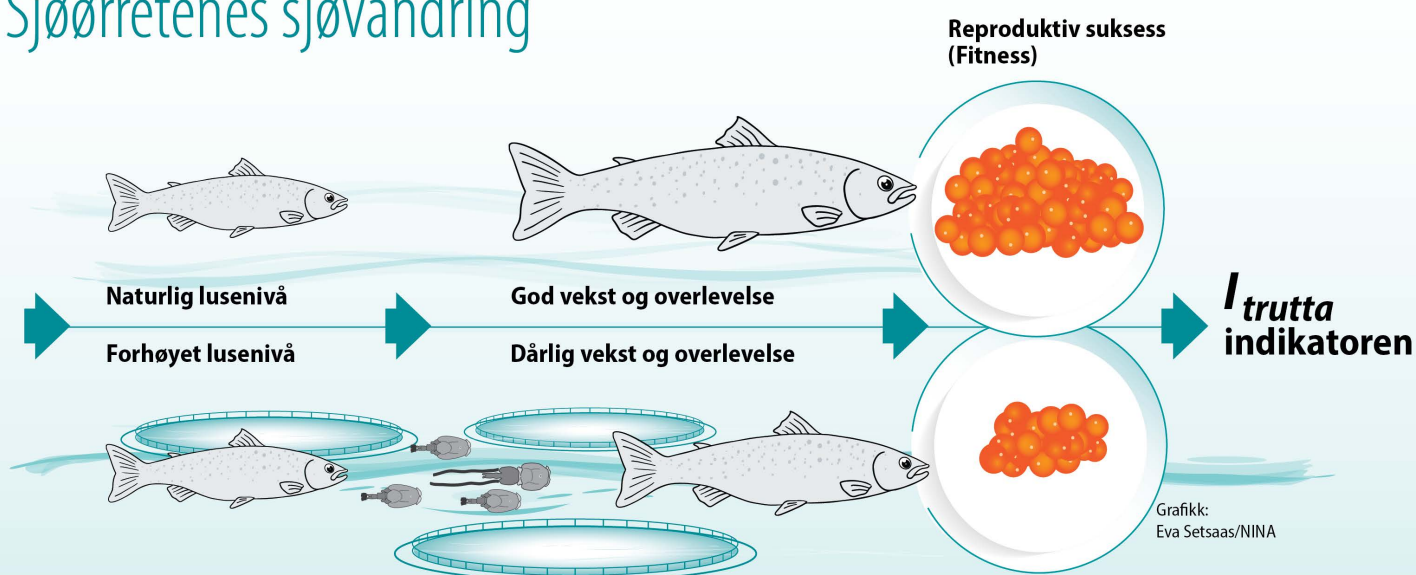


Sjørretindikator for implementering i Trafikklyssystemet

Tor F. Næsje, Geir H. Bolstad, Ola Diserud, Sindre Eldøy, Ingerid J. Hagen, Tormod Haraldstad, Thronn Haugen, Kate L. Hawley, Ørjan Karlsen, Sten Karlsson, Anders Lamberg, Rachel A. Paterson, Anne D. Sandvik, Harald Sægrov, Ola Ugedal, Eva M. Ulvan, Henning A. Urke, Knut W. Vollset

Sjørretenes sjøvandring



NINAs publikasjoner

NINA Rapport

Dette er NINAs ordinære rapportering til oppdragsgiver etter gjennomført forsknings-, overvåkings- eller utredningsarbeid. I tillegg vil serien favne mye av instituttets øvrige rapportering, for eksempel fra seminarer og konferanser, resultater av eget forsknings- og utredningsarbeid og litteraturstudier. NINA Rapport kan også utgis på engelsk, som NINA Report.

NINA Temahefte

Heftene utarbeides etter behov og serien favner svært vidt; fra systematiske bestemmelsesnøkler til informasjon om viktige problemstillinger i samfunnet. Heftene har vanligvis en populærvitenskapelig form med vekt på illustrasjoner. NINA Temahefte kan også utgis på engelsk, som NINA Special Report.

NINA Fakta

Faktaarkene har som mål å gjøre NINAs forskningsresultater raskt og enkelt tilgjengelig for et større publikum. Faktaarkene gir en kort framstilling av noen av våre viktigste forskningstema.

Annen publisering

I tillegg til rapporteringen i NINAs egne serier publiserer instituttets ansatte en stor del av sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler og i populærfaglige bøker og tidsskrifter.

Sjørørretindikator for implementering i Trafikklyssystemet

Tor F. Næsje¹, Geir H. Bolstad¹, Ola Diserud¹, Sindre Eldøy², Ingerid J. Hagen¹, Tormod Haraldstad³, Thrond O. Haugen⁴, Kate L. Hawley⁵, Ørjan Karlsen⁶, Sten Karlsson¹, Anders Lamberg⁷, Rachel A. Paterson¹, Anne D. Sandvik⁶, Harald Sægrov⁸, Ola Ugedal¹, Eva M. Ulvan¹, Henning A. Urke⁹, Knut W. Vollset³

¹ Norsk institutt for naturforskning (NINA), P.b. 5685 Torgarden, 7485 Trondheim

² Institutt for naturhistorie, Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet (NTNU), P.b. 8900, 7491 Trondheim

³ NORCE Norwegian Research Centre, Margraten 112, 5008 Bergen

⁴ Norges miljø- og biovitenskapelige universitet (NMBU), P.b. 5003, 1432 Ås

⁵ Norsk institutt for vannforskning (NIVA), Økernveien 94, 0579 Oslo

⁶ Havforskningsinstituttet (HI), P.b. 1870 Nordnes, 5817 Bergen

⁷ Skandinavisk naturovervåking, Vestre Rosten 81, 7075 Tiller

⁸ Rådgivende biologer, Edvard Griegs vei 3D, 5059 Bergen

⁹ Aqualife R&D, P.b. 1294 Torgarden, 7462 Trondheim

Næsje, T.F., Bolstad, G.H., Diserud, O., Eldøy, S., Hagen, I.J., Haraldstad, T., Haugen, T.O., Hawley, K.L., Karlsen, Ø., Karlsson, S., Lamberg, A., Paterson, R.A., Sandvik, A.D., Sægrov, H., Ugedal, O., Ulvan, E.M., Urke, H.A., Vollset, K.W. 2025. Sjøørretindikator for implementering i Trafikklyssystemet. NINA Rapport 2583. Norsk institutt for naturforskning.

Trondheim, mars 2025

ISSN: 1504-3312

ISBN: 978-82-426-5401-4

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

KVALITETSSIKRET AV

Ingebrigt Uglem

ANSVARLIG SIGNATUR

Forskningsjef Anne Kristin Jøranlid (sign.)

OPPDRAUGSGIVER(E)/BIDRAGSYTER(E)

Nærings- og fiskeridepartementet

KONTAKTPERSON(ER) HOS OPPDRAGSGIVER/BIDRAGSYTER

Nina Eriksen Vinje

FORSIDEBILDE

Sjøørretindikatoren © Eva Setsaas, NINA

NØKKEWORD

Ørret

Salmo trutta

Lakselus

Lepeophtheirus salmonis

Fitness

Mortalitet

Prematur tilbakevandring

Bestandsendring

Produksjonsområder

Nærings- og fiskeridepartementet

KONTAKTOPPLYSNINGER

NINA hovedkontor
Postboks 5685 Torgarden
7485 Trondheim
Tlf: 73 80 14 00

NINA Oslo
Sognsveien 68
0855 Oslo
Tlf: 73 80 14 00

NINA Tromsø
Postboks 6606 Langnes
9296 Tromsø
Tlf: 77 75 04 00

NINA Lillehammer
Vormstuguvegen 40
2624 Lillehammer
Tlf: 73 80 14 00

NINA Bergen
Thormøhlens gate 55
5006 Bergen
Tlf: 73 80 14 00

www.nina.no

Utvidet sammendrag

Næsje, T.F., Bolstad, G.H., Diserud, O., Eldøy, S., Hagen, I.J., Haraldstad, T., Haugen, T.O., Hawley, K.L., Karlsen, Ø., Karlsson, S., Lamberg, A., Paterson, R.A., Sandvik, A.D., Sægrov, H., Ugedal, O., Ulvan, E.M., Urke, H.A., Vollset, K.W. 2025. Sjørretindikator for implementering i Trafikklyssystemet. NINA Rapport 2583. Norsk institutt for naturforskning.

Nærings- og fiskeridepartementet (NFD) ba i oktober 2023 Norsk institutt for naturforskning (NINA) å prioritere arbeidet med å utarbeide en indikator for lakselusas påvirkning på sjørretbestander. Ved å beregne den negative påvirkningen lakselusa har på sjørretens reproduktive suksess (fitness) har NINA utarbeidet en indikator, som på lik linje med vurderingene av laks, beskriver prosent bestandsendring som følge av lakseluspåvirkningen (Bolstad mfl. 2024, **Vedlegg 1**).

I denne rapporten utarbeidet av NINA, Aqualife R&D, Havforskningsinstituttet (HI), NORCE, Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet (NTNU), Norges miljø- og biovitenskapelige universitet (NMBU), Norsk institutt for vannforskning (NIVA), Rådgivende biologer og Skandinavisk naturovervåking beskriver vi sjørretindikatorens rammeverk, variabler og mulige konsekvenser av forutsetninger som ligger til grunn for disse.

Arbeidet med indikatoren og mulig implementering av denne i Trafikklyssystemet er delt opp i fire arbeidspakker:

1. Utarbeidelse av norskspråklig rapport som beskriver rammeverket for sjørretindikatoren, indikatorvariablene og styrker og svakheter med indikatoren. Rapporten skal oversendes NFD (dvs. denne rapporten).
2. Tilpasning av indikatoren til de 13 produksjonsområdene og vassdragene innen disse områdene. Variablene som inngår i indikatormodellen og som er beskrevet i arbeidspakke 1, vil kalibreres i henhold til kunnskap aggregert i denne arbeidspakken. Dette arbeidet gjøres i løpet av våren 2025.
3. Basert på sjørretindikatoren presentere lakseluspåvirkningen i de 13 produksjonsområdene i 2024. Rapport med beskrivelse av områdevurderingene, inkludert usikkerhetsvurderinger, oversendes NFD i juni 2025.
4. Gjennomføre indikatorvurderinger for de 13 produksjonsområdene i 2025. Rapport til NFD med beskrivelse av vurderingene og usikkerhetsvurderinger oversendes senhøstes 2025.

Laksen har en enklere livshistorie og vandringsatferd enn sjørret og sjørøye. Mandatet til Trafikklyssystemets Styringsgruppe og Ekspertgruppe har vært begrenset til at vurderingene som gjøres skal legge hovedvekt på påvirkningen på villaks inntil sjørret og/eller sjørøye er inkludert i Trafikklyssystemet. For å gjøre vurderingene av lakselusas påvirkning på sjørreten sammenlignbar med dagens vurderinger i Trafikklyssystemet har NINA foreslått en sammenlignbar, men alternativ, tilnærming til å beskrive lakselusas påvirkning på sjørretbestander. Ved å beregne den negative påvirkningen lakselusa har på sjørretens reproduktive suksess (fitness) vil en få en indikator som, på lik linje med vurderingene av laks, beskriver prosent bestandsendring (Bolstad mfl. 2024, **Vedlegg 1**).

Fitness kan forstås som en organisme sin evne til å overleve og å reprodusere. Vi har valgt å estimere fitness gjennom den forventede totale reproduktive suksessen (TRS), altså antall avkom en sjørret er forventet å få fra den er et befruktet egg til den dør. Overlevelse er svært viktig i denne sammenhengen siden et individ ikke kan få avkom med mindre det overlever til reproduktiv alder. For sjørrethunnene er veksten også svært viktig siden stor kroppsstørrelse gir flere egg.

Den relative forskjellen i TRS i en situasjon med forhøyete nivå av lakselus sammenlignet med naturlige lusenivå kan, for første og andregangs sjøvandrende sjørret, uttrykkes ved:

$$\frac{TRS^*}{TRS} = \frac{s_1^*}{s_1} \frac{s_2^*}{s_2} \left(\frac{g_1^*}{g_1} \frac{g_2^*}{g_2} \right)^b,$$

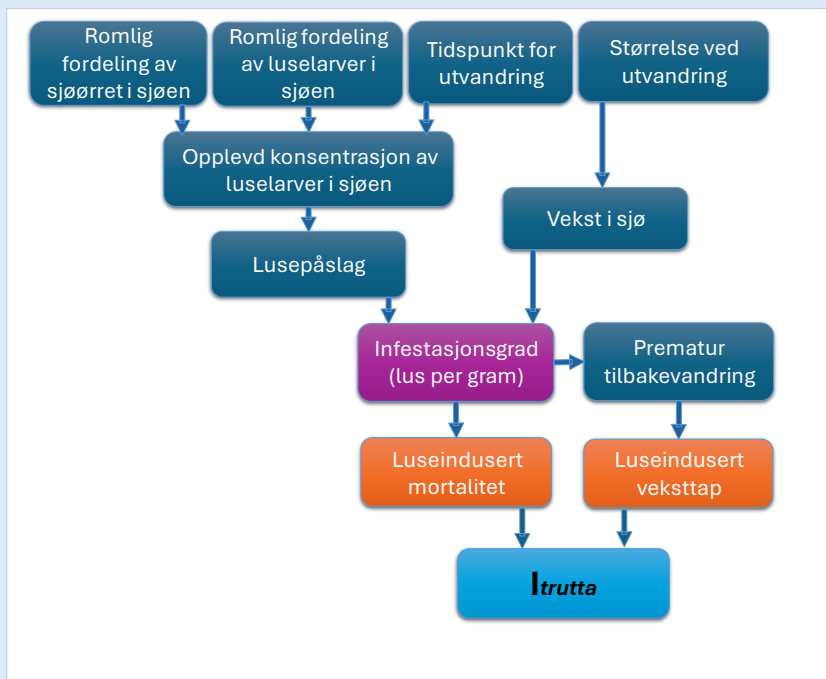
hvor asterisken indikerer situasjonen med forhøyete nivå av lakselus, s_1 og s_2 er overlevelsen første og andre sommer i sjøen, g_1 og g_2 er veksten første og andre sommer i sjøen og b er skaleringsseksponten i forholdet mellom kroppsvikt og antall egg hos en sjørrethunn. Fra denne relative forskjellen i TRS får vi indikatoren I_{trutta} som beskriver den prosentvise nedgangen i TRS som følge av økt nivå av lakselus. Dette er analogt til den prosentvise nedgangen i overlevelse som blir brukt som indikator for laks i Trafikklyssystemet, og de samme grenseverdiene kan, om politisk ønskelig, brukes for å skille mellom liten, moderat og høy påvirkning av lakselus på sjørretbestander i produksjonsområdene.

Som det fremgår av modellen har vi valgt å fokusere sjørretindikatoren på de to første somrene og høstene i sjøen, dvs på hovedsakelig umodne individer, fordi de viktigste parameterne som påvirker indikatormodellen da vil være informasjon om den relative nedgangen i vekst og overlevelse som følge av økt påslag av lus. Dette er to livshistorieparametere vi med dagens kunnskap, med noen antagelser, kan regne ut for sjørretbestandene. Individenes totale fitness vil også påvirkes negativt av lus i senere livshistoriestadier og forhold som vil gjøre seg gjeldene etter at fisken har returnert til ferskvann. Dette gjør at sjørretindikatoren sannsynligvis gir en konservativ beskrivelse av lakselusas totale påvirkning på sjørretbestandene. Med økt kunnskap kan disse forholdene inkluderes i senere versjoner av sjørretindikatoren.

En målt verdi av I_{trutta} for et produksjonsområde vil inkludere usikkerhet. Denne usikkerheten består både av usikkerhet i modellvariablene og usikkerhet som kommer fra antagelsene vi har gjort i modellen. Usikkerheten i estimatene som inngår i indikatormodellen er påvirket av tilgjengelig mengde data for variabelen og biologisk variasjon i variabelen. Algoritmen (den virtuelle sjørretmodellen) vi bruker for å regne ut indikatoren vil ta hensyn til slik usikkerhet der det er mulig, og indikatoren vil bli presentert med en fordeling av sannsynlige verdier. Den andre typen usikkerhet kommer fra antagelsene vi gjør i utregningen av indikatoren. Denne typen usikkerhet vil ikke bli direkte tatt hensyn til i algoritmen. For å illustrere denne typen usikkerhet kan vi regne ut indikatoren med alternative sannsynlige antagelser og se hvor mye dette påvirker verdien til indikatoren.

Sjørretindikatoren I_{trutta} er sluttproduktet fra den virtuelle sjørretmodellen, hvor de relevante variablene beskrives ved hver sin delmodell (se figur under). Det har vært ønskelig å lage en enkel modell med de sentrale livshistorieparametere som gir en realistisk beskrivelse av lusepåvirkning på sjørret. Grunnen til dette er at en mer komplisert modell med mange usikre variabler, kan resultere i økt usikkerhet i indikatorverdien, siden indikatorverdien er et aggregert resultat av alle usikkerhetene i de underliggende variablene.

Modellen baserer seg blant annet på HI sin lusespredningsmodell. For å koble denne til et lusepåslag hos sjørret må vi modellere hvor og når sjørreten er i sjøen. Videre vil veksten i sjøen være viktig å modellere, siden den ene av hovedeffektene av lus på sjørretens fitness går gjennom tap av vekst. Veksten er også viktig i påslagsmodellen, siden det påvirker lusepåslaget (en stor fisk er blant annet på grunn av sin større overflate eksponert for flere lus enn en liten fisk) og fordi infestasjonsgraden i utgangspunktet er målt i lus per gram fiskevekt.



Skematisk oversikt over modellvariablene som inngår i vurderingene av lakselusindusert mortalitet og lakselusindusert veksttap.

De ulike variablene som inngår i indikatormodellen er:

Størrelse ved utvandring: Størrelse (lengde og vekt) ved utvandring for førstegangsvandrende sjørreter (smolt) er beskrevet i en rekke vassdrag. I disse datasettene er fisk fanget og målt under utvandring. Det er færre data på andregangsvandrere enn førstegangsvandrere, hvor størrelsen ved utvandring er målt direkte på fisken. Til dataene om størrelse ved utvandring har vi tilpasset individfordelinger (log-normalfordeling) som varierer mellom vassdrag og år. Vi har gode data på størrelse ved utvandring, spesielt for førstegangsvandrere. Vi anser derfor at størrelse ved utvandring som inngår i modellen er målt med **lav usikkerhet**.

Tidspunkt for utvandring fra vassdrag: De store datasettene for størrelse ved utvandring inkluderer også fangsttidspunkt. Disse dataene blir brukt til å modellere tidspunkt for utvandring. Vi kan bruke en tilsvarende tilnærmingssmåte som for størrelse ved utvandring, ved å tilpasse individfordelinger som varierer mellom vassdrag og år. Tidspunkt for utvandring av sjørret er undersøkt i en rekke vassdrag og gode datasett er tilgjengelig. Vi anser derfor at tidspunkt for utvandring er målt med **lav usikkerhet**.

Vekst i sjøen: I sjørretindikatoren benyttes Ostrovsky (1995) sin vekstmodell, som er en mye brukt vekstmodell for laksefisk. Parameterverdiene i vekstmodellen i indikatoren er målt for sjørreten i Halselva (Finnmark). I tillegg til dataene fra Halselva benyttes data fra sjørreten i Imsa (Rogaland). Sjørreten i Imsa antas mer representativ for sørlige bestander, mens sjørreten i Halselva er mer representativ for nordlige bestander. I første versjon av indikatoren tar vi utgangspunkt i disse parameterverdiene for å modellere en daglig vekst som funksjon av størrelse ved utvandring. Vi vurderer at dataene som inngår i vekstmodellen har **moderat usikkerhet**. Siden vekstmodellen best beskriver situasjonen i et gjennomsnittså, kan ekspertvurderinger av indikatorresultatene (f.eks. i en ekspertgruppe), ta hensyn til variasjoner i miljøvariabler mellom produksjonsområder og år.

Lengde på sjøopphold: Data på lengden på fiskens sjøopphold estimeres fra tidspunkt for utvandring og tilbakevandring i vassdrag hvor fisken merkes med akustiske-, radio- eller PIT-merker, og fiskens ut- og oppvandring registreres med mottakerantennener. Videre vil fiskefeller og tradisjonell individmerking også gi gode data. Vi har mindre data på tidspunkt for tilbakevandring sammenlignet med tidspunkt for utvandring, og har derfor ikke mulighet til å modellere fin-skala variasjon i tid og rom. Fordelingen av tilbakevandringsdatoer vil derfor antas å være lik mellom år og mellom elver i samme region. Vi anser at datagrunnlaget for lengde på sjøopphold har **moderat usikkerhet**.

Romlig marin fordeling: Data på romlig fordeling av sjørret i sjøen kommer fra telemetri-studier. Dette er et relativt begrenset datasett. Modellens antagelser om romlig marin fordeling er allikevel relativt robuste og med **lav til moderat usikkerhet**. Grunnen er at de aller fleste sjørretene vandrer relativt kort fra elvemunningen (< 20 km) uavhengig av hvilket vassdrag de er merket i. Dette gjør at det er den lokale tettheten av lakselus relativt nært elveutløpet som er viktigst for påvirkningen på bestanden, noe som indikatoren tar hensyn til.

Lusekonsentrasjon: Havforskningsinstituttet (HI) har utviklet et modellsystem som beregner hvordan lakseluslarvene fordeles i vannmassene basert på vannstrømmene. I sjørretindikatoren brukes sluttproduktet fra denne lusespredningsmodellen som input i modelleringen. Kvaliteten på denne lusespredningsmodellen har blitt belyst i en rekke studier i ulike fjordsystem. Den største usikkerheten ligger i hvor mange modne hunnlus det egentlig er på oppdrettsfisken i merdene, og hvor stor andel av larvene som dør/blir spist av andre mens de driver rundt med vannstrømmene. Vi vurderer usikkerheten i denne variabelen til å være **lav til moderat usikkerhet**.

Påslagsmodell: I sjørretmodellen tar vi utgangspunkt i tilnærmingsmåten som er valgt for å modellere påslag i den virtuelle postsmoltmodellen for laks utviklet av HI og videreutvikler denne for å hensynta størrelsen til fisken og ulikhet i adferd mellom sjørret og laks. Vi vurderer beregningen av påslaget av lakselus på fisken til å ha **moderat til stor usikkerhet**. For å redusere usikkerheten er det ønskelig å kalibrere og validere påslagsmodellen i det videre arbeidet med indikatoren (arbeidspakke 2).

Lakselusindusert mortalitet og prematur tilbakevandring: Indikatoren for sjørret vil basere seg på forslagene til grenseverdiene presentert i Taranger mfl. (2012). Disse grenseverdiene blir også brukt i Trafikklyssystemet for vurderingen av effekten av lakselus på postsmolt av laks. I en nylig gjennomgang av tilgjengelig kunnskap ble det konkludert med at en ikke har grunnlag for å endre grenseverdiene foreslått av Taranger mfl. (Stige mfl. 2024). Sjørretindikatoren er sensitiv for valg av grenseverdier. Vi har derfor valgt å legge oss på linje med grenseverdiene som allerede er i bruk i Trafikklyssystemet og anser at grenseverdiene har **moderat usikkerhet**.

Luseindusert død før reproduktiv alder, fører til fullstendig tap av reproduktiv suksess, mens prematur tilbakevandring fører til et veksttap. Veksttapet som følger det reduserte sjøopp-holdet blir beregnet ut fra vekstmodellen. Veksttapet fører til redusert fekunditet som igjen fører til redusert fitness,



Foto: Oppvandet sjørørret klar til å gyte © Anders Lamberg.

Tor F. Næsje, NINA, P.b. 5685 Torgarden, 7485 Trondheim (tor.nasje@nina.no)

Geir H. Bolstad, NINA, P.b. 5685 Torgarden, 7485 Trondheim (geir.bolstad@nina.no)

Ola Diserud, NINA, P.b. 5685 Torgarden, 7485 Trondheim (ola.diserud@nina.no)

Sindre Eldøy, NTNU, P.b. 8900, 7491 Trondheim (sindre.eldoy@ntnu.no)

Ingerid J. Hagen, NINA, P.b. 5685 Torgarden, 7485 Trondheim (ingerid.hagen@nina.no)

Tormod Haraldstad, NORCE, Universitetsveien 19, 4630 Kristiansand (torh@norceresearch.no)

Thron O. Haugen, NMBU, P.b. 5003, 1432 Ås (thrond.haugen@nmbu.no)

Kate L. Hawley, NIVA, Økernveien 94, 0579 Oslo (kate.hawley@niva.no)

Ørjan Karlsen, HI, P.b. 1870 Nordnes, 5817 Bergen (orjan.karlsen@hi.no)

Sten Karlsson, NINA, P.b. 5685 Torgarden, 7485 Trondheim (sten.karlsson@nina.no)

Anders Lamberg, Skandinavisk naturovervåking, Vestre Rosten 81, 7075 Tiller (anders.lamberg@skandnat.no)

Rachel A. Paterson, NINA, P.b. 5685 Torgarden, 7485 Trondheim (rachel.paterson@nina.no)

Anne D. Sandvik, HI, P.b. 1870 Nordnes, 5817 Bergen (anne.dagrun.sandvik@hi.no)

Harald Sægrov, Rådgivende biologer, Edvard Griegs vei 3D, 5059 Bergen (harald.saegrov@radgivende-biologer.no)

Ola Ugedal, NINA, P.b. 5685 Torgarden, 7485 Trondheim (ola.ugedal@nina.no)

Eva M. Ulvan, NINA, P.b. 5685 Torgarden, 7485 Trondheim (eva.ulvan@nina.no)

Henning A. Urke, Aqualife R&D, P.b. 1294 Torgarden, 7462 Trondheim (henning.urke@aqualife-rd.no)

Knut W. Vollset, NORCE, Nygårdsgaten 112, 5008 Bergen (knvo@norceresearch.no)

Innhold

Utvidet sammendrag	3
Innhold	8
Forord	9
1. Introduksjon	11
2. Sjørretbestander	13
3. Modell for sjørretindikator	16
3.1 Modellrammeverket	16
3.2 Vurdering av usikkerhet	18
4. Modellvariablene	19
4.1 Størrelse ved utvandring	20
Bakgrunn	20
Implementering	20
Vurdering	21
4.2 Tidspunkt for utvandring	21
Bakgrunn	21
Implementering	22
Vurdering	23
4.3 Vekst i sjøen	24
Bakgrunn	24
Implementering	24
Vurdering	24
4.4 Lengde på sjøopphold	25
Bakgrunn	25
Implementering	25
Vurdering	26
4.5 Romlig marin fordeling	27
Bakgrunn	27
Implementering	27
Vurdering	28
4.6 Lusekonsentrasjon	28
Bakgrunn	28
Implementering	29
Vurdering	29
4.7 Påslagsmodell	30
Bakgrunn	30
Implementering	30
Vurdering	31
4.8 Lakselusindusert mortalitet og prematur tilbakevandring	32
Bakgrunn	32
Implementering	33
Vurdering	33
5. Referanser	35
6. Vedlegg	42

Forord

Nærings- og fiskeridepartementet (NFD) ba i oktober 2023 Norsk institutt for naturforskning (NINA) om å prioritere å utarbeide en indikator for lakselusas påvirkning på sjørretbestander. I sin henvendelse til NINA sier NFD blant annet: «*Departementet ber derfor om at arbeidet med å inkludere sjørreten i trafikkløssystemet prioriteres i tiden fremover, og at de statlige bevilgningene benyttes til å finansiere ferdigstillelsen av dette arbeidet. NINA skal fortsette å lede arbeidet, men gis også muligheten til å inkludere data, kunnskap og nødvendige bidrag fra andre institusjoner for å innhente informasjon som er nødvendig for å operasjonalisere en ny sjørretindikator.*»

Utarbeidelsen av en slik indikator for sjørret er i tråd med regjeringens prioriteringer for havbruk beskrevet i Hurdalsplattformen. I henhold til bestillingen fra NFD er det departementets mål at vurderingene av lusepåvirkning på sjørret skal inkluderes i fargeleggingen fra og med 2026. Fargeleggingen av produksjonsområdene gjøres for to år av gangen i oddetallsår. Dette innebærer at sjørretindikatoren må være operativ våren 2025 slik at vurderinger av lakselusas påvirkning på sjørret kan gjøres for årene 2024 og 2025.

For at indikatoren skal kunne benyttes i Trafikkløssystemet må det innhentes regionale og lokale data fra de ulike produksjonsområdene slik at indikatorverdier kan utarbeides og rapporteres for de ulike produksjonsområdene.

Det videre arbeidet med indikatoren og implementering av denne er delt opp i fire arbeidspakker:

1. Oversendelse av rapport som beskriver rammeverket for sjørretindikatoren, indikatorvariablene og styrker og svakheter med indikatoren (dvs. denne rapporten).
2. Tilpasning av indikatoren til de 13 produksjonsområdene og vassdragene i områdene. Vitenskapelig råd for lakseforvaltning (VRL) har kartlagt påvirkningene av ulike faktorer i 1279 norske sjørretvassdrag. Blant disse er det stor variasjon i andelen sjørret i bestandene, vassdragenes beliggenhet mht. vandringsavstander, og vassdragenes vannføring, morfologi, hydrologi, tilstedeværelse av innsjøer, andre fiskearter mm. Før en kan gjøre vurderingene for de ulike produksjonsområdene er det derfor nødvendig med en kartlegging av viktige forhold for sjørretindikatoren. Variablene som inngår i indikatormodellen og som er beskrevet i arbeidspakke 1, vil kalibreres i henhold til kunnskap aggregert i denne arbeidspakken (arbeidspakke 2). Dette arbeidet gjøres i løpet av våren 2025.
3. Gjennomføre indikatorvurderinger for sjørret i alle produksjonsområdene for lakselussituasjonen i 2024. Rapport med beskrivelse av områdevurderingene, inkludert usikkerhetsvurderinger, oversendes NFD senest i juni 2025. Resultatene for 2024 presenteres i en separat rapport, før vurderingene for 2025.
4. Gjennomføre indikatorvurderinger for produksjonsområdene i 2025. Rapport til NFD med beskrivelse av vurderingene og usikkerhetsvurderinger oversendes senhøstes 2025 på et tidspunkt nødvendig for at en ekspertgruppe eventuelt kan rekke å vurdere resultatene før departementets fargelegging.

I denne rapporten beskriver vi indikatorens rammeverk, variabler og mulige konsekvenser av forutsetninger som ligger til grunn for disse. Med bedre og økt kunnskap vil indikatoren forbedres, og flere variabler kunne inkluderes i årene som kommer.

Vi ønsker å takke Nærings- og fiskeridepartementet for bestillingen og finansieringen av arbeidet. Vi ønsker også å takke alle som har bidratt til diskusjonene vi har hatt om prinsippene og kunnskapen lagt til grunn for sjørretindikatoren. Videre ønsker vi å takke de ulike institusjonene, både offentlige og private, som har finansiert kunnskapsgrunnlaget for utarbeidelsen av sjørretindikatoren.

Mars 2025

Tor F. Næsje

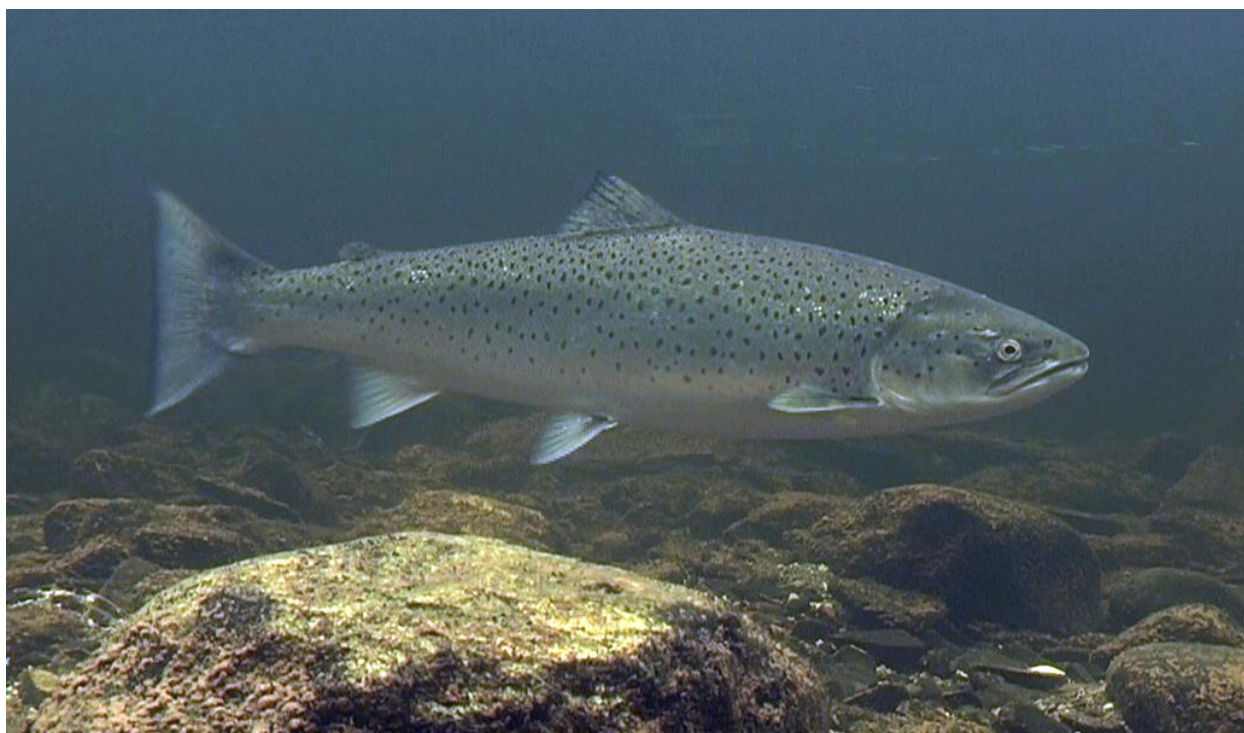


Foto: Enslig sjørrethunn på gyteplassen © Anders Lamberg

1. Introduksjon

Norskekysten er delt inn i 13 produksjonsområder basert på hvordan lakselusa spres fra oppdrettsanlegg (Anon 2017, Ådlandsvik 2022). I henhold til Trafikklyssystemet som beskrives i Havbruksmeldinga (Meld. St 16 (2014-2015)), gjør Nærings- og fiskeridepartementet hvert annet år vedtak om justering av produksjonsvolumet på produksjonsområdenivå. Kapasitetsendringene baseres på en handlingsregel knyttet til miljøindikatorer for å sikre forutsigbare rammer for oppdrettsnæringa og miljømessig bærekraft. Ved akseptabel lav miljøpåvirkning kan oppdrettsbiomassen øke med 6 %, hvis miljøpåvirkning er moderat kan oppdrettsproduksjonen fortsette uforandret, mens ved uakseptabel høy miljøpåvirkning bør oppdrettsbiomassen reduseres med 6 % (**Tabell 1**).

Tabell 1. Grenseverdier for lakselus som indikator.

Lav risiko/påvirkning Det er sannsynlig at <10 prosent av populasjonen dør pga. lakselusinfeksjon	Moderat risiko/påvirkning Det er sannsynlig at 10-30 prosent av populasjonen dør pga. lakselusinfeksjon	Høy risiko/påvirkning Det er sannsynlig at >30 prosent av populasjonen dør pga. lakselusinfeksjon
---	---	---

I Produksjonsområdeforskriften av 16. januar 2017 (FOR-2017-01-16-61) (Anon 2017) blir handlingsregelen beskrevet og sier blant annet: «Produksjonskapasiteten i produksjonsområder for akvakultur reguleres i samsvar med områdets miljømessige bærekraft.» og «Påvirkningen av lakselus (*Lepeophtheirus salmonis*) på vill laksefisk er miljøindikator. Departementet vurderer om miljøpåvirkningen i et produksjonsområde er akseptabel, moderat eller uakseptabel.»

Som en oppfølging av Havbruksmeldinga opprettet Nærings- og fiskeridepartementet en styringsgruppe med tre representanter fra henholdsvis Havforskningsinstituttet (HI), Norsk institutt for naturforskning (NINA) og Veterinærinstituttet (VI). I henhold til mandatet er Styringsgruppens oppgave å koordinere arbeidet som gjøres for å få fram kunnskap om hvordan lakselus fra oppdrett påvirker vill laksefisk (laks, sjørørret og sjørøye). Styringsgruppen skal opprette en ekspertgruppe som skal lage en årlig rapport som vurderer status for lakseluspåvirkning i produksjonsområdene.

Ekspertgruppen skal hvert år gjøre en grundig naturfaglig vurdering av hvordan vill laksefisk påvirkes av lakselus i hvert enkelt produksjonsområde. De skal legge vekt på det inneværende årets data, og samtidig se sammenhengen med foregående år og vurdere utviklingen over tid. Vurderingene skal legge hovedvekt på laks inntil sjørørret og/eller sjørøye er inkludert i systemet. Styringsgruppen skal kvalitetssikre arbeidet til Ekspertgruppen, gjennomgå Ekspertgruppens rapport, og levere en oppsummering av denne med relevante faglige vurderinger til Nærings- og fiskeridepartementet.

Leveransene fra Styringsgruppen, inkludert Ekspertgruppens rapport, danner det faglige grunnlaget for Næring- og fiskeridepartementets beslutning for fargelegging av produksjonsområdene. Fargeleggingen skjer etter en helhetlig vurdering av Ekspertgruppens naturfaglige vurderinger, samfunnsøkonomiske hensyn og andre relevante vurderinger, i henhold til føringene i Meld. St. 16 (2014-2015). Fargeleggingen følger direkte av handlingsregelen i trafikklyssystemet i områdene hvor ekspertenes vurdering av miljøpåvirkningen er lik i begge år. Om ekspertvurderingene er forskjellig i de to årene skal det i disse områdene gjøres grundigere vurderinger blant annet ut ifra den samlede miljøtilstanden og påvirkningen i tidligere år. I tillegg vurderes konsekvenser

for næringslivet og det offentlige. Styringsgruppen skal videre gi råd om utviklingen av Trafikklyssystemet basert på beste faglige skjønn. I tillegg kan de få spesifikke oppdrag fra departementet om Trafikklyssystemets utvikling og andre spørsmål knyttet til Trafikklyssystemet.

Laksen har en enklere livshistorie og vandringsatferd enn sjørret og sjørøye (se kapittel 2). Dette har medført at Trafikklyssystemet fram til nå kun har fokusert på lakselusas påvirkning på laks, dvs. lakselusindusert dødelighet for den utvandrende postsmolten til laks. Styringsgruppens og Ekspertgruppens mandat har vært begrenset til at vurderingene som gjøres skal legge hovedvekt på påvirkningen på villaks inntil sjørret og/eller sjørøye er inkludert i Trafikklyssystemet. Styringsgruppen (Biering mfl. 2024), Ekspertgruppen (Stige mfl. 2024), Vitenskapelig råd for lakseforvaltning (Vitenskapelig råd for lakseforvaltning 2023) og HI risikorapport (Grefsrud mfl. 2024) har imidlertid påpekt at lakselus produsert i oppdrettsanlegg også kan ha alvorlige konsekvenser for sjørreten i flere av produksjonsområdene.

Det har i lengre tid vært jobbet med å fremskaffe kunnskap om hvorledes sjørreten kan inkluderes i Trafikklyssystemet. Det er gjennomført ekspertgruppeutredninger om mulig implementering av sjørret i Trafikklyssystemet (Karlsen mfl. 2016, Nilsen mfl. 2019, Finstad mfl. 2021), og det har blitt foreslått å bruke reduserte marine leveområder i tid og rom som indikatorer for effekten av lakselus på sjørret (Finstad mfl. 2021). Selv om de marine leveområdene og beitemulighetene indirekte reduseres på grunn av smittepress fra lakselus så har en slik tilnærming utfordringer med å måle og kvantifisere de direkte effektene på sjørretbestandene. For å gjøre vurderingene av lakselusas påvirkning på sjørreten sammenlignbar med dagens vurderinger i Trafikklyssystemet har NINA foreslått en alternativ tilnærming til å beskrive lakselusas påvirkning på sjørretbestander. Ved å beregne den negative påvirkningen lakselusa har på sjørretens reproduktive suksess (fitness) vil en få en indikator som, på lik linje med vurderingene av laks, beskriver prosent bestandsendring (Bolstad mfl. 2024, **Vedlegg 1**).

I denne rapporten beskrives sjørretindikatorens ulike variabler, data, kunnskapsgrunnlaget, usikkerhetene i vurderingene og forutsetningene som legges til grunn. Denne rapporten (arbeidspakke 1) er en generell beskrivelse av kunnskapsgrunnlaget for sjørretindikatoren. Arbeidspakke 2 av bestillingen vil ferdigstille første versjon av indikatormodellen med tilpasninger til produksjonsområder og i tillegg kalibrere og validere indikatoren der dette er mulig. Som for vurderingsgrunnlaget for lakselusas påvirkning på den utvandrende laksesmolten, vil sjørretindikatoren forbedres med økende kunnskap.

2. Sjørretbestander

Etter siste istid etablerte ørreten (*Salmo trutta* L.) seg i bekker, elver, innsjøer og kystområder i Norge (Huitfeldt-Kaas 1918). Ørret har en stor geografisk utbredelse og er naturlig hjemmehørende i Europa, Nord-Afrika og Vest-Asia. I tillegg har den blitt introdusert en rekke steder i verden (Klemetsen mfl. 2003). Ørreten er svært tilpasningsdyktig med stor livshistorievariasjon og varierer i størrelse, vekst og habitatbruk. Utseendet varierer i stor grad med habitatet ørreten lever i. Variasjon forekommer både innen og mellom bestander (Klemetsen mfl. 2003). Ørreten gyter i mindre bekker, i elver og enkelte steder også i innsjøer og estuarier, og de første månedene vokser den opp nært gyteområdene. Etter hvert som den vokser kan ørreten vandre til områder som har bedre vekstvilkår.

Den delen av ørretbestanden som har næringsvandring til saltvann, kalles sjørret og forekommer langs hele norskekysten (Jonsson & Jonsson 2011). Sjørret har ikke like stor global geografisk utbredelse som innlandsbestandene av ørret, men finnes naturlig blant annet på Island og i Skandinavia, i elver som renner ut i Hvitehavet og Cheshkaya-bukten i nord, samt Østersjøen og Nordsjøen og så langt sør i Atlanterhavet som Biscayabukta og nord i Portugal (Klemetsen mfl. 2003).

Ørret i den naturlige utbredelsen i Europa består av fem distinkte evolusjonære linjer. Den Atlantiske gruppen omfatter Vest-Europa, inkludert hele Norge, de Britiske øyer, Østersjøen og deler av Russland (Bernatchez mfl. 2001). Innen hver av disse hovedgruppene er det betydelig genetisk variasjon. Sjørret i forskjellige vassdrag tilhører forskjellige genetiske enheter, slik at sjørret i et vassdrag utgjør en bestand med genetisk egenart og lokal tilpasning (Hansen mfl. 2007, Bekkevold mfl. 2020, Hagen mfl. innsendt manuskript). Sjørretbestander kan også være genetisk strukturert innenfor større vassdrag (Skaala & Nævdal 1989, Griffiths mfl. 2009, Lehtonen mfl. 2009). De stasjonære og sjøvandrende (anadrome) individene i en bestand representerer ikke genetisk adskilte delbestander (Hindar mfl. 1991, Duval mfl. 2021, Hagen mfl. under utarbeidelse). En reduksjon i andel sjøvandrende individer i en bestand, som følge av økt lusepress, vil dermed påvirke hele ørretbestanden.

Norske sjørretbestander er genetisk strukturert i henhold til geografi, slik at bestander i en fjord utgjør en gruppe som er genetisk mer lik hverandre enn sjørret i en annen fjord eller geografisk område (Hagen mfl. innsendt). Det er også funnet en betydelig forskjell i grad av genetisk strukturering innen laks (*Salmo salar* L.) og sjørret, der bestander av sjørret er genetisk mer forskjellig fra hverandre og har større grad av genetisk egenart sammenliknet med laksebestander (Bourret mfl. 2013, Jensen mfl. 2014, Hagen mfl. innsendt). En annen viktig forskjell mellom genetisk strukturering av sjørretbestander og laksebestander i Norge er at laks er delt i to ulike fylogenetiske grupper (Wennevik mfl. 2019), mens en slik oppdeling ikke er observert for sjørretbestandene i Norge (Hagen mfl. innsendt).

Ørret og laks lever sammen i mange av kystvassdragene og har mange fellestrekk i livshistorien, men det er langt flere sjørretvassdrag enn laksevassdrag i Norge. Hos begge artene vandrer mesteparten av førstegangsvandrerne ut på våren som smolt. Smoltifisering innebærer endringer i fysiologi (regulering av salter), morfologi og atferd. Fysiologisk blir fisken tilpasset til å leve i saltvann og morfologisk og atferdsmessig tilpasset et liv i de frie vannmasser. Smoltalderen hos sjørret i norske vassdrag varierer fra 1 til 8 år, med økende alder og størrelse fra sør til nord (L'Abée-Lund mfl. 1989). Det er også i studier vist at livshistorien varierer med bekkestørrelse, hvor de minste bekkene hadde smolt på 6,7–8,4 cm som gikk ut i brakkvann første høst, mens større bekker hadde smolt på 12–18,5 cm (Jonsson mfl. 2005). Andre studier har vist at noen vassdrag har langt større førstegangsvandrende smolt (Paterson mfl. 2021).

Hos ørret synes graden av smoltifisering ved utvandring i sjøen å variere mer mellom bestander og vassdrag enn hos laks (referanser i Thorstad mfl. 2014, Ugedal mfl. 2014). Etter at de juvenile laksefiskene har vandret ut til sjøen kalles de postsmolt. Det generelle mønsteret er at postsmolt av laks har en retningsbestemt vandring fra elvemunningen og ut mot sine beiteområder i åpent hav. Postsmolt av ørret og eldre sjøørret har sitt leveområde i fjorder og langs kysten og har ikke lange vandringer til åpne havområder. Imidlertid kan en mindre andel av ørreten vandre ut i åpent kystvann som i Østersjøen og Nordsjøen (Thorstad mfl. 2014 og referanser i denne, Aarestrup mfl. 2018). Ørret som vandrer til brakkevann/sjø på andre tider av året enn vår og sommer har vanligvis ikke gjennomført en full smoltifisering.

Ørretens livshistoriestrategi bestemmes av både arv og miljø og andelen individ i bestanden med ulik livshistorie varierer innad og mellom vassdrag. Antall sjøopphold før fisken kjønnsmodnes varierer mellom bestander (L'Abée-Lund mfl. 1989), og andelen sjøvandrende individer varierer fra vassdrag til vassdrag og har vanligvis en overvekt av hunner (Jonsson & Jonsson 1993, Jonsson mfl. 2005). Sjøvandringen gir økt tilvekst, men medfører også høyere predasjonsrisiko (Thorstad mfl. 2016). Hos hunner kan beitevandring til saltvann være særlig gunstig, siden større kroppsstørrelse øker eggproduksjonen (Elliott 1995). Hanner kan enten vokse seg store for å dominere på gyteplassene eller forbli små og prøve å bidra i gytingen som kjønnsmodne gytepar uten kostnadene ved sjøvandring (Nevoux mfl. 2019). Kostnadene ved sjøvandring inkluderer fysiologiske tilpasninger under smoltifisering, økt eksponering for parasitter og patogener, predasjonsrisiko samt energiforbruk knyttet til selve vandringen (Thorstad mfl. 2015, 2016). Generelt øker tilveksten til sjøørret med oppholdstid i sjøen, og individer som vandrer ut tidlig har ofte den høyeste vekstraten (Jensen mfl. 2022).

Sjøørreten oppholder seg hovedsakelig i fjorder og kystnære områder under sin marine vandring, og de fleste individer holder seg innen 80 km fra vassdraget (Thorstad mfl. 2016). Enkelte fisk kan imidlertid vandre betydelig lengre (Birnie-Gauvin mfl. 2019). Større flergangsvandrere vandrer ofte lengre enn post-smolt og andregangsvandrere. Lengden på sjøoppholdet hos sjøørret varierer (Eldøy mfl. 2015, 2021). Førstegangsvandrende individer kan tilbringe opp til 4–5 måneder i sjøen, men noen individer kan også returnere etter noen uker eller bli i sjøen i mer enn ett år før de vender tilbake til vassdraget (Haraldstad mfl. 2024). Veteranvandrere kan enten overvintre i ferskvann etter gyting eller gå ut og oppholde seg i sjøen frem til neste gyting (Eldøy mfl. 2015). Fiskens fysiologiske status ved utvandring og næringstilgangen i sjøen kan påvirke hvor lenge individene forblir i det marine miljøet (Eldøy mfl. 2021). Fisk i dårlig kondisjon trenger ofte lengre tid på næringssøk og kan hoppe over en gytesesong (Haraldstad mfl. 2018).

Vitenskapelig råd for lakseforvaltning (VRL) har klassifisert tilstanden til norsk sjøørret i 1279 vassdrag (VRL 2022). Disse vassdragene danner utgangspunktet for vårt utvalg av sjøørretbestander i de 13 produksjonsområdene for vurdering av lakselusas påvirkning til bruk i Trafikklyssystemet. Av de 1279 vassdragene er 1028 klassifisert som «bestand» av VRL, resten er tapt eller ansett som «forekomster» (for små til å opprettholde egne bestander).

De ulike vassdragene med sjøørretbestander har stor variasjon i fysisk og biologisk miljø som det kan være viktig å ta hensyn til i en modell som estimerer lusepåvirkning. Gjennom VRL har vi tilgang til alle sjøørretvassdragenes lokalisering (lengde og breddegrad til vassdragets munning), anadromt elveareal og hvor mye av dette som er elv og innsjø, samt anadrom lengde (total lengde på den anadrome delen av vassdraget). Sjøørreten vandrer gjennom og benytter ulike habitater og miljøer gjennom ulike livshistoriestadier. Dette utsetter individene for ulike miljøfaktorer som stresser og påvirker fisken (Nevoux mfl. 2019). Dette gjør sjøørreten spesielt utsatt for negative menneskeskapte miljøendringer som de siste tiårene har påvirket sjøørretbestandene i betydelig grad. Lakselus produsert på laksefisk i oppdrett er klassifisert som den største ikke

stabiliserte trusselfaktoren for sjøørret (VRL 2023). Klimaendringer er klassifisert som den nest viktigste trusselen, og kulverter, kanalisering, andre habitatendringer og jordbruk er også trusselfaktorer for sjøørreten, men i mindre grad enn lakselus og klimaendringer. I henhold til VRL (2023) har vassdragsreguleringer, annen bruk av vannet og infeksjonssykdommer også signifikant negativ påvirkning på sjøørreten. I det videre arbeidet med implementeringen av sjøørretindikatoren vil det gjøres en beskrivelse og klassifisering av disse for eventuell bruk i vurderingene av lakselusas påvirkning på sjøørreten der det er relevant.

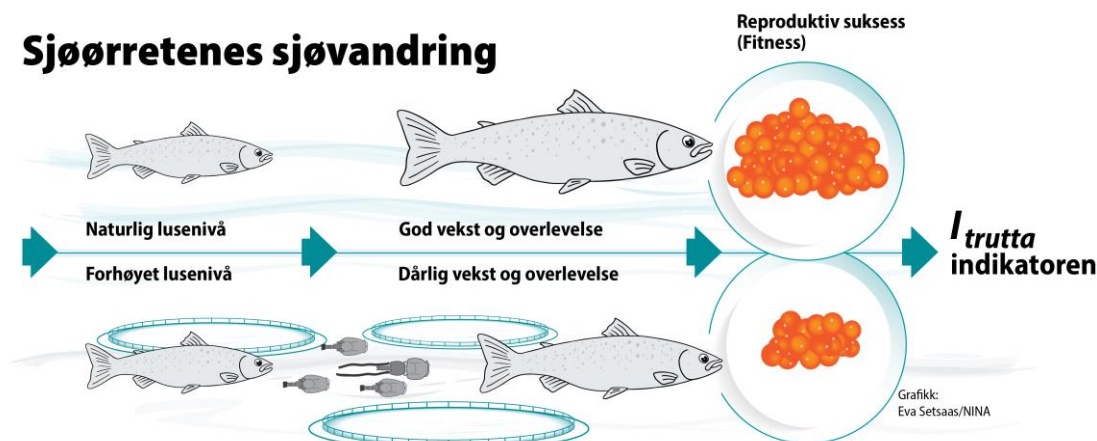


Foto: Sjøørretter på vei opp elva © Anders Lamberg

3. Modell for sjørretindikator

3.1 Modellrammeverket

Modellen beskrevet av Bolstad mfl. (2024) etablerer en indikator basert på fitnesseffekten av lakselus på sjørreten (**Figur 1**). Her gir vi en kort oppsummering av hovedpunktene i Bolstad mfl. (2024). For utdypende forklaringer og begrunnelser henviser vi til den vitenskapelige artikkelen som beskriver modellrammeverket. Den er åpent tilgjengelig på <https://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fsae192> og Vedlegg 1.



Figur 1. Skjematisk fremstilling av prinsippet for sjørretindikatoren hvor redusert vekst og dødelighet ved høye lusepåslag reduserer antall egg lagt av sjørret.

Fitness kan forstås som en organisme sin evne til å overleve og til å reproducere. Vi har valgt å estimere fitness gjennom den forventede totale reproduktive suksessen (*TRS*), altså antall avkom en sjørret er forventet å få fra den er et fertilisert egg til den dør. Overlevelse er svært viktig i denne sammenhengen siden et individ ikke kan få avkom med mindre det overlever til reproduktiv alder. For sjørrethunnene er vekst også svært viktig fordi stor kroppsstørrelse gir flere egg. For sjørrethannene har vi en mer mangelfull forståelse av sammenhengen mellom størrelse og reproduktiv suksess. Fordi det er hunnene som har den største demografiske betydningen for bestanden, og det er flere hunner enn hanner som er sjørreter (Nevoux mfl. 2019, Eldøy mfl. 2021), har vi valgt å fokusere indikatoren på sjørrethunnene. Sjørretindikatoren beskriver de viktigste fitnesskomponentene til første og andregangsvandrende sjørret.

Bolstad mfl. (2024) viste at bidraget fra første og andregangs vandrende sjørret til den relative forskjellen i *TRS* i en situasjon med forhøyete nivå av lakselus sammenlignet med naturlige lusenivå kan, uttrykkes ved

$$\frac{TRS^*}{TRS} = \frac{s_1^*}{s_1} \frac{s_2^*}{s_2} \left(\frac{g_1^*}{g_1} \frac{g_2^*}{g_2} \right)^b,$$

hvor asterisken indikerer situasjonen med forhøyete nivå av lakselus, s_1 og s_2 er overlevelsen første og andre sommer i sjøen, g_1 og g_2 er veksten første og andre sommer i sjøen og b er

skaleringsekspONENTEN i forholdet mellom kroppsvekt og antall egg hos en sjørrethunn. Fra denne relative forskjellen i TRS får vi indikatoren I_{trutta} som beskriver den prosentvise nedgangen i TRS som følge av forhøyede nivåer av lakselus. Dette er sammenliknbart med den prosentvise nedgangen i overlevelse som blir brukt som indikator for laks i Trafikklyssystemet, og de samme grenseverdiene kan, om politisk ønskelig, brukes for å skille mellom liten, moderat og høy påvirkning av lakselus i produksjonsområdene.

Det er flere antagelser som ligger til grunn for indikatoren (se Bolstad mfl. 2024). De viktigste er at mortalitet og vekst ikke blir påvirket for eldre fisk (tredjegangsvandrere og eldre). I tillegg antar vi at lakselusinfestasjon ikke påvirker sannsynlighet for kjønnsmodning. Grunnen til at vi gjør disse antagelsene er at kunnskapsgrunnlaget for fitnesspåvirkning av lakselus er mangelfull. I virkeligheten vil mortaliteten for eldre fisk også øke og veksten bli redusert som følge av lakselusinfestasjon. I tillegg vil sannsynlighet for kjønnsmodning mest sannsynlig bli redusert som følge av redusert størrelse ved alder. Vekstraten for eldre fisk er trolig ikke lik i en situasjon med høye lusenivå sammenlignet med lave lusenivå av tre grunner: 1) Vekstraten minker med størrelsen på fisken (Elliott mfl. 1995), 2) veksten blir trolig påvirket av lakselusinfestasjon også ved eldre fisk, og 3) luseinfestasjon den første og andre sommeren i sjøen har trolig en langtidseffekt på vekst. For eksempel observerte Birkeland mfl. (1996) en relativt stor vektreduksjon den første månen etter avbrutt sjøvandring som følge av lakselusinfestasjon (prematur tilbakevandring).

Store individer er potensielt svært viktige gytefisk fordi de har høy fekunditet (L'Abée-Lund 1989), samtidig som økt størrelse gir viktige maternale effekter som påvirker yngeloverlevelse pga. større egg (Einum & Flemming 1999) og tilgang til de beste gyteplassene (Gauthey mfl. 2017). Vi har lite kunnskap om hvordan infestasjon av lakselus tidlig i livet påvirker senere livshistorie. Studier har imidlertid vist at sjørret har en tendens til å gjenta mønstre i sjøvandringene mellom år (Eldøy mfl. 2019, Jensen mfl. 2020, Birnie-Gauvin 2021).

Grunnen til at vi i første versjon av indikatoren har valgt å bare inkludere de to første somrene i sjøen er at vi da kun trenger informasjon om den relative nedgangen i vekst og overlevelse som følge av økt påslag av lus på fisken. Om vi skulle utvide modellen til å inkludere flere aldre og flere sjøvandringer måtte vi i tillegg hatt informasjon om absolutt overlevelse (ikke bare relativ nedgang) og påvirkning av lakselus på sannsynligheten for kjønnsmodning. Vår vurdering er at gjennom å utelate effekten av lakselus på større fisk vil indikatoren i ukjent omfang og med ukjent sikkerhet underestimere påvirkningen av lakselus på sjørret. ~~Vår vurdering er at gjennom å utelate effekten av lakselus på større fisk vil indikatoren gi et konservativt mål på lakseluspåvirkningen.~~ Med bedre kunnskap om hvordan lakselus påvirker reproduktiv suksess gjennom hele livshistorien til sjørret bør man vurdere å også inkludere flere sjøaldersklasser i estimeringen av I_{trutta} .

For å implementere I_{trutta} i Trafikklyssystemet må vi estimere reduksjonen i overlevelse og vekst som følge av forhøyet nivå av lakselus i et sett med norske sjørretbestander. Dette gjøres gjennom å etablere en virtuell sjørretmodell hvor vi modellerer et stort antall norske sjørretbestander og hvordan de vandrer og vokser i sjøen. Denne modellen vil bli kombinert med HI sin luse-spredningsmodell som gir tettheten av lakselus i sjøen gjennom sesongen. I fremtidige versjoner kan andre smittepressmodeller inkluderes om ønskelig. Slik vil vi få et estimat på hvor mye lakselus de virtuelle sjørretene er eksponert for og, gjennom en påslagsmodell, sjørretenes akkumulerte antall lakselus gjennom sesongen. Dette, kombinert med grenseverdier for mortalitet og prematur tilbakevandring som fører til et veksttap, vil gi et estimat på nedgang i fitness for sjørreten.

3.2 Vurdering av usikkerhet

I_{trutta} for et produksjonsområde vil bli beskrevet med en usikkerhet. Denne usikkerheten består både av usikkerhet i modellvariablene og usikkerhet som kommer fra antagelsene vi har gjort i modellen. Usikkerheten i estimatene som inngår i indikatormodellen er påvirket av tilgjengelig mengde data for variabelen og biologisk variasjon i variabelen. Algoritmen vi bruker for å regne ut indikatoren vil ta hensyn til slik usikkerhet der det er mulig (der vi har god informasjon om usikkerheten), og indikatoren vil bli presentert med en fordeling av sannsynlige verdier. Usikkerhet som kommer fra antagelsene vi gjør i utregningen av indikatoren vil ikke bli direkte tatt hensyn til i algoritmen. For å illustrere denne typen usikkerhet vil vi regne ut indikatoren med alternative antagelser i sensitivitetsanalyser og se hvor mye dette påvirker verdien til indikatoren.

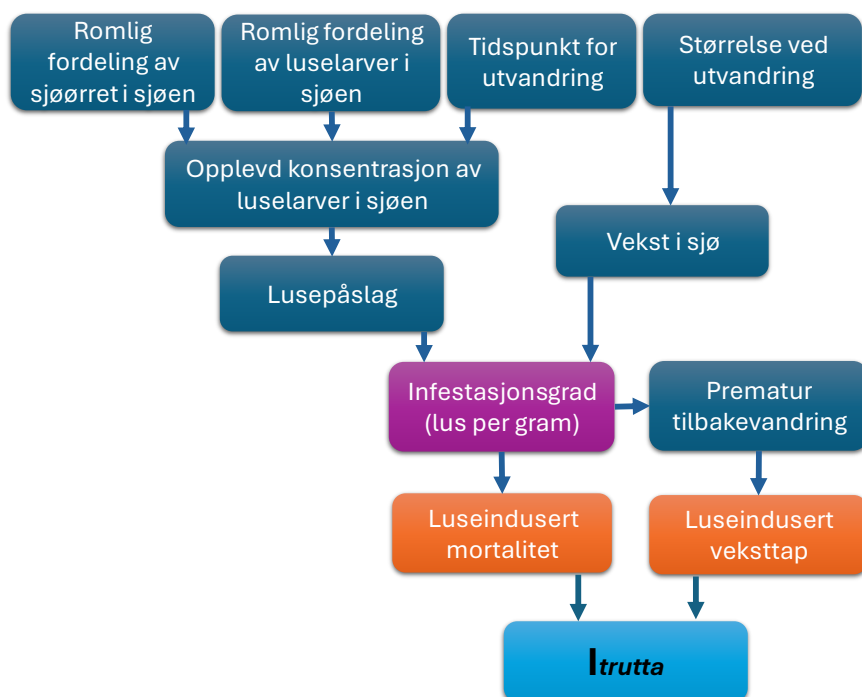
Under presenterer vi de ulike variablene som inngår i indikatorutregningen. For hver variabel gir vi en subjektiv vurdering av kvaliteten på datagrunnlaget, og ut fra dette kategoriseres om den aktuelle variabelen er målt med **lav, moderat eller stor usikkerhet**. Denne vurderingen er basert på det empiriske datagrunnlaget for hver variabel. Viktig i vurderingsgrunnlaget er mengden, tidsperioden og geografisk spredning av datagrunnlaget.

Indikatorverdiene kan benyttes i vurderingen av lakseluspåvirkning på sjørørret i produksjonsområdene. I henhold til Stortingsmelding (Meld. St 16 (2014-2015)) benyttes kategoriene lav, moderat og høy risiko for påvirkning (se **Figur 1**). Et viktig poeng ved usikkerhetsvurderingen er at denne kategoriseringen kan gis med lav usikkerhet på tross av at det er usikkerhet i en målt indikatorverdi. Kategoriseringen vil være mer usikker om indikatorverdien er nært de gitte grenseverdiene som skiller kategoriene, mens det vil være lite usikkerhet om indikatorverdien er langt unna disse grenseverdiene (for eksempel ved svært høy lusepåvirkning). Det kan også være stor forskjell i usikkerheten i påvirkningen på et enkeltvassdrag sammenlignet med usikkerheten på et produksjonsområde. Fordi påvirkningen på et produksjonsområde er en aggregert påvirkning på mange sjørørret populasjoner, kan vurderingen av påvirkning på dette nivået bli vurdert som relativt sikker selv om påvirkningen på enkeltvassdrag er usikker. Dette vil bli nærmere vurdert i arbeidspakke 2 av implementering av indikatoren (se Forord).

4. Modellvariablene

Dette kapitlet beskriver modellvariablene som inngår i utregningen av indikatoren. Sjørretindikatoren I_{trutta} er sluttproduktet fra vår virtuelle sjørretmodell, hvor de relevante variablene beskrives ved hver sin delmodell (boksene i **Figur 2**). Det har vært ønskelig å lage en enkel modell med de sentrale livshistorieparametrene som gir en realistisk beskrivelse av lusepåvirkning på fitness til sjørret. Grunnen til dette er at en mer komplisert modell med mange usikre variabler kan resultere i økt usikkerhet i indikatorverdien, siden usikkerheten til indikatorverdien er et aggregert resultat av alle usikkerhetene i de underliggende variablene.

Indikatormodellen baserer seg blant annet på HI sin lusespredningsmodell. For å koble denne til et lusepåslag hos sjørret, modellerer vi hvor og når sjørreten er i sjøen. Videre er det viktig å modellere sjørretens vekst i sjøen, fordi den ene hovedeffekten av lus på sjørretens fitness skyldes veksttap. Veksten er også viktig i påslagsmodellen, fordi det påvirker lusepåslaget (en stor fisk er eksponert for flere lus enn en liten fisk) og for infestasjonsgraden som er målt i lus per gram fiskevekt. En oversikt over variablene og sammenhengen mellom disse er vist i **Figur 2**. Resten av kapitlet gir en kort kunnskapsoppsummering av hver av variablene, en beskrivelse av hva som vil inngå i modellen og en vurdering av konsekvensene for de spesifikke valgene som er gjort for hver variabel. I tillegg gjør vi en vurdering av konsekvensene av antagelsene vi har gjort i implementeringen av den enkelte variabel.



Figur 2. Skjematisk oversikt over modellvariablene som inngår i vurderingene av lakselusindusert mortalitet og lakselusindusert veksttap.

4.1 Størrelse ved utvandring

Bakgrunn

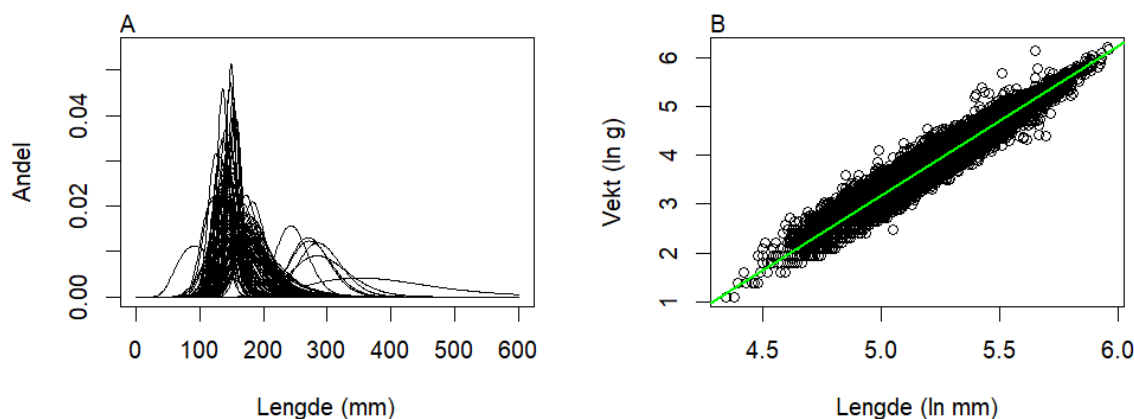
Kunnskap om størrelsen på førstegangsvandrere (smolt) av sjøørret er basert på to datakilder, skjellanalyser av voksen fisk og fangst av utvandrende fisk i ulike typer smoltfeller. Analyser av vekstmønsteret i skjellene gir data på alder ved utvandring og et estimat av størrelse ved utvandring ved tilbakeberegning fra størrelse ved fangst. Fangst av nedvandrende fisk i smoltfeller gir direkte data på størrelsesvariasjon til utvandrende ørret. Det er ikke gjennomført noen landsomfattende samlet analyse av variasjon i smoltstørrelsen til den utvandrende sjøørret basert på data fra slike feller. Data basert på tilbakeberegning fra skjell er basert på sjøørret som har overlevd ett eller flere sjøopphold. De største fiskene kan ha hatt høyere sjøoverlevelse enn de minste, og skjellprøver kan dermed underestimere andelen små ørret som vandrer ut fra vassdraget sammenlignet med de største.

Ved skjellanalyser av sjøørret fra 34 vassdrag langs norskekysten fant L'Abée-Lund mfl. (1989) at smoltalderen til individene varierte fra 1 til 8 år, som er relativt likt som hos laks. Gjennomsnittlig smoltalder i disse bestandene varierte fra 1,5 år i sør (Årungsella) til 5,6 år i nord (Tana). Gjennomsnittlig lengde ved første utvandring varierte fra 11 cm (Årungsella) til 23 cm (Tana). Både smoltalder og fiskenes størrelse økte fra sør mot nord, men det var betydelig variasjon mellom vassdrag innen samme geografiske område. En tilsvarende analyse av sjøørret fanget i 17 bekker langs Skagerrakkysten, på Vestlandet og i Midt-Norge (Jonsson mfl. 2005) viste at livshistorien varierte med bekkestørrelse. I to av de minste bekkene var sjøørretungene gjennomsnittlig bare 6,7 og 8,4 cm lange ved utvandring til sjøen. I slike små bekker kan ørretunger gå ut i brakkvann allerede første høst. Gjennomsnittlig lengde ved utvandring fra de andre bekkene varierte fra om lag 12 cm til 18,5 cm, og det var ingen signifikant sammenheng mellom smoltstørrelse og bekkestørrelse for bekker med middelvannføring større enn 100 l/s.

Størrelse ved utvandring hos sjøørret kan også variere mye innad i vassdrag hvor det er forskjeller i levevilkår for fisken. For eksempel i Hornindalsvassdraget i Sogn og Fjordane var gjennomsnittlig størrelse ved utvandring henholdsvis om lag 15 cm hos elvelevende fisk og om lag 31 cm hos ørret som hadde vokst opp i Hornindalsvannet (Urdal 2010). Paterson mfl. (2021) fant tilsvarende at smoltstørrelsen var opptil 17 cm i Sylte/Moa-vassdraget (som ikke har noen innsjøer), og opp til om lag 30 cm i Fremstadvassdraget (som har innsjøer).

Implementering

Størrelse ved utvandring for førstegangsvandrende sjøørreter (smolt) er beskrevet i en rekke vassdrag og disse dataene er tilgjengelig for indikatoren. I disse datasettene er fisk fanget og målt under utvandring. Til disse dataene har vi tilpasset individfordelinger (log-normalfordeling) som varierer mellom vassdrag og år (**Figur 3A**). Gjennom statistiske analyser av hvordan lengdefordelingen varierer i tid og rom, og som funksjon av elvekarakteristikkene vi har tilgjengelig, har vi modellert en størrelsesfordeling for hver sjøørretbestand som inngår i størrelsesmodellen i indikatoren. I utregningen av indikatoren trenger vi både fiskens lengde og vekt. Det er en sterk empirisk sammenheng mellom fiskens lengde og vekt (**Figur 3B**) som vil bli brukt for å modellere vekt ved utvandring.



Figur 3. A) Estimerte årlige lengdefordelinger for førstegangsvandrende sjørørret i ni vassdrag fra Imsa i sør til Halselva i nord. B) Sammenheng mellom lengde og vekt, hvor regresjonslinjen (grønn linje) er gitt av: $\text{vekt (ln g)} = 3.1 \times \text{lengde (ln mm)} - 12.2$ ($r^2 = 0.95$).

Det er færre lengdedata på andregangsvandrere enn førstegangsvandrere, spesielt hvor lengden ved utvandring er målt direkte på fisken. Dette gjelder generelt for undersøkelser av størrelse ved utvandring og kan blant annet skyldes at antallet andregangsvandrere er langt lavere enn førstegangsvandrende sjørørret. Imidlertid er indirekte data på størrelse ved utvandring gjennom et datasett fra Rådgivende biologer tilgjengelig. Dette datasettet benytter tilbakeregnet lengder fra skjellvekst. I tillegg finnes data på lengde fra telemetristudier. Totalt sett gir dette en god forståelse av størrelse ved utvandring for både første- og andregangsvandrende sjørørret i Norge.

Vurdering

Vi har gode data på størrelse ved utvandring, spesielt for førstegangsvandrere. Vi anser derfor at størrelse ved utvandring er målt med **lav usikkerhet**. Bedre forståelse av hvordan størrelse ved utvandring varierer systematisk mellom vassdrag og år kan forbedre denne delen av indikatormodellen.

4.2 Tidspunkt for utvandring

Bakgrunn

Data om utvandringstid hos sjørørret er basert på fangster av nedvandrende fisk i feller som dekker hele eller mindre deler av elvetverrsnittet, eller overvåking av ut- og oppvandrende fisk i hele eller deler av elvetverrsnitt med video. I de siste årene er det samlet inn data på utvandring av sjørørret i vassdrag der det gjøres bestandsovervåking av sjøoverlevelse med PIT-merking av smolt eller presmolt (Haraldstad mfl. 2017, 2022, 2024, Paterson mfl. 2021). I tillegg er det gjennomført studier av vandringsatferd, både utvandring og fjordvandring, hos både smolt og større

sjørret med akustisk telemetri i en del vassdrag og fjorder (Bremset mfl. 2017, Eldøy mfl. 2019, 2021, Serra-Llinares mfl. 2020, Hawley mfl. 2024, Lennox mfl. 2024).

Dataene på utvandring av sjørret fra 12 vassdrag ble oppsummert i Karlsen mfl. (2016). Disse viste at utvandringstidspunkt for førstegangsvandrende sjørret varierer til dels betydelig innen og mellom vassdrag og år, og at sjørreten vandrer ut tidligere i sør enn i nord som hos laks (Otero mfl. 2014, Vollset mfl. 2021).

I Imsa (Rogaland), der vandringen overvåkes daglig året gjennom, vandrer ørretunger (av smoltstørrelse) ned til utløpet av elva alle måneder gjennom året, men med en topp i april-mai og en topp om høsten fra oktober til desember (Jonsson & Jonsson 2002). I antall kan utvandringen være større på høsten enn i den tradisjonelle utvandningsperioden for smolt på våren (Jonsson & Jonsson 2009). Jonsson mfl. (2005) fremhever at mens vårutvandringen i Imsa er en tradisjonell næringsvandring kan høstnedvandringen i større grad være en overvintringsvandring hvor ørreten søker å finne egnede plasser for overvintring i de nedre deler av elva eller i brakkvann nedenfor fiskefella.

I andre vassdrag på Vestlandet er det vanligvis utvandring av sjørretsmolt fra midten av april til et stykke ut i juni, med hovedutvandring i løpet av mai (referanser i Karlsen mfl. 2016). I Halselva i Finnmark kommer utvandringen av ørretsmolt først skikkelig i gang i løpet av juni. Hovedutvandringen foregår normalt i månedsskiftet juni/juli med dato for 50 % utvandring registrert fra 19. juni til 18. juli og median dato 4. juli. I enkelte år varte utvandringen til ut i august (Jensen mfl. 2012).

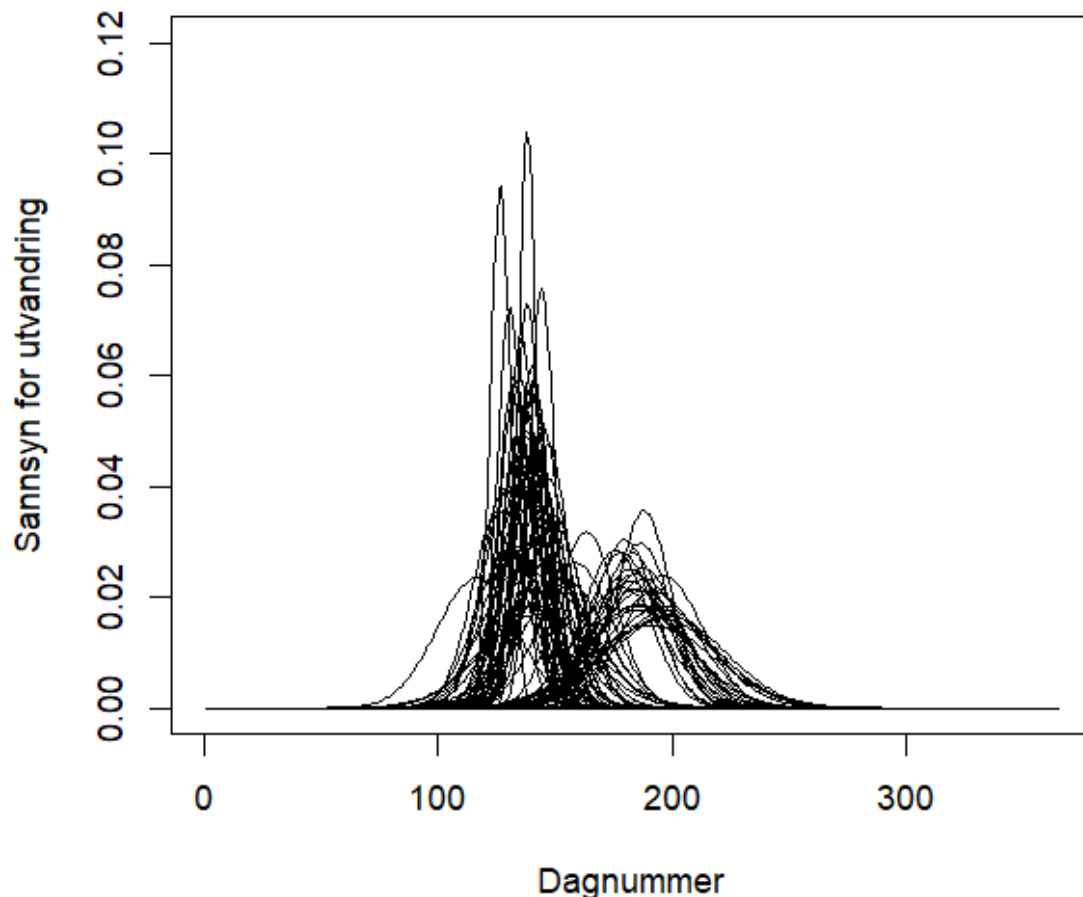
Analyser av data fra 11 vassdrag tyder på at sjørretsmolt i gjennomsnitt vandret ut 10 dager senere (median utvandningsdato) enn laksesmolt i samme område (L'Abée-Lund & Vøllestad 2018). Forfatterne peker også på at sjørret i større grad enn laks har startet vandringen tidligere i sesongen de senere årene enn de gjorde før. Generelt, tydet gjennomgangen i Karlsen mfl. (2016) på at utvandringstidspunkt for smolt av sjørret og laks synes å skje på omtrent samme tid i de samme vassdragene langs norskekysten, men at utvandningsforløpet kan være noe mer irregulært og utstrakt i tid for sjørret sammenlignet med laks.

Sjørret som har overvintret i ferskvann etter første sjøopphold, betegnes som veteranvandrere. Ofte begynner disse å vandre ut når isen går av vannet. I for eksempel Vossovassdraget, rapporterte Jonsson & Gravem (1985) at stor sjørret startet utvandringen i slutten av april og at smolten fulgte etter i begynnelsen av mai. I Halselva i Finnmark er utvandringen mer konsentrert til vår og forsommer. Veteranvandrerne vandrer ut i mai like etter isløsning, mens smoltutvandringen er konsentrert til månedsskiftet juni/juli. Tilsvarende mønster med at veteranvandrere slipper seg ned i sjøen noen uker før smolten er også vist fra andre vassdrag, f.eks. Vardneselva og Laukhellevassdraget i Troms og Storelva i Agder (Berg & Berg 1989, Lamberg mfl. 2015, Haraldstad mfl. 2018). En akustisk telemetristudie fra de større elvesystemene i indre Sognefjorden fant at utvandring hos veteranvandrerne i disse systemene var positivt korrelert med vassføring og vassføringsendring, mens smolten i de samme systemene ikke viste samme korrelasjonsmønster (Hawley mfl. 2024).

Implementering

De store datasettene på størrelse ved utvandring har også fangsttidspunkt. Disse blir brukt til å modellere tidspunkt for utvandring. Vi kan bruke en tilsvarende tilnærmingssmåte som for lengde ved utvandring ved å tilpasse individfordelinger som varierer mellom vassdrag og år (**Figur 4**). Gjennom statistiske analyser av hvordan tidspunkt for utvandring varierer i tid og rom, og som

funksjon av elvekaraktistikkene vi har tilgjengelig, kan vi modellere denne fordelingen for hver sjørretbestand som inngår i indikatoren.



Figur 4. Estimerte årlige fordelinger (flere år per vassdrag) for utvandring av førstegangsvandrende sjørret i ni vassdrag (fra Imsa i Rogaland i sør til Halselva i Finnmark i nord). Vassdragene i sør har relativt lik fordeling, mens vassdraget i nord (Halselva) skiller seg ut med senere utvandring.

Som for fiskestørrelse, har vi færre data på utvandringstidspunkt for andregangsvandrende sjørret enn for de førstegangsvandrende, men Skandinavisk naturovervåkning sine videodata gir god informasjon om tidspunkt for utvandring til fisk i ulike størrelsesgrupper. I tillegg finnes data fra telemetristudier i flere vassdrag og fjordsystem. Dette gjør at vi har en god forståelse for tidspunkt for utvandring for både første- og andregangsvandrende sjørret som skal inngå i indikatoren.

Vurdering

Tidspunkt for utvandring av sjørret er undersøkt i en rekke vassdrag og gode datasett er tilgjengelig. Vi anser derfor at tidspunkt for utvandring er målt med **lav usikkerhet**. En bedre

forståelse av hvordan tidspunkt for utvandring varierer mellom år i ulike vassdrag kan redusere usikkerheten ytterligere.

I indikatoren inkluderes sjøørret som vandrer ut i «normalperioden» på vår og sommer. Noen sjøørret vandrer ut av elvene på høsten, spesielt sør i Norge. Kunnskapen om disse fiskene er dårligere enn for fiskene som vandrer i normalperioden. Vi antar imidlertid at fisk som vandrer ut om høsten utgjør en mindre del av sjøørretbestanden i de aller fleste vassdrag og i produksjonsområdene og at det vil ha liten konsekvens for indikatorresultatet om disse inkluderes. I arbeidet med å forbedre indikatoren bør det imidlertid vurderes om utvandring på høsten også bør inkluderes.

4.3 Vekst i sjøen

Bakgrunn

Kunnskap om vekst i sjøen for førstegangsvandrende sjøørret er først og fremst basert på måling av endringer i lengde og vekt fra utvandring til sjøen til tilbakevandring til ferskvann av individuelt merket fisk. Dette åpner for beregning av daglige vekstanslag som også tilsvarer bestemte tidsperioder i sjøen. Vekst i sjøen kan også estimeres fra skjellprøver ved bruk av tilbakeberegningmetoder (Ryan mfl. 2019, Eldøy mfl. 2020).

Data om vekst i sjø er tilgjengelig fra langtidsdataserier av merket sjøørret fra Halselva i Finnmark (1987-2012) og Imsa i Rogaland (1988-), i tillegg til nyere data fra Fremstad i Trøndelag (2023-). Den 25-årige studien i Halselva demonstrerer en sammenheng mellom utvandringstidspunkt og vekst i sjøen, der individer som vandrer ut tidlig i sjøen vokser mer enn individer som utvandrer senere (Jensen mfl. 2020, 2022). Generelt er vekst positivt korrelert med tid i sjøen (Jensen mfl. 2022, Hedger mfl. upublisert), hvor førstegangsvandrende sjøørret øker i gjennomsnitt 156 g den første sommeren i sjøen (8,7 % standardisert vekst per dag, Jensen mfl. 2020). Hawley mfl. (2024) viste at vekst i sjø ble påvirket av habitatbruk, hvor fiskene som vandret lengst (til ytre deler av Sognefjorden) hadde best vekst.

Implementering

Indikatoren benytter Ostrovsky (1995) sin vekstmodell, som er en mye brukt vekstmodell for laksefisk (Sigourney mfl. 2008). Parameterverdiene i vekstmodellen i indikatoren er målt for sjøørreten i Halselva (Jensen mfl. 2020). I tillegg til dataene fra Halselva benyttes data fra sjøørreten i Imsa. Sjøørreten i Imsa er mer representativ for sørlige bestander, mens sjøørreten i Halselva er mer representativ for nordlige bestander. I første versjon av indikatoren tar vi utgangspunkt i disse parameterverdiene for å modellere en daglig vekst som funksjon av størrelse ved utvandring. Vekstmodellen blir brukt til å regne ut et veksttap som følge av prematur tilbakevandring (kapittel 4.10).

Vurdering

Ostrovsky (1995) sin vekstmodell som beskriver masse-spesifikk vekstrate, gir en god beskrivelse av veksten i et gjennomsnittså. Veksten i naturen er ikke konstant, men vil være avhengig av mattilgang og temperatur. Konsekvensen av dette er at i år eller områder med god vekst vil indikatoren underestimere veksttapet som følge av avkortning av sjøoppholdet til sjøørreten,

mens i år eller områder med dårlig vekst vil indikatoren overestimere dette veksttapet. Det er begrenset kunnskap om mattilgangen i sjørretens oppvekstområder. Temperaturen er viktig for veksten til vekselvarme dyr, og konsekvensen av å inkludere temperaturens påvirkning på sjøveksten bør vurderes i senere versjoner av modellen.

Marin vekst målt i Halselva og Imsa kan ha blitt underestimert om fisken har tilbrakt tid i elven nedstrøms fellene. Vi vurderer at dataene som inngår i vekstmodellen har **moderat usikkerhet**. Fordi vekstmodellen best beskriver situasjonen i et gjennomsnittså, vil ekspertvurderinger av indikatorresultatene kunne ta hensyn til variasjoner i sjøtemperatur mellom produksjonsområder og år.

4.4 Lengde på sjøopphold

Bakgrunn

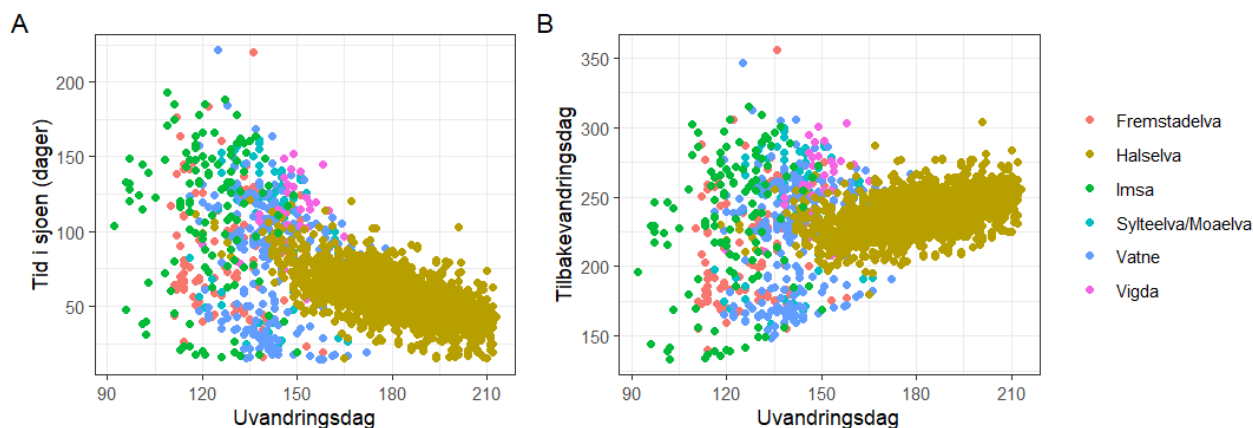
Ulike forhold i vassdraget kan ha påvirkning på oppholdstiden i sjøen, da ulike vassdrag med nær geografisk plassering kan ha store variasjoner i lengden på sjøoppholdet (Eldøy mfl. 2015). Trolig er tidspunkt for utvandring, tidspunkt for oppvandring og dermed lengden på sjøoppholdet i stor grad styrt av forholdene for vandring, opphold og overvintring i vassdragene. Ørret fra vassdrag med innsjøer på anadrom streking har gjerne kortere opphold i sjøen enn mindre vassdrag uten innsjøer (Eldøy mfl. 2015). Utvandringstidspunkt og lengde på sjøoppholdet avhenger av fiskens fysiologiske status på våren, og tyder på at sult trigger starten av næringsvandringen til sjøen (Eldøy mfl. 2021). Fisk med lav kondisjon bruker lengre tid på næringsoppholdet i sjøen enn fisk i god kondisjon (Bordeleau mfl. 2018, Eldøy mfl. 2021). I en studie av sjørretet i Sør-Norge kan det synes som fisk som manglet restitusjon av næringslagene hadde større sannsynlighet for å droppe gyting og overvintring i sjøen (Haraldstad mfl. 2018). Næringstilgang i sjøen kan derfor trolig også påvirke lengden på sjøoppholdet, men dette er lite undersøkt. En studie fra Sognefjorden viste liten variasjon mellom ulike vassdrag i forhold til oppholdstid i marint miljø (Hawley mfl. 2024). Den samme studien fant en positiv sammenheng mellom vandringsavstand og oppholdstid i marint miljø.

Generelt antar man at den førstegangs utvandrende sjørretet vandrer ut i det marine miljøet om våren og returnerer til ferskvann i løpet av høsten for overvintring. Oppvandringen styres sannsynligvis av forholdene for vandring. I mindre vassdrag er oppvandring antagelig vannføringsstyrt, mens den i større vassdrag er den mer fleksibel (Jonsson & Jonsson 2002). Det er imidlertid ikke alle førstegangsvandrere som returnerer til ferskvann for overvintring. I små kystvassdrag på Sørlandet er det observert at utvandrende smolt ikke returnerer til vassdraget før etter to sesonger i sjøen (Haraldstad mfl. 2024). Dette ser særlig ut til å gjelde for individer som vandrer ut tidlig om våren, mens sent utvandrende smolt ofte bare tilbringer noen uker i sjøen før de returnerer. For svært korte opphold nær vassdragsmunningen er det et definisjonsspørsmål om det kan kalles et sjøopphold.

Implementering

Data på lengden på fiskens sjøopphold og tidspunkt for utvandring og oppvandring får vi fra elver hvor en merker fisken med akustiske-, radio- eller PIT-merker, og fiskens ut- og oppvandring registreres med mottakerantennene. Videre vil fiskefeller og tradisjonell individmerking også gi gode data. Analyser av slike data viser at lengden på sjøoppholdet blir kortere jo senere fisken

vandrer ut av elva (**Figur 5A**). Dette tyder på at returvandringen påvirkes mer av tid på året enn lengde på sjøoppholdet (**Figur 5B**). Nord i Norge kommer det aller meste av fisken tilbake før midten av oktober, mens lengre sør i Norge kommer fisken tilbake senere i oktober (**Figur 5B**). I indikatoren modellerer vi derfor tilbakevandringsdato som en sannsynlighetsfordeling (trunkert normalfordeling) basert på dataene i **Figur 5B**. Denne fordelingen vil være avhengig av utvandringsdag og regionale forskjeller som vil bli tatt hensyn til i indikatoren.



Figur 5. Sammenhengen mellom utvandringsdag og A) antall dager i sjøen og B) tilbakevandringsdato (kalenderdag).

Vurdering

Vi har mye mindre data på tidspunkt for tilbakevandring sammenlignet med tidspunkt for utvandring, og har derfor ikke mulighet til å modellere finskala variasjon i tid og rom. Fordelingen av tilbakevandringsdatoer for fisk som ikke er påvirket av lakselus antas å være lik mellom år og mellom elver i samme region. Lengde på marint opphold kan bli overestimert av to grunner: 1) Sjørørret kan ha vandret opp i andre elver enn de som er overvåket for så å returnere til den overvåka elven, og 2) fellene og PIT-antenne (som registrerer fisken) er plassert et stykke oppstrøms og sjørørreten kan ha tilbrakt tid i de nedre delene av elvene og elvemunningen. I tillegg kan fysiske feller (som i Halselva og Imsa) fungere som vandringsbarrierer slik at fisken bruker mer tid i områdene nedenfor fellene enn det den normalt ville gjort.

Vi anser at datagrunnlaget for lengden på sjøoppholdet har **moderat usikkerhet**. Det finnes imidlertid begrenset data på førstegangsutvandrende smolt, da små akustiske merker har begrenset batterikapasitet, og PIT-merker ikke gir tilstrekkelig informasjon om fiskens atferd og områdebruk mellom utvandring og tilbakevandring. For veteranvandrere finnes det derimot mer omfattende data om sjøoppholdets varighet. Økt datagrunnlag og forståelse for variasjon i tidspunkt for tilbakevandring kan komme fra videoovervåkningen til Skandinavisk naturovervåkning. Videodataene kan ikke brukes for å estimere lengde på sjøopphold til enkeltfisk, men vil være verdifulle med tanke på å forstå variasjon mellom år og regioner for når hovedmengden av sjørørret vandrer opp i elvene.

4.5 Romlig marin fordeling

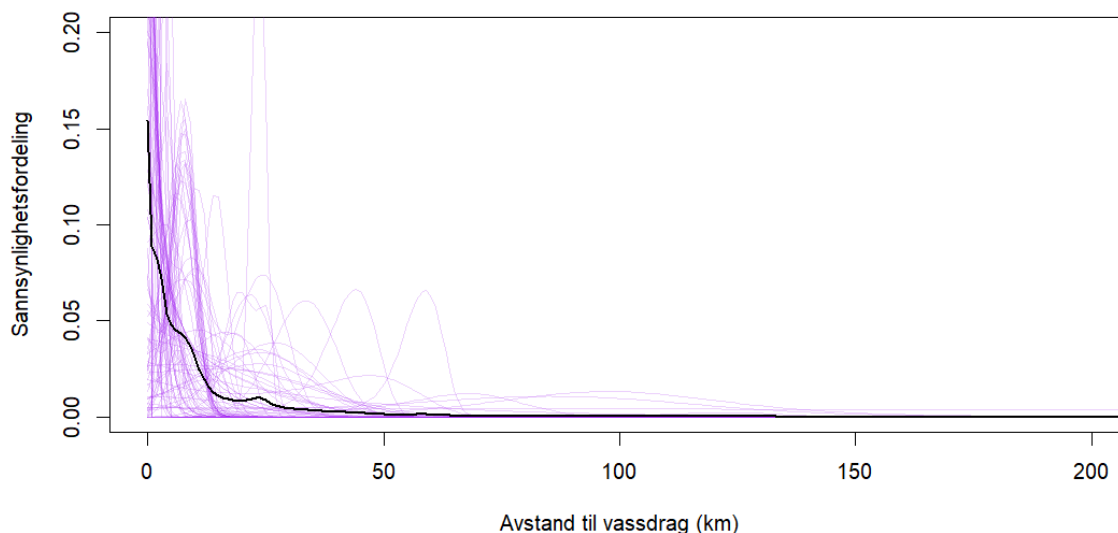
Bakgrunn

Sjørørreten oppholder seg stort sett i fjordene og kystnære strøk gjennom hele sin marine vandring, og de fleste holder seg stort sett innenfor 80 km fra vassdraget (Thorstad mfl. 2016). Det blir imidlertid sporadisk registrert enkeltindivider som kan vandre betydelig lengre avstander (Birnie-Gauvin mfl. 2019). Det er store variasjoner i vandringsatferd i sjøen både innad og mellom populasjoner, hvor noen fisk holder seg i nærheten av elvemunningen under hele sjøoppholdet, mens andre individer bruker mesteparten av tiden lengre unna i ytre fjord- eller kystområder (del Villar-Guerra mfl. 2014, Hawley mfl. 2024, Lennox mfl. 2024). Sjørørret oppholder seg hovedsakelig nært land når de er i sjøen, men de kan også bruke åpne vannmasser, da særlig langtvandrende individer (Eldøy mfl. 2015). Sjørørret er regnet som opportunister som kan spise en rekke byttedyr, og vandringsatferden i sjøen påvirkes trolig av sesongvariasjoner i byttedyrene den jakter på og med sjørørretens kroppsstørrelse (Knutsen mfl. 2001, Davidsen mfl. 2023).

Innad i populasjoner, er større individer også observert å vandre lengre enn mindre individer (Eldøy mfl. 2021, Jensen mfl. 2022), men slike mønstre er ikke alltid tydelig (eks. Eldøy mfl. 2015). Næringsfysiologisk kondisjon har påvirkning på vandringsmønstrene, hvor individer i lav kondisjon på våren har en tendens til å vandre lengre enn individer i god kondisjon (Bordeleau mfl. 2018, Eldøy mfl. 2015, 2021). Det meste vi har av kunnskap om romlig fordeling hos sjørørret i sjøen kommer fra studier som har brukt akustisk telemetri som metode. En konsekvens av dette er at sporingsdataenes oppløsning og utbredelse begrenses av nettverket av lyttebøyer som er satt ut. Langtvandrende individer vil derfor ofte kun registreres som "utenfor nettverket", og maksimal vandringsatferd kan derfor underestimeres. Denne teknologien gir videre, i de fleste tilfeller, ganske grove data på vandringsavstanden til land og ulike habitattyper, da rekkevidden til lyttebøyene kan være opptil flere hundre meter.

Implementering

Finstad mfl. (2021) sin modell antok at postsmolt av sjørørret var likt fordelt i et område innenfor 20 km fra elvemunningen i de øvre 2 m av vannsøylen. Dette er også antagelsen som Vitenskapslig råd for lakseforvaltning bruker i sin trusselvurdering av sjørørreten (VRL 2024). Gjennom analyser av eksisterende telemetridata fra NTNU vitenskapsmuseet, Aqualife R&D og Havforskningsinstituttet forbedrer vi denne modellen ved å inkludere individvariasjon i marint habitatsbruk i en sannsynlighetsfordeling hvor sannsynligheten for å være på en gitt lokalitet en gitt dag endrer seg med avstand fra hjemelva (**Figur 6**) og land. Analysene av datasettene viser at de aller fleste fiskene beveger seg sjeldent mer enn 20 km fra elvemunningen, men noen fisk kan vandre langt og tilbringer mesteparten av sjøoppholdet mellom 20 og 100 km fra elvemunningen. Det er viktig å ta hensyn til denne individvariasjonen i vandringslengde fordi det er fisken som vandrer langt fra elvemunningen som i de fleste tilfeller kan bli mest påvirket av lus. Analyse av de samme dataene viser at sannsynligheten for å være på en gitt lokalitet minker med 30 % når avstanden til land dobler seg. I indikatoren brukes disse sannsynlighetsfordelingene til å regne ut hvor fisk fra hver elv mest sannsynlig oppholder seg under sjøvandringen. I indikatormodellen vil vi også ta hensyn til at ulike størrelsesgrupper av fisk vandrer ulikt i sjøen. I første versjon av den virtuelle sjørørretmodellen vil vi ikke ta hensyn til at sannsynlighetsfordelingene endrer seg gjennom sesongen, men dette vil kunne inkluderes i oppdaterte modeller.



Figur 6. Individuelle fisk sine sannsynlighetsfordelinger for å befinne seg i ulike lokaliteter med ulik avstand til vassdraget fisken ble merket. Y-aksen er trunkert på 0,20 for å bedre vise variasjonen. Den sorte linjen viser gjennomsnittet. Dataene er for fisk mindre enn 18 cm fra Beiarfjorden og Sognefjorden (antatt førstegangsvandrere).

Vurdering

I modellen baserer vi oss på et begrenset antall merkeforsøk. Antagelsen er da at disse merkede sjørøtterne er representative for alle norske sjørøttere. I sjørøttestandarter hvor vandringmønsteret er avvikende fra dette kan indikatoren gi verdier som ikke stemmer overens med den faktiske lusepåvirkningen. Om indikatorverdiene blir for høye eller for lave kommer an på lusefordelingen i sjøen. Fordi en storstilt kartlegging av sjørøtters marine habitatbruk for fisk fra mer enn 1000 vassdrag er urealistisk, må det bli relativt grove antagelser om dette i modellen. Modellens antagelser om romlig marin fordeling er allikevel relativt robuste og med **lav til moderat usikkerhet**. Grunnen er at de aller fleste sjørøtterne vandrer relativt kort fra elvemunningen (< 20 km) uavhengig av vassdrag. Dette gjør at det er den lokale tettheten av lakselus relativt nært elveutløpet som er viktigst for påvirkningen på bestanden, noe som indikatoren tar hensyn til gjennom den skjeve fordelingen av vandringsslengder.

I fremtidige versjoner av indikatoren kan man undersøke om det er systematiske forskjeller mellom vassdrag i sjørøtters marine fordeling. For eksempel om det er forskjell i vandringsslengden til bestandene inne i fjordene og på kysten. Man bør også se på hvordan romlig marin fordeling endrer seg gjennom sesongen og om salinitet har en påvirkning på sjørøtters vandringmønster. I tillegg bør man gjøre en vurdering om hvordan den marine habitatbruken til eldre fisk, som i større grad er langtvandrende, vil påvirke indikatoren.

4.6 Lusekonsentrasjon

Bakgrunn

For å kunne regne ut hvor lakseluslarvene befinner seg til enhver tid, har Havforskningsinstituttet (HI) utviklet et modellsystem som beregner hvordan lakselus fordeles i vannmassene basert på vannstrømmene. Den hydrodynamiske modellen, Norkyst, som beregner strøm, saltholdighet og

temperatur er konfigurert for norskekysten i et samarbeid mellom HI og Meteorologisk Institutt, og baserer seg på havmodellen ROMS (Regional Ocean Modeling System, Shchepetkin & McWilliams 2005) som er en amerikanskutviklet havmodell med åpen kildekode. Norkyst er kvalitetssikret og validert mot oseanografiske måledata (Asplin mfl. 2020). Spredning av lakselus med strømmene simuleres med en partikkelspredningsmodell (LADIM; <https://github.com/bjornaa/ladim>) og en individbasert modul for lakselus (https://github.com/pnsaevik/ladim_plugins), som er utviklet ved HI. Et 10-dagers gjennomsnitt av lakselusfordeling langs Norskekysten publiseres ukentlig på www.lakselus.no.

I partikkelspredningsmodellen brukes rapporterte data om antall lus, antall fisk og sjøtemperatur fra alle rapporteringspliktige oppdrettsanlegg til å beregne utslipp (antall) av nyklekte larver fra oppdrettsanleggene (Stien mfl. 2005, Albretsen mfl. 2024). Disse larvene driver rundt med havstrømmene og opplever temperatur, saltholdighet og strøm fra den hydrodynamiske modellen i den posisjonen de befinner seg. Basert på tilgjengelig kunnskap om lakselusas utvikling, atferd og dødelighet blir det beregnet hvordan lakseluslarvene spres med strømmen, først som ikke-smittsomme nauplier og videre som smittsomme kopepoditter (Samsing mfl. 2016, Myksvoll mfl. 2018a, Sandvik mfl. 2020). Lakseluslarvene unnviker vann med lavt saltinnhold (Crosbie mfl. 2019), og infektiviteten er temperaturavhengig (Skern-Mauritzen mfl. 2020), og dette er inkludert i modellen. Sluttproduktet fra modellen er fordelingen av smittsomme kopepoditter i fjordene og langs hele kysten time for time, noe som gir en god og detaljert oversikt over hvilke områder som til enhver tid har mye eller lite lakseluslarver. I vurderingene av påvirkning på vill laksefisk har vi bare tatt med smittsomme kopepoditter som befant seg i de to øverste meterne av vannsøylen. Kartene viser stor romlig variasjon, med en tendens til oppsamling langs land, og i fronter og virvler. Det er også en kraftig økning av lus utover våren/sommeren i de fleste POene. Hvor mye smitte villfisken utsettes for, vil henge sammen med antall lakseluslarver i området.

Implementering

Sjørretindikatoren bruker sluttproduktet fra lusespredningsmodellen som input i modelleringen. Oppløsningen er gjennomsnittlig lusekonsentrasjon per døgn i de to øverste meterne av vannsøylen i kvadratiske ruter på 0,64 km².

Vurdering

Kvaliteten på modellsystemet som HI har utviklet, har blitt belyst i en rekke studier i ulike fjordsystem (Asplin mfl. 2014, Johnsen mfl. 2014, Johnsen mfl. 2016, Skardhamar mfl. 2018, Asplin mfl. 2020, Dalsøren mfl. 2020), inkludert validering mot lakseluspåslag på postsmolt i vaktbur (Sandvik mfl. 2016, 2020, 2021), mot lus på garn- og rusefanget fisk fra overvåkingsprogrammet (Myksvoll mfl. 2018b, Bøhn mfl. 2022) og lus på trålfanget postsmolt laks med kjent opphavslev (Johnsen mfl. 2021). Nylig har usikkerheten og kunnskapsstyrken i denne type modellsystem blitt belyst i tre artikler som ble sluttproduktet etter et internasjonalt samarbeid (Moriarty mfl. 2024, Murphy mfl. 2024, Murray mfl. 2025). Den største usikkerheten ligger i hvor mange modne hunnlus det egentlig er på oppdrettsfisken i merdene, og hvor stor andel av larvene som dør/blir spist av andre mens de driver rundt med vannstrømmene. Vi vurderer denne variabelen til å ha **lav til moderat usikkerhet**.

4.7 Påslagsmodell

Bakgrunn

Med over 1000 sjørretelver er det ikke mulig å overvåke lusepåslag med fangst av fisk. Vi benytter derfor en modell for å beregne påslag av lakselus på sjørret, tilsvarende det en gjør for laks.

Det er gjort relativt store arbeider for å etablere påslagsmodeller for laks. I Trafikklyssystemet brukes det i dag tre slike påslagsmodeller levert av henholdsvis HI, Veterinærinstituttet og SINTEF. HI sin modell følger en virtuell postsmolt fra elv til hav (Jensen mfl. 2024), og er koplet til den beregnede konsentrasjonen av kopepoditter (kapittel 4.6). I deres virtuelle postsmoltmodell er mengden lus som fester seg på smolten modellert med en negativ binomisk sannsynlighetsfordeling, hvor forventet antall lus per fisk er proporsjonal med påslagsraten, lusekonsentrasjonen og utvandringstiden. HI sin påslagsmodell er basert på arbeidet av Johnsen mfl. (2021) og kalibrerer antall lus på den virtuelle postsmolten mot antall lus på trålfanget postsmolt av laks hvor opphavsvelen til laksen er bestemt ved hjelp av genetiske analyser.

Implementering

I sjørretmodellen tar vi utgangspunkt i tilnærmingsmåten som er valgt for å modellere påslag i den virtuelle postsmoltmodellen for laks utviklet av HI (Johnsen mfl. 2021, Jensen mfl. 2024). Påslagsparameteren på laks og sjørret er forventet å være lignende, bortsett fra at sjørreten har en størrelsesvariasjon som må tas hensyn til. Vi bruker derfor i utgangspunktet påslagsparameteren på laks hensyntatt størrelsen på fisken.

Estimater på lusekonsentrasjon omtalt over gir oss antall lus per liter vann. For å omsette dette til antall lus på fisken modellerer vi vannvolumet som en fisk er eksponert for når den svømmer (**Figur 7**). Forventet antall lus en fisk får på seg er gitt av

$$\bar{N}_{lus} = V \times D \times P$$

hvor V er vannvolumet en fisk er eksponert for, D er tettheten av lus i dette vannvolumet og P er sannsynligheten for at en lus i dette vannvolumet fester seg på fisken. Her antar vi at antall lus en fisk får på seg er proporsjonal til vannvolumet en fisk er eksponert for og tettheten av lus i dette vannvolumet. En fisk vil bli eksponert for mer vannvolum jo fortere den svømmer og jo lenger tid den tilbringer i sjøen, og en stor fisk vil bli eksponert for mer vann enn en liten. Hvor nært fisken en lus må være for å feste seg mangler vi kunnskap om. Det er derfor vanskelig å direkte modellere sammenheng mellom vannvolumet fisken er eksponert for og lusepåslag med eksisterende kunnskap. I stedet kan vi bruke overvåkningsdata fra NALO-programmet, hvor sjørret fanget i sjøen blir målt, veid og antall lus på fisken blir registrert, til å estimere en påslagsparameter som inngår i modellen. Gjennom å anta at svømmehastigheten til fisken er proporsjonal til fiskens lengde og at vannvolumet fisken er eksponert for er proporsjonalt til tid i sjø, kan vi omformulere ligningen over slik at antall lus en fisk i gjennomsnitt får på seg er gitt av

$$\bar{N}_{lus} = \beta \times A \times T \times D,$$

hvor β er påslagsparameteren, A er overflatearealet til fisken, T er antall døgn fisken har vært i sjøen, og D er den gjennomsnittlige lusekonsentrasjonen som har vært i vannvolumet rundt fisken. Påslagsparameteren gir antall lus en fisk får på seg gitt en tetthet av lus, tid i sjøen og

arealet til fiskens overflate. Påslagsparameteren inkluderer effekten av sannsynligheten for at en lus i et gitt vannvolum fester seg på fisken, hvor nært en lus må være for å feste seg på fisken og svømmehastigheten til fisken. Denne ligningen gir det gjennomsnittlige antallet lus, mens det faktiske antallet lus vil variere rundt dette. I den virtuelle sjørretmodellen vil fiskene akkumulere lus fra en negativ binomisk fordeling som har $\overline{N_{lus}}$ som gjennomsnitt. Indikatoren vil også inkludere dødeligheten av lus før de blir voksne.



Figur 7. Illustrasjon av vannvolumet rundt en fisk.

Ved å tilpasse en statistisk modell til NALO-dataene kan vi estimere parameteren β . Fordi fiskene i NALO programmet blir målt og veid har vi et godt estimat på deres overflateareal (A). I tillegg må vi anta hvor lenge de har vært i sjøen (T) og hvilke lusenivåer de har blitt eksponert for (D). For å få best mulige og realistiske estimater for T og D bruker vi resultatene fra modellene for tidspunkt for utvandring (kap. 4.2), marint habitatbruk (kap. 4.5) og lusekonsentrasjon (kap. 4.6) rundt NALO sine fangststeder. Dette, kombinert med lusemodellen til HI, vil bli brukt til å få best mulige og realistiske estimat på variablene D og T . For å informere T kan vi også bruke fordeling av lusestadiene på og skjellesing av den fangede fisken. Tilpasningen av denne statistiske modellen til NALO-dataene vil også gi estimat på variasjonen i den negativt binomiske fordelingen som blir brukt i modellering av faktisk antall lus som fester på fiskene.

Antall lus en fisk er forventet å få på seg vil variere mellom områder og mellom år. Parameteren β er derfor ikke en fiksert verdi, men må betraktes som en tilfeldig variabel med en gitt sannsynlighetsfordeling. Ved å estimere parameteren β for ulike produksjonsområder og ulike år vil vi få en forståelse for hvordan parameteren β endrer seg i tid og rom. Når en vurderer lusesituasjonen i et spesifikt produksjonsområde et spesifikt år, kan en velge om en vil bruke en gjennomsnittlig verdi av parameteren β , som gir et ikke-kalibrert estimat på luseeffekten, eller en verdi av β som er representativ for det aktuelle året i det aktuelle produksjonsområdet, som gir et kalibrert estimat på luseeffekten.

Vurdering

Indikatoren vil være sensitiv for påslagsparameteren, og det er viktig å benytte realistiske verdier. Vi bruker påslagsparameteren i HI sin virtuelle postsmoltmodell som et utgangspunkt, men planlegger å videreutvikle denne til sjørret. For å få til dette er vi avhengig av data fra overvåkning

med lusetellinger på vill fisk fanget i sjøen. Gode data vil gi en god kalibrering av den virtuelle sjørretmodellen. Vi vil forbedre datagrunnlaget til kalibreringen ved å inkludere informasjon fra marin skjellvekst (konf. Serra-Llinares mfl. 2024) og fordeling av lusestadiene på den fangete fisken. Vi vurderer beregningen av påslaget av lakselus på fisken til å ha **moderat til stor usikkerhet**. Siden lusepåvirkning er målt ved kategorisering (lav, moderat, høy) vil vi anta at usikkerheten i kategoriseringen som følge av usikkerheten i påslagsmodellen vil være størst når det er lite lus i sjøen, det vil si en kategorisering i lav eller moderat lusepåvirkning på sjørreten. Ved høyere lusetettheter vil usikkerheten i kategoriseringen reduseres.

4.8 Lakselusindusert mortalitet og prematur tilbakevandring

Bakgrunn

For å kunne implementere sjørretindikatoren er det nødvendig å beskrive hvilke nivåer av lakselus i sjøen som fører til at sjørreten avslutter sjøoppholdet og vender tilbake til ferskvann, og andelen som ikke overlever belastningen av lus. Sannsynligheten for å dø vil blant annet være avhengig av hvor sjørreten befinner seg når den får på seg skadelige nivåer av lus, tilgjengelighet til ferskvann og hvordan habitat- og predasjonsforholdene er i området med ferskvann.

I laboratorieforsøk er det studert hvilke nivåer som fører til skader, fysiologiske ubalanse og død (for eksempel Bjørn & Finstad 1998, Dawson 1998, Dawson mfl. 1998, Wells mfl. 2006, 2007). Sammen med studier på laks, er disse brukt til å beskrive ved hvilke nivåer av lus på fisken de får negative fysiologiske effekter av lus (Taranger mfl. 2012, 2015). Disse nivåene brukes til å sette grenseverdier for hvilke nivåer som fører til død på laksesmolt i Trafikklyssystemet.

Andelen av sjørreten som ikke overlever lusepåslag er vanskelig å kvantifisere presist. Serra-Llinares mfl. (2020) estimerte at det er 2,7 ganger høyere sannsynlighet for å dø når sjørreten har på seg høye nivåer av lus (gjennomsnittlig 2,4 lus per gram fisk), sammenlignet med en kontrollgruppe med lave lusenivåer. Vollset mfl. (2024) kvantifiserte overlevelse over et år hos PIT-merket sjørret som det ble talt lus på i NALO programmet. Dette studiet estimerer at overlevelsen reduseres fra ca. 20 % ved fravær av lus til overkant av 10 % ved enn lusebelastning på 0,5 lus per gram, altså ca. en 50 % redusert overlevelse. Den reduserte overlevelsen i Vollset mfl. (2024) kan være et underestimat hvis fisken mister lus etter at den ble talt f.eks. på grunn av opphold i ferskvann eller behandlingen når lusa ble talt.

Postsmolt av sjørret som blir infestert av lakselus kan vandre tilbake til ferskvann der lusa dør. Denne oppførselen betegnes prematur tilbakevandring, og innebærer redusert næringsopptak og vekstmuligheter (Thorstad mfl. 2015). Siden 1999 har Rådgivende Biologer årlig fanget prematurt tilbakevandret postsmolt av sjørret i 30 – 40 elveoser på Vestlandet og talt lakselus i ulike stadier på fisken (Sægrov mfl. 2024). Den gjennomsnittlige infestasjonen på prematurt tilbakevandret sjørret var fra 0,20 – 0,35 preadulte lus per gram fisk, og dette nivået varierer lite mellom lokaliteter og år (Sægrov mfl. 2024). Dette er på linje med grenseverdiene til Taranger mfl. (2012, 2015). Det er likevel stor individuell variasjon i påslaget av lus, og det er en tendens til avtakende infestasjon pr. gram fisk med økende størrelse på fisken. Uttrykt som infestasjon pr. cm² av fiskens hudoverflate er infestasjonene derimot stort sett på samme nivå uavhengig av størrelse på fisken i materialet av 1. og 2. gangs vandrere. I tillegg til preadulte lakselus har ørretene også påslag av fastsittende chalimus-larver i en mengde som er 3-4 ganger høyere enn infestasjonen av bevegelige lus når de kommer tilbake til ferskvann.

I ett nylig publisert arbeid hvor sjørret ble kunstig infisert med $0,25 \pm 0,25$ lus/g fiskevekt, og adferden observert ved hjelp av akustisk telemetri, ble den lusesmittede fisken i snitt observert første gang i ferskvann etter 17 dager, mens blant kontrollfisk var snittet 32 dager (Strøm mfl. 2024). I dette forsøket med relativt lav lusebelastning var antallet som returnerte totalt sett likt.

Implementering

Indikatoren for sjørret vil basere seg forslagene til grenseverdiene til Taranger mfl. (2012, 2015). Disse grenseverdiene blir også brukt i vurderingen av effekt av lakselus på laks i Trafikklyssystemet. I en nylig gjennomgang av tilgjengelig kunnskap ble det konkludert med at en ikke har grunnlag for å endre grenseverdiene foreslått av Taranger mfl. (Stige mfl. 2024). Grenseverdiene er som følger:

For små laksefisk (<150 g) antar man at

- 100 % vil dø eller prematurt tilbakevandre om infestasjonsgraden er $>0,3$ lus g^{-1} ,
- 50 % om infestasjonsgraden er mellom 0,2 og 0,3 lus g^{-1} ,
- 20 % om infestasjonsgraden er mellom 0,1 og 0,2 lus g^{-1} ,
- og 0 % om infestasjonsgraden er $< 0,1$ lus g^{-1} .

For større laksefisk (>150 g) antar man at

- 100 % vil dø eller prematurt tilbakevandre om infestasjonsgraden er $>0,15$ lus g^{-1} ,
- 75 % om infestasjonsgraden er mellom 0,10 og 0,15 lus g^{-1} ,
- 50 % om infestasjonsgraden er mellom 0,05 og 0,10 lus g^{-1} ,
- 20 % om infestasjonsgraden er mellom 0,01 og 0,05 lus g^{-1} ,
- og 0 % om infestasjonsgraden er $<0,01$ lus g^{-1} .

Vi har lite informasjon om hvor stor andel av de lusepåvirkede individene som vil dø og hvor stor andel som vil prematurt vandre tilbake til ferskt eller brakt vann. Vi anser at det er sannsynlig at færre en 50 % av andelen oppgitt i Taranger mfl. (2012) dør som følge av lakselusinfestasjon. I utgangspunktet antar vi i indikatormodellen at 30 % av disse fiskene dør. Dette er på linje med estimatene på reduksjon av overlevelse i Vollset mfl. (2024). I tillegg vil vi gjennomføre sensitivitetsanalyser med ulike verdier under forutsetninger fra at alle de påvirkede individene prematurt tilbakevandrer til at alle dør, som to ytterpunkter for indikatoren.

Luseindusert død, som i dette tilfelle er før reproduktiv alder, fører til fullstendig tap av reproduktiv suksess, mens prematur tilbakevandring fører til et veksttap. Veksttapet som følger det reduserte sjøoppholdet, blir beregnet ut fra vekstmodellen beskrevet i kapittel 4.3. Veksttapet fører til redusert fekunditet som igjen fører til redusert fitness, slik som beskrevet i kapittel 3.1 og i Bolstad mfl. (2024) (se Vedlegg 1).

Vurdering

Indikatoren er sensitiv for valg av grenseverdier. Vi har derfor valgt å legge oss på linje med grenseverdiene som allerede er i bruk i Trafikklyssystemet og anser at grenseverdiene har **moderat usikkerhet**. Det bør være en prioritert oppgave i det fremtidige arbeidet med indikatoren å øke kunnskapen rundt grenseverdiene og andelen sjørret som har prematur tilbakevandring eller dør.



Foto: Sjørørret postsmolt med lakselus © Rune Nilsen, Havforskningsinstituttet.

5. Referanser

- Aarestrup, K., Birnie-Gauvin, K. & Larsen, M.H. (2018). Another paradigm lost? Autumn downstream migration of juvenile brown trout: Evidence for a presmolt migration. *Ecology of Freshwater Fish* 27: 513-516.
- Albretsen, J., Asplin, L., Sandvik, A.D., Jensen, M.F. & Skardhamar, J. (2024) Fysisk oseanografiske forhold i produksjonsområdene for akvakultur. Rapport fra havforskningen, 102 s.
- Anon. (2017). Forskrift om produksjonsområder for akvakultur av matfisk i sjø av laks, ørret og regnbueørret (produksjonsområdeforskriften), FOR-2017-01-16-61 Lovdata.no.
- Asplin, L., Albretsen, J., Johnsen, I.A. & Sandvik, A.D. (2020). The hydrodynamic foundation for salmon lice dispersion modeling along the Norwegian coast. *Ocean Dynamics* 70: 1151-1167.
- Asplin, L., Johnsen, I.A., Sandvik, A.D., Albretsen, J., Sundfjord, V., Aure, J. & Boxaspen, K.K. (2014). Dispersion of salmon lice in the Hardangerfjord. *Marine Biology Research* 10: 216-225.
- Bekkevold, D., Höjesjö, J., Nielsen, E.E., Aldvén, D., Als, T.D., Sodeland, M., Kent, M.P., Lien, S. & Hansen, M.M. (2020). Northern European *Salmo trutta* (L.) populations are genetically divergent across geographical regions and environmental gradients. *Evolutionary Applications* 13: 400-416.
- Berg, O.K. & Berg, M. (1989). The duration of sea and freshwater residence of the sea trout, *Salmo trutta*, from the Vardnes River in northern Norway. *Environmental Biology of Fishes* 24: 23-32.
- Bernatchez, L. (2001). The evolutionary history of brown trout (*Salmo trutta* L.) inferred from phylogeographic, nested clade, and mismatch analyses of mitochondrial DNA variation. *Evolution* 55: 351-379.
- Birkeland, K. (1996). Consequences of premature return by sea trout (*Salmo trutta*) infested with the salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis* Krøyer): migration, growth, and mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 2808-2813.
- Birnie-Gauvin, K., Thorstad, E.B. & Aarestrup, K. (2019). Overlooked aspects of the *Salmo salar* and *Salmo trutta* lifecycles. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 29: 749-766.
- Birnie-Gauvin, K., Koed, A. & Aarestrup, K. (2021). Repeatability of migratory behaviour suggests trade-off between size and survival in a wild iteroparous salmonid. *Functional Ecology* 35: 2717-2727.
- Biering, E., Boxaspen, K.K. & Næsje, T.F. (2024). Styringsgruppens oppsummering og vurdering av lakseluspåvirkning på ville laksefisk i produksjonsområdene i 2024. Styringsgruppen for vurdering av lakseluspåvirkning.
- Bjørn, P. A. & Finstad, B. (1998). The development of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) on artificially infected post smolts of sea trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Zoology* 76: 970-977.
- Bolstad, G.H., Diserud, O.H., Paterson, R.A., Ulvan, E.M., Karlsson, S., Ugedal, O. & Næsje, T.F. (2024). A fitness-based indicator for the effect of aquaculture-produced salmon lice on wild sea trout. *ICES Journal of Marine Science* fsae192. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsae192>
- Bordeleau, X., Davidsen, J.G., Eldøy, S.H., Sjørnsen, A.D., Whoriskey, F.G. & Crossin, G.T. (2018). Nutritional correlates of spatiotemporal variations in the marine habitat use of brown trout (*Salmo trutta*) veteran migrants. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 75: 1744-1754.
- Bourret, V., Kent, M.P., Primmer, C.R., Vasemägi, A., Karlsson, S., Hindar, K., McGinnity, P., Verspoor, E., Bernatchez, L. & Lien, S. (2013). SNP-array reveals genome-wide patterns of geographical and potential adaptive divergence across the natural range of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Molecular Ecology* 22: 532-551.
- Bremset, G., Urke, H.A., Solem, Ø., Kjøsnes, A.J., Kristensen, T. & Ulvund, J.B. (2017). Studier av vandringsmønster hos sjøaure fra Driva. Vandringsmønster i elv og sjø i perioden 2009-2011. NINA Rapport 1253, 28 s.

- Bøhn, T., Nilsen, R., Gjelland, K. Ø., Biuw, M., Sandvik, A. D., Primicerio, R., Karlsen, Ø., & Serra-Llinares, R. M. (2022). Salmon louse infestation levels on sea trout can be predicted from a hydrodynamic lice dispersal model. *Journal of Applied Ecology*, 59: 704–714.
- Crosbie, T., Wright, D.W., Oppedal, F., Johnsen, I.A., Samsing, F. & Dempster, T. (2019). Effects of step salinity gradients on salmon lice larvae behaviour and dispersal. *Aquaculture Environment Interactions* 11: 181-190.
- Dalsøren, S.B., Albretsen, J. & Asplin, L. (2020). New validation method for hydrodynamic fjord models applied in the Hardangerfjord, Norway. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 246: 107028.
- Davidson, J.G., Halvorsen, A.E., Eldøy, S.H., Thorstad, E.B. & Vøllestad, L.A. (2023). Brown trout (*Salmo trutta* L. 1758) and Arctic charr [*Salvelinus alpinus* (L. 1758)] display different marine behaviour and feeding strategies in sympatry. *Journal of Fish Biology* 102: 1129–1140.
- Dawson, L.H.J. (1998). The physiological effects of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) infections on returning post-smolt sea trout (*Salmo trutta* L.) in western Ireland, 1996. *ICES Journal of Marine Science* 55: 193-200.
- Dawson, L.H., Pike, A.W., Houlihan, D.F. & McVicar, A.H. (1998). Effects of salmon lice *Lepeophtheirus salmonis* on sea trout *Salmo trutta* at different times after seawater transfer. *Diseases of Aquatic Organisms* 33: 179-186.
- del Villar-Guerra, D., Aarestrup, K., Skov, C. & Koed, A. (2014). Marine migrations in anadromous brown trout (*Salmo trutta*). Fjord residency as a possible alternative in the continuum of migration to the open sea. *Ecology of Freshwater Fish* 23: 594-603.
- Duval, E., Skaala, Ø., Quintela, M., Dahle, G., Delaval, A., Wennevik, V., Glover, K.A. & Hansen, M.M. (2021). Long-term monitoring of a brown trout (*Salmo trutta*) population reveals kin-associated migration patterns and contributions by resident trout to the anadromous run. *BMC Ecology and Evolution* 21: 143.
- Einum, S. & Fleming, I.A. (1999). Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 266: 2095-2100.
- Eldøy, S.H., Bordeleau, X., Crossin, G.T. & Davidson, J.G. (2019). Individual repeatability in marine migratory behavior: a multi-population assessment of anadromous brown trout tracked through consecutive feeding migrations. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 420.
- Eldøy, S.H., Bordeleau, X., Lawrence, M.J., Thorstad, E.B., Finstad, A.G., Whoriskey, F.G., Crossin, G.T., Cooke, S.J., Aarestrup, K., Rønning, L., Sjørnsen, A.D. & Davidson, J.G. (2021). The effects of nutritional state, sex and body size on the marine migration behaviour of sea trout. *Marine Ecology Progress Series* 665: 185-200.
- Eldøy, S.H., Davidson, J.G., Thorstad, E.B., Whoriskey, F., Aarestrup, K., Næsje, T.F., Rønning, L., Sjørnsen, A.D., Rikardsen, A.H. & Arnekleiv, J.V. (2015). Marine migration and habitat use of anadromous brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 72: 1366-1378.
- Eldøy, S.H., Ryan, D., Roche, W.K., Thorstad, E.B., Næsje, T.F., Sjørnsen, A.D., Gargan, P.G. & Davidson, J.G. (2020). Changes in growth and migration patterns of sea trout before and after the introduction of Atlantic salmon farming. *ICES Journal of Marine Science* 77: 2623-2634.
- Elliott, J.M. (1995). Fecundity and egg density in the redd for sea trout. *Journal of Fish Biology* 47: 893-901.
- Elliott, J.M., Hurley, M.A. & Fryer, R.J. (1995). A new, improved growth model for brown trout, *Salmo trutta*. *Functional Ecology* 9: 290-298.
- Finstad, B., Sandvik, A.D., Ugedal, O., Vollset, K.W., Karlsen, Ø., Davidson, J.G., Sægvog, H. & Lennox, R.J. (2021). Development of a risk assessment method for sea trout in coastal areas exploited for aquaculture. *Aquaculture Environment Interactions* 13: 133-144.
- Gauthey, Z., Lang, M., Eloegi, A., Tentelier, C., Rives, J. & Labonne, J., 2017. Brown trout spawning habitat selection and its effects on egg survival. *Ecology of Freshwater Fish* 26: 133-140.

- Grefsrud, E.S., Agnalt, A.-L., Andersen, L.B., Diserud, O., Dunlop, K.M., Escobar, R., Fiske, P., Folkedal, O., Glover, K., Grøsvik, B.E., Halvorsen, K., Hannisdal, R., Hansen, P.K., Hindar, K., Husa, V., Jansson, E., Johnsen, I.A., Karlsen, Ø., Karlsson, S., Madhun, A.S., Nedreaas, K., Nilsson, J., Parsons, A.E., Samuelsen, O., Sandlund, N., Sandvik, A.D., Serra-Llinares, R.M., Skaala, Ø., Skern, R., Skiftesvik, A.B., Solberg, M.F., Stien, L.H., Stöger, E., Svåsand, T., Utne, K.R. & Wennevik, V. (2024). Risikorapport norsk fiskeoppdrett 2024. Produksjonsdødelighet hos oppdrettsfisk og miljøeffekter av norsk fiskeoppdrett. Rapport fra Havforskningen 2024-4, 204 s.
- Griffiths, A.M., Koizumi, I., Bright, D. & Stevens, J.R. (2009). A case of isolation by distance and short-term temporal stability of population structure in brown trout (*Salmo trutta*) within the River Dart, southwest England. *Evolutionary Applications* 2: 537-554.
- Hagen, I.J., Skaala, Ø., Quintela, M., Dahle, G., Fiske, P., Foldvik, A., Glover, K.A., Hindar, K., Knutsen, H., Lo, H., Sodeland, M., Sæggrov, H. & Karlsson, S. The genetic structure of sea trout (*Salmo trutta* L.) in Norway. Innsendt til ICES Journal of Marine Science.
- Hagen, I.J., Paterson, R.A., Karlsson, S., Bolstad, G., Diserud, O.H., Ulvan, E. & Næsje, T. Genetic composition of facultatively anadromous brown trout in a freshwater-lake system. Under utarbeidelse.
- Hansen, M.M., Skaala, Ø., Jensen, L.F., Bekkevold, D. & Mensberg, K.-L.D. (2007). Gene flow, effective population size and selection at major histocompatibility complex genes: brown trout in the Hardanger Fjord, Norway. *Molecular Ecology* 16: 1413-1425.
- Haraldstad, T., Höglund, E., Kroglund, F., Lamberg, A., Olsen, E.M. & Haugen, T.O. (2018). Condition-dependent skipped spawning in anadromous brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 75: 2313-2319.
- Haraldstad, T., Höglund, E., Kroglund, F., Olsen, E.M., Hawley, K.L. & Haugen, T.O. (2022). Anthropogenic and natural size-related selection act in concert during brown trout (*Salmo trutta*) smolt river descent. *Hydrobiologia* 849: 557-570.
- Haraldstad, T., Johansen, K., Höglund, E. & Korslund, L. (2024). Overvåking av sjøørret i kystvassdrag langs Sørlandskysten. - Utvandringstidspunkt, sjøoverlevelse og livshistoriestrategier. LFI Rapport nr. 549, 28 s.
- Haraldstad, T., Kroglund, F., Kristensen, T., Jonsson, B. & Haugen, T.O. (2017). Diel migration pattern of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and sea trout (*Salmo trutta*) smolts: an assessment of environmental cues. *Ecology of Freshwater Fish*, 26: 541-551.
- Hawley, K.L., Urke, H.A., Kristensen, T. & Haugen, T.O. (2024). Balancing risks and rewards of alternate strategies in the seaward extent, duration and timing of fjord use in contemporary anadromy of brown trout (*Salmo trutta*). *BMC Ecology and Evolution*, 24: 27.
- Hindar, K., Jonsson, B., Ryman, N. & Ståhl, G. (1991). Genetic relationships among landlocked, resident, and anadromous brown trout, *Salmo trutta* L. *Heredity* 66: 83-91.
- Huitfeldt-Kaas, H. (1918). Ferskvannsfiskenes utbredelse og indvandring i Norge med et tillæg om krebsen. Centraltrykkeriet. Kristiania.
- Jensen, A.J., Finstad, B., Fiske, P., Hvidsten, N.A., Rikardsen, A.H., & Saksgård, L. (2012). Timing of smolt migration in sympatric populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*Salmo trutta*), and Arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69: 711-723.
- Jensen, A.J., Karlsson, S., Fiske, P., Hansen, L.P., Østborg, G.M. & Hindar, K. (2014). Origin and life history of Atlantic salmon (*Salmo salar*) near their northernmost oceanic limit. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 71: 1740-1746.
- Jensen, A.J., Finstad, B., Fiske, P., Diserud, O.H., & Thorstad, E.B. (2020). Repeatable individual variation in migration timing in two anadromous salmonids and ecological consequences. *Ecology and Evolution* 10: 11727-11738.
- Jensen, A.J., Diserud, O.H., Finstad, B., Fiske, P. & Thorstad, E.B. (2022). Early-season brown trout (*Salmo trutta*) migrants grow and survive better at sea. *Journal of Fish Biology* 100: 1419-1431.

- Jensen, M. F., Sandvik, A. D., Sævik, P. N. & Skardhamar, J. (2024). Modellert påvirkning av lakselus på vill laksefisk i 2024. Rapport fra havforskningen.
- Johnsen, I.A., Asplin, L.C., Sandvik, A.D. & Serra-Llinares, R.M. (2016). Salmon lice dispersion in a northern Norwegian fjord system and the impact of vertical movements. *Aquaculture Environment Interactions* 8: 99-116.
- Johnsen, I.A., Fiksen, O., Sandvik, A.D. & Asplin, L. (2014). Vertical salmon lice behaviour as a response to environmental conditions and its influence on regional dispersion in a fjord system. *Aquaculture Environment Interactions* 5: 127-141.
- Johnsen, I.A., Harvey, A., Sævik, P.N., Sandvik, A.D., Ugedal, O., Ådlandsvik, B., Wennevik, V., Glover, K.A. & Karlsen, Ø. (2021). Salmon lice-induced mortality of Atlantic salmon during post-smolt migration in Norway ICES Journal of Marine Science: 78: 142–154.
- Jonsson, B., & Gravem, F.R. (1985). Use of space and food by resident and migrant brown trout, *Salmo trutta*. *Environmental Biology of Fishes* 14: 281-293.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (1993). Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 3: 348-365.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2009). Migratory timing, marine survival and growth of anadromous brown trout *Salmo trutta* in the River Imsa, Norway. *Journal of Fish Biology* 74: 621-638.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (2011). Ecology of Atlantic salmon and brown trout. Habitat as a template for life histories. Dordrecht Heidelberg London New York: Springer.
- Jonsson, B., Jonsson, N., Brodtkorb, E. & Ingebrigtsen, P.J. (2001). Life-history traits of brown trout vary with the size of small streams. *Functional Ecology* 15: 310-317.
- Jonsson, N., Jonsson, B., Knutsen, J.A., Knutsen, H. & Olsen, E.M. (2005). Sjørørretens habitatbruk og ernæring i kystnære farvann. NINA Temahefte 31: 39-47.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. (2002). Migration of anadromous brown trout *Salmo trutta* in a Norwegian river. *Freshwater Biology* 47: 1391–1401.
- Jonsson, B. & L'Abée-Lund J.H. (1993). Latitudinal clines in life-history variables of anadromous brown trout in Europe. *Journal of Fish Biology* 43: 1-16.
- Karlsen, Ø., Finstad, B., Ugedal, O. & Svåsand, T. (2016). Kunnskapsstatus som grunnlag for kapasitetsjustering innen produksjonsområder basert på lakselus som indikator. Rapport fra Havforskningen nr 14-2016, 137 s.
- Klemetsen, A., Amundsen, P.-A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M.F. & Mortensen, E. (2003). Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* 12: 1-59.
- Knutsen, J.A., Knutsen, H., Gjøsæter, J. & Jonsson, B. (2001). Food of anadromous brown trout at sea. *Journal of Fish Biology* 59: 533-543.
- Lamberg, A., Gjertsen, V., Bjørnø, S., Strand, R. & Kanstad Hanssen, Ø. (2015). Overvåking av laks, sjørørret og sjørøye i Lakselva på Senja i 2013. Skandinavisk naturovervåking AS, SNA-Rapport, 57 s.
- L'Abée-Lund, J.H. & Vøllestad, L.A. (2018). Life-history plasticity in anadromous brown trout: A Norwegian perspective. I: Lobón-Cerviá, J. & Sanz, N. (red.) *Brown trout. Biology, Ecology and Management*. Wiley, 251-265.
- L'Abée-Lund, J.H., Jonsson, B., Jensen, A.J., Sættem, L.M., Heggberget, T.G., Johnsen, B.O. & Næsje, T.F. (1989). Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run migrant brown trout, *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* 58: 525-542.
- Lehtonen, P.K., Tonteri, A., Sendek, D., Titov, S. & Primmer, C.R. (2009). Spatio-temporal genetic structuring of brown trout (*Salmo trutta* L.) populations within the River Luga, northwest Russia. *Conservation Genetics* 10: 281-289.

- Lennox, R.J., Hanssen, E.M., Normann, E.S., Barlaup, B.T., Nilsen, C.I., Dahlmo, L.S., Berhe, S. & Vollset, K.W. (2024). Migratory contingents of brown trout reveal variable exposure to anthropogenic threats along a fjord-river continuum. *Marine Ecology* 45: e12820.
- Moriarty, M., Murphy, J.M., Brooker, A.J., Waites, W., Revie, C.W., Adams, T.P., Lewis, M., Reinardy, H.C., Phelan, J.P., Coyle, J.P. & Rabe, B. (2024). A gap analysis on modelling of sea lice infection pressure from salmonid farms. I. A structured knowledge review. *Aquaculture Environment Interactions* 16: 1-25.
- Murphy, J.M., Moriarty, M., Brooker, A.J., Waites, W., Revie, C.W., Adams, T.P., Lewis, M., Reinardy, H.C., Phelan, J.P., Coyle, J.P. & Rabe, B. (2024). A gap analysis on modelling of sea lice infection pressure from salmonid farms. II. Identifying and ranking knowledge gaps: output of an international workshop. *Aquaculture Environment Interactions* 16: 27-42.
- Murray, A., Asplin, L., a Nordi, G., Erenbjerg, S., Gallego, A., Ives, S.C., King, E., Kragesteen, T., Murphy, J., Rabe, B. & Sandvik, A.D. (2025). "Knowledge Strength": maximising the reliability of evidence derived from environmental modelling in the face of uncertainty—the case of the salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis*). *Socio-Environmental Systems Modelling* 7: 18750-18750.
- Myksvoll, M.S., Asplin, L., Sandvik, A.D., Johnsen, I.A., Ådlandsvik, B., Albretsen, J. & Skardhamar, J. (2018a). Modelling salmon lice copepodids along the Norwegian coast—comparing old and new particle tracking models. *Rapport fra havforskningen*.
- Myksvoll, M.S., Sandvik, A.D., Albretsen, J., Asplin, L., Johnsen, I.A., Karlsen, Ø., Kristensen, N.M., Melsom, A., Skardhamar, J. & Ådlandsvik, B. (2018b). Evaluation of a national operational salmon lice monitoring system—From physics to fish. *PLoS One* 13: e0201338.
- Nevoux, M., Finstad, B., Davidsen, J.G., Finlay, R., Josset, Q., Poole, R., Höjesjö, J., Aarestrup, K., Persson, L., Tolvanen, O. & Jonsson, B. (2019). Environmental influences on life history strategies in partially anadromous brown trout (*Salmo trutta*, Salmonidae). *Fish and Fisheries* 20: 1051-82.
- Nilsen, F., Ellingsen, I., Finstad, B., Helgesen, K.O., Karlsen, Ø., Qviller, L., Sandvik, A.D., Sægro, H., Ugedal, O. & Vollset, K.W. (2019). Vurdering av kunnskapsgrunnlaget for å implementere lakselus på sjørret som en bærekraftsindikator i «produksjonsområdeforskriften». Rapport fra ekspertgruppe for vurdering av lusepåvirkning.
- Ostrovsky, I. (1995). The parabolic pattern of animal growth: determination of equation parameters and their temperature dependencies. *Freshwater Biology* 33: 357-71.
- Otero, J., L'Abée-Lund, J.H., Castro-Santos, T., Leonardsson, K., Storvik, G.O., Jonsson, B., Dempson, B., Russell, I.C., Jensen, A.J., Baglinière, J.L. & Dionne, M. (2014). Basin-scale phenology and effects of climate variability on global timing of initial seaward migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Global Change Biology* 20: 61-75.
- Paterson, R.A., Berntsen, H.H., Næsje, T.F., Berg, M. & Finstad, B. (2021). Factors influencing return rate and marine residence duration in sea trout populations in Central Norway. *Journal of Fish Biology* 99: 875-887.
- Ryan, D., Shephard, S., Gargan, P. & Roche, W. (2019). Estimating sea trout (*Salmo trutta* L.) growth from scale chemistry profiles: an objective approach using LA-ICPMS. *Fisheries Research* 211: 69-80.
- Samsing, F., Oppedal, F., Dalvin, S., Johnsen, I., Vågseth, T. & Dempster, T. (2016). Salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) development times, body size, and reproductive outputs follow universal models of temperature dependence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 73: 1841-1851.
- Sandvik, A.D., Bjørn, P.A., Ådlandsvik, B., Asplin, L., Skardhamar, J., Johnsen, I.A., Myksvoll, M. & Skogen, M.D. (2016). Toward a model-based prediction system for salmon lice infestation pressure. *Aquaculture Environment Interactions* 8: 527-542.
- Sandvik, A.D., Bui, S., Huserbråten, M., Karlsen, O., Myksvoll, M.S., Ådlandsvik, B. & Johnsen, I.A. (2021). The development of a sustainability assessment indicator and its response to management changes as derived from salmon lice dispersal modelling. *ICES Journal of Marine Science* 78: 1781-1792.

- Sandvik, A.D., Johnsen, I.A., Myksvoll, M.S., Svik, P.N. & Skogen, M.D. (2020). Prediction of the salmon lice infestation pressure in a Norwegian fjord. *ICES Journal of Marine Science* 77: 746-756.
- Shchepetkin, A.F. & McWilliams, J.C. (2005). The regional oceanic modeling system (ROMS): a split-explicit, free-surface, topography-following-coordinate oceanic model. *Ocean Modelling* 9: 347-404.
- Serra-Llinares, R.M., Bøhn, T., Karlsen, Ø., Nilsen, R., Freitas, C., Albretsen, J., Haraldstad, T., Thorstad, E.B., Elvik, K.M.S. & Bjørn, P.A. (2020). Impacts of salmon lice on mortality, marine migration distance and premature return in sea trout. *Marine Ecology Progress Series* 635: 151-168.
- Serra-Llinares, R.M., Nilsen, R., Fjeldheim, P.T., Sandvik, A.D., Haraldstad, T. & Karlsen, Ø. (2024). Inferring time at sea from scale circuli: implications for the interpretation of salmon lice distributions on sea trout. *Aquaculture Environment Interactions* 16: 213-225.
- Sigourney, D.B., Letcher, B.H., Obedzinski, M. & Cunjak, R.A. (2008). Size-independent growth in fishes: patterns, models and metrics. *Journal of Fish Biology* 72: 2435-2455.
- Skaala, Ø. & Nævdal, G. (1989). Genetic differentiation between freshwater resident and anadromous brown trout, *Salmo trutta*, within watercourses. *Journal of Fish Biology* 34: 597-605.
- Skardhamar, J., Albretsen, J., Sandvik, A.D., Lien, V.S., Myksvoll, M.S., Johnsen, I.A., Asplin, L., Ådlandsvik, B., Halttunen, E. & Bjørn, P.A. (2018). Modelled salmon lice dispersion and infestation patterns in a sub-arctic fjord. *ICES Journal of Marine Science* 75: 1733-1747.
- Skern-Mauritzen, R., Sissener, N.H., Sandvik, A.D., Meier, S., Sævik, P.N., Skogen, M.D., Vågseth, T., Dalvin, S., Skern-Mauritzen, M. & Bui, S. (2020). Parasite development affect dispersal dynamics; infectivity, activity and energetic status in cohorts of salmon louse copepodids. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 530: 151429.
- Stien, A., Bjørn, P.A., Heuch, P.A. & Elston, D.A. (2005). Population dynamics of salmon lice on Atlantic salmon and sea trout. *Marine Ecology Progress Series* 290: 263-275.
- Stige, L.C., Vollset, K.W., Diserud, O., Karlsen, Ø., Knutsen, Ø., Nilsen, F., Paterson, R.A., Qviller, L., Skardhamar, J. & Lille-Langøy, R. (2024). Produksjonsområdebasert vurdering av lakselusindusert villfiskdødelighet i 2024. Rapport fra ekspertgruppe for vurdering av lusepåvirkning.
- Strøm, J.F., Nilsen, R., Bøhn, T., Serra-Llinares, R.M., Skardhamar, J., Karlsen, Ø. & Bjørn, P.A. (2024). In situ infestation of sea trout *Salmo trutta* with salmon louse *Lepeophtheirus salmonis* reveals parasite-induced behavioral modifications. *Journal of Fish Biology*. <https://doi.org/10.1111/jfb.15993>
- Sægrov, H., Malkenes, R., Åsheim, A.A., Wiik, S., Vallestad C. & Grindheim, J. (2024). Lakselus i havbruksanlegg og prematur tilbakevandring av sjøaure 2013-2023. Rådgivende Biologer AS, rapport 4251, 188 s.
- Taranger, G.L., Karlsen, O., Bannister, R.J., Glover, K.A., Husa, V., Karlsbakk, E., Kvamme, B.O., Boxaspen, K.K., Bjørn, P.A., Finstad, B., Madhun, A.S., Morton, H.C. & Svåsand, T. (2015). Risk assessment of the environmental impact of Norwegian Atlantic salmon farming. *ICES Journal of Marine Science* 72: 997-1021.
- Taranger, G.L., Svåsand, T., Bjørn, P.A., Jansen, P.A., Heuch, P.A., Grøntvedt, R.N., Asplin, L., Skilbrei, O., Glover, K., Skaala, Ø., Wennevik, V. & Boxaspen, K.K. (2012). Forslag til førstegenerasjons målemetode for miljøeffekt. Rapport fra Havforskningen 13-2012, 41 s.
- Thorstad, E.B., Todd, C.D., Bjørn, P.A., Gargan, P.G., Vollset, K.W., Halttunen, E., Kålås, S., Berg, M. & Finstad, B. (2014). Effects of salmon lice on sea trout - a literature review. NINA Report, 162 s.
- Thorstad, E.B., Todd, C.D., Uglem, I., Bjørn, P.A., Gargan, P.G., Vollset, K.W., Halttunen, E., Kålås, S., Berg, M. & Finstad, B. (2015). Effects of salmon lice *Lepeophtheirus salmonis* on wild sea trout *Salmo trutta* - a literature review. *Aquaculture Environment Interactions* 7: 91-113.
- Thorstad, E.B., Todd, C.D., Uglem, I., Bjørn, P.A., Gargan, P.G., Vollset, K.W., Halttunen, E., Kålås, S., Berg, M. & Finstad, B. (2016). Marine life of the sea trout. *Marine Biology* 163: 1-19.

- Ugedal, O., Kroglund, F., Barlaup, B. & Lamberg, A. (2014). Smolt - en kunnskapsoppsummering. Miljødirektoratet, Rapport M136-2014.
- Urdal, K. 2010. Analysar av skjelpørvar frå elvefiske og kilenotfiske i Sogn og Fjordane i 2009. Rådgivende Biologer Rapport 1332. 57 s.
- Vitenskapelig råd for lakseforvaltning (2022). Klassifisering av tilstanden til sjørørret i 1279 vassdrag. Temarapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 9, 170 s.
- Vitenskapelig råd for lakseforvaltning (2023). Trusselvurdering for sjørørret. Temarapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 12, 37 s.
- Vitenskapelig råd for lakseforvaltning (2024). Status for norske laksebestander i 2024. Rapport fra Vitenskapelig råd for lakseforvaltning nr 19.
- Vollset, K.W., Lennox, R.J., Lamberg, A., Skaala, Ø., Sandvik, A.D., Sægrov, H., Kvingedal, E., Kristensen, T., Jensen, A.J., Haraldstad, T., Barlaup, B.T. & Ugedal, O. (2021). Predicting the nationwide outmigration timing of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts along 12 degrees of latitude in Norway. *Diversity and Distributions* 27: 1383-1392.
- Vollset, K.W., Skår, B., Lennox, R.J., Serra-Llinares, R.M. & Lehmann, G.B. Salmon louse infestation impairs the lifetime fitness of sea-run brown trout. *Authorea*. December 12, 2024. doi: [10.22541/au.173401758.84551972/v1](https://doi.org/10.22541/au.173401758.84551972/v1)
- Wells, A., Grierson, C.E., MacKenzie, M., Russon, I.J., Reinardy, H., Middlemiss, C., Bjørn, P.A., Finstad, B., Wendelaar Bonga, S.E., Todd, C.D. & Hazon, N. (2006). Physiological effects of simultaneous, abrupt seawater entry and sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*) infestation of wild, sea-run brown trout (*Salmo trutta*) smolts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 2809-2821.
- Wells, A., Grierson, C.E., Marshall, L., MacKenzie, M., Russon, I.J., Reinardy, H., Sivertsgård, R., Bjørn, P.A., Finstad, B., Wendelaar Bonga, S.E., Todd, C.D. & Hazon, N. (2007). Physiological consequences of "premature freshwater return" for wild sea-run brown trout (*Salmo trutta*) postsmolts infested with sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64: 1360-1369.
- Wennevik, V., Quintela, M., Skaala, Ø., Verspoor, E., Prusov, S. & Glover, K.A. (2019). Population genetic analysis reveals a geographically limited transition zone between two genetically distinct Atlantic salmon lineages in Norway. *Ecology and Evolution* 9: 6901-6921.
- Ådlandsvik, B. (2022). Havbruk til havs – yttergrense for produksjonsområdene. Rapport fra havforskningen 2022-2. Rapport fra havforskningen 2022-2

A fitness-based indicator for the effect of aquaculture-produced salmon lice on wild sea trout

Geir H. Bolstad ^{*}, Ola H. Diserud , Rachel A. Paterson, Eva M. Ulvan, Sten Karlsson, Ola Ugedal, Tor F. Næsje

Norwegian Institute for Nature Research (NINA), NO-7485 Trondheim, Norway

^{*}Corresponding author. Department of Salmonids, Norwegian Institute for Nature Research (NINA), P.O. box 5685 Torgarden, NO-7485 Trondheim, Norway.
E-mail: geir.bolstad@nina.no

Abstract

Sea trout, the anadromous phenotype of brown trout (*Salmo trutta*), is severely affected by high salmon lice infestation pressure that occurs in areas of Atlantic salmon (*S. salar*) aquaculture. Yet, and in contrast to Atlantic salmon, there is currently no effect indicator implemented for sea trout for regulating the Norwegian aquaculture industry. Here, we present such an indicator centred on the concept of fitness. Our numerical example, based on previous published estimates of reduced survival and reduced marine feeding time of sea trout due to spillback of salmon lice from aquaculture, demonstrates that the indicator is readily implementable. There are several benefits of our indicator: (i) multiple effects of salmon lice on sea trout can be implemented in a single biologically meaningful indicator; (ii) the indicator can be customized and simplified depending on data availability and knowledge; (iii) the simplifications provide a conservative yet effective indicator; (iv) the indicator is on the same scale as the already implemented Atlantic salmon indicator, making it possible to use the same management threshold values; and (v) the changes in fitness measured by the indicator can provide scenarios for the evolution of anadromy.

Keywords: aquaculture; effect indicator; *Lepeophtheirus salmonis*; salmonids; *Salmo trutta*; salmon lice; traffic-light system

Introduction

The most abundant host often controls the population dynamics of a parasite (Arneberg et al. 1998, Paterson et al. 2013). In the case of salmon lice, *Lepeophtheirus salmonis*, the establishment of Atlantic salmon (*Salmo salar*) aquaculture has provided millions of additional hosts that vastly outnumber all other sympatric wild hosts combined (Dempster et al. 2021). This has transformed salmon lice from a relatively common, yet benign ectoparasite on population levels (Schram et al. 1998, James et al. 2021), into a highly pathogenic and problematic species for both aquaculture production (e.g. Torrissen et al. 2013) and wild salmonids (e.g. Thorstad et al. 2015, Fiske et al. 2024). Yearly, the spillback of epizootic salmon lice outbreaks from farmed Atlantic salmon to wild salmonids results in high mortalities of out-migrating Atlantic salmon post-smolts in western Norway, and is considered the leading cause of declining Atlantic salmon populations (Forseth et al. 2017). While being particularly severe in Norway, the spillback of sea lice (family Caligiadae) is considered a global problem (Krkos'ek et al. 2007, Costello 2009, Thorstad et al. 2015).

To mitigate the environmental effects of salmon aquaculture, a 'traffic-light' system was introduced by the Norwegian Ministry of Trade, Industry and Fisheries in 2016 (Nilsen et al. 2017). The traffic-light system uses estimates of salmon-lice-induced mortality of out-migrating Atlantic salmon post-smolts as an effect indicator to regulate the allowed biomass of farmed Atlantic salmon in each of the 13 production areas (PAs) along the Norwegian coast (Fig. 1). However, the impacts of salmon lice infestations extend beyond Atlantic

salmon post-smolt survival (Thorstad et al. 2015). While the traffic-light system has the intention of mitigating the environmental impact of Atlantic salmon aquaculture for other vulnerable species, fundamental differences in the life history of wild salmonids suggest that the current Atlantic salmon effect indicator is insufficient to protect sea trout (the anadromous phenotype of brown trout, *S. trutta*). The Norwegian Scientific Advisory Committee for Atlantic Salmon assessed that in 38.5% out of 1251 Norwegian watercourses the sea trout is lost or in poor or very poor condition, with salmon lice being the anthropogenic effect with the largest adverse impact on the sea trout status (Fiske et al. 2024). A specific effect indicator for sea trout is therefore urgently needed.

Brown trout display highly variable life-history strategies and marine-migration behaviours compared to Atlantic salmon (reviewed in Thorstad et al. 2016, Ferguson et al. 2019, Nevoux et al. 2019), and thus interactions with salmon lice differ. While almost all Atlantic salmon are anadromous (except for a few landlocked populations, see Hutchings et al. 2019), brown trout display large among population differences in the proportion of anadromous individuals, which are linked to varying marine and freshwater habitat attributes (Jonsson and Jonsson 2011, Thorstad et al. 2016, Nevoux et al. 2019). When leaving the rivers in the spring for marine feeding, salmon post-smolts briefly (few days or weeks) occupy waters with high probabilities of salmon lice infestation, before reaching offshore feeding grounds with presumably very low salmon lice densities (Thorstad et al. 2011). In contrast, both immature and mature sea trout have marine migra-

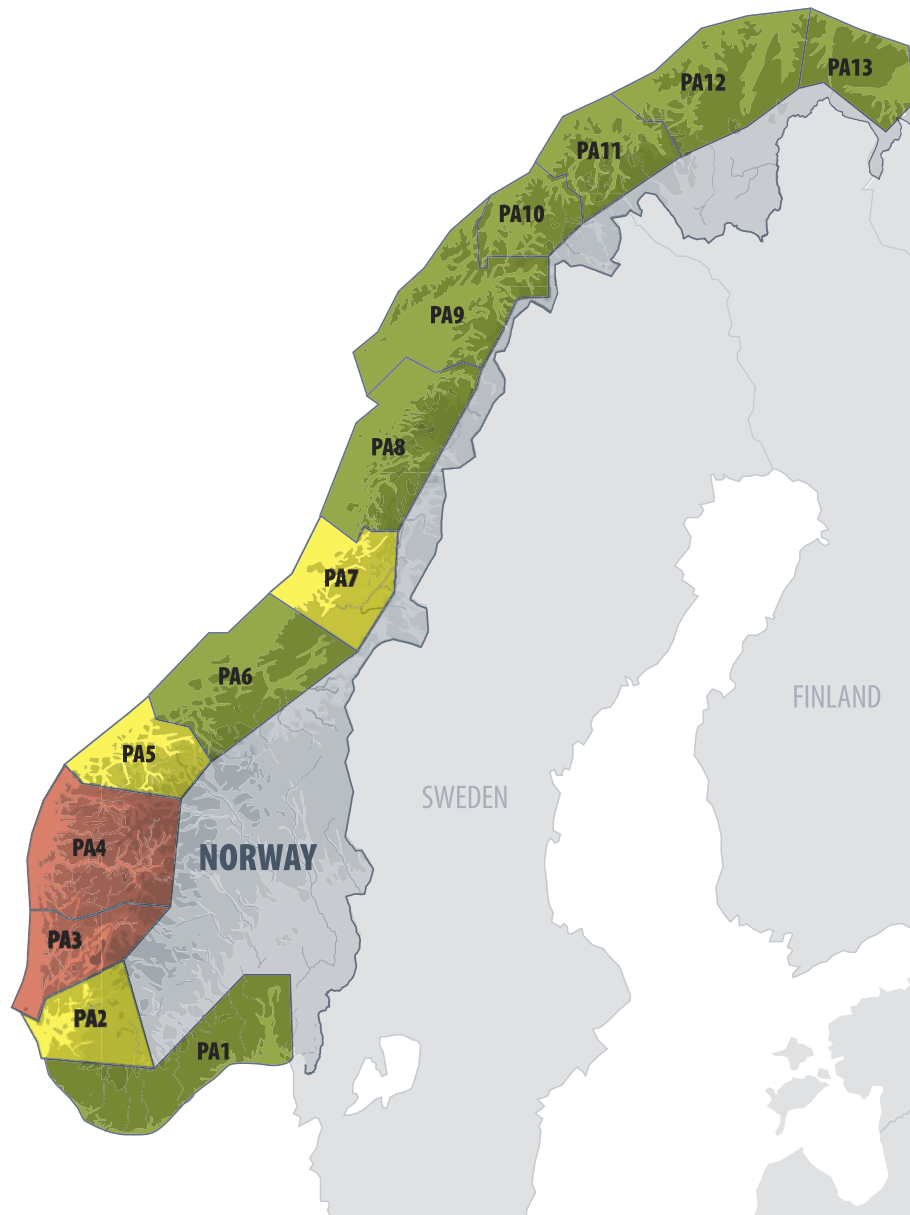


Figure 1. Map of traffic-light colours assigned by the Norwegian Ministry of Trade, Industry and Fisheries (2022) corresponding to lice-induced mortality of Atlantic salmon post-smolts in the 13 PAs. Transitions between 'green,' 'yellow,' and 'red' categories occurs at 10% and 30% lice-induced mortality. In the 'green' category, the farmed salmon biomass is allowed to increase by 6%, in the 'yellow' category, the current farmed salmon biomass can be maintained, and in the 'red' category, farmed salmon biomass must be reduced by 6%.

tions lasting between a few days to several months (March–November or longer) to fjord and coastal feeding grounds (Jonsson and Jonsson 2011, Thorstad *et al.* 2016, Nevoux *et al.* 2019). In doing so, sea trout geographically overlap with salmon-farming localities and temporally overlap with high levels of salmon lice (Bjørn *et al.* 2007, Sandvik *et al.* 2016, Finstad *et al.* 2021). Additionally, most sea trout undergo more than one growth season at sea before they mature, followed by repeated sea sojourns and spawning events (Jonsson and L'Abée-Lund 1993, Nevoux *et al.* 2019). Combined, this results in sea trout being exposed to considerably higher salmon lice infestation pressures than wild Atlantic salmon.

Although severe salmon lice infestations can be lethal for sea trout, an important sub-lethal effect is lost growth through reduced feeding activity and premature return to freshwater (Gjelland *et al.* 2014, Halttunen *et al.* 2018, Eldøy *et al.* 2020; reviewed in Thorstad *et al.* 2015). The increased mortality and reduced growth have demographic effects on local brown trout populations and may lead to selection against anadromy in areas with high salmon lice infestations. Earlier work (Nilsen *et al.* 2019, Finstad *et al.* 2021) has suggested using reduced marine living area in time and space as indicators for the effect of salmon lice on sea trout. Although the marine living area is reduced due to salmon lice, such a mea-

sure does not directly capture population effects. For example, what does a 30% reduction of living area correspond to in terms of the reduction of number of sea trout in a production area, or what selection pressure against anadromy does this lead to? This limitation precludes the assessment of appropriate management targets. We argue that a better environmental effect indicator can be developed using the concept of fitness.

Fitness, which is informally defined as the ability of an organism to survive and reproduce, is arguably one of the most important concepts in biology. It arose as a vague metaphor 'survival of the fittest' (Spencer 1864), but was exactly defined in the 1920s and 1930s in theoretical models of population genetics (Crow and Kimura 1970). The average fitness of all individuals in a population ($\bar{w}$) is the proportional change in number of individuals over a time interval, often referred to as the multiplicative growth rate (λ) in population dynamics. Hence, if $\bar{w} = 1.2$, the number of individuals in the population has increased by 20%, whereas if $\bar{w} = 0.8$, the number of individuals in the population has decreased by 20%. A stable population is recognized by $\bar{w} = 1$. The fitness concept can also be applied to a group of individuals that share some common property, often referred to as a type (of individuals). For example, we can split a trout population into individuals of the anadromous sea trout type (A) and the resident brown trout type (R). If the fitness of the anadromous type (w_A) is < 1 , the number of anadromous fish will decrease due to its deficit ability to survive and reproduce. Different levels of fitness among types have evolutionary consequences. If the fitness of the anadromous type is lower than the fitness of the resident type (i.e. $w_A < w_R$), the anadromous type will be selected against. Because anadromy is heritable (Ferguson et al. 2019), meaning that anadromous trout have higher propensity of producing anadromous offspring compared to resident trout (due to genetic differences), such selection should induce an evolutionary response towards a lower proportion of sea trout in the population, which eventually may lead to localized loss of sea trout.

The goal of our study is to develop a fitness-based effect indicator for sea trout that can be used in the Norwegian traffic-light system for salmon lice and aquaculture management. Obtaining exact measures of fitness is challenging in natural populations, particularly in organisms with complex life histories such as sea trout. Hence, this is not what we advocate. Rather, we suggest building a model where the putatively most important biological effects of elevated levels of salmon lice on sea trout are mapped into an estimate of fitness. While our focus is the Norwegian traffic-light system, our tool can be of high value for managers and researchers outside Norway where spillback of salmon lice or other pathogens from aquaculture is a problem for anadromous fish.

Theoretical background

To formally define fitness, we use a fundamental equation of evolutionary change, the Price equation (Price 1970, 1972, Frank 1995). A major benefit of the Price equation is that it is exact (no approximations or assumptions). It maps the change in the mean property value $\Delta \bar{z}$, from one population of entities to a second population of entities, and is often expressed as

$$\Delta \bar{z} = \text{Cov}(w, z) / \bar{w} + E(w \Delta z) / \bar{w}, \quad (1)$$

where z is the measurement of a property, Δz is the change in the property value, w is fitness, $\bar{w}$ is mean fitness of the entire population, Cov denotes the covariance, and E the expectation. The two terms on the right-hand side can be interpreted as the effect of selection on the property and the effect of transmission of the property (imperfect inheritance), respectively. In this model, fitness of individuals of type i is defined by

$$w_i = \frac{q'_i}{q_i} \bar{w} = \frac{N'_i}{N_i}, \quad (2)$$

where q_i is the frequency of type i before selection, while q'_i is the frequency of all descendants that have ancestors of type i (not the frequency of type i in the descendants). Similarly, N_i is the number of individuals of type i before selection and N'_i is the number of descendants that have ancestors of type i (not the number of descendants of type i). In absence of transmission effects (i.e. $\Delta z_i = 0$), the fitness of a type equals the proportional change of numbers of that type from the ancestor to the descendant population.

While this is a precise mathematical definition of fitness, it is biologically very flexible and would depend on how we define the focal type, which can be a particular phenotype, a genotype, or an allele. Also, the ancestral and the descendant population can be separated by a time interval (e.g. a year), a generation, or something else.

Fitness is challenging to measure in the wild, and most empirical studies use fitness components such as survival over a time period, mating success, or number of offspring of a single reproductive event (Kingsolver et al. 2001), with lifetime reproductive success (LRS) considered as a very good measure of fitness in the wild (Arnold and Wade 1984, Hendry et al. 2018). For organisms with non-overlapping generations, LRS is equal to fitness as defined in Equation (2) over a generation (from zygote to zygote). In such organisms, the number of individuals (zygotes) that descend from ancestors of type i is given by $N'_i = l_i m_i N_i$, where l_i is the average probability of surviving from zygote to maturity by an individual of type i and m_i the average number of zygotes produced by a mature individual of type i (i.e. the fertility given maturation of type i). Hence, fitness can be measured as

$$w_i = \frac{N'_i}{N_i} = l_i m_i, \quad (3)$$

where the product $l_i m_i$ is commonly referred to as LRS. If the population is structured by age or stage classes, the LRS of type i is given by

$$LRS_i = \sum_x l_{ix} m_{ix}, \quad (4)$$

where l_{ix} is probability of surviving until age (or stage) x by an individual of type i and m_{ix} is the average number of zygotes produced by an individual of type i at age x (i.e. the average fertility of type i at age x). In structured populations, LRS equals fitness under stable population size and stable age/stage structure (Lande 1982, Abugov 1988, Brommer 2007, Hansen 2018). LRS is appealing because it is a simple and intuitive measure that combines the two processes that we associate with fitness, namely an organism's ability to survive and reproduce.

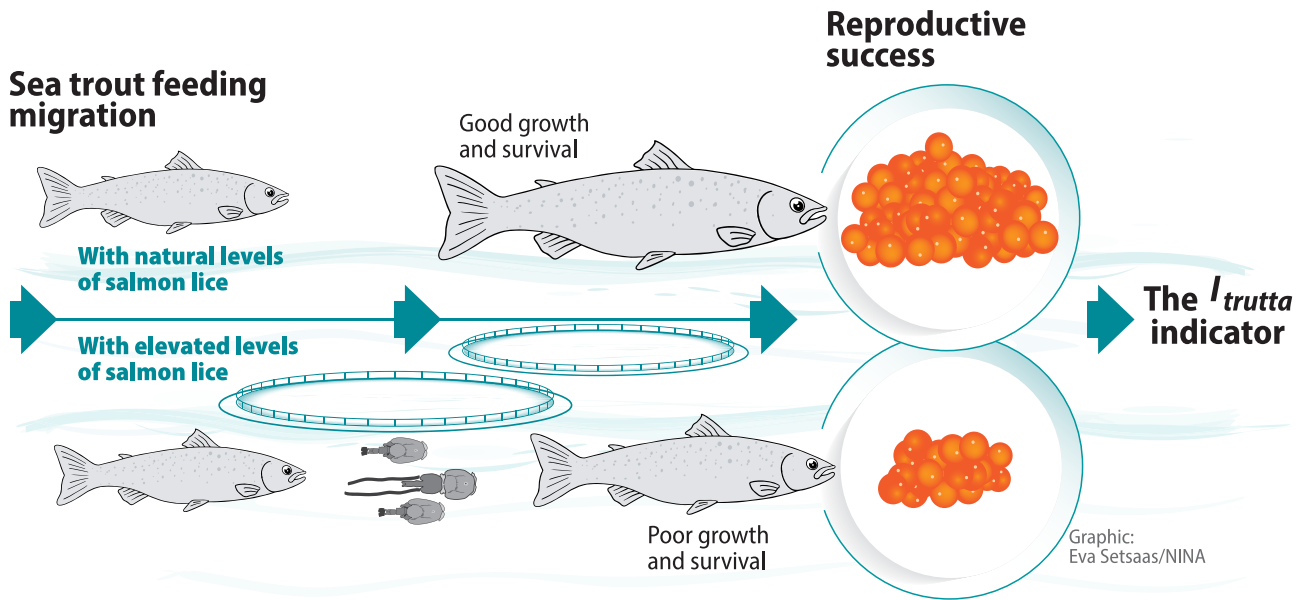


Figure 2. Conceptual diagram for the I_{trutta} indicator. In an environment with elevated levels of salmon lice (spillback from aquaculture), the growth and survival of sea trout will be poorer compared to an environment with natural levels of salmon lice. Poor growth leads to small size and low fecundity. Hence, both reduced growth and reduced survival, decrease a sea trout's expected number of fertilized eggs (reproductive success). The LRS , which I_{trutta} is based on, is the expected number of fertilized eggs a sea trout will produce during its entire life (from zygote to death).

The sea trout indicator

Due to its operational feasibility, and its close connection to fitness, we suggest basing the Norwegian traffic-light-system indicator for sea trout (I_{trutta} , Fig. 2) on LRS . In concordance with the current indicator for Atlantic salmon, we define I_{trutta} as the percent decrease in the LRS of the anadromous type (LRS_A) due to aquaculture produced salmon lice (hereafter referred to as elevated levels of lice and denoted by an asterisk):

$$I_{trutta} = 100 \times \left(1 - \frac{LRS_A^*}{LRS_A} \right) \%, \quad (5)$$

where we subtract from 1 and multiply by 100 to calculate the percent change. For example, $I_{trutta} = 30\%$ mean that LRS_A is 30% lower in an environment with elevated levels of lice compared to what it would have been at natural levels. Note that I_{trutta} closely resembles the concept of spawning biomass per recruit, which is widely used to define biological reference points in fisheries management (see e.g. Goodyear 1993, Mace 1994). In the remainder of this section, we have dropped the subscript A for the anadromous type to make the notation simpler.

In the ideal case, we would measure the change in all components of the LRS defined by the sum $\sum_x l_x m_x$, where the subscript x denotes the number of summers with ocean migration. The ideal case would include measuring the effect of lice on the probability of both survival from zygote until reproduction and the fertility for each age class x . This is feasible but would require data on many age classes. Hence, in anticipation of a better empirical understanding on effects of lice infestations across the full life history of sea trout, we suggest a simplified indicator that still captures the putatively most important effects.

Most sea trout in Norway do not reproduce until after their second summer of ocean migration (Jonsson and L'Abée-Lund 1993, Nevoux et al. 2019). Hence, the fertility of age class

$x = 1$ is small, and we can approximate the LRS by the sum of the remaining age classes: $LRS \approx \sum_{x=2}^{\infty} l_x m_x$. To further simplify the indicator, we first expand the survival term by $l_{x \geq 2} = s_0 s_1 s_2 u_x$, where s_0 is survival from zygote until the first ocean migration, s_1 is survival from the start of the first ocean migration until the spawning season the same year, s_2 is the survival the second year (from spawning season to spawning season), and u_x is the survival from age class 2 until age class x (where $u_2 = 1$). Second, we expand the fertility term by $m_x = p_x f(M_x)$, where p_x is the probability of breeding and $f(M_x)$ is the fertility (given breeding) as a function of the body mass M_x . The relationship between fertility and body mass is not clear in male sea trout, but in females it is reasonable to approximate fertility (number of fertilized eggs) as fecundity (number of eggs), and to approximate the relationship between fecundity and body size as allometric (Jonsson and Jonsson 1999), so that $f(M_x) \approx a M_x^b$, where a and b are the allometric constants. Furthermore, body mass for $x \geq 2$ can be expressed as $M_{x \geq 2} = M_0 g_1 g_2 v_x$, where M_0 is the body mass before the first ocean migration, g_1 is the proportional increase (growth) in body mass from M_0 to the spawning season for fish of age class 1, g_2 is the increases in body mass from age class 1 to age class 2, and v_x is the increase in body mass from age class 2 to age class x (where $v_2 = 1$). With these definitions, we can express the LRS for anadromous sea trout as a set of multiplicative components:

$$LRS = s_0 s_1 s_2 a M_0^b g_1^b g_2^b \sum_{x=2}^{\infty} u_x p_x v_x^b. \quad (6)$$

In addition to these components, we can include a series of multiplicative effects of salmon lice on the survival and growth of sea trout. Considering the effects of salmon lice during both the first and the second ocean migration, the LRS is given by

$$LRS^* = s_0 s_1 d_{s1} s_2 d_{s2} a M_0^b g_1^b d_{g1}^b g_2^b d_{g2}^b \sum_{x=2}^{\infty} u_x p_x v_x^b, \quad (7)$$

where $d_{sx} = s_x^*/s_x$ and $d_{gx} = g_x^*/g_x$ are the proportional change in the survival and growth parameters due to elevated levels of salmon lice. Because we have identified a series of multiplicative components of the LRS , we obtain a relatively simple equation for the proportional change in LRS due to salmon lice:

$$\frac{LRS^*}{LRS} = d_{s1}d_{s2}d_{g1}^b d_{g2}^b. \quad (8)$$

This ratio can then form the basis of the sea trout indicator I_{trutta} in Equation (5).

It is important to note that Equation (7), and therefore also Equation (8), includes several assumptions [in addition to the ones inherited from Equation (6)]. Foremost, the survival probability at older age (u_x), probability of breeding (p_x) and the proportional mass growth at older age (v_x) is assumed to be unaffected by the elevated levels of salmon lice. In reality, the survival probability at older age is likely reduced as a result of physical damage and probability of breeding is likely reduced due to reduced size at age. The proportional mass growth at older age is likely not equal in a situation with elevated levels of lice compared to a situation with normal levels of lice for three reasons. First, growth rate in sea trout decreases with size (Elliott et al. 1995). Second, an elevated level of lice probably directly reduces the growth for age classes beyond the second ocean migration. Third, lice infestation during the first (or second) migration to sea may have long lasting indirect effects on growth. For example, Birkeland (1996) observed a substantial reduction in mass the first month after returning prematurely to freshwater because of lice infestation during the first migration to sea. Hence, we have traded simplicity for realism in Equation (8). However, with increasing understanding of sea trout migration behaviour and growth in interaction with salmon lice, it may be beneficial to model the LRS ratio in Equation (5) based on the sum over all age classes as in Equation (4). Taken together, the above assumptions would make I_{trutta} a conservative indicator when based on Equation (8)'s definition of the proportional change in LRS .

By making even stronger assumptions, we can simplify further, with the consequence of making the indicator even more conservative. For example, data may only be available for first-time migrants, and we might therefore be forced to make the assumption that salmon lice only affects survival and growth of first-time migrants, which would give the LRS ratio

$$\frac{LRS^*}{LRS} = d_{s1}d_{g1}^b. \quad (9)$$

Note that, in contrast to Equation (8), Equation (9) relaxes the assumption of negligible reproduction after the first summer at sea (age class 1). Hence, it can also be used in countries/areas where age class 1 fish contributes significantly to reproduction.

Furthermore, we suggest focussing I_{trutta} on female sea trout. The reasons are as follows: (i) the number of females is much more important than the number of males for recruitment (which is why almost all population dynamic models consider females only, see e.g. Lande et al. 2003); (ii) female brown trout are more often anadromous than male brown trout (Nevoux et al. 2019), and therefore the main effect of salmon lice will be captured by investigating females; and (iii) there is a good relationship between body size and fecundity

for female sea trout (Jonsson and Jonsson 1999), while this relationship is not known for male sea trout.

Relationship to the Atlantic salmon indicator

Following the same logic as for sea trout, the LRS of Atlantic salmon can be expressed as $LRS_{salar} = s_0 s_1 a M_{0s1}^b \sum_{x=1}^{\infty} u_x p_x v_x^b$,

where s_0 is juvenile survival, s_1 is survival in the first year (winter) at sea, $a M_{0s1}^b$ is the allometric relationship between body mass and fertility, u_x is the survival from sea age 1 until sea age x (where $u_1 = 1$), p_x is the probability of breeding at sea age x , and v_x is the proportional increase in body mass from spawning season at sea age 1 until the spawning season at sea age x (where $v_1 = 1$). The current implemented Atlantic salmon indicator (I_{salar}) measures the percentage decrease in s_1 due to salmon lice-induced mortality of out-migrating salmon post-smolts. From the LRS_{salar} equation, we see that the percentage decrease in s_1 equals the percentage decrease in Atlantic salmon LRS , when the other terms are held constant. Hence, both I_{salar} and I_{trutta} can be interpreted as percent reduction in LRS and are thus on the same scale. The LRS_{salar} equation also reveals how I_{salar} can be extended to account for the effect of salmon lice on g_1 (growth at sea). An obvious benefit of the close connection between I_{trutta} and I_{salar} is that it is meaningful to use the same management threshold values for the two indicators.

Demographic and evolutionary consequences

A main benefit of using the fitness effects of salmon lice as the basis of the sea trout indicator is its biological interpretation. The most direct interpretation of I_{trutta} is that it gives the expected proportional reduction in LRS of a sea trout. If $I_{trutta} = 10\%$, this means that a zygote destined to become a sea trout is expected to produce 10% fewer fertilized eggs (zygotes) during its lifetime, compared to what it would have produced in an environment without the spillback of salmon lice from aquaculture.

A decline in the fitness of sea trout influences the entire brown trout population (resident trout and sea trout) through its effect on the population average fitness, which equals population growth over one generation. The population average fitness, $\bar{w}$, can be decomposed into two parts, the anadromous part and the resident part, given by

$$\bar{w} = q_A w_A + q_R w_R, \quad (10)$$

where w_A and w_R are the fitness of the anadromous and resident types in the population, respectively, and q_A and $q_R = 1 - q_A$ are the respective proportions of the two types. Under elevated levels of salmon lice, the population average fitness is

$$\bar{w}^* = q_A w_A \left(1 - \frac{I_{trutta}}{100}\right) + q_R w_R, \quad (11)$$

where $w_A(1 - I_{trutta}/100) = w_A^*$ is the fitness of sea trout under elevated levels of lice. This means that the reduction in I_{trutta} of, say, 10% would inflict on the population depends on the proportions of the two types and on their fitness values. If $w_A = w_R = 1$ (i.e. a stable population under natural levels of salmon lice), the percent reduction in population growth due to elevated levels of salmon lice is given by $q_A I_{trutta}$. Hence, with a 0.5 proportion of sea trout and an I_{trutta} of 10%, there would be a 5% reduction in population growth. Note that

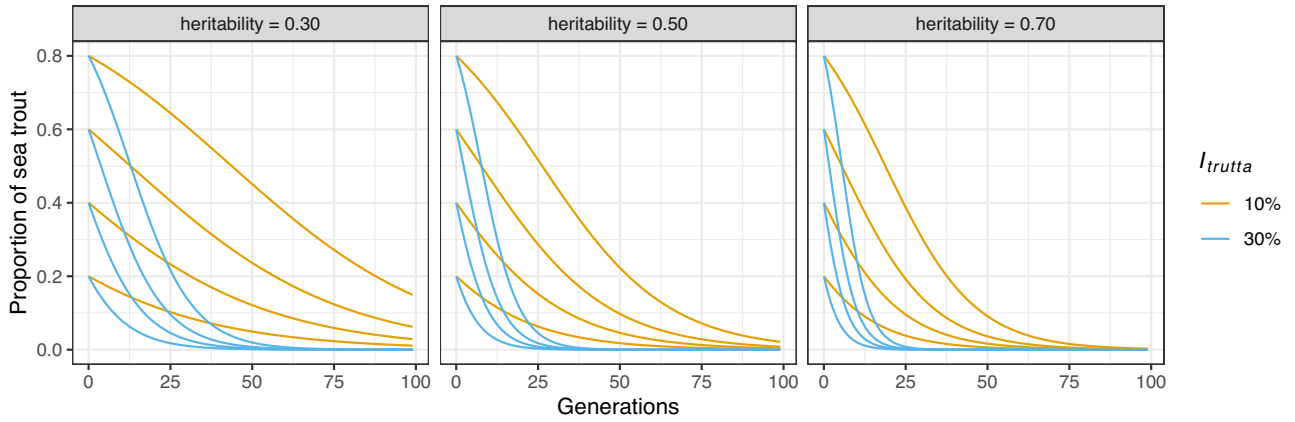


Figure 3. Evolutionary scenarios for two values of I_{trutta} for different levels of heritability and initial proportions of sea trout in the population. The two values of I_{trutta} correspond to the current management thresholds used for the Atlantic salmon in Norway. The evolutionary scenarios assume a constant value of I_{trutta} , a constant heritability on the liability scale, and that the fitness of resident and anadromous trout is equal in the absence of aquaculture-produced salmon lice. The three heritability values are chosen to reflect a realistic range, based on the review by Ferguson et al. (2019).

modelling the long-term population growth is complicated and would depend on density dependence among other factors. Hence, the effect of I_{trutta} on population growth given by Equation (11) is meant to serve as a heuristic tool.

A decline in the fitness of sea trout also has evolutionary consequences. Anadromy has a genetic basis (Ferguson et al. 2019), and, therefore, selection against the sea trout type will lead to genetic changes in the brown trout population. We can estimate the evolutionary change in the frequency of the anadromous type using theory on the evolution of threshold traits (Lynch and Walsh 1998). This theory uses a continuous underlying liability, which maps onto a stepwise risk function where the observed trait is either 100% anadromous or 0% anadromous on the two sides of the threshold. The liability of anadromy is defined by $z = \Phi_{0,V_z}^{-1}(P(A))$, where $P(A)$ is the probability of an individual fish being anadromous, Φ_{μ,σ^2}^{-1} is the inverse of the cumulative distribution function of a normal (Gaussian) distribution with mean μ and variance σ^2 , and V_z is the variance of z ($\Phi_{0,1}^{-1}$ is often referred to as the probit function). Note that the total variance on the liability scale (V_z) is not measurable, which prevents the measurement of additive genetic variance ($V_A = h^2 V_z$) and selection gradients ($\beta = S/V_z$) on this scale. The heritability (h^2) and the selection differential (S), on the other hand, are measurable on this scale. The heritability is a measure of the similarity between parents and offspring (when $h^2 < 1$ resident parents can produce anadromous offspring and vice versa) and the selection differential is the change in trait mean from before to after selection. Given a heritability, h^2 , of anadromy on the liability scale, we can estimate the evolutionary change in the mean liability of anadromy, $\bar{z}$, using the breeder's equation

$$\Delta \bar{z} = h^2 S, \quad (12)$$

where S is the selection differential. The selection differential is given by

$$S = \Phi_{0,V_z}^{-1} \left(q_A \frac{w_A^*}{\bar{w}^*} \right) - \Phi_{0,V_z}^{-1} (q_A), \quad (13)$$

where the frequency of the anadromous type after selection, q_A^* , is given by $q_A \frac{w_A^*}{\bar{w}^*}$, while q_A is the frequency of the anadromous type before selection. We can calculate the proportion

of sea trout in the next generation by

$$q_A'' = \Phi_{0,V_z} \left(\Phi_{0,V_z}^{-1} (q_A) + \Delta \bar{z} \right), \quad (14)$$

where $\Delta \bar{z}$ is given by Equation (12). Hence, if we have an estimate of the heritability, the current proportion of sea trout in the population, and assume that the population structure and size is stable in the absence of an effect of salmon lice (i.e. $\bar{w} = w_A = w_S = 1$ in an environment without salmon lice), we can estimate the effect of salmon lice on the evolution of anadromy in the population by using $w_A^* = 1 - I_{\text{trutta}}/100$ and $\bar{w}^* = 1 - q_A I_{\text{trutta}}/100$ (divided by 100 because I_{trutta} is expressed as a percentage). We also need to assign a value to V_z , but the evolutionary dynamics will be unaffected by this choice. Using the above, we can provide evolutionary scenarios for populations with different initial proportions of sea trout for constant I_{trutta} values equal to 10% or 30% over a range of plausible heritabilities (Fig. 3).

As for modelling long-term population growth, modelling evolution is complicated and may be influenced by a number of factors. Frequency-dependent selection is perhaps the most obvious complication lacking in our model above. Effects of intralocus sexual conflict in the evolution of anadromy has been highlighted by Kane et al. (2022), but there are also several other possible complications such as density-dependent selection and gene flow, to mention a few. The choice of threshold model is also important for the evolutionary dynamics. In the model we have used above, the heritability (h^2) and trait variance (V_z) is constant on the underlying scale, an assumption that may be unrealistic. On the observed scale, on the other hand, the trait variance is largest when the proportion of sea trout is 0.5 and becomes vanishingly small towards the extreme values (0 and 1), meaning that a strategy can evolve to become very close to fixed in the population (at the phenotypic level). Despite its limitations, the above evolutionary model may still be useful as a heuristic tool for managers.

In addition to selection on anadromy, the decline in fitness of sea trout can affect genetic drift in the population by altering the effective population size. Increased values of I_{trutta} are also expected to reduce the gene flow among watersheds because of reduced numbers of sea trout.

Implementation

Salmon lice distribution models

A crucial aspect in the implementation of a sea trout indicator is measurement of the spatiotemporal distribution of salmon lice. Currently there are three models providing such quantification for the Norwegian coast (Kristoffersen et al. 2018, Asplin et al. 2020, Stige et al. 2022, Vollset et al. 2023). These models vary in their assumptions, including how the lice larvae disperse from the aquaculture facilities, but all are based on the reported number of mature female lice on fish in salmon farms. From the number of mature female lice, the production of lice larvae is estimated in the various aquaculture facilities along the Norwegian coast. These models are continuously updated (Vollset et al. 2023), and are well suited also for a sea trout indicator. Bøhn et al. (2022) demonstrated that the output from the hydrodynamic model of Asplin et al. (2020) could predict the observed levels of salmon lice infestation levels on sea trout.

Sea trout migration model

To measure how a given spatiotemporal distribution of salmon lice affects local sea trout, we need to model the marine migration of sea trout in each production area. For Atlantic salmon, there are three such virtual post-smolt models (Kristoffersen et al. 2018, Johnsen et al. 2021, Ellingsen 2022), whereby post-smolts migrate from the rivers into the open ocean according to a set of behavioural rules. Using the spatiotemporal information from the salmon lice distribution models, the virtual post-smolts attain different salmon lice infestation rates whereupon mortality rates are calculated based on threshold infestation values. The virtual post-smolt models are calibrated from an annual assessment of salmon lice on wild salmonids, which includes fjord trawling of wild Atlantic salmon post-smolts, and sentinel cages stocked with farmed salmon post-smolts (Karlsen et al. 2023).

It should be feasible to alter the Atlantic salmon migration models into sea trout migration models. The sea trout models must include growth in addition to mortality, and a more flexible model for behavioural decisions, including options to seek fresh or brackish water at high infestation pressures. Simpler approaches are also possible, such as the one taken by Finstad et al. (2021), where one assumes a distribution of sea trout in a certain marine area around the river and calculates infestation pressures using the output of a salmon lice distribution model. Mortality and reduced growth may then be calculated using threshold infestation values.

Responses to infestation

To model the effect of salmon lice infestation on the LRS of sea trout, we need to understand how different infestation levels affect the survival probability, as well as the migration and feeding behaviour of sea trout. There is a large body of literature on the negative impact of salmon lice infestation on sea trout, including mechanical damage, osmoregulatory problems, physiological stress, reduced growth, premature return to freshwater, and increased mortality (reviewed in Thorstad et al. 2015).

Taranger et al. (2015) suggested critical thresholds affecting probability of survival (or premature return to freshwater) for salmonids. For salmonids with body mass <150 g: 0.1 lice g⁻¹ fish mass, below which there is no additional mortality; 0.1–

0.2 lice g⁻¹ induces a 20% additional mortality, 0.2–0.3 lice g⁻¹ induces a 50% additional mortality, and >0.3 lice g⁻¹ induces 100% additional mortality. These values are largely supported by the recent study of Bui et al. (2024), with the distinction that low mortality was observed up to 0.2 lice g⁻¹, after which mortality increased rapidly with nearly all fish above 0.4 lice g⁻¹ dying.

For larger salmonids (>150 g), Taranger et al. (2015) suggested four thresholds 0.01, 0.05, 0.10, and 0.15 lice g⁻¹, for the changes between the mortality values 0%, 20%, 50%, 75%, and 100%. The lower threshold levels for larger salmonids were based on the observation of Tveiten et al. (2010), that relatively low salmon lice infestation levels (0.07 lice g⁻¹) had negative consequences for osmoregulation and reproduction of sexually maturing Arctic charr *Salvelinus alpinus*. The difference between post-smolt and older salmonids is further supported by Birkeland (1996), who observed a larger effect on mortality (19.7%) the first week after returning to freshwater for older sea trout migrants, compared to the relatively low (3.6%) mortality in prematurely returning post-smolts.

The Norwegian traffic-light system uses the Taranger et al. (2015) thresholds, but acknowledges that these are based on a limited number of experiments and should be regarded as indicative (Vollset et al. 2023). Nevertheless, these critical thresholds may serve as a good starting point for a sea trout model.

Uncertainty

Uncertainty is relatively easy to include in an individual based simulation model. First, biological stochasticity can be included through the realizations of the probabilities underlying mortality and behavioural decisions (e.g. the decisions to return to freshwater). Second, it is easy to sample from an uncertainty distribution of each probability and other parameters included in the model (cf. parametric bootstrapping). For example, the infestation pressure in each location can be described by a probability distribution of infestation pressures rather than a fixed value, the growth model can be implemented by a probability distribution of growth trajectories, which may depend on the realized infestation of each fish, and the relationship between probability of survival and infestation level can be implemented by a distribution of relationships (e.g. arising from the uncertainty of binomial regression used to estimate the relationship).

Example

As a proof of concept, we illustrate our method by building on the results of Finstad et al. (2021). They quantified the reduction in the number of days of the first ocean migration in four rivers for three different types of sea trout representing early, intermediate, and late migrants, which differed in out-migration date (24 April, 5 June, and 15 May, respectively). Their estimates were based on the assumptions that the fish were uniformly distributed in an area 20 km from the river mouth, that the marine migration would last 70 days in the absence of salmon lice, and that reduction in number of days is a simple function of reduced marine living area, which is a function of the modelled spatiotemporal distribution of lice density. The duration of the marine migration, as estimated by Finstad et al. (2021), is given in Table 1.

Table 1. Duration of marine migration of early, intermediate, and late migrants from four rivers in 2019 in the presence of salmon lice, and corresponding values of the sea trout effect indicator (I_{trutta}).

River	Production area	Duration of marine migration*			I_{trutta}		
		Early	Intermediate	Late	Early	Intermediate	Late
Etne**	PA3	—	—	54 (77%)	—	—	22%
Osello	PA3	40 (57%)	24 (34%)	14 (20%)	39%	55%	64%
Eira	PA5	51 (73%)	35 (50%)	20 (29%)	26%	45%	59%
Rauma	PA5	64 (91%)	46 (66%)	30 (43%)	9%	32%	50%

*Estimates of duration (days) are from Finstad et al. (2021) and are also given as a percentage marine time (percentage of 70 days). **Finstad et al. (2021) did not provide values for early and intermediate migrants in River Etne.

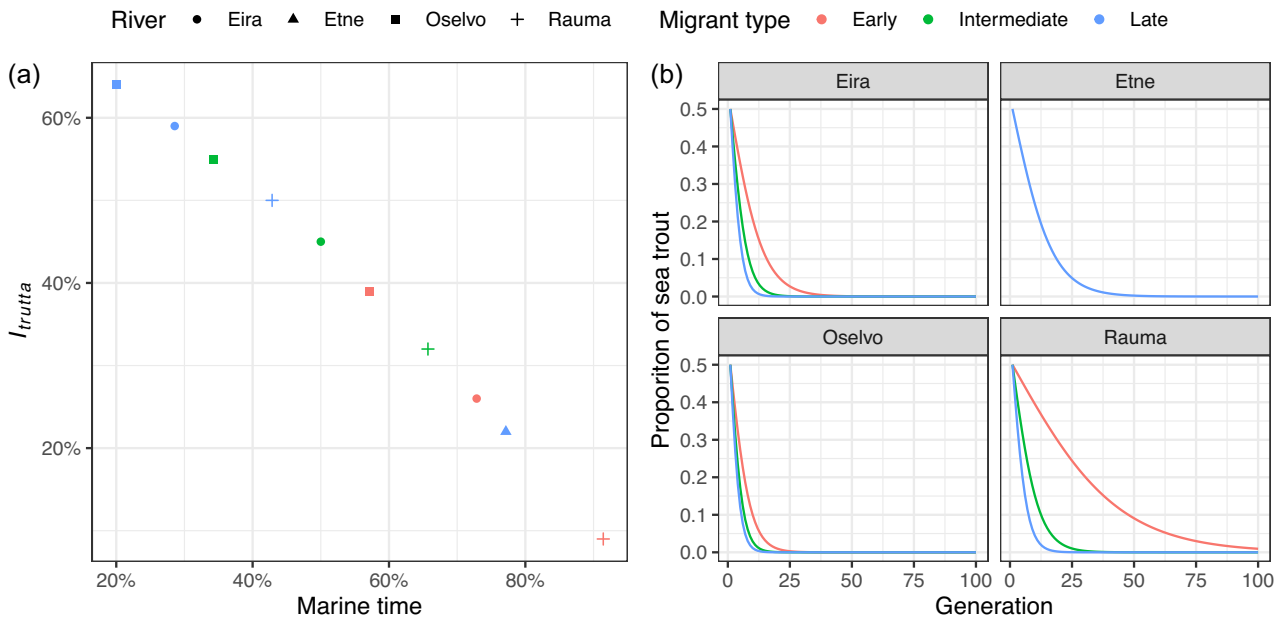


Figure 4. (a) Relationship between the sea trout effect indicator (I_{trutta}) and percentage marine time (values are shown in Table 1). (b) Evolutionary scenarios. Each scenario is based on I_{trutta} values of the different migrant types in each river, given in Table 1. Starting frequency is 0.5, heritability on the liability scale is 0.5 (which is a likely value for the heritability of anadromy according to Ferguson et al. 2019), fitness of the resident type is 1, and the proportional reduction in fitness (from 1) of the anadromous type is given by I_{trutta} .

To convert the estimates of reduced marine feeding time into our proposed effect indicator I_{trutta} , we focus on reduction in growth on the first ocean migration. Hence, we calculated I_{trutta} as $100 \times (1 - d_{g1}^b)\%$, where we used $b = 0.8$, which is the allometric exponent for the relationship between mass and fertility for first-time spawners of brown trout estimated by Jonsson and Jonsson (1999). To obtain the reduction in growth d_{g1} , we first used the growth equation of Ostrovsky (1995), and model the mass at day t as

$$M(t) = \left(M_0^{0.31} + 0.31 \frac{\Omega}{100} t \right)^{\frac{1}{0.31}},$$

where M_0 is the mass at out-migration, 0.31 is the allometric exponent for the relationship between specific growth rate and body mass for brown trout (Elliott et al. 1995), Ω is the standardized mass-specific growth rate (in percent per day), and t is the duration of the marine migration in days. The standardized mass-specific growth rate was estimated at 8.67 by Jensen et al. (2020). Mass at out-migration was set to 30 g. From this growth equation, we can calculate the proportional

decline in growth due to the presence of salmon lice as

$$d_{g1} = \frac{M(t)/M_0}{M(t=70)/M_0} = \frac{M(t)}{M(t=70)}.$$

In Fig. 4a, we show the relationship between I_{trutta} percentage marine time calculated by this approach. Because I_{trutta} is on the same scale as the current indicator of Atlantic salmon, it is reasonable to use the same traffic-light thresholds. Applying I_{trutta} to the numerical examples in Table 1, one instance would fall under the ‘green’ category (<10%), two instances under the ‘yellow’ (10%–30%) and the remaining seven instances under the ‘red’ (>30%).

To better understand the biological consequences of the different I_{trutta} values, we can simulate different evolutionary scenarios (Fig. 4b). These scenarios suggest that there will be rapid evolution towards populations dominated by resident trout. In most scenarios, there will only be a small fraction of sea trout remaining after 25 generations (125 years given a generation time of 5 years) under sustained selection pressure from salmon lice (i.e. constant I_{trutta} values) (Fig. 4b). Even for the scenario of the early migrants in Rauma,

Table 2. I_{trutta} values after including the salmon lice-induced mortality estimates for sea trout from Birkeland (1996)

River	Production area	I_{trutta}		
		Early	Intermediate	Late
Etne	PA3	—	—	40%
Oselvo	PA3	53%	66%	72%
Eira	PA5	43%	57%	68%
Rauma	PA5	29%	48%	61%

which have a moderate value of I_{trutta} of 9%, the proportion of sea trout is expected to be halved (from 0.50 to 0.25) at 25 generations. These considerations suggest that the current threshold values of the Norwegian traffic-light system (i.e. 10% and 30%) are high, and sustained I_{trutta} values at the current thresholds would lead to rapid evolution against anadromy.

In the above calculations, the values of I_{trutta} are highly conservative as they assume that the effect of salmon lice acts only on growth the first year at sea. For example, Birkeland (1996) estimated a mortality of 3.6% and 19.7% in sea trout post-smolts and older migrants, after prematurely returning to the river but before the reproductive season. This corresponds to $d_{s1} = 0.964$ and $d_{s2} = 0.803$ in the I_{trutta} indicator. Accounting for this mortality when calculating I_{trutta} in the examples above gives strongly reduced values (Table 2), and all cases apart from early Rauma sea trout would fall under the current ‘red’ category (i.e. >30%).

Discussion

Urgent action is needed to mitigate the effect of Atlantic salmon aquaculture on sea trout. Increased levels of salmon lice affecting the local salmonids in areas with salmon farms is a widespread problem (Krkosček et al. 2007, Costello 2009, Thorstad et al. 2015). In Norway, the situation is precarious, with sea trout being in poor or very poor condition in many watercourses, and salmon lice evaluated as being the most adverse anthropogenic effect (Fiske et al. 2024). Quantifying the impact of salmon lice spillback from salmon farms on sea trout is necessary for guiding the aquaculture industry towards a more environmentally sustainable direction that reduces lice-induced mortality on wild salmonids. Management impact indicators have already been implemented for wild Atlantic salmon, and here, we suggest an impact indicator for sea trout. Our suggestion, based on the concept of fitness, provides a theoretically meaningful way of incorporating different effects of salmon lice on sea trout into a single value that can be used as the basis for management decisions. The resulting indicator is readily implementable and tailored for effectively measuring the impact of salmon lice spillback from aquaculture on the fitness of sea trout. In addition, our work provides a general framework for assessing anthropogenic impacts that may be of value for many specific cases beyond the effect of salmon lice on sea trout.

Earlier suggestions for an indicator for sea trout were based on reduced marine living area in time and space (Nilsen et al. 2019, Finstad et al. 2021). As acknowledged by Finstad et al. (2021), this type of indicator suffers from its detachment from the population-level effect of salmon lice on sea trout, which precludes assessment of appropriate management

targets. That being said, reduced marine living area might be highly correlated to reduction in mean fitness and can therefore be a useful management tool for ranking populations.

We argue that our fitness-based indicator has key advantages over the earlier suggestions, as it measures the impact directly on the population and can be used in scenarios for the evolution of anadromy. In addition, the Atlantic salmon and sea trout indicator outputs are on the same scale and we show that both quantify the percent reduction in LRS due to salmon lice. This should make the sea trout indicator more easily adaptable and understood among managers and for the aquaculture industry.

A potential challenge of fitness-based indicators is that fitness is hard to measure in the wild. We tackle this by focusing on the putatively most important fitness effects of salmon lice in the study system (i.e. growth and survival of female sea trout). Building such an indicator requires an understanding of the biology of the system. If important fitness effects are neglected, the indicator would likely be too conservative. If future research discovers such deficiencies, an advantage of a fitness-based indicator is that it can be changed to include additional effects without changing the measurement scale nor the interpretation of the numerical output.

By building on the work of Finstad et al. (2021), we show that the I_{trutta} indicator is implementable and informative for future management for the salmon aquaculture industry. While this implementation could serve as a version 1.0 for the Norwegian traffic-light system, understanding the effect of salmon lice on sea trout is an active area of research (e.g. Fjellidal et al. 2020, 2023, Serra-Llinares et al. 2020, James et al. 2021, Bøhn et al. 2022). Hence, our example implementation should be regarded as a proof of concept. The value of our contribution lies in providing the theoretical foundation and use of this to define a biologically meaningful and implementable sea trout indicator. A full-scale implementation of the indicator for the Norwegian traffic-light system will integrate knowledge advancements on the biology of sea trout and its interactions with salmon lice beyond Finstad et al. (2021).

In addition to brown trout and Atlantic salmon, Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) is a third species of high relevance for the Norwegian traffic-light system. The proposed indicator will be well suited to quantify the effect of elevated levels of salmon lice on this species. Like brown trout, Arctic charr populations can have both anadromous and freshwater resident individuals (Kristoffersen 1994, Finstad and Hein 2012), and thus one might expect similar evolution against anadromy. Anadromous Arctic charr rarely reproduce before the second migration to sea (Jensen et al. 2019); therefore, Equation (8) can be directly used for this species.

As a general framework, quantifying anthropogenic impacts on fitness is a useful management tool for most organisms where population level responses are of interest. This is not a new idea. Perhaps, the most salient example is selective harvesting, where anthropogenic impacts are typically evaluated by selection gradients, selection differentials, or selection intensities (e.g. Carlson et al. 2007, Nusslé et al. 2009, Kendall et al. 2014), which all relate to differences in relative fitness. Also, the concept of spawning biomass per recruit used in fisheries management (Goodyear 1993), is a fitness based concept. In salmonids, evaluation of fitness consequences of supplementary stocking, hatchery rearing, and escaped farmed

salmon has been given much attention (Araki et al. 2007, Koch and Narum 2021), but fitness consequences of other anthropogenic effects remain largely untested in salmonids (Koch and Narum 2021). Our approach contributes to the ongoing effort that attempts to isolate the fitness consequences of a single anthropogenic effect—rather than measuring the overall fitness status of the population—so that the resulting indicator can be used in the regulation of one particular industry. We anticipate this approach to be highly useful also for regulating industries beyond salmon aquaculture in the future.

Acknowledgements

We thank Ingerid Julie Hagen and Richard Hedger for discussions and helpful comments on previous versions of the manuscript, and Eva Setsaas for graphical design.

Author contributions

Conceptualization: G.H.B., O.H.D., R.A.P., E.M.U., S.K., O.U., and T.F.N.; formal analysis: G.H.B.; Writing—original draft: G.H.B., O.H.D., R.A.P., and T.F.N.; Writing—review & editing: G.H.B., O.H.D., R.A.P., E.M.U., S.K., O.U., and T.F.N.; visualization: G.H.B.; project administration: T.F.N.; and funding acquisition: T.F.N.

Conflict of interest: None declared.

Funding

The study was financed by the Norwegian Ministry of Trade, Industry and Fisheries, The Norwegian Environment Agency, and the Norwegian Institute for Nature Research.

Data availability

No new data were generated or analysed in support of this research.

References

- Abugov R. A sex-specific quantitative genetic theory for life history and development. *J Theor Biol* 1988;132:437–47. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(88\)80083-3](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(88)80083-3)
- Araki H, Cooper B, Blouin MS. Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild. *Science* 2007;318:100–3. <https://doi.org/10.1126/science.1145621>
- Arneberg P, Skorpning A, Grenfell B et al. Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 1998;265:1283–9. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0431>
- Arnold SJ, Wade MJ. On the measurement of natural and sexual selection: applications. *Evolution* 1984;38:720–34. <https://doi.org/10.2307/2408384>
- Asplin L, Albretsen J, Johnsen IA et al. The hydrodynamic foundation for salmon lice dispersion modeling along the Norwegian coast. *Ocean Dyn* 2020;70:1151–67. <https://doi.org/10.1007/s10236-020-01378-0>
- Birkeland K. Consequences of premature return by sea trout (*Salmo trutta*) infested with the salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis* Krøyer): migration, growth, and mortality. *Can J Fish Aquat Sci* 1996;53:2808–13. <https://doi.org/10.1139/f96-231>
- Bjørn PA, Finstad B, Kristoffersen R et al. Differences in risks and consequences of salmon louse, *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer), infestation on sympatric populations of Atlantic salmon, brown trout, and Arctic charr within northern fjords. *ICES J Mar Sci* 2007;64:386–93. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsl029>
- Bohn T, Nilsen R, Gjelland KØ et al. Salmon louse infestation levels on sea trout can be predicted from a hydrodynamic lice dispersal model. *J Appl Ecol* 2022;59:704–14. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14085>
- Brommer JE. The evolution of fitness in life-history theory. *Biol Rev* 2007;75:377–404.
- Bui S, Fjelldal PG, Hvas M et al. Louse-induced mortality thresholds in Atlantic salmon of wild-origin. *Conserv Sci Pract* 2024;6:e13079. <https://doi.org/10.1111/csp2.13079>
- Carlson SM, Edeline E, Vøllestad AL et al. Four decades of opposing natural and human-induced artificial selection acting on Windermere pike (*Esox lucius*). *Ecol Lett* 2007;10:512–21. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01046.x>
- Costello MJ. How sea lice from salmon farms may cause wild salmonid declines in Europe and North America and be a threat to fishes elsewhere. *Proc R Soc B Biol Sci* 2009;276:3385–94. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0771>
- Crow JF, Kimura M. *An Introduction to Population Genetics Theory*. New York, NY: Harper & Row, 1970.
- Dempster T, Overton K, Bui S et al. Farmed salmonids drive the abundance, ecology and evolution of parasitic salmon lice in Norway. *Aquacult Env Interact* 2021;13:237–48. <https://doi.org/10.3354/aei00402>
- Eldøy SH, Ryan D, Roche WK et al. Changes in growth and migration patterns of sea trout before and after the introduction of Atlantic salmon farming. *ICES J Mar Sci* 2020;77:2623–34. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa125>
- Ellingsen I. *Simulert lakseluseindusert dødelighet på virtuell smolt i produksjonsområde 2 til 7 ved bruk av SINMOD*. Report no. 01113. SINTEF Ocean, 2022.
- Elliott J, Hurley M, Fryer R. A new, improved growth model for brown trout, *Salmo trutta*. *Funct Ecol* 1995;9:290–8. <https://doi.org/10.2307/2390576>
- Ferguson A, Reed TE, Cross TF et al. Anadromy, potamodromy and residency in brown trout *Salmo trutta*: the role of genes and the environment. *J Fish Biol* 2019;95:692–718. <https://doi.org/10.1111/jfb.14005>
- Finstad AG, Hein CL. Migrate or stay: terrestrial primary productivity and climate drive anadromy in Arctic char. *Glob Change Biol* 2012;18:2487–97. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02717.x>
- Finstad B, Sandvik AD, Ugedal O et al. Development of a risk assessment method for sea trout in coastal areas exploited for aquaculture. *Aquacult Env Interact* 2021;13:133–44. <https://doi.org/10.3354/aei00391>
- Fiske P, Forseth T, Thorstad EB et al. Novel large-scale mapping highlights poor state of sea trout populations. *Aquat Conserv: Mar Freshw Ecosyst* 2024;34:e4067. <https://doi.org/10.1002/aqc.4067>
- Fjelldal PG, Dalvin S, Ugelvik MS et al. In sea trout, the physiological response to salmon louse is stronger in female than in males. *Conserv Physiol* 2023;11:coac078. <https://doi.org/10.1093/conphys/coac078>
- Fjelldal PG, Hansen TJ, Karlsten Ø. Effects of laboratory salmon louse infection on osmoregulation, growth and survival in Atlantic salmon. *Conserv Physiol* 2020;8:coaa023. <https://doi.org/10.1093/conphys/coaa023>
- Forseth T, Barlaup BT, Finstad B et al. The major threats to Atlantic salmon in Norway. *ICES J Mar Sci* 2017;74:1496–513. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx020>
- Frank SA. George Price's contributions to evolutionary genetics. *J Theor Biol* 1995;175:373–88. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1995.0148>
- Gjelland K, Serra-Llinares R, Hedger R et al. Effects of salmon lice infection on the behaviour of sea trout in the marine phase. *Aquacult Env Interact* 2014;5:221–33. <https://doi.org/10.3354/aei00105>
- Goodyear CP. Spawning stock biomass per recruit in fisheries management: foundation and current use. In: SJ Smith, JJ Hunt, D Rivard

- (eds.), *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 1993;120:67–82.
- Haltnun E, Gjelland KØ, Hamel S *et al.* Sea trout adapt their migratory behaviour in response to high salmon lice concentrations. *J Fish Dis* 2018;41:953–67. <https://doi.org/10.1111/jfd.12749>
- Hansen TF. Fitness in evolutionary biology. *Preprints* 2018. <https://doi.org/10.20944/preprints201804.0271.v1>
- Hendry AP, Schoen DJ, Wolak ME *et al.* The contemporary evolution of fitness. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 2018;49:457–76. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062358>
- Hutchings JA, Ardren WR, Barlaup BT *et al.* Life-history variability and conservation status of landlocked Atlantic salmon: an overview. *Can J Fish Aquat Sci* 2019;76:1697–708. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2018-0413>
- James J, Bradley H, Hillman R *et al.* Sea lice infections on wild Atlantic salmon and sea trout in the River Tamar, UK: a temporal study. *Dis Aquat Organ* 2021;143:119–27. <https://doi.org/10.3354/dao03558>
- Jensen AJ, Finstad B, Fiske P. The cost of anadromy: marine and freshwater mortality rates in anadromous Arctic char and brown trout in the Arctic region of Norway. *Can J Fish Aquat Sci* 2019;76:2408–17. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2018-0428>
- Jensen AJ, Finstad B, Fiske P *et al.* Repeatable individual variation in migration timing in two anadromous salmonids and ecological consequences. *Ecology and Evolution* 2020;10:11727–38. <https://doi.org/10.1002/ece3.6808>
- Johnsen IA, Harvey A, Sævik PN *et al.* Salmon lice-induced mortality of Atlantic salmon during post-smolt migration in Norway. *ICES J Mar Sci* 2021;78:142–54. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa202>
- Jonsson B, Jonsson N. *Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout: Habitat as a Template for Life Histories*. Berlin: Springer, 2011.
- Jonsson B, L'Abée-Lund JH. Latitudinal clines in life-history variables of anadromous brown trout in Europe. *J Fish Biol* 1993;43:1–16. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb01175.x>
- Jonsson N, Jonsson B. Trade-off between egg mass and egg number in brown trout. *J Fish Biol* 1999;55:767–83.
- Kane A, Aylón D, O'Sullivan RJ *et al.* Escalating the conflict? Intersex genetic correlations influence adaptation to environmental change in facultatively migratory populations. *Evol Appl* 2022;15:773–89. <https://doi.org/10.1111/eva.13368>
- Karlsen Ø, Serra-Llinares RM, Nilsen R *et al.* An assessment of the salmon lice infestation in the production areas in 2023. *Report no. 58*. The Norwegian Institute of Marine Research, 2023. <https://hdl.handle.net/11250/3106806>
- Kendall NW, Dieckmann U, Heino M *et al.* Evolution of age and length at maturation of Alaskan salmon under size-selective harvest. *Evol Appl* 2014;7:313–22. <https://doi.org/10.1111/eva.12123>
- Kingsolver JG, Hoekstra HE, Hoekstra JM *et al.* The strength of phenotypic selection in natural populations. *Am Nat* 2001;157:245–61. <https://doi.org/10.1086/319193>
- Koch IJ, Narum SR. An evaluation of the potential factors affecting lifetime reproductive success in salmonids. *Evol Appl* 2021;14:1929–57. <https://doi.org/10.1111/eva.13263>
- Kristoffersen AB, Qviller L, Helgesen KO *et al.* Quantitative risk assessment of salmon louse-induced mortality of seaward-migrating post-smolt Atlantic salmon. *Epidemics* 2018;23:19–33. <https://doi.org/10.1016/j.epidem.2017.11.001>
- Kristoffersen K. The influence of physical watercourse parameters on the degree of anadromy in different lake populations of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) in northern Norway. *Ecol Freshw Fish* 1994;3:80–91. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.1994.tb00109.x>
- Krkošek M, Ford JS, Morton A *et al.* Declining wild salmon populations in relation to parasites from farm salmon. *Science* 2007;318:1772–5. <https://doi.org/10.1126/science.1148744>
- Lande R. A quantitative genetic theory of life history evolution. *Ecology* 1982;63:607–15. <https://doi.org/10.2307/1936778>
- Lande R, Engen S, Sæther B-E. *Stochastic Population Dynamics in Ecology and Conservation*. Oxford: Oxford University Press, 2003.
- Lynch M, Walsh B. *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 1998.
- Mace PM. Relationships between common biological reference points used as thresholds and targets of fisheries management strategies. *Can J Fish Aquat Sci* 1994;51:110–22. <https://doi.org/10.1139/f94-013>
- Nevoux M, Finstad B, Davidsen JG *et al.* Environmental influences on life history strategies in partially anadromous brown trout (*Salmo trutta*, Salmonidae). *Fish Fish* 2019;20:1051–82. <https://doi.org/10.1111/faf.12396>
- Nilsen F, Ellingsen I, Finstad B *et al.* Vurdering av lakselusindusert villfiskdødelighet per produksjonsområde i 2016 og 2017. *Rapport fra ekspertgruppe for vurdering av lusepåvirkning* Ekspertgruppe for vurdering av lusepåvirkning, 2017. <https://hdl.handle.net/11250/2465597>
- Nilsen F, Ellingsen I, Finstad B *et al.* Vurdering av kunnskapsgrunnlaget for å implementere lakselus på sjørret som en bærekraftsindikator i «produksjonsområdeforskriften». *Rapport fra ekspertgruppe for vurdering av lusepåvirkning*. Ekspertgruppen for vurdering av lusepåvirkning, 2019. <https://hdl.handle.net/11250/3152651>
- Nusslé S, Bornand CN, Wedekind C. Fishery-induced selection on an Alpine whitefish: quantifying genetic and environmental effects on individual growth rate. *Evol Appl* 2009;2:200–8. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00054.x>
- Ostrovsky I. The parabolic pattern of animal growth: determination of equation parameters and their temperature dependencies. *Freshw Biol* 1995;33:357–71. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1995.tb00398.x>
- Paterson RA, Rauque CA, Fernandez MV *et al.* Native fish avoid parasite spillback from multiple exotic hosts: consequences of host density and parasite competency. *Biol Invasions* 2013;15:2205–18. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0445-8>
- Price GR. Selection and covariance. *Nature* 1970;227:520–1. <https://doi.org/10.1038/227520a0>
- Price GR. Extension of covariance selection mathematics. *Ann Hum Genet* 1972;35:485–90. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1957.tb01874.x>
- Sandvik AD, Bjørn PA, Ådlandsvik B *et al.* Toward a model-based prediction system for salmon lice infestation pressure. *Aquacult Env Interact* 2016;8:527–42. <https://doi.org/10.3354/aei00193>
- Schram T, Knutsen J, Heuch P *et al.* Seasonal occurrence of *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus* (Copepoda: Caligidae) on sea trout (*Salmo trutta*), off southern Norway. *ICES J Mar Sci* 1998;55:163–75. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1997.0357>
- Serra-Llinares RM, Bohn T, Karlsen Ø *et al.* Impacts of salmon lice on mortality, marine migration distance and premature return in sea trout. *Mar Ecol Prog Ser* 2020;635:151–68. <https://doi.org/10.3354/meps13199>
- Spencer H. *The Principles of Biology*. London & Edinburgh: Williams and Norgate, 1864.
- Stige LC, Helgesen KO, Viljugrein H *et al.* Modelling salmon lice-induced mortality of wild salmon post-smolts is highly sensitive to calibration data. *Aquacult Env Interact* 2022;14:263–77. <https://doi.org/10.3354/aei00443>
- Taranger GL, Karlsen O, Bannister RJ *et al.* Risk assessment of the environmental impact of Norwegian Atlantic salmon farming. *ICES J Mar Sci* 2015;72:997–1021. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu132>
- Thorstad EB, Todd CD, Uglem I *et al.* Effects of salmon lice *Lepeophtheirus salmonis* on wild sea trout *Salmo trutta*—a literature review. *Aquacult Env Interact* 2015;7:91–113. <https://doi.org/10.3354/aei0142>
- Thorstad EB, Todd CD, Uglem I *et al.* Marine life of the sea trout. *Mar Biol* 2016;163:47. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-2820-3>
- Thorstad EB, Whoriskey F, Rikardsen AH *et al.* Aquatic nomads: the life and migrations of the Atlantic salmon. In: Ø Aas, A Klemetsen, S Einum, J Skurdal (eds.), *Atlantic Salmon Ecology*. Oxford: Wiley-Blackwell, 2011, 1–32.

Torrissen O, Jones S, Asche F *et al.* Salmon lice—impact on wild salmonids and salmon aquaculture. *J Fish Dis* 2013;36:171–94. <https://doi.org/10.1111/jfd.12061>

Tveiten H, Bjørn PA, Johnsen HK *et al.* Effects of the sea louse *Lepeophtheirus salmonis* on temporal changes in cortisol, sex steroids, growth and reproductive investment in Arctic charr *Salvelinus alpinus*. *J Fish Biol* 2010;76:2318–41. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02636.x>

Vollset KW, Nilsen F, Ellingsen I *et al.* Produksjonsområdebasert vurdering av lakselusindusert villfiskdødelighet i 2023. *Rapport fra ekspertgruppe for vurdering av lusepåvirkning*. Ekspertgruppe for vurdering av lusepåvirkning, 2023. <https://hdl.handle.net/11250/3104585>

Handling Editor: Carrie Byron

Norsk institutt for naturforskning, NINA, er en uavhengig stiftelse som forsker på natur og samspillet natur–samfunn.

NINA ble etablert i 1988. Hovedkontoret er i Trondheim, med avdelingskontorer i Tromsø, Lillehammer, Bergen og Oslo. I tillegg driver NINA Sæterfjellet avlsstasjon for fjellrev på Oppdal, og forskningsstasjonen for vill laksefisk på lms i Rogaland.

NINAs virksomhet omfatter både forskning og utredning, miljøovervåking, rådgivning og evaluering. NINA har stor bredde i kompetanse og erfaring med både naturvitere og samfunnsvitere i staben. Vi har kunnskap om artene, naturtypene, samfunnets bruk av naturen og sammenhenger med de store drivkreftene i naturen.

ISSN:1504-3312
ISBN: 978-82-426-5401-4

Norsk institutt for naturforskning

NINA Hovedkontor

Postadresse: Postboks 5685 Torgarden, 7485 Trondheim

Besøks-/leveringsadresse: Høgskoleringen 9, 7034 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00, Telefaks: 73 80 14 01

E-post: firmapost@nina.no

Organisasjonsnummer 9500 37 687

<http://www.nina.no>



Samarbeid og kunnskap for framtidens miljøløsninger