom samtidigt som befolkningen ökar. Akvakultur har en stor potential att bidra till en ökad tillgång på vattenbruksprodukter. En intensifiering av produktionen kan leda till negativa effekter, så som krav på ökad djurtäthet samt flera geografiska odlingsområden, som har en påverkan på miljön och på djurvälståndet. Med ökad djurtäthet samt förflyttning av fisk mellan odlingsplatser ökar risken för spridning av sjukdomar. Förekomsten av sjukdomar inom vattenbruket ger ekonomiska förluster samt försämrad djurvälståndet (Munro & Wallace 2012; FAO 2020).

Bakteriell njurinflammation (bacterial kidney disease; BKD) påträffas bland vilda och odlade fiskar. Det är en smittsam sjukdom som förekommer främst hos laxfiskar (*Salmonidae*) (Wiens 2011) men sjukdomen har även påvisats hos andra arter (Wiens 2011; Byford et al. 2020; Delghandi et al. 2020). BKD rapporterades första gången år 1930 hos vild atlantlax (*Salmo salar*) i Skottland (Belding & Merrill 1935) och har sedan dess spridit sig till åtminstone Japan, Syd- och Nordamerika samt resten av Europa (Delghandi et al. 2020). I Sverige påvisades BKD för första gången år 1985 och det har utförts periodvisa analyser för att spåra smittan från slutet av 1980-talet (SVA 2019). Det finns många olika riskfaktorer som kan påverka ett BKD-utbrott. Dessa inkluderar låga nivåer av löst syre i vatten, föroreningar samt otillräcklig utfodring (Larson et al. 2020). Dessutom kan stress under förflyttning eller hantering vara bidragande faktorer till utbrott av sjukdom eller öka dödligheten, liksom stress orsakad av temperaturförändringar (Boerlage et al. 2018).

BKD orsakas av bakterien *Renibacterium salmoninarum*. Bakterien ger systematisk, kronisk samt granulomatös infektion (Delghandi et al. 2020). En kronisk granulomatös infektion ger vätskefyllda vita blåsor på muskulaturen genom huden samt blödningar på fiskens sidor (Grayson et al. 2002). Sjukdomen karakteriseras även av svälld njure, hjärta, mjälte samt lever. BKD kan förekomma latent hos fiskarna under längre perioder i samband med lägre temperaturer. Fiskarna kan smittas under hela deras livstid men högst dödlighet förekommer

bland unga laxfiskar från 6 till 12 månaders ålder samt innan lekperioden (Delghandi *et al.* 2020).

Bakterien kan överföras både horisontellt och vertikalt. *Renibacterium s.* har en unik förmåga till att sprida sig från infekterad hona till avkomma genom vertikal överföring i ägget. Den horisontella överföringen sker från fisk till fisk via fekalier, kontaminerat vatten och från fisk med påvisad sjukdom (Wiens 2011). Det är många olika faktorer som kan påverka spridningen av bakterien samt utvecklingen av sjukdomen bland annat geografisk plats, ekosystem, foder, transport, art, ålder och storlek på fisken (Delghandi *et al.* 2020).

Syftet med denna litteraturstudie är att sammanställa befintlig litteratur kring smittvägar samt påverkan på vild och odlad fisk av sjukdomen BKD. Sådan information kan i sin tur användas för att i ett senare skede kunna dra slutsatser kring behov av vidare studier eller ge rekommendationer rörande rutiner för att förhindra smitta och förslag på eventuella skyddsåtgärder som kan vidtas. Frågeställningarna för detta arbete är följande: Hur sker överföringen av sjukdomen hos och mellan odlad och vild fisk? Vilken påverkan har BKD på vild och odlad fisk?

2. BKD

BKD är en kronisk sjukdom som vanligtvis förknippas med låg men kontinuerlig dödlighet vilket försvårar diagnostiken. Fiskar med synliga symptom förlorar jämvikt och uppvisar oregelbundet simbeteende. Andra tecken på infektion kan vara exoftalmus, utstående ögonglober i samband med ögonskador. Ytterligare symptom kan vara blåsor på epidermis med vit eller gulaktig blödningsvätska (Evenden *et al.* 1993), blödningar runt fenorna och sidolinjen (Richards *et al.* 2017), missfärgning av huden, mörkare pigmentering, svullnad i buken, blekta gälar som tyder på anemi samt störningar på hornhinnan. Enstaka infekterade vuxna fiskar visar bukutslag (Plumb 2017).

Inre tecken omfattar svullnad av njure, hjärta, mjälte och lever med kräm vita och gråaktiga granulomatösa förändringar i vävnader exempelvis i och runt njurarna innehållande leukocyter, bakterier och vävnadsceller. Fisk som hålls i låga temperaturer har påvisat vätskeansamling i bukålan vilket tyder på en mer kronisk förekomst av sjukdomen (Evenden *et al.* 1993). Dessutom har hjärnskador rapporterats från flera arter efter angrepp på det centrala nervsystemet (Plumb 2017).

2.1 *Renibacterium salmoninarum*

Bakterien *Renibacterium s.* ger upphov till sjukdomen BKD. Det är en orörlig, liten, icke-sporbildande, icke-syrafast, aerob gram-positiv bakterie utan kapsel. Den uppvisar en unik cellväggssammansättning och tillhör därför sitt eget släkte där den utgör den enda arten (Purcell *et al.* 2016). En viktig egenskap hos bakterien är dess unika förmåga att invadera värdcellen och överleva intracellulärt inom makrofager (Wiens 2011). Denna förmåga gör att det är svårt att utveckla effektiva vaccin. *Renibacterium s.* är en kallvattenpatogen och är mest aktiv vid temperaturer under 15°C (Delghandi *et al.* 2020). Infektionen är komplex och vanligtvis långvarig. Dödlighet är bara en av de möjliga konsekvenserna av en ihållande infektion (Purcell *et al.* 2016).

2.1.1 Diagnostik

Det kan ta upp till 20 veckor att odla *Renibacterium s.* på laboratorium vilket gör det svårt att uppvisa närvaro av den långsamväxande bakterien vid misstänkt BKD utbrott (Delghandi *et al.* 2020). Immunologiska och molekylärbiologiska metoder har utvecklats för att effektivt kunna konstatera *Renibacterium s.* (Pascho *et al.* 2002). Vertikal överföring kan förebyggas genom provtagning av avelsdjur. De snabbaste, mest effektiva och pålitliga metoderna som används för detektering av bakterien är realtids-polymeraskedjereaktion (rPCR) samt enzymkopplad immunabsorberande analys (ELISA). Med hjälp av realtids-PCR kan man kopiera DNA från bakterien och därmed påvisa närvaro av bakterien. Vidare kan ELISA-metoden påvisa antigener som ger en bild av sjukdomsutvecklingen hos fiskarna med hjälp av den mest karakteristiska virulensfaktorn för bakterien, p57 (Laurin *et al.* 2019). En virulensfaktor är den komponent hos patogenen som avgör i vilken omfattning den kan orsaka sjukdom (Coady *et al.* 2006). Snabb diagnostik möjliggör särskiljning av smittade fiskar vilket är positivt ur ekonomisk såväl som djurvälståndssynpunkt och minskar risken för spridning (Roberts 2012).

3. Smittvägar

3.1 Historia

Polymorfism, variationer inom samma art, har en låg förekomst hos *Renibacterium s.* Bakterien uppvisar en låg hastighet av förändring inom olika genetiska linjer (Brynildsrud *et al.* 2014). Brynildsrud *et al.* (2014) har undersökt den historiska och geografiska spridningen av *Renibacterium s.* I studien togs det prover från harr (*Thymallus thymallus*), bäckröding (*Salvenius fontinalis*), atlantlax (*Salmo salar*), regnbågslax (*Oncorhynchus mykiss*) samt ytterligare arter från släktet ” *Oncorhynchus spp.* ”. Bakterierna i proven var nästan genetiskt identiska vilket tyder på en fri överföring mellan arter. Studien påvisar även en global spridning av bakterien som pågått under en längre tid. Författarna identifierade två huvudlinjer av bakterien (Brynildsrud *et al.* 2014). Linje 1 hade en låg variation vilket tyder på snabb en geografisk och ekologisk spridning genom flertalet hav och arter av laxfiskar. Spridningen har gynnats av mänskliga aktiviteter under de senaste 150 åren genom en global handel av rom samt levande laxfiskar (Brynildsrud *et al.* 2014). Ett sjukdomsutbrott under tidigt 1980-tal i Norge härstammade från linje 2. Föräldragenerationen baserades under denna tidpunkt på vildfångad atlantlax vilket trots har varit orsaken till sjukdomsutbrott i odlingen (Johansen *et al.* 2011).

3.2 Horisontell överföring

Antropogena aktiviteter som exempelvis transport, förflyttning av utrustning och fiskar, överföring via miljön genom exempelvis vatten, vilda fiskar, utsättningar eller rymlingar är exempel på horisontella smittvägar. En hög interaktion mellan odlingar innebär en större risk för sjukdomsutbredning. Rommen produceras på eller flyttas till kläckerier för uppfödning av yngel som sedan kan flyttas återigen för vidare tillväxt fram till slakt (Plarre *et al.* 2012). Enligt Murray *et al.* (2012) är transport av levande fisk direkt kopplad till spridningen av BKD hos laxfiskar där färdmedel såsom båtar och lastbilar är potentiella riskfaktorer om desinfektionen brister. Enligt Schreck *et al.* (2006) är många av fiskarna som sätts ut från kompensationsodlingar samt unga laxfiskar som sätts ut i havsvatten bärare av

patogenen, vilket gör att risken för sjukdomsutbrott ökar. Genom att övervaka sjukdomen i sötvatten innan fiskarna flyttar vidare till saltvatten kan risken för spridningen till vilda populationer minska på vissa platser (Wallace *et al.* 2016). Författaren menar vidare att hög biosäkerhet, sjukdomsövervakning samt utgallring av infekterade fiskar i sötvatten ökar möjligheten för att tidigt upptäcka sjukdom. Vild fisk har observerats tillbringa avsevärd tid runt en odling innan de flyttar till en annan, möjligen över avstånd på flera kilometer (Uglem *et al.* 2009) där förrymda fiskar från odlingar uppvisar samma beteende (Murray *et al.* 2012). Detta kan öka risken för spridning av patogener mellan anläggningar. Förflyttning av kontaminerad utrustning såsom båtar och fiskeredskap ökar även risken för spridning av bakterien (Murray *et al.* 2012).

Den horisontella smittspridningen påverkas av bakterieutsöndringen från infekterade fiskar samt minsta infektionsdosen (Murray *et al.* 2012). McKibben & Pascho (1999) undersökte minsta infektionsdos för att möjliggöra smitta och kom fram till att det behövdes 7×10^2 Rs/ ml under 24h för kungslax (*Oncorhynchus tshawytscha*) för utveckling av infektion. Den sannolikt förhöjda bakterieutsöndringen under klinisk sjukdom (Gregory *et al.* 2009) medför en ökad överföring från en odling med konstaterad BKD till skillnad från en odling med subklinisk infektion av *Renibacterium s.* (Murray *et al.* 2012).

3.2.1 Miljö

Hydrodynamisk, överföring genom vätska, är en potentiell smittväg för *Renibacterium s.* Horisontell överföring förekommer via direktkontakt med skinn eller ögon, med hjälp av vatten och via konsumtion av fekala material. (Murray *et al.* 2012). Den horisontella överföringen via vatten anses vara begränsad eftersom *Renibacterium s.* överlever högst en vecka utanför värdjuret (Murray *et al.* 2012; Delghandi *et al.* 2020). Austin & Rayment (1985) fann att 10% av bakterierna dog per timme efter fyra dagar i sötvatten medan Balfry *et al.* (1996) fann att 60% av bakterierna dog per timme efter åtta timmar i havsvatten. Dessa resultat tyder på en hög dödlighet i jämförelse med andra patogener. Ovanstående studier har även visat att dödligheten i sterila och filtrerade vatten är ännu högre. Många andra patogener har i stället en högre dödlighet när de är bundna till partiklar jämfört med om de förekommer fritt i vattenmassan (Murray *et al.* 2012). Murray *et al.* (2012) har därav dragit slutsatsen att *Renibacterium s.* borde överleva längre bundet till fekalier än fritt i vatten. Austin & Rayment (1985) undersökte bakteriens överlevnad och fann att den överlevde upp till 21 dagar bundet till sediment och fekala material. Byford *et al.* (2020) fann en hög prevalens av *Renibacterium s.* hos bottenlevande icke-laxartade fiskarter vilket tyder på att sediment kan ha en hög koncentration av bakterien som utsöndrades av infekterade fiskar. En svensk studie

från Persson *et al.* (2022) indikerar att *Renibacterium s.* i sediment kan vara direkt kopplat till ett pågående BKD-utbrott då de undersökta odlingsplatserna där BKD påvisats var fria från bakterien efter tre månader.

3.3 Vertikal överföring

Vertikal överföring av *Renibacterium s.* är vanligt förekommande hos odlad fisk och anses vara den vanligaste smittvägen bland vilda fiskar (Evenden *et al.* 1993). En tidig studie av Evelyn *et al.* (1986) visar att infekterad rom ger infekterad avkomma och vidare ger upphov till infektion mellan andra individer via horisontell överföring. Om rommen utsätts för *Renibacterium s.* antigener innan befruktning kommer fiskens förmåga att motstå infektion i senare skede vara sämre (Evelyn *et al.* 1984). Bakterien tar sig in i rommen via mikropylen, poren på äggets yttersta membran, eller via cirkulationssystemet hos den könsmogna fiskhonan innan ägglossningen (Evelyn *et al.* 1984). Därför elimineras inte bakterien via ytdesinfektion (Delghandi *et al.* 2020).

Andelen infekterad rom från honan är vanligtvis låg (5–15%) och äggen innehåller få *Renibacterium s.*-celler (Evelyn *et al.* 1986). Evelyn *et al.* (1986) drar slutsatsen att rom från kraftigt infekterade honor innehåller höga nivåer av lösliga *Renibacterium s.* antigener även fast andelen infekterade ägg fortfarande är låg. Samma studie påvisades att hanen har en obetydlig roll i den vertikala överföringen. Evelyn *et al.* (1986) menar att tidigare studier visat att befruktning med infekterad sperma inte ger infekterade ägg trots att sperman innehöll samma mängd bakterier som gav upphov till infektion via ovarievätskan.

3.3.1 Gallring

Den vertikala överföringen kan reduceras via injektion med erymicin hos infekterade fiskar. Den reducerar effektivt *Renibacterium s.* under detekterbara nivåer men eliminerar den inte vilket gör att den vertikala överföringen förekommer trots behandling (Fetherman *et al.* 2020). Då varken vaccinering eller behandling bekämpar bakterien, genomförs främst gallring av ägg från infekterade fiskar (Delghandi *et al.* 2020). Metoden ger möjlighet till att reducera det totala antalet djur som gallras bort, då detta tillvägagångssätt drar stor nytta av användningen av icke-dödliga provtagningstekniker som exempelvis ELISA (Delghandi *et al.* 2020). En pilotstudie från Island visade att prevalensen av positiva avelsdjur minskade från 35% till 2% under en sex-års period genom systematisk utgallring (Guðmundsdóttir *et al.* 2000).

3.4 Reservoar och vektorer

Näringsväven och ekologiska samspel spelar en viktig roll i sjukdomsekologi (Getz 2009). Genom att undersöka fiskars beteende kan man därmed få en ökad förståelse för hur sjukdomar kan överföras samt vikten av miljöreservoarer. Reservoar agerar som bärare av sjukdomen utan att själva uppvisa symptom. Evelyn *et al.* (1984) menar att fiskar som har utsatts för *Renibacterium s.* antigener innan befruktning har en större sannolikhet för att agera som reservoar av sjukdomen. Däremot är det högst osannolikt att värddjur som inte har en medfödd mottaglighet för patogenen blir en potentiell reservoar (Byford *et al.* 2020).

Även fast BKD är mest känd som en sjukdom hos laxfiskar, har infektion rapporterats i några fiskarter som ej är laxfisk, exempelvis ayu (*Plecoglossus altivelis*) (Murray *et al.* 2012). Kent *et al.* (1998) fann *Renibacterium s.* hos stillahavskummel (*Merluccius productus*) i marina vatten. Bakterien har även isolerats och identifierats hos flundra (*Limanda Herzensteini*) som har fångats från havskassar med silverlax (*Oncorhynchus kisutch*) i Japan (Delghandi *et al.* 2020). Byford *et al.* (2020) fann i en nyligen genomförd studie tio olika fiskarter infekterade med *Renibacterium s.* vilket tyder på ett bredare värddurval än tidigare rapporterat. Enligt Byford *et al.* (2020) har däremot fiskar som inte är laxfisk ett mildare sjukdomsförlopp utan några klassiska kliniska infektioner (Byford *et al.* 2020). Blåmusslor (*Mytilus edulis*) kan filtrera ut *Renibacterium s.* ur havsvatten och kan därmed vara en potentiell reservoar i laxodlingar. På liknande sätt har kammusslor (*Patinopecten yessoensis*) visat sig bära på bakterierna. Artificiell infektion har också utförts hos flertalet arter som exempelvis stillahavssill (*Clupea harengus pallasi*) (Murray *et al.* 2012). Även laxlus (*Lepeophtheirus salmonis*) har misstänkts agera som en vektor, detta har dock inte bekräftats även om laxlusbekämpning är känd att ha en betydande positiv inverkan genom en minskad förekomst av BKD (Delghandi *et al.* 2020).

4. Påverkan

4.1 Stress

Stress påverkar sjukdomsresistens, stressade fiskar är därför mer mottagliga för BKD. Odlad fisk utsätts för situationer som kan vara stressande, exempelvis hantering vid transport eller sortering (Barton 2002). Stress förekommer också naturligt, exempelvis smoltifieringen av lax, då fisken förbereder sig inför nästa livsstadie vilket inkluderar förflyttning från söt- till saltvatten vilket orsakar en naturlig stressreaktion (Maule *et al.* 1989). I studie av Larson *et al.* (2020) undersöktes effekten av beståndstäthet och nutrition på prevalensen av *Renibacterium s.* hos odlad kungslax. Författarnas slutsats är att fiskar som hanterades och inte fick tillräckligt med mat blev stressade varvid mottagligheten för sjukdomen ökade. Den immunedsättande förmågan av *Renibacterium s.* ökar även mottagligheten av sekundära infektioner från andra patogener (Delghandi *et al.* 2020). Schreck *et al.* (2006) menar att BKD kan vara en kronisk stressfaktor som äventyrar kroppens osmoreglering samt ökar den totala dödligheten och sårbarheten för predation hos unga kungslaxar (Schreck *et al.* 2006).

4.2 Predation

En studie av Mesa *et al.* (1998) visar att fiskar med BKD är mer sårbara för predation eftersom det nedsatta immunförsvaret ger mindre utrymme för att undvika predatorer. Författarna menar att det kan förklara varför höga infektionsnivåer är relativt sällsynta hos vilda laxfiskar då sannolikheten att de redan har blivit utsatta för predation är hög. Sjukdomar kan även ge upphov till beteendeförändringar vilka i sin tur ökar risken för predation. Detta studerades av Mesa *et al.* (1998) där de inte fann några uppenbara skillnader i beteende mellan fiskar infekterade med *Renibacterium S.* och kontrollgruppen. Samma studie visar även att infekterade fiskar med måttliga samt höga infektionsnivåer av bakterien var mer sårbara för predation i det vilda där ca 65 % av fiskarna som släpptes ut utsattes för predation hade en pågående infektion av *Renibacterium s.* En studie av Schreck *et al.* (2006) fann att 7 av 8 (88%) kungslaxar i tidigt livsstadium som blev

tagna av skrântärnor i Columbiafloden hade en förekomst av *Renibacterium s.* Författarnas slutsats är att BKD ökar sårbarheten för predation, däremot är det baserat på få individer. Dödlighet förknippat med BKD anses därmed inte enbart bero på sjukdomen utan även sekundära faktorer som ökad risk för predation (Schreck *et al.* 2006).

4.3 Vattentemperatur

Många faktorer påverkar infektionsgraden hos fiskar. Vattentemperatur rankas som en av de viktigaste på grund av dess starka inverkan på replikationshastigheten för patogenen. Den har även en påverkan på fiskens fysiologi, inklusive immunförsvaret (Brett 1956). Det flesta sjukdomsutbrott har dokumenterats vid 8-18°C (Purcell *et al.* 2016) relaterat till sjunkande vattentemperatur (Jones *et al.* 2007; Austin & Austin 2016) samt vid stigande vattentemperatur (Snieszko & Griffin 1955; Sanders *et al.* 1978; Pascho *et al.* 1991; Purcell *et al.* 2016). Det har även påvisats en eventuell värdberoende temperaturkänslighet vilket indikerar att mottagligheten är individuell snarare än artspecifik (Sanders *et al.* 1978). En plötslig men ej dödlig temperaturförändring kan framkalla en stressreaktion som medför en förändring av både medfödd och adaptiv immunitet vilket påverkar deras mottaglighet för sjukdomar (Purcell *et al.* 2016).

En minskad dödlighet under sommarhalvåret kan förklaras med att fiskar har svårare att aktivera sitt adaptiva immunförsvaret i kallare temperaturer jämfört med varmare samtidigt som bakterietillväxten hämmas av varma temperaturer (Alcorn *et al.* 2002). En temperatur på 8°C är tillräckligt lågt för att kungslaxen ska få ett försämrat immunförsvaret men inte tillräckligt lågt för att inhibera replikeringen och risken för etablering av *Renibacterium s* (Sanders *et al.* 1978) där Purcell *et al.* (2016) fann en högre dödlighet associerat med BKD vid denna temperatur. Sanders *et al.* (1978) studerade silverlax samt regnbågslax och fann högst dödlighet mellan 7°C och 12°C.

I en studie av Jones *et al.* (2007) påträffades däremot att tjurröding (*Salvenius confluentus*), kanadaröding (*Salvenius namaycush*), regnbågslax samt bäckröding konsekvent hade högre BKD-associerad dödlighet vid 15°C jämfört med 9°C, vilket tyder på att varmare vatten ökar risken för BKD-dödlighet. Studien från Purcell *et al.* (2014) utförd på kungslax påvisade inga skillnader i total dödlighet med varierande vattentemperatur. Däremot hade fiskar som undersöktes i kallare vatten ett snabbare sjukdomsförlopp där fiskarna dog tidigare under den studerade perioden (Purcell *et al.* 2014) vilket även har varit förekommande i andra studier (Sanders *et al.* 1978; Jones *et al.* 2007; Purcell *et al.* 2016).

4.4 Mottaglighet

Tidigare studier har visat variation av mottaglighet för smitta inom arter vilket Brynildsrud *et al.* (2014) tror beror på sjukdomsvärden samt miljöfaktorer snarare än genetisk variation hos bakterien. Infektionsgraden kan även bero på genetiska skillnader inom fiskpopulationer (Mesa *et al.* 1999). Resultat från en studie av Evelyn *et al.* (1984) tyder på en mycket varierande immunrespons hos fiskar inom samma bestånd där avkommor från infekterade avelsfiskar kan förväntas vara mer mottagliga för infektion än avkommor från friska honor. Enligt Persson *et al.* (2022) är det mest känsliga vilda arterna för infektion röding och atlantlax baserat på observationer från opublicerade data från 1980-talet. Däremot har andra studier rapporterat en lägre mottaglighet hos atlantlax i jämförelse med andra arter (Wiens 2011; Delghandi *et al.* 2020). Regnbågslax är infektionsbenägen men relativt motståndskraftig (Sanders *et al.* 1978; Wiens 2011). Däremot tyder studier på att andra arter från släktet *Oncorhynchus* som exempelvis puckellax (*oncorhynchus gorguscha*), indianlax (*Ocorhynchus nerka*) och kungslax har en högre mottaglighet för sjukdomen (Delghandi *et al.* 2020). Havsöring (*Salmo trutta*) är mer resistent mot sjukdomsutveckling, medan harr och sik (*Coregonus laveretus*) är dåligt studerade (Chambers *et al.* 2008).

4.5 Förekomst och påverkan

Evenden *et al.* (1993) hävdar att BKD kan orsaka upp till 80 % respektive 40% förlust bland odlade bestånd från släktet *Oncorhynchus* och atlantlax. Faisal *et al.* (2010) undersökte förekomsten av *Renibacterium s.* hos vild kungslax och silverlax i Michigan. Det fångades in 371 fiskar där 82,2 % hade en prevalens av bakterien varav 19,1% hade kliniska symptom. Elliott *et al.* (1997) fann att 86% av alla förrymda, och åter infångade, kungslaxar i ett tidigt livsstadie hade antigener, däremot visade inte alla symptom vilket tyder på att fiskar med en svår infektion dog innan de fångades in. Persson *et al.* (2022) fann att 52 av 1058 (4,9%) vilda fiskar som fångades in från fyra olika svenska vattendrag där smitta har konstaterats på odlingar hade antigener mot bakterien. 50 av fiskarna som testade positivt för bakterien fångades in från Ljungan, där 43 av fiskarna var sik. Faisal *et al.* (2010) fann även bakterien hos flertalet arter från kläckerier, bland annat regnbåge, bäckröding och havsöring där 83,3 % av bäckrödingen från Iron River hade förekomst av bakterien. Totalt hos de undersökta arterna från kläckerierna var förekomsten 31,5%. Förekomsten av bakterien hos avelsdjur var högre där de sammanlagda avelsdjuren hade en förekomst på 68% av *Renibacterium s.* (Faisal *et al.* 2010). Murray *et al.* (2012) undersökte 268 regnbågslaxar som hade rymt varav tre påvisade antigener från *Renibacterium s.* med PCR test. Då fiskarnas ursprung

var okänt (odlad eller vild) kunde inga slutsatser dras kring infektionsorsak (Murray *et al.* 2012).

5. Diskussion

BKD är en välkänd och relativt väl studerad sjukdom. *Renibacterium s.*, den verksamma sjukdomsfaktorn är komplex och har en förmåga att sprida sig horisontellt såväl som vertikalt (Delghandi *et al.* 2020). Det har gjorts flertalet studier på den horisontella smittvägen och hur smittspridningen sker. Information om möjliga smittvägar och eventuella reservoarer öppnar upp för nya frågeställningar samt vidare forskning. Mänsklig aktivitet relaterat till sportfiske, transport av båtar mellan olika vatten, fiskeredskap, utsättningar samt nya fiskvägar kan även ha en betydande roll i smittspridningen, vilket är svårt att undersöka men är viktigt att ha i åtanke. Studier på huruvida bakterien överlever utan värdjur i miljön tyder på att den har en högre överlevnad bundet till sediment och partiklar än fritt i vatten. Resultaten kan användas för vidare studier för att ta reda på möjligt avstånd som bakterien kan spridas via vattnet och huruvida det är i tillräcklig mängd för att smitta vilda bestånd. Interaktion mellan vilda fiskar och fiskar i kassodling eller odlingens närhet är dåligt studerad. Därför är robusta slutsatser kring smittspridning mellan vild och odlad fisk och vice versa svåra att dra. Infektionsdosen som krävs för att utveckla sjukdom behöver även ytterligare studeras för att få en bättre bild över hur utsöndring, spridning samt interaktion påverkar vilda fiskar.

Den vertikala överföringen av bakterien förekommer hos odlad och vild fisk, där den hos vilda bestånd har visats vara den primära smittvägen (Evenden *et al.* 1993). De effektiva diagnostikmetoderna har bidragit till att bakterien snabbt kan påvisas hos individuella fiskar. På grund av risken för reservoarpopulationer av *Renibacterium s.* i det vilda är det dock inte möjligt att eliminera *Renibacterium s.* med enbart utgallring som är en väl använd metod (Wiens 2011). Enligt Delghandi *et al.* (2020) är gallringsmetoden ett bra tillvägagångssätt för att minska förekomsten av sjukdomen; den räcker dock inte för eliminering och metoden måste tillämpas tillsammans med andra metoder som vaccination och karantän för att även minska risken för den horisontella överföringen (Delghandi *et al.* 2020). Den vertikala smittvägen är därmed viktig att ta hänsyn till, den kan spela en betydande roll vid införande av sjukdom till odlingar.

Tidigare studier pekat på att BKD endast förekommer hos laxfisk. Däremot visar nyare studier att *Renibacterium s.* kan ge infektion även hos andra arter än från

familjen *Salmonidae* men utan att utveckla kliniska symptom (Delghandi *et al.* 2020). Byford *et al.* (2020) fann flertalet arter som hade en förekomst av bakterien utan kliniska symptom. Detta ger en något förändrad syn på smittvägar för sjukdomen där reservoarer kan spela en större roll än vad man tidigare har trott.

Stress är en bidragande faktor till utveckling från sub-klinisk till klinisk sjukdom (Austin & Austin 2016). Detta kan tänkas spela roll i en odlingsmiljö där stress kan uppstå. Ur ett mer långsiktigt perspektiv kan klimatförändringar beaktas, då de eventuellt kan ha en inverkan på exempelvis sjukdomsförlopp, mottaglighet och dödlighet. Mesa *et al.* (1998) visade att höga infektionsdoser ej återfanns hos vilda fiskar vilket de påstår beror på att fiskarna har utsatts för predation på grund av bakterien. Detta faktum bidrar till att det är svårt att studera samt dra slutsatser kring påverkan på vild fisk. Det behövs fler empiriska studier som undersöker hur vilda bestånd påverkas och vilken betydelse näringsvävar, mänsklig aktivitet och sjukdomsekologi har för spridningen av BKD. Det finns även ett behov av mer kunskap kring påverkan på odlade bestånd med avseende på hur produktionen påverkas.

Resultat från studier kring motståndskraft hos olika arter är motstridiga och vad som avgör skillnaden i motståndskraft är dåligt studerad. Det är svårt att tolka resultaten och dra slutsatser kring vilka arter som lättare utvecklar sjukdom då det är många olika faktorer som kan påverka huruvida motståndskraftiga de är. Resultaten från studier indikerar en skillnad mellan arter, däremot saknas det information kring den egentliga anledningen till varför vissa arter, stammar eller individer är mer mottagliga än andra. Det behövs även vidare studier kring huruvida en högre mottaglighet kan resultera i en kraftigare infektion. Studien från Brynildsrud *et al.* (2014) tyder på att det finns flera genetiska linjer av bakterien trots att den muterar långsamt. Genom vidare studier kan man undersöka huruvida den genetiska skillnaden hos bakterien kan ha påverkats av olika arters mottaglighet för bakterien och vilken betydelse den har för motståndskraften hos fiskarna.

5.1 Slutsats

Renibacterium s. är en komplex bakterie med horisontell såväl som vertikal överföringsmekanism. Bakterien har visat sig överleva en vecka utan värdjuret fritt i vattenmassan och 21 dagar bundet till sediment. Den vertikala spridningsvägen är viktig att beakta på grund av att man via bland annat utgallring kan minska risken för smitta. Såväl odlad som vild fisk drabbas av sjukdomen BKD. Bakterien har visat sig ha många reservoarer utanför familjen *Salmonidae*. Det krävs mer forskning kring smittvägar mellan reservoarer samt odlad och vild fisk för en bredare förståelse där ekologi och rörelsemönster av såväl vilda

akvatiska organismer och spridning genom mänsklig aktivitet också bör beaktas. Bakteriens immunnedsättande förmåga bidrar till en ökad dödlighet, även relaterat till sekundära faktorer såsom stress och predation. Fler studier behövs kring hur vild och odlad fisk påverkas då få studier är gjorda med otydliga och varierande resultat. Studier kring mottaglighet hos arter ger även varierande resultat vilket ger utrymme till fortsatt forskning för en bättre förståelse.

Referenser

- Alcorn, S.W., Murray, A.L. & Pascho, R.J. (2002). Effects of rearing temperature on immune functions in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Fish & Shellfish Immunology*, 12 (4), 303–334. <https://doi.org/10.1006/fsim.2001.0373>
- Austin, B. & Austin, D.A. (2016). Aerobic Gram-Positive Rods and Cocci. I: Austin, B. & Austin, D.A. (red.) *Bacterial Fish Pathogens: Disease of Farmed and Wild Fish*. Cham: Springer International Publishing, 83–160. https://doi.org/10.1007/978-3-319-32674-0_3
- Austin, B. & Rayment, J.N. (1985). Epizootiology of *Renibacterium salmoninarum*, the causal agent of bacterial kidney disease in salmonid fish. *Journal of Fish Diseases*, 8 (6), 505–509. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1985.tb00965.x>
- Balfry, S.K., Albright, Lj. & Evelyn, Tpt. (1996). Horizontal transfer of *Renibacterium salmoninarum* among farmed salmonids via the fecal-oral route. *Diseases of Aquatic Organisms*, 25 (1–2), 63–69. <https://doi.org/10.3354/dao025063>
- Barton, B.A. (2002). Stress in Fishes: A Diversity of Responses with Particular Reference to Changes in Circulating Corticosteroids1. *Integrative and Comparative Biology*, 42 (3), 517–525. <https://doi.org/10.1093/icb/42.3.517>
- Belding, D.L. & Merrill, B. (1935). A Preliminary Report upon a Hatchery Disease of the Salmonidae. *Transactions of the American Fisheries Society*, 65 (1), 76–84. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1935\)65\[76:APRUAH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1935)65[76:APRUAH]2.0.CO;2)
- Boerlage, A.S., Elghafghuf, A., Stryhn, H., Sanchez, J. & Hammell, K.L. (2018). Risk factors associated with time to first clinical case of Bacterial Kidney Disease (BKD) in farmed Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) in New Brunswick, Canada. *Preventive Veterinary Medicine*, 149, 98–106. <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2017.11.014>
- Brett, J.R. (1956). Some Principles in the Thermal Requirements of Fishes. *The Quarterly Review of Biology*, 31 (2), 75–87. <https://doi.org/10.1086/401257>
- Brynildsrud, O., Edward, J.F., Jon, B., Santiago, C.-R., Duncan, C., Una, M., Iveta, M.M., Linda, D.R., Gregory, D.W. & David, W.V.-J. (2014). Microevolution of *Renibacterium salmoninarum*: evidence for intercontinental dissemination associated with fish movements. *The ISME Journal*, 8, 746–756. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.186>
- Byford, G.J., Faisal, M., Tempelman, R.J. & Scribner, K.T. (2020). Prevalence and distribution of *Renibacterium salmoninarum* in non-salmonid fishes from Laurentian Great Lakes and inland habitats. *Journal of Great Lakes Research*, 46 (6), 1709–1715. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2020.09.014>

- Chambers, E., Gardiner, R. & Peeler, E.J. (2008). An investigation into the prevalence of *Renibacterium salmoninarum* in farmed rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), and wild fish populations in selected river catchments in England and Wales between 1998 and 2000. *Journal of Fish Diseases*, 31 (2), 89–96. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2007.00868.x>
- Coady, A.M., Murray, A.L., Elliott, D.G. & Rhodes, L.D. (2006). Both msa genes in *Renibacterium salmoninarum* are needed for full virulence in bacterial kidney disease. *Applied and Environmental Microbiology*, 72 (4), 2672–2678. <https://doi.org/10.1128/AEM.72.4.2672-2678.2006>
- Delghandi, M.R., El-Matbouli, M. & Menanteau-Ledouble, S. (2020). *Renibacterium salmoninarum*—The Causative Agent of Bacterial Kidney Disease in Salmonid Fish. *Pathogens*, 9 (10), 845. <https://doi.org/10.3390/pathogens9100845>
- Elliott, D.G., Pascho, R.J., Jackson, L.M., Matthews, G.M. & Harmon, J.R. (1997). *Renibacterium salmoninarum* in Spring–Summer Chinook Salmon Smolts at Dams on the Columbia and Snake Rivers. *Journal of Aquatic Animal Health*, 9 (2), 114–126. [https://doi.org/10.1577/1548-8667\(1997\)009<0114:RSISSC>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8667(1997)009<0114:RSISSC>2.3.CO;2)
- Evelyn, T.P.T., Ketcheson, J.E. & Proserpi-Porta, L. (1984). Further evidence for the presence of *Renibacterium salmoninarum* in salmonid eggs and for the failure of povidone-iodine to reduce the intra-ovum infection rate in water-hardened eggs. *Journal of Fish Diseases*, 7 (3), 173–182. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1984.tb00921.x>
- Evelyn, T.P.T., Proserpi-Porta, L. & Ketcheson, J.E. (1986). Persistence of the kidney-disease bacterium, *Renibacterium salmoninarum*, in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum), eggs treated during and after water-hardening with povidone-iodine. *Journal of Fish Diseases*, 9 (5), 461–464. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1986.tb01040.x>
- Evenden, A.J., Grayson, T.H., Gilpin, M.L. & Munn, C.B. (1993). *Renibacterium salmoninarum* and bacterial kidney disease — the unfinished jigsaw. *Annual Review of Fish Diseases*, 3, 87–104. [https://doi.org/10.1016/0959-8030\(93\)90030-F](https://doi.org/10.1016/0959-8030(93)90030-F)
- Faisal, M., Eissa, A.E. & Starliper, C.E. (2010). Recovery of *Renibacterium salmoninarum* from naturally infected salmonine stocks in Michigan using a modified culture protocol. *Journal of Advanced Research*, 1 (1), 95–102. <https://doi.org/10.1016/j.jare.2010.02.010>
- FAO (2020). *The State of World Fisheries and Aquaculture 2020: Sustainability in action*. Rome, Italy: FAO. <https://doi.org/10.4060/ca9229en>
- Fetherman, E.R., Neuschwanger, B., Davis, T., Wells, C.L. & Kraft, A. (2020). Efficacy of Erymicin 200 Injections for Reducing *Renibacterium salmoninarum* and Controlling Vertical Transmission in an Inland Rainbow Trout Brood Stock. *Pathogens*, 9 (7), 547. <https://doi.org/10.3390/pathogens9070547>
- Getz, W.M. (2009). Disease and the Dynamics of Food Webs. *PLOS Biology*, 7 (9), e1000209. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000209>

- Guðmundsdóttir, S., Helgason, S., Sigurjónsdóttir, H., Matthíasdóttir, S., Jónsdóttir, H., Laxdal, B. & Benediktsdóttir, E. (2000). Measures applied to control *Renibacterium salmoninarum* infection in Atlantic salmon: a retrospective study of two sea ranches in Iceland. *Aquaculture*, 186 (3), 193–203. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00375-0](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00375-0)
- Grayson, T.H., Cooper, L.F., Wrathmell, A.B., Evenden, A.J., Janet Roper & Gilpin, M.L. (2002). Host responses to *Renibacterium salmoninarum* and specific components of the pathogen reveal the mechanisms of immune suppression and activation. *Immunology*, 106 (2), 273–283. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2567.2002.01420.x>
- Gregory, A., Munro, L.A., Snow, M., Urquhart, K.L., Murray, A.G. & Raynard, R.S. (2009). An experimental investigation on aspects of infectious salmon anaemia virus (ISAV) infection dynamics in seawater Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Diseases*, 32 (6), 481–489. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2009.00999.x>
- Johansen, L.-H., Jensen, I., Mikkelsen, H., Bjørn, P.-A., Jansen, P.A. & Bergh, Ø. (2011). Disease interaction and pathogens exchange between wild and farmed fish populations with special reference to Norway. *Aquaculture*, 315 (3), 167–186. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.02.014>
- Jones, D.T., Moffitt, C.M. & Peters, K.K. (2007). Temperature-Mediated Differences in Bacterial Kidney Disease Expression and Survival in *Renibacterium salmoninarum*-challenged Bull Trout and Other Salmonids. *North American Journal of Fisheries Management*, 27 (2), 695–706. <https://doi.org/10.1577/M06-002.1>
- Kent, M.L., Traxler, G.S., Kieser, D., Richard, J., Dawe, S.C., Shaw, R.W., Prosperio-Porta, G., Ketcheson, J. & Evelyn, T.P.T. (1998). Survey of Salmonid Pathogens in Ocean-Caught Fishes in British Columbia, Canada. *Journal of Aquatic Animal Health*, 10 (2), 211–219. [https://doi.org/10.1577/1548-8667\(1998\)010<0211:SOSP>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8667(1998)010<0211:SOSP>2.0.CO;2)
- Larson, D.L., Faisal, M., Tempelman, R.J., Yu, H. & Scribner, K.T. (2020). Effects of Hatchery Rearing Density, Handling, and Nutrition on *Renibacterium salmoninarum* Infection Prevalence in Juvenile Chinook Salmon. *Journal of Aquatic Animal Health*, 32 (3), 116–126. <https://doi.org/10.1002/aah.10103>
- Laurin, E., Morrison, D., Gardner, I.A., Siah, A., Powell, J.F.F. & Kamaitis, M. (2019). Bayesian latent class analysis of ELISA and RT-rPCR diagnostic accuracy for subclinical *Renibacterium salmoninarum* infection in Atlantic salmon (*Salmo salar*) broodstock. *Journal of Fish Diseases*, 42 (2), 303–313. <https://doi.org/10.1111/jfd.12933>
- Maule, A.G., Tripp, R.A., Kaattari, S.L. & Schreck, C.B. (1989). Stress alters immune function and disease resistance in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Journal of Endocrinology*, 120 (1), 135–142. <https://doi.org/10.1677/joe.0.1200135>

- McKibben, C.L. & Pascho, R.J. (1999). Shedding of *Renibacterium salmoninarum* by infected chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 38 (1), 75–79. <https://doi.org/10.3354/dao038075>
- Mesa, M.G., Maule, A.G., Poe, T.P. & Schreck, C.B. (1999). Influence of bacterial kidney disease on smoltification in salmonids: is it a case of double jeopardy? *Aquaculture*, 174 (1), 25–41. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00012-5](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00012-5)
- Mesa, M.G., Poe, T.P., Maule, A.G. & Schreck, C.B. (1998). Vulnerability to predation and physiological stress responses in juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) experimentally infected with *Renibacterium salmoninarum*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55 (7), 1599–1606. <https://doi.org/10.1139/f98-049>
- Munro, L.A. & Wallace, I.S. (2012). Analysis of farmed fish movements between catchments identifies a simple compartmentalised management strategy for bacterial kidney disease in Scottish aquaculture. *Aquaculture*, 338–341, 300–303. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.02.007>
- Murray, A.G., Munro, L.A., Wallace, I.S., Allan, C.E.T., Peeler, E.J. & Thrush, M.A. (2012). Epidemiology of *Renibacterium salmoninarum* in Scotland and the potential for compartmentalised management of salmon and trout farming areas. *Aquaculture*, 324–325, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.09.034>
- Pascho, R.J., Elliott, D.G. & Chase, D.M. (2002). Comparison of Traditional and Molecular Methods for Detection of *Renibacterium Salmoninarum*. I: Cunningham, C.O. (red.) *Molecular Diagnosis of Salmonid Diseases*. Dordrecht: Springer Netherlands, 157–209. https://doi.org/10.1007/978-94-017-2315-2_7
- Pascho, R.J., Elliott, D.G. & Streufert, J.M. (1991). Brood stock segregation of spring chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* by use of the enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) and the fluorescent antibody technique (FAT) affects the prevalence and levels of *Renibacterium salmoni*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 12 (1), 25–40. <https://doi.org/10.3354/dao012025>
- Persson, D.B., Aspán, A., Hysing, P., Blomkvist, E., Jansson, E., Orsén, L., Hällbom, H. & Axén, C. (2022). Assessing the presence and spread of *Renibacterium salmoninarum* between farmed and wild fish in Sweden. *Journal of Fish Diseases*, 45 (5), 613–621. <https://doi.org/10.1111/jfd.13586>
- Plarre, H., Nylund, A., Karlsen, M., Brevik, Ø., Sæther, P.A. & Vike, S. (2012). Evolution of infectious salmon anaemia virus (ISA virus). *Archives of Virology*, 157 (12), 2309–2326. <https://doi.org/10.1007/s00705-012-1438-0>
- Plumb, J.A. (2017). *Health Maintenance Of Cultured Fishes: Principal Microbial Diseases*. Boca Raton: CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781351073141>
- Purcell, M.K., Hard, J.J., Neely, K.G., Park, L.K., Winton, J.R. & Elliott, D.G. (2014). Genetic Variation in Bacterial Kidney Disease (BKD) Susceptibility in Lake Michigan Chinook Salmon and Its Progenitor Population from the Puget Sound. *Journal of Aquatic Animal Health*, 26 (1), 9–18. <https://doi.org/10.1080/08997659.2013.860061>
- Purcell, M.K., McKibben, C.L., Pearman-Gillman, S., Elliott, D.G. & Winton, J.R. (2016). Effects of temperature on *Renibacterium salmoninarum* infection and

- transmission potential in Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum). *Journal of Fish Diseases*, 39 (7), 787–798.
<https://doi.org/10.1111/jfd.12409>
- Richards, C.A., Murphy, C.A., Brenden, T.O., Loch, T.P. & Faisal, M. (2017). Detection accuracy of *Renibacterium salmoninarum* in Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) from non-lethally collected samples: Effects of exposure route and disease severity. *Preventive Veterinary Medicine*, 145, 110–120.
<https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2017.06.001>
- Roberts, R.J. (2012). *Fish Pathology*. 4 uppl., Chichester: John Wiley & Sons.
- Sanders, J.E., Pilcher, K.S. & Fryer, J.L. (1978). Relation of Water Temperature to Bacterial Kidney Disease in Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*), Sockeye Salmon (*O. nerka*), and Steelhead Trout (*Salmo gairdneri*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 35 (1), 8–11. <https://doi.org/10.1139/f78-002>
- Schreck, C.B., Stahl, T.P., Davis, L.E., Roby, D.D. & Clemens, B.J. (2006). Mortality Estimates of Juvenile Spring–Summer Chinook Salmon in the Lower Columbia River and Estuary, 1992–1998: Evidence for Delayed Mortality? *Transactions of the American Fisheries Society*, 135 (2), 457–475. <https://doi.org/10.1577/T05-184.1>
- Snieszko, S.F. & Griffin, P.J. (1955). Kidney Disease in Brook Trout and its Treatment. *The Progressive Fish-Culturist*, 17 (1), 3–13. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1955\)17\[3:KDIBTA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1955)17[3:KDIBTA]2.0.CO;2)
- SVA (2019). *Bakteriell njurinflammation (BKD) hos fisk*.
<https://www.sva.se/amnesomraden/djursjukdomar-a-o/bakteriell-njurinflammation-bkd-hos-fisk/> [2022-03-24]
- 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>
- Wallace, I.S., Munro, L.A., Murray, A.G., Christie, A.J. & Salama, N.K.G. (2016). A descriptive analysis of Scottish farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., movements identifies a potential disease transmission risk from freshwater movements. *Journal of Fish Diseases*, 39 (8), 1021–1025.
<https://doi.org/10.1111/jfd.12432>
- Wiens, G.D. (2011). Bacterial Kidney Disease. I: Rachel, C. & Kate, H. (red.) *Fish Diseases and Disorders*. Wallingford: CABI. 338-374.