

REVISIÓN

Efectos del piojo del salmón *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae) en las poblaciones de truchas (*Salmo trutta*) de la costa NE Atlántica

Effects of salmon lice *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae) on
sea trout (*Salmo trutta*) populations from the NE Atlantic coast

Pablo Arechavala-Lopez^{1,2}, Eva B. Thorstad¹, Christopher D. Todd³, Ingebrigt Uglem¹,
Pål A. Bjørn⁴, Patrick G. Gargan⁵, Knut W. Vollset⁶, Elina Halttunen⁴,
Steinar Kålås⁷, Marius Berg¹ y Bengt Finstad¹

¹Norwegian Institute for Nature Research, P.O. Box 5685 Sluppen, 7485 Trondheim, Noruega

²Departamento de Ciencias del Mar y Biología Aplicada, Universidad de Alicante, P.O. Box 99, 03080 Alicante, España.
pablo.arechavala@ua.es

³Scottish Oceans Institute, University of St Andrews, Scotland KY16 8LB, Reino Unido

⁴Institute of Marine Research, P.O. Box 1870 Nordnes, N-5817 Bergen, Noruega

⁵Inland Fisheries Ireland, Swords Business Campus, Swords, Co. Dublin, Irlanda

⁶Uni Research Environment, Bergen, Noruega

⁷Rådgivende Biologer AS, Bredsgården, Bergen, Noruega

Abstract. Salmon lice are external parasites on salmonids in the marine environment. During recent years, sea lice abundance has been increased due to the presence of salmon farming using on-growing floating seas-cages. Amongst salmonids, sea trout is especially vulnerable to salmon lice infestations, because during their marine residence they typically remain in coastal waters, where open net cage Atlantic salmon farms typically are situated. In this report the existing knowledge about the effects of salmon lice on sea trout populations in the NE Atlantic coastal waters has been reviewed, assessing the current situation of this problematic. Salmon aquaculture increase the salmon lice abundance, which affect negatively on sea trout populations as an increase in marine mortality, changes in migratory behaviour and reduction of marine growth. These conclusions are based on published studies that range from those investigating the effects of salmon lice on individual fish, both in the laboratory and the field, to analyses of their impacts on populations in the wild. In sum, the combined knowledge from the reviewed studies provides evidence of a general and pervasive negative effect of salmon lice on sea trout populations, especially in intensively farmed areas. The effects induced by elevated salmon lice levels inevitably imply a reduction in numbers and body size of sea trout returning to freshwater for spawning, affecting the local population dynamic and recreational and commercial fisheries in the most impacted areas.

Key words: Parasites, aquaculture, impact, salmonids, management

Resumen. Los piojos del salmón son parásitos externos de salmónidos en ambientes marinos. En los últimos años, la abundancia de este parásito ha aumentado debido a la presencia de cultivos de salmones en jaulas de engorde en mar abierto. Entre los salmónidos, la trucha es especialmente vulnerable a las infecciones por el piojo ya que permanece en aguas costeras durante su período marino, donde se sitúan las instalaciones acuícolas de cultivo del salmón. En el presente trabajo se recopila la información existente sobre los efectos del piojo del salmón en las poblaciones de truchas silvestres que habitan las costas del NE Atlántico, y evaluar posteriormente el estado actual de dicha problemática. La acuicultura de salmón aumenta la abundancia de piojos, los cuales impactan negativamente sobre las poblaciones de truchas, aumentando la mortalidad, cambiando las pautas migratorias y disminuyendo el crecimiento. Estas conclusiones se basan en estudios científicos que abarcan desde experimentos en el laboratorio o en el campo de los efectos del piojo en las truchas a nivel individual, hasta estudios poblacionales de dichos impactos. En resumen, el conocimiento adquirido en esta revisión evidencia la existencia de un efecto general y persuasivo de los piojos en las poblaciones de truchas, especialmente en áreas de cultivo intensivo. Los efectos derivados de altos niveles de infestación implican inevitablemente una reducción en la abundancia y el tamaño corporal de las truchas que vuelven a agua dulce a reproducirse, afectando a la dinámica poblacional a nivel local, así como a pescadores deportivos y comerciales.

Palabras clave: Parásitos, acuicultura, impactos, salmónidos, gestión

INTRODUCCIÓN

El piojo del salmón *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837) es un copépodo parásito externo de salmónidos en ambientes marinos (Pike & Wadsworth 1999, Boxaspen 2006). El ciclo de vida de este parásito se compone de 5 fases (Fig. 1). Tras la eclosión de los huevos fecundados, se da lugar a larvas planctónicas denominadas nauplios, que poseen una fase planctónica y otra fase libre nadadora. Posteriormente sucede el estadio de copepodito, que es la fase infecciosa del parásito y que debe encontrar un pez hospedador. Una vez adherido al hospedador, el copepodito desarrollará las fases de chalimus (2 estadios fijos), preadultos (2 estadios móviles) y adultos (fase definitiva) (Costello 2006). Estos últimos poseen unas piezas bucales duras con las cuales se alimenta del mucus, piel y tejidos del hospedador, causándole lesiones en la piel (Costello 2006). Las piscifactorías marinas de salmón pueden aumentar el número de larvas infecciosas en las áreas costeras si no se tratan adecuadamente, debido a las altas densidades de hospedadores en las jaulas de cultivo que facilitan su crecimiento y transmisión, aunque no ha favorecido la

extensión de la distribución geográfica natural del piojo del salmón. No obstante, los efectos de este parásito sobre las poblaciones silvestres de salmónidos son potencialmente problemáticos en áreas donde existe una acuicultura intensiva del salmón del Atlántico (*Salmo salar*) (Finstad *et al.* 2011).

En cuanto a las poblaciones silvestres, la trucha *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758) es quizás la especie más vulnerable a la infección por el piojo del salmón, ya que realiza migraciones estacionales hacia aguas costeras marinas para alimentarse y crecer, donde se sitúan principalmente las instalaciones acuícolas de salmón. La trucha tiene una especial importancia social y económica como recurso de los pescadores recreativos tanto en agua dulce como en agua de mar (Harris & Milner 2006, Butler *et al.* 2009). No obstante, desde los años 90, algunas poblaciones de trucha han sufrido un declive severo en diversos países del oeste de Europa (costa NE Atlántica), que se ha asociado con el aumento del desarrollo de piscifactorías de salmón y con el incremento de la infestación por piojos en las poblaciones silvestres de trucha (Tully & Whelan

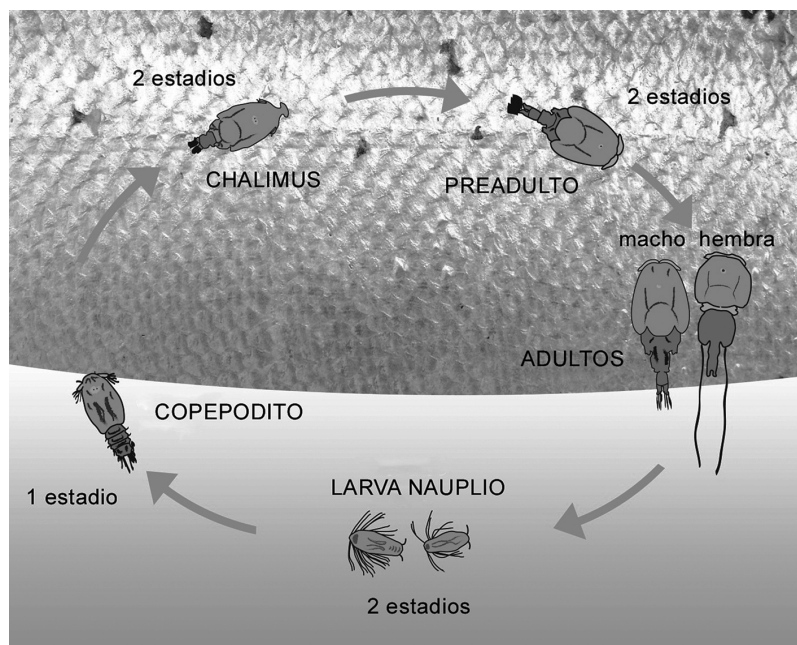


Figura 1. Esquema del ciclo de vida del parásito *Lepeophtheirus salmonis* (modificado de Thorstad *et al.* 2015) / Scheme of the life-cycle of *Lepeophtheirus salmonis* parasite (modified from Thorstad *et al.* 2015)

1993, Mo & Heuch 1998, Gargan *et al.* 2003, 2006a, b; Butler & Walker 2006, Skaala *et al.* 2014b). El objetivo del presente trabajo fue recopilar la información existente sobre los efectos del piojo del salmón en las poblaciones de truchas silvestres que habitan aguas costeras del NE Atlántico, revisando trabajos científicos publicados internacionalmente en revistas y libros, y evaluar posteriormente el estado actual de dicha problemática.

LAS POBLACIONES DE TRUCHA EN EL MAR

Para evaluar la vulnerabilidad de las truchas a las infecciones por el piojo de mar es necesario conocer las estrategias, el comportamiento y el uso del hábitat de sus poblaciones en el medio marino. Dicha información permite desarrollar y mejorar los actuales métodos de seguimiento poblacional, a interpretar los resultados, evaluar y desarrollar medidas de mitigación para reducir los impactos de este parásito en las poblaciones de trucha. Para conocer cómo el piojo del salmón afecta al ciclo de vida del hospedador, por ser una especie anádroma, con migraciones marinas parciales, es importante determinar los efectos potenciales del parásito a nivel poblacional. En este contexto, existe una considerable variación geográfica e intra-poblacional en cuanto a las estrategias y ciclos de vida de las truchas, particularmente con respecto a tiempo y duración de las migraciones marinas (Klemetsen *et al.* 2003).

Las truchas que migran del río hacia aguas saladas por primera vez en primavera o verano se les conoce como 'esguines' (o en inglés: 'smolts') (Euzenat 1999, Gargan *et al.* 2006a). Estos esguines tienen generalmente entre 1 y 8 años de edad, entre 10 y 25 cm de longitud, pero puede variar latitudinalmente y entre poblaciones (L'Abée-Lund *et al.* 1989, Jonsson & L'Abée-Lund 1993). No obstante, también pueden entrar en el mar en otras épocas del año. Una vez que los esguines alcanzan el mar, permanecen unos pocos meses durante el verano o período más cálido, y suelen volver al río para pasar el invierno (Berg & Berg 1989, Skaala *et al.* 2014a). La reproducción, o período de puesta, ocurre tras el primer verano en el mar, aunque algunas veces puede retrasarse hasta 2 o 3 veranos más en aguas saladas (L'Abée-Lund *et al.* 1989, Jonsson & L'Abée-Lund 1993, Euzenat 1999, Jonsson & Jonsson 2002, 2009b, Gargan *et al.* 2006a, Skaala *et al.* 2014a). El tiempo y duración de estas migraciones marinas parecen estar determinadas por la compensación entre las oportunidades de crecimiento y el riesgo de supervivencia asociado a los diferentes hábitats, y en general, la estrategia más beneficiosa puede

variar entre individuos y poblaciones (Jonsson & Jonsson 2009b, Halttunen *et al.* 2013). La permanencia en el mar durante el invierno parece ser más común en poblaciones que habitan en cuencas hidrográficas pequeñas, con pobres e inestables condiciones en el medio durante el invierno (Knutsen *et al.* 2004, Olsen *et al.* 2006, Östergren & Rivinoja 2008, Jensen & Rikardsen 2012).

En el mar, las truchas a menudo permanecen cerca de la costa, y no suelen realizar largas migraciones hacia aguas más abiertas del océano (Berg & Berg 1987, Berg & Jonsson 1989, Davidsen *et al.* 2014, Jensen *et al.* 2014). No obstante, en áreas del Báltico, el mar del Norte y zonas costeras más abiertas, pueden alimentarse en aguas pelágicas alejadas de la costa (Kallio-Nyberg *et al.* 2002, Rikardsen & Amundsen 2005). En general, las truchas permanecen entre los primeros 80 km de distancia del río, aunque algunos individuos podrían efectuar migraciones de mayor distancia (Berg & Berg 1987, Berg & Jonsson 1989). Además, se pueden encontrar tanto en estuarios como en aguas completamente saladas (*e.g.*, Finstad *et al.* 2005, Middlemas *et al.* 2009, Jensen & Rikardsen 2012, Davidsen *et al.* 2014, Jensen *et al.* 2014). Los esguines tienden a permanecer cerca de la bocana del río y cerca de la costa, sobre todo durante sus primeras semanas en el mar (Thorstad *et al.* 2004, 2007). Habitualmente, las truchas se encuentran en los primeros 5 m de la columna de agua, aunque hay registros en profundidades de hasta 30 m (Sturlaugsson & Johannsson 1996, Lyse *et al.* 1998, Rikardsen *et al.* 2007, Gjelland *et al.* 2014). La mortalidad en aguas marinas no parece estar muy asociada a factores dependientes de la densidad poblacional (Elliott 1993, Jonsson & Jonsson 2009b). No obstante, las truchas están entre los salmónidos menos estudiados en el mar, y en muy pocos sitios se ha investigado su estado a nivel local o a largo plazo y, por tanto, se desconoce su dinámica poblacional en la mayoría de los casos.

OTROS IMPACTOS ANTROPOGÉNICOS

Entre los posibles impactos, derivados de la actividad humana, que pueden actuar sobre las poblaciones de trucha en agua dulce se incluye: la acidificación (Henrikson & Brodin 1995, Kroglund *et al.* 2008, Rosseland & Kroglund 2011), otros contaminantes acuáticos; como aquellos derivados de la acuicultura o la construcción (McCormick *et al.* 1998, Kroglund *et al.* 2007, Meland *et al.* 2010, Jonsson *et al.* 2011, Rosseland & Kroglund 2011, Cocchiglia *et al.* 2012), el desarrollo de estaciones hidroeléctricas, regulación del flujo del río, obstáculos para la migración y alteraciones del hábitat

(Saltveit *et al.* 2001, Aarestrup & Koed 2003, Halleraker *et al.* 2003, Flodmark *et al.* 2004, 2006; Alonso-González *et al.* 2008, Barlaup *et al.* 2008, Östergren & Rivinoja 2008, Calles & Greenberg 2009, Kraabøl *et al.* 2009, Erkinaro *et al.* 2011, Pulg *et al.* 2013). En el medio marino, en cambio, además de la infestación por el piojo del salmón, entre los impactos derivados de la actividad humana se pueden incluir el desarrollo de puertos, construcciones costeras, las estructuras y actividad piscícola, así como el desarrollo industrial en general (Thorstad *et al.* 2015). Sin embargo, existe escasa información sobre cómo estas actividades y estructuras impactan las poblaciones de trucha (Bakke & Harris 1998).

La sobreexplotación por parte de las pesquerías, y el aumento del riesgo de padecer enfermedades causadas por una mayor ocurrencia o introducción de nuevos virus, bacterias, hongos, protozoos, helmintos o artrópodos parásitos a través de las actividades acuícolas, son otros impactos que pueden afectar a las poblaciones de truchas tanto en agua dulce como en el mar (Murray & Peeler 2005, Harris & Milner 2006). No obstante, existe una importante variabilidad local y regional en cuanto a las alteraciones causadas por el hombre. Por tanto, diversos factores de origen humano pueden afectar a las poblaciones de trucha simultáneamente. Los efectos de la interacción de dos o más factores podrían ser muy

complejos, no lineales e impredecibles, lo cual hace difícil aislar y analizar los efectos de un solo factor en las poblaciones silvestres (Finstad *et al.* 2007, 2012).

PIOJOS DEL SALMÓN EN POBLACIONES DE TRUCHAS

RESUMEN HISTÓRICO

Los primeros brotes documentados de infestación por piojos del salmón surgieron en piscifactorías de salmón en Noruega durante los años 60, poco después del inicio de dicha actividad (Pike & Wadsworth 1999). Brotes similares surgieron posteriormente en piscifactorías en Escocia a mediados de los 70 (Pike & Wadsworth 1999). En Irlanda, entre 1989 y 1991 se detectaron por primera vez niveles elevados de infestación del parásito en truchas silvestres, que mostraban condiciones físicas muy pobres y realizaban migraciones prematuras hacia agua dulce (Whelan 1991, Tully *et al.* 1993b). El mismo fenómeno se documentó en Noruega a principios de los 90 (Finstad *et al.* 2011). Desde entonces, se ha llevado a cabo un gran número de estudios fisiológicos y ecológicos, que abarcan desde investigaciones de los efectos del piojo del salmón en las truchas a nivel individual en laboratorio o en el campo, al modelado y/o análisis de sus impactos a nivel poblacional, los cuales forman la base del presente trabajo (Fig. 2).

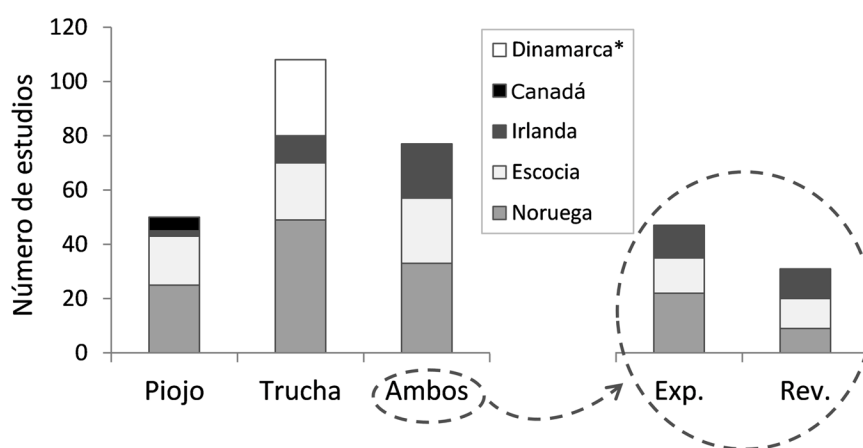


Figura 2. Estudios llevados a cabo en los últimos 25 años sobre diferentes aspectos del piojo del salmón ('piojo'), las poblaciones de truchas ('trucha') y/o su interacción ('ambos'), que forman la base del presente trabajo. Todos los estudios se han clasificado respecto a los países de origen y aquellos que tratan sobre la interacción parásito-hospedador se han dividido en función del tipo de enfoque: experimental ('Exp.') o revisión-análisis de meta-datos ('Rev.'). *otros países cercanos a Dinamarca (principal) y no citados previamente / Last 25-years studies carried on different aspects of salmon lice ('piojo'), sea trout populations ('trucha') and/or their interaction (both), reviewed in this work. The studies were classified based on the country of origin, and those about parasite-host interaction were divided according to the approach: experimental ('Exp.') or data review-analysis ('Rev.'). *other countries nearby Denmark (main one) but not aforementioned

EVALUACIÓN DE MÉTODOS DE MUESTREO Y SEGUIMIENTO

La adquisición de datos precisos y representativos sobre los niveles de infestación por piojos de salmón en las poblaciones de trucha es una tarea compleja, debido a las variaciones en el ciclo de vida, en el comportamiento y en las interacciones tanto del huésped como del parásito (Thorstad *et al.* 2015). Al igual que en otras especies de parásitos, el piojo del salmón se agrega en sus hospedadores, mostrando una distribución asimétrica donde un número reducido de individuos hospedadores en una población presentan un número muy elevado de piojos (*e.g.*, Bush *et al.* 1997, Rikardsen 2004). Uno de los problemas fundamentales en el muestreo es que la probabilidad de captura de los peces depende de la abundancia de piojos de salmón. Por ejemplo, una trucha con elevada abundancia de infestación puede haber regresado a agua dulce o salobre, o incluso puede haber muerto en el mar, y por lo tanto existe el riesgo de excluir de las observaciones los niveles más altos de infestación (Lester 1984). Además, algunos autores sugieren la existencia de posibles errores al estimar los descriptores de infestación en los muestreos cerca de las desembocaduras de los ríos, ya que se pueden capturar individuos que han migrado prematuramente (sobrestimación) o que han llegado recientemente al mar (subestimación) (Thorstad *et al.* 2015). Por otro lado, existen varias cuestiones metodológicas sobre los aspectos prácticos involucrados, como por ejemplo los métodos empleados para el muestreo de peces (*e.g.*, Bjørn *et al.* 2007, Barlaup *et al.* 2013, Arechavala-Lopez *et al.* 2015), el muestreo y recuento de parásitos (Asplin *et al.* 2011, Bjørn *et al.* 2011) y el análisis de los datos (Serra-Llinares *et al.* 2014, Taranger *et al.* 2014). Todos ellos requieren consideración a la hora de planificar y llevar a cabo un muestreo y seguimiento adecuado, así como comparar resultados entre diferentes estudios, para evitar elaborar conclusiones erróneas.

ESTUDIOS DE LABORATORIO Y CAMPO

Los estudios de laboratorio han demostrado que los piojos del salmón afectan a la trucha de diversas formas: disfunción osmoregulatoria, respuestas al estrés fisiológico, anemia, reducción en su alimentación y crecimiento, aumento de la susceptibilidad a las infecciones microbianas secundarias, reducción de la resistencia a enfermedades y aumento de la mortalidad (Bjørn & Finstad 1997, Glover *et al.* 2001, 2003; Wells *et al.* 2006). Aunque un gran número de parásitos en etapa de chalimus en las aletas del hospedador causan daños

en los tejidos, las etapas móviles de preadultos y adultos causarían daños por abrasión de los tejidos (Bjørn & Finstad 1998, Dawson 1998, Dawson *et al.* 1997, 1998; Costello 2006, Wells *et al.* 2006, 2007). Así mismo, la mortalidad del hospedador debido al parásito suele ocurrir entre 10 y 20 días (tras ser expuestos a copepoditos en el laboratorio), período en el que los parásitos han alcanzado las etapas móviles (Bjørn & Finstad 1997, 1998; Wells *et al.* 2006, 2007).

Los estudios de campo han confirmado las observaciones previas en cuanto a los efectos del daño mecánico ocasionado por las infestaciones del piojo del salmón, sus impactos fisiológicos en el pez hospedador (disfunción osmoregulatoria, respuesta fisiológica al estrés, anemia, susceptibilidad a enfermedades secundarias) y el hecho de que les puedan provocar una reducción de la tasa de crecimiento o incluso la muerte (McVicar *et al.* 1993, Tully *et al.* 1993a, b; Dawson 1998, MacKenzie *et al.* 1998, Marshall 2003, Urquhart *et al.* 2008, Skaala *et al.* 2014a). También se ha demostrado que el desequilibrio osmótico puede comprobarse a niveles moderados de infestación, aunque las respuestas fisiológicas al estrés aumentan en el pez hospedador con el incremento de la abundancia de infestación del parásito (Poole *et al.* 2000, Bjørn *et al.* 2001). Por otro lado, se han observado cambios de comportamiento y pautas migratorias en las truchas infestadas en Irlanda, Escocia y Noruega (Whelan 1991, Tully *et al.* 1993a, b; Tully & Whelan 1993, Birkeland 1996, Birkeland & Jakobsen 1997, Gargan 2000, Bjørn *et al.* 2001, Butler & Walker 2006, Hatton-Ellis *et al.* 2006, Pert *et al.* 2009, Gjelland *et al.* 2014). La migración prematura desde el mar hacia agua dulce se interpreta como una respuesta adaptativa del pez hospedador a la disfunción osmoregulatoria en el mar causada por la infestación (Birkeland 1996, Birkeland & Jakobsen 1997, Bjørn *et al.* 2001, Wells *et al.* 2007). A corto plazo, el regreso al agua dulce podría permitir al pez recuperar el equilibrio osmótico y sobrevivir, así como recuperarse de la infestación al desparasitarse debido a la baja tolerancia al agua dulce del piojo del salmón (Birkeland 1996). A largo plazo, no obstante, las oportunidades de crecimiento y de fecundación de los individuos podrían verse mermadas por una reducida estancia en el mar, como consecuencia de la infestación parasitaria (Birkeland 1996).

NIVELES PARASITARIOS EN POBLACIONES DE TRUCHAS

Los niveles de infestación del piojo del salmón en las poblaciones de truchas que habitan áreas donde no se

da la actividad acuícola, o en localidades que se muestrearon antes del comienzo de dicha actividad, presentan generalmente cifras bajas para los descriptores de infestación, aunque las prevalencias (proporción de peces infestados) pueden ser altas a finales de verano (Boxshall 1974, Tingley *et al.* 1997, Mo & Heuch 1998, Schram *et al.* 1998, Heuch *et al.* 2002, Murray 2002, Rikardsen 2004, Urquhart *et al.* 2010) (Tabla 1). Por otro lado, los descriptores de infestación por este parásito en las poblaciones de trucha que habitan áreas con una actividad acuícola intensiva varían considerablemente entre los estudios revisados, encontrando desde bajos niveles de infestación, cercanos al registrado en áreas sin actividad acuícola, hasta niveles indicativos de elevado riesgo de muerte por carga parasitaria (Tully *et al.* 1993a, 1999; Birkeland 1996, Birkeland & Jakobsen 1997, MacKenzie *et al.* 1998, Bjørn *et al.* 2001, 2007, 2011; Bjørn & Finstad 2002, Urquhart *et al.* 2010, Serra-Llinares *et al.* 2014, Vollset & Barlaup 2014, Arechavala-Lopez *et al.* 2015) (Tabla 1). En áreas donde las truchas presentan altos niveles de infestación, suelen predominar los parásitos en estadio de chalimus (Tully *et al.* 1993a, Sharp *et al.* 1994, Birkeland & Jakobsen 1997, Gargan 2000, Bjørn *et al.* 2001, Butler 2002, Gargan *et al.* 2003). Algunos autores sugieren que aquellos peces con altas abundancias de infestación por parásitos preadultos y adultos podrían haber muerto, o quizás, haber migrado prematuramente hacia agua dulce antes de que los parásitos hayan podido alcanzar los estadios móviles (Tully *et al.* 1993a, Birkeland & Jakobsen 1997, Bjørn *et al.* 2001). Los estudios a gran escala realizados en Irlanda, Escocia y Noruega indican un elevado riesgo de mortalidad en las truchas altamente infectadas por el piojo del salmón (Gargan *et al.* 2003, Middlemas *et al.* 2013, Serra-Llinares *et al.* 2014, Taranger *et al.* 2014). Sin embargo, debido a las incertidumbres sobre cómo de representativos son los peces muestreados del total poblacional, es difícil extrapolar esos datos y obtener una estima cuantitativa de los efectos en las poblaciones de truchas en áreas de alta actividad acuícola.

INTERACCIONES ENTRE PISCIFACTORÍAS Y LOS NIVELES PARASITARIOS DE LAS TRUCHAS

Un amplio número de estudios comparativos han demostrado que existe asociación entre las piscifactorías de salmón y los descriptores de infestación por el piojo en las poblaciones silvestres de trucha, los cuales aumentan a medida que disminuye la distancia entre las instalaciones y dichas poblaciones (Tully *et al.* 1999,

Gargan 2000, Bjørn *et al.* 2001, Bjørn & Finstad 2002, Gargan *et al.* 2003, Bjørn *et al.* 2011, Middlemas *et al.* 2013, Serra-Llinares *et al.* 2014). Los mayores niveles de infestación parasitaria se encuentran particularmente en un radio de 30 km de distancia de las instalaciones acuícolas (Gargan *et al.* 2003, Middlemas *et al.* 2013, Serra-Llinares *et al.* 2014), aunque en ocasiones se pueden encontrar abundancias elevadas de infestación por piojos a mayores distancias (~150-160 km; Bjørn & Finstad 2002, Middlemas *et al.* 2013). No obstante, la distancia y la dirección de dispersión de las larvas dependerán de numerosas variables, tales como el desarrollo del piojo, la temperatura del agua, las corrientes y la salinidad (Heuch 1995, Gillibrand *et al.* 2005, Heuch *et al.* 2005, Stien *et al.* 2005, Amundrud & Murray 2009, Jonsson & Jonsson 2009a, Elliott & Elliott 2010, Asplin *et al.* 2011, 2014). Por otro lado, varios estudios han demostrado que existe una correlación temporal entre los niveles de piojos en las truchas silvestres y el ciclo de producción y biomasa de los peces cultivados en las instalaciones acuícolas adyacentes. A mayor producción acuícola, las poblaciones de truchas presentan mayores niveles de infestación parasitaria (Butler 2002, Marshall 2003, Gillibrand *et al.* 2005, Hatton-Ellis *et al.* 2006, Middlemas *et al.* 2010, 2013; Arechavala-Lopez *et al.* 2015).

EFFECTOS POBLACIONALES DE LOS PIOJOS DEL SALMÓN

Los estudios sobre el crecimiento y la supervivencia de los salmónidos infestados, realizados experimentalmente a gran escala en individuos marcados y tratados con profilácticos químicos (*e.g.*, sustancia EX o emamectinbenzoato), han permitido cuantificar los efectos del parásito comparándolos simultáneamente con los peces sin tratar (Finstad & Jonsson 2001, Skilbrei & Wennevik 2006, Hvidsten *et al.* 2007, Sivertsgård *et al.* 2007, Jackson *et al.* 2011a, b; 2013; Gargan *et al.* 2012, Krkošek *et al.* 2013, 2014; Skilbrei *et al.* 2013). De estos estudios se puede concluir que los efectos regulatorios del piojo sobre las poblaciones de salmónes son moderados, ya que las diferencias en términos de mortalidad o retorno de los individuos a los ríos entre los grupos tratados y sin tratar no son consistentes (Torrissen *et al.* 2013). No obstante, la eficacia de estos tratamientos suele estar limitada a semanas o meses (*e.g.*, Stone *et al.* 2000, Hvidsten *et al.* 2007, Skilbrei *et al.* 2008). Aunque existen muy pocos estudios al respecto en poblaciones de truchas, aquellos trabajos efectuados en salmónes revelan una alta heterogeneidad o variación en cuanto a los efectos del parásito entre distintas localidades y años, destacando

Tabla 1. Información general de los estudios existentes sobre los niveles de piojos de salmón en las poblaciones de trucha en el mar, publicados en revistas internacionales de ámbito científico y capítulos de libros. Abundancia: número medio de parásitos por pez examinado en cada muestra. En la columna de la abundancia, se añadió el número máximo (máx.) de piojos en las truchas si la información está disponible en la fuente. Intensidad: media (o mediana: #) del número de parásitos por pez infestado en la muestra. Prevalencia: porcentaje de peces infestados por los piojos de salmón en la muestra. También se resume la información sobre el estadio del ciclo de vida del parásito (CO: copepoditos, CH: chalimus, PA: preadulto, AD: adulto), período de tiempo, el tipo de hábitat y el país donde se llevó a cabo el estudio, los métodos de captura utilizados para muestrear las truchas, el tamaño medio o talla del pez (en mm y/o en g), y la presencia de acuicultura y el grado de actividad en la zona. - : no especificado / General information of the current studies about sea lice levels on sea trout populations, published at peer-reviewed international journals and book chapters. Abundance: mean number of parasites per examined fish in each sample. The maximum number (max) of sea lice recorded on sea trout was included in this column if such information was reported / available. Intensity: mean (or median: #) number of parasites per infested fish in each sample. Prevalence: percentage of lice-infested fish in each sample. Information about the stages of the sea lice life-cycle (CO: copepodits, CH: chalimus, PA: preadults, AD: adults), period of the study, type of habitat and country where the study was carried out, the sampling method for capturing sea trout, the mean size (in mm or g) of the fish, and the presence of aquaculture and level of farming activity, were also included in this table. - : not specified

Referencia	Abundancia	Intensidad	Prevalencia	Estadios	Período	Hábitat	País	Método	Talla del Pez	Acuicultura
Boxshall (1974)	3,2	4,0	81%	-	1972-1973	Mar	Inglaterra	-	520 mm	No
Tully <i>et al.</i> (1993a)	1,0-77,5 (máx. 325)	7,0-104,8	14,3-100%	CH	Mayo 1992	Ríos	Irlanda	Red Enmalle	164-273 mm	Si, Variable
Sharp <i>et al.</i> (1994)	5,0-8,0 (máx. 46)	5,0-10,7	75-100%	20-26% CH	Junio-Agosto 1991-1992	Ríos	Escocia	Caña de pescar	-	-
Sharp <i>et al.</i> (1994)	7,0-63,9 (máx. 216)	7,0-63,9	75-100%	0-79% CH	Junio-Agosto 1991-1992	Ríos	Escocia	Caña de pescar	-	-
Sharp <i>et al.</i> (1994)	1,4-5,0 (máx. 11)	1,4-5,0	25-100%	6-55% CH	Junio-Agosto 1991-1992	Ríos	Escocia	Caña de pescar	-	-
Birkeland (1996)	89,8-260,8 (máx. 1002)	103,0-272,4	87-96%	CH	Junio-Julio 1992	Río	Noruega	Trampa	174-374 mm 42,3 - 582 g	Si, Intensiva
Birkeland & Jakobsen (1997)	53,5-623 (máx. 1179)	53,5-623,0	88-100%	CO y CH	Junio 1992	Río	Noruega	Trampa	160 mm 30 g	Si, Intensiva
Tingley <i>et al.</i> (1997)	4,66 y 4,42 (máx. 41 y 55)	5,26 y 5,47	96%	PA y AD	Junio-Noviembre 1992-1993	Mar	Inglaterra	Red Enmalle	290-320	No
Tingley <i>et al.</i> (1997)	3,19 y 1,17 (máx. 12 y 4)	3,96 y 1,75	67 y 81%	-	1972-1973	Mar	Inglaterra	-	-	No
Dawson (1998)	42	-	82%	CH	Mayo 1996	Ríos	Irlanda	Red Enmalle	228 mm 126 g	-
Dawson (1998)	71	-	82%	CH, PA y AD	Mayo 1996	Ríos	Irlanda	Red Enmalle	206 mm 82g	-
Mo & Heuch (1998)	0,5-10,9 (máx. 84)	2,7-26,7	20-85%	Todos	Agosto-Octubre 1992 Mayo-Septiembre 1993	Río y Fiordo	Noruega	Pesca Eléctrica y Red Enmalle	245-426 mm	No
Mackenzie <i>et al.</i> (1998)	0-72,7 (máx. 207)	0-46,4	0-100%	Todos	Abril-Septiembre 1994	Mar	Escocia	Traina, Caña y Red Enmalle	101-559 mm	Si y No
Schram <i>et al.</i> (1998)	-	< 3-8	20-100%	CH, PA y AD	Marzo-Diciembre 1992-1995	Mar	Noruega	Traina	320 mm 420 g	No
Byrne <i>et al.</i> (1999)	20,1 (máx. 253)	27,9	72%	-	Mayo-Junio 1995	Río y Mar	Irlanda	Enmalle, Eléctrica y Trampas	-	-
Tully <i>et al.</i> (1999)	0-111	0-156	0-100%	-	Mayo-Junio 1993-1997	Estuarios	Irlanda	Redes, Trampas y Eléctrica	<260 mm	Si y No
Bjorn <i>et al.</i> (2001)*	49,3-194,9 (máx. 471)	53-203	89-96%	CH	Junio-Septiembre 1997	Mar	Noruega	Red Enmalle	119-209 g	Si, Intensiva
Bjorn <i>et al.</i> (2001)*	0,6-8,9 (máx. 36)	1-13	55-89%	CH, PA y AD	Junio-Septiembre 1997	Mar	Noruega	Red Enmalle	119-464 g	Si, Baja
Bjorn & Finstad (2002)*	0,1-23,6 (máx.134)	0-29,5	0-95%	CH	Junio-Agosto 1992-1993	Fiordo	Noruega	Red Enmalle	-	Si, Intensiva
Bjorn & Finstad (2002)*	0,2-13,0 (máx. 84)	0-17,3	0-83%	CH, PA y AD	Junio-Agosto 1992-1993	Fiordo	Noruega	Red Enmalle	-	Si, Baja
Heuch <i>et al.</i> (2002)	0,75 y 0,33 (máx. 11)	1-2 (#)	0-49%	PA y AD	Octubre 1998-Abril 1999, Octubre 1999-Marzo 2000	Mar	Noruega	Red Enmalle	328 g	No

Tabla 1. Continuación / Continued

Referencia	Abundancia	Intensidad	Prevalencia	Estadios	Período	Hábitat	País	Método	Talla del Pez	Acuicultura
Marshall (2003)	0-68,4 (máx. 500)	0-46,4	0-100%	CH, PA y AD	Marzo-Octubre 1998-2001	Mar	Escocia	Manga	-	Si, Variable
Rikardsen (2004)	0-6,8 (máx. 33)	0-8,6	0-81%	CH, PA y AD	Marzo-Diciembre 2001	Fiordo	Noruega	Red Enmalle	668 g	No
Rikardsen (2004)	0,1-3,6 (máx. 28)	1,0-4,7	6-80%	CH, PA y AD	Marzo-Diciembre 2001	Fiordo	Noruega	Red Enmalle	340 g	No
Bjorn <i>et al.</i> (2007)*	1,3 - 21,2 (máx. 59)	6,4 - 26,5	21 - 88%	CH, PA y AD	Junio-Agosto 2000	Fiordo	Noruega	Red Enmalle	240 g	Si, Baja
Bjorn <i>et al.</i> (2007)*	0 - 16,7 (máx. 78)	0 - 18,9	0 - 80%	CH, PA y AD	Junio-Agosto 2000	Fiordo	Noruega	Red Enmalle	170 g	Si, Intensiva
Urquhart <i>et al.</i> (2008)	6,0-10,0	7,8	100%	PA y AD	Mayo y Junio 2005	Mar	Escocia	Trampas	1160 g	No
Pert <i>et al.</i> (2009)	30 (máx. 69)	30	100%	CO Y CH	Mayo 2007	Río	Escocia	Pesca Eléctrica	155 mm 35 g	-
Urquhart <i>et al.</i> (2010)	0,82-7,87	0,24-7,87	29-100%	-	Julio-Diciembre 2006-2007	Ríos y Mar	Escocia	Red Enmalle	440-480 mm 1060-1210 g	Si
Urquhart <i>et al.</i> (2010)	0,03-0,37	0-0,09	3-23%	-	Mayo-Agosto 2005- 2007	Estuario y Mar	Escocia	Trampas, Mangas y Enmalle	221-308 mm 160-310 g	No
Bjorn <i>et al.</i> (2011)	0,2-20,5 (máx. 186)	3,5-30,2	4-77%	Todos	Mayo-Agosto 2003-2004	Fiordos	Noruega	Enmalle	210-270 mm 97-383 g	Si y No
Bjorn <i>et al.</i> (2011)	3,3-52,8 (máx. 130)	4,6-52,8	73-100%	Todos	Mayo-Agosto 2003-2004	Fiordo	Noruega	Enmalle	310-320 mm 364-490 g	Si, Intensiva
Serra Linares <i>et al.</i> (2014)	0-8,1 (máx. 44)	0-12,0	0-83%	-	Mayo-Agosto 2008-2012	Fiordos	Noruega	Enmalle	131-457 g	Si (>30 km)
Serra Linares <i>et al.</i> (2014)	0-106 (máx. 689)	1,8-114,8	0-100%	-	Mayo-Agosto 2008-2012	Fiordos	Noruega	Enmalle	85-823 g	Si (<30 km)
Vollset & Barlaup (2014)	2-254 (máx. 759)	6-254	13-100%	Todos	Marzo - Junio 2013-2014	Fiordo	Noruega	Trampas	310-350 mm 263-405 g	Si, Intensiva
Arechavala-Lopez <i>et al.</i> (2015)	0-101	0-26,4	0 - 100%	Todos	Mayo - Agosto 2011-2013	Fiordos	Noruega	Trampas	170-445 mm 52-1889 g	Si y No

*Los niveles de infestación dados están combinados con otros salmónidos en esta publicación, ya que no difieren entre las especies.

que el número de salmones no tratados que vuelven al río para reproducirse es muy bajo en comparación con aquellos protegidos con tratamientos antiparasitarios (razón de riesgo: 1,14:1,41) (Gargan *et al.* 2012, Jackson *et al.* 2013, Krkošek *et al.* 2013, 2014; Skilbrei *et al.* 2013). En general, los efectos son claros y consistentes: los piojos del salmón tienen un efecto perjudicial en la supervivencia del salmón silvestre del Atlántico, sobre todo en áreas con actividad acuícola intensiva (reducción del 12-29% de reproductores). Para las poblaciones de trucha, dicha mortalidad debe considerarse como la mínima estimada para los mismos sitios de estudio. En poblaciones de truchas silvestres se sugiere que la abundancia de truchas reproductoras podría reducirse casi en un 50% (Skaala *et al.* 2014a). Como la trucha es una especie parcialmente migratoria, la reducción del crecimiento y el aumento de la mortalidad en la fase marina conllevan a la reducción de los beneficios de las migraciones marinas tanto a nivel individual como poblacional, en área con altos niveles de infestación. Sin embargo, la existencia de una población estable de truchas que habitan únicamente en agua dulce (Klemetsen *et al.* 2003) hace que los impactos en el medio marino, como los piojos del salmón, no aumenten el riesgo de extinción de la trucha como especie. El colapso y la disminución de las poblaciones de truchas en Irlanda, Escocia y Noruega, en áreas donde se da el cultivo intensivo de salmones, se han atribuido a un aumento de la abundancia del piojo del salmón en las piscifactorías, aunque en la mayoría de los casos dicha relación no puede ser cuantificada debido a la falta de datos e información al respecto.

LAS TRUCHAS COMO INDICADORAS DEL NIVEL DE INFESTACIÓN EN SALMONES

Los estudios en las poblaciones de truchas proveen de datos valiosos sobre los niveles de infestación del piojo del salmón a lo largo del tiempo y entre diferentes áreas, siendo muy relevantes para el análisis de riesgo en las poblaciones de salmónidos (Serra-Llinares *et al.* 2014, Taranger *et al.* 2014). En cualquier caso, el comportamiento migratorio y el uso del hábitat de las truchas difiere en cierta medida de la de los salmones, y podrían verse afectadas por el parásito a diferentes niveles (Thorstad *et al.* 2015). En base a los estudios revisados se sugiere el uso del seguimiento de los parásitos en las poblaciones de truchas como indicadores del nivel y riesgo de infestación, para así poder trazar conclusiones cuantitativas sobre dichas infestaciones en salmones a nivel local. Dicha información ayudará a conocer: (1) si

las migraciones costeras se dan al mismo tiempo en ambas especies, (2) el tiempo de exposición a la poblaciones de piojos, (3) las áreas por las que podría haber pasado la trucha antes de ser capturada, (4) cómo afectan las capas de agua dulce de la costa en el uso vertical del hábitat, y (5) la posibilidad de que las truchas hayan permanecido durante más tiempo en aguas con mayor influencia de agua dulce (Thorstad *et al.* 2015). Para mejorar la precisión en el uso de las truchas como indicadores, no es conveniente utilizar únicamente las poblaciones de truchas como indicadores para la evaluación del nivel de infestación en salmones, sino que se debe usar conjuntamente con otros métodos evaluativos. Además, el seguimiento de los niveles de infestación en las poblaciones de truchas permitirá evaluar si los niveles máximos de infestación establecidos y regulados en las piscifactorías, así como los métodos utilizados en las jaulas para el control y prevención de las infestaciones de piojos en los cultivos de salmones, ya sea el barbecho, la selección del sitio o los tratamientos físicos, químicos o biológicos, entre otros (Costello 2006), están siendo efectivos para evitar la dispersión del parásito.

CONCLUSIONES

A partir de los estudios revisados, se puede determinar que las piscifactorías de salmón favorecen el aumento de la abundancia de infestación por piojos del salmón en los hábitats marinos costeros, pese al esfuerzo por parte de los acuicultores para reducirla mediante diversos tratamientos, y que en aquellas zonas destinadas al cultivo intensivo de salmón existe un impacto negativo del parásito sobre las poblaciones de truchas, que se manifiestan como un aumento de la mortalidad y una disminución del crecimiento en el medio marino. En resumen, estas conclusiones están basadas en estudios exhaustivos sobre los efectos del piojo del salmón, entre los cuales se incluyen: (1) Estudios experimentales en truchas a nivel individual en laboratorio y en campo, abordando daño en los tejidos, disfunción osmorreguladora y otras respuestas fisiológicas al estrés, crecimiento reducido, y aumento de la susceptibilidad a infecciones microbianas secundarias y otras enfermedades. (2) Estudios de las migraciones de truchas documentando retornos prematuros al río debido a los altos niveles de piojos. Dichos retornos prematuros podrían facilitar la supervivencia individual y la recuperación de la infestación, pero pone en compromiso el crecimiento potencial y la futura posibilidad de éxito reproductivo al reducirse el tiempo que pasa en el mar.

Las truchas con excesivos daños en la piel son más vulnerables a infecciones bacterianas y fúngicas en agua dulce cuando son comparadas con truchas no dañadas. (3) Estudios basados en las estadísticas de capturas y seguimiento rutinario de las poblaciones usando trampas en los ríos sugieren cambios en la abundancia de las poblaciones afectadas por el parásito, así como alteraciones en su ciclo de vida. (4) Estudios de seguimiento de los niveles de infestación del piojo del salmón en las poblaciones salvajes de salmónidos. (5) Estudios comparativos de los niveles de infestación del parásito en áreas con cultivo intensivo de salmones, cultivo menos intensivo, y áreas libres de cultivo. La combinación de los conocimientos resultantes de los estudios revisados proporciona evidencias de un efecto negativo general de los piojos del salmón en las poblaciones de trucha, sobre todo en áreas con alta intensidad de cultivo de salmón en Irlanda, Noruega y Escocia. Una migración prematura, un aumento de la mortalidad y una reducción del crecimiento de los supervivientes en su fase marina debido a elevados niveles de parásitos implica inevitablemente la reducción del número y la talla de los peces que vuelven al río para reproducirse, y la reducción o eliminación de un excedente poblacional que puede ser capturado por pescadores recreativos o comerciales. No obstante, la falta de estudios de seguimiento y de los efectos poblacionales a largo plazo hace muy difícil sacar conclusiones específicas. Al contrario de lo que ocurre con las poblaciones de salmón del Atlántico, las truchas han sido muy poco estudiadas, y en muchas cuencas hidrográficas se desconoce actualmente el estado de las poblaciones de trucha y los factores antropogénicos que influyen sobre ellas. Por tanto, son necesarios más estudios sobre las migraciones y áreas de alimentación de las truchas, en relación a la presencia de cultivos de salmones, así como estudios experimentales sobre la supervivencia y el crecimiento de las truchas con el fin de cuantificar y evaluar, de un modo más apropiado y preciso, los efectos a nivel poblacional de los parásitos en las truchas silvestres.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido financiado por el Fondo Noruego de Investigación de Productos del Mar (Norwegian Seafood Research Fund - FHF, proyecto: 900950), por el Consejo Noruego de Investigación (Norwegian Research Council, LicePop project no. 221404) y el programa NILS Ciencia y Sostenibilidad (Área Económica Europea, ES07-23 EEA

Grants; ABEL-IM-2014A). Agradecer a Kjell Maroni (FHF), Torgeir B. Havn (NINA), Ruth Bergmann (NINA), Morten A. Bergan (NINA), Jan G. Davidsen (Norwegian University of Science and Technology, NTNU), Geir Magne Knutsen (Bremnes Seashore AS), Ketil Rykhus (Norwegian Seafood Federation, FHL), Ola Ugedal (NINA) y Kilian Toledo-Guedes (Universidad de Alicante, UA), su cooperación y colaboración en distintos momentos a lo largo de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Aarestrup K & A Koed. 2003.** Survival of migrating sea trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts negotiating weirs in small Danish rivers. *Ecology and Freshwater Fish* 12: 169-176.
- Alonso-González C, J Gortazar, DB Sanz & DG de Jalon. 2008.** Dam function rules based on brown trout flow requirements: design of environmental flow regimes in regulated streams. *Hydrobiologia* 609: 253-262.
- Amundrud TL & AG Murray. 2009.** Modelling sea lice dispersion under varying environmental forcing in a Scottish sea loch. *Journal of Fish Diseases* 32: 2744.
- Arechavala-Lopez P, I Uglem, M Berg, PA Bjørn & B Finstad. 2015.** Large-scale use of fish traps for monitoring sea trout (*Salmo trutta*) smolts and sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*) infestations: efficiency and reliability. *Marine Biology Research*, in press. Doi: 10.1080/17451000.2015.1069356.
- Asplin L, KK Boxaspen & AD Sandvik. 2011.** Modeling the distribution and abundance of planktonic larval stages of *Lepeophtheirus salmonis* in Norway. In: Jones J & R Beamish (eds). *Salmon lice: An integrated approach to understanding parasite abundance and distribution*, pp. 31-50. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Asplin L, IA Johnsen, AD Sandvik, J Albretsen, V Sundfjord, J Aure & K Boxaspen. 2014.** Dispersion of salmon lice in the Hardangerfjord. *Marine Biology Research* 10: 216-225.
- Bakke TA & PD Harris. 1998.** Diseases and parasites in wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55 (Suppl. 1): 247-266.
- Barlaup BT, SE Gabrielsen, H Skoglund & T Wiers. 2008.** Addition of spawning gravel - a means to restore spawning habitat of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.), and anadromous and resident brown trout (*Salmo trutta* L.) in regulated rivers. *River Research and Applications* 24: 543-550.
- Barlaup BT, SE Gabrielsen, J Løyland, ML Schläppy, T Wiers, KW Vollset & U Pulg. 2013.** Trap design for catching fish unharmed and the implications for estimates of sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*) on anadromous brown trout (*Salmo trutta*). *Fisheries Research* 139: 43-46.

- Berg OK & M Berg. 1987.** Migrations of sea trout, *Salmo trutta* L., from the Vardnes River in Northern Norway. *Journal of Fish Biology* 31: 113-121.
- Berg OK & M Berg. 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.
- Berg OK & B Jonsson. 1989.** Migratory patterns of anadromous Atlantic salmon, brown trout, and Arctic charr from the Vardnes River in northern Norway. In: Brannon E & B Jonsson (eds). *Proceedings of the Salmonid Migration and Distribution Symposium*, pp. 106-115. Seattle, School of Fisheries, University of Washington.
- 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.
- Birkeland K & PJ Jakobsen. 1997.** Salmon lice, *Lepeophtheirus salmonis*, infestation as a causal agent of premature return to rivers and estuaries by sea trout, *Salmo trutta*, juveniles. *Environmental Biology of Fishes* 49: 129-137.
- Bjørn PA & B Finstad. 1997.** The physiological effects of salmon lice infection on sea trout post smolts. *Nordic Journal of Freshwater Research* 73: 60-72.
- Bjørn PA & B Finstad. 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.
- Bjørn PA & B Finstad. 2002.** Salmon lice, *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer), infestation in sympatric populations of Arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.), and sea trout, *Salmo trutta* (L.), in areas near and distant from salmon farms. *ICES Journal of Marine Science* 59: 131-139.
- Bjørn PA, B Finstad & R Kristoffersen. 2001.** Salmon lice infection of wild sea trout and Arctic char in marine and freshwaters: the effects of salmon farms. *Aquaculture Research* 32: 947-962.
- Bjørn PA, B Finstad, R Kristoffersen, RS McKinley & AH Rikardsen. 2007.** 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 Journal of Marine Science* 64: 386-393.
- Bjørn PA, R Sivertsgård, B Finstad, R Nilsen, RM Serrallinares & R Kristoffersen. 2011.** Area protection may reduce salmon louse infection risk to wild salmonids. *Aquaculture Environment Interactions* 1: 233-244.
- Boxaspen K. 2006.** A review of the biology and genetics of sea lice. *ICES Journal of Marine Science* 63: 1304-1316.
- Boxshall GA. 1974.** Infections with parasitic copepods in North Sea marine fishes. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 54: 355-372.
- Bush AO, KD Lafferty, JM Lotz & AW Shostak. 1997.** Parasitology meets ecology on its terms: Margolis *et al.* revisited. *Journal of Parasitology* 83: 575-583.
- Butler JRA. 2002.** Wild salmonids and sea louse infestations on the west coast of Scotland: sources of infection and implications for the management of marine salmon farms. *Pest Management Science* 58: 595-608.
- Butler JRA & AF Walker. 2006.** Characteristics of the sea trout *Salmo trutta* (L.) stock collapse in the River Ewe (Wester Ross, Scotland), in 1988-2001. In: Harris G & N Milner (eds). *Sea trout: Biology, conservation and management*, pp. 45-59. Blackwell Publishing, Oxford.
- Butler JRA, A Radford, G Riddington & R Laughton. 2009.** Evaluating an ecosystem service provided by Atlantic salmon, sea trout and other fish species in the River Spey, Scotland: The economic impact of recreational rod fisheries. *Fisheries Research* 96: 259-266.
- Byrne CJ, C Holland & O Tully. 1999.** Metazoan parasite community structure of sea trout on the west coast of Ireland. *Journal of Fish Biology* 55: 127-134.
- Calles O & L Greenberg. 2009.** Connectivity is a two-way street - the need for a holistic approach to fish passage problems in regulated rivers. *River Research and Applications* 25: 1268-1286.
- Cocchiglia L, S Curran, E Hannigan, PJ Purcell & M Kelly-Quinn. 2012.** Evaluation of the effects of fine sediment inputs from stream culverts on brown trout egg survival through field and laboratory assessments. *Inland Waters* 2: 47-58.
- Costello MJ. 2006.** Ecology of sea lice parasitic on farmed and wild fish. *Trends in Parasitology* 22: 475-483.
- Davidson JG, M Daverdin, JV Arnekleiv, L Rønning, AD Sjørnsen & JI Koksvik. 2014.** Riverine and near coastal migration performance of hatchery brown trout *Salmo trutta* L. *Journal of Fish Biology* 85(3): 586-596.
- Dawson LHJ. 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 LHJ, AW Pike, DF Houlihan & AH McVicar. 1997.** Comparison of the susceptibility of sea trout (*Salmo trutta* L.) and Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) to sea lice (*Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837)) infections. *ICES Journal of Marine Science* 54: 1129-1139.
- Dawson LHJ, AW Pike, DF Houlihan & AH McVicar. 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.
- Elliott JM. 1993.** The pattern of natural mortality throughout the life cycle in contrasting populations of brown trout, *Salmo trutta* L. *Fisheries Research* 17: 123-136.

- Elliott JM & JA Elliott. 2010.** Temperature requirements of Atlantic salmon *Salmo salar*, brown trout *Salmo trutta* and Arctic charr *Salvelinus alpinus*: predicting the effects of climate change. *Journal of Fish Biology* 77: 1793-1817.
- Erkinaro J, A Laine, A Mäki-Petäys, TP Karjalainen, E Laajala, A Hirvonen, P Orell & T Yrjänä. 2011.** Restoring migratory salmonid populations in regulated rivers in the northernmost Baltic Sea area, Northern Finland - biological, technical and social challenges. *Journal of Applied Ichthyology* 27: 45-52.
- Euzenat G. 1999.** Sea trout (*Salmo trutta* L.) in Normandy and Picardy. In: Bagliniere JL & G Maisse (eds). *Biology and ecology of the brown trout and sea trout*, pp 175-203. Springer-Praxis series in Aquaculture and Fisheries, Berlin.
- Finstad B & N Jonsson. 2001.** Factors influencing the yield of smolt releases in Norway. *Nordic Journal of Freshwater Research* 75: 37-55.
- Finstad B, F Økland, EB Thorstad, PA Bjørn & RS McKinley. 2005.** Migration of hatchery-reared Atlantic salmon and wild anadromous brown trout post-smolts in a Norwegian fjord system. *Journal of Fish Biology* 66: 86-96.
- Finstad B, F Kroglund, R Strand, SO Stefansson, PA Bjørn, BO Rosseland, TO Nilsen & B Salbu. 2007.** Salmon lice or suboptimal water quality - Reasons for reduced postsmolt survival? *Aquaculture* 273: 374-383.
- Finstad B, PA Bjørn, CD Todd, F Whoriskey, PG Gargan, G Forde & C Revie. 2011.** The effect of sea lice on Atlantic salmon and other salmonid species. In: Aas Ø, S Einum, A Klemetsen & J Skurdal (eds). *Atlantic salmon ecology*, pp. 253-276. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Finstad B, F Kroglund, PA Bjørn, R Nilsen, K Pettersen, BO Rosseland, HC Teien, TO Nilsen, S Stefansson, B Salbu, P Fiske & LOE Ebbesson. 2012.** Salmon lice-induced mortality of Atlantic salmon postsmolts experiencing episodic acidification and recovery in freshwater. *Aquaculture* 362-363: 193-199.
- Flodmark LEW, LA Vøllestad & T Forseth. 2004.** Performance of juvenile brown trout exposed to fluctuating water level and temperature. *Journal of Fish Biology* 65: 460-470.
- Flodmark LEW, T Forseth, JH, L'Abée-Lund & LA Vøllestad. 2006.** Behaviour and growth of juvenile brown trout exposed to fluctuating flow. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 57-65.
- Gargan PG. 2000.** The impact of the salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis*) on wild salmonid stocks in Europe and recommendations for effective management of sea lice on salmon farms. In: Gallagher P & C Orr (eds). *Aquaculture and the Protection of Wild Salmon*, pp. 37-46. Workshop Proceedings, July 2000, Simon Fraser University, Vancouver, British Columbia, Canada.
- Gargan PG, O Tully & WR Poole. 2003.** The relationship between sea lice infestation, sea lice production and sea trout survival in Ireland, 1992-2001. In: Mills D (ed). *Salmon at the Edge* 10: 119-135. Proceedings of the 6th International Atlantic Salmon Symposium, Atlantic Salmon Trust/ Atlantic Salmon Federation, Edinburgh, UK, July 2002.
- Gargan PG, WR Poole & G Forde. 2006a.** A review of the status of Irish sea trout stocks. In: Harris G & N Milner (eds). *Sea trout: Biology, conservation and management*, pp. 25-44. Blackwell Publishing, Oxford.
- Gargan PG, WK Roche, GP Forde & A Ferguson. 2006b.** Characteristics of the sea trout (*Salmo trutta* L.) stocks from the Owengowla and Invermore fisheries, Connemara, Western Ireland, and recent trends in marine survival. In: Harris G & N Milner (eds). *Sea trout: Biology, conservation and management*, pp. 60-75. Blackwell Publishing, Oxford.
- Gargan PG, G Forde, N Hazon, DF Russel & CD Todd. 2012.** Evidence for sea-lice induced marine mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in western Ireland from experimental releases of ranched smolts treated with emamectin benzoate. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69: 343-353.
- Gillibrand P, D Hay, M Penston & A Murray. 2005.** Sea lice and sea trout. Are salmon farms causing increased parasitism on wild salmonids in Scotland? *Ocean Challenge* 14: 24-30.
- Gjelland KØ, RM Serra-Llinares, RD Hedger, P Arechavala-Lopez, R Nilsen, B Finstad, I Uglem, OT Skilbrei & PA Bjørn. 2014.** How does salmon lice affect the marine phase of sea trout behaviour? *Aquaculture Environment Interactions* 5: 221-233.
- Glover KA, F Nilsen, Ø Skaala, JB Taggart & AJ Teale. 2001.** Differences in susceptibility to sea lice infection between a sea run and a freshwater resident population of brown trout. *Journal of Fish Biology* 59: 1512-1519.
- Glover KA, Ø Skaala, F Nilsen, R Olsen, AJ Teale & JB Taggart. 2003.** Differing susceptibility of anadromous brown trout (*Salmo trutta* L.) populations to salmon louse (*Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837)) infection. *ICES Journal of Marine Science* 60: 1139-1148.
- Halleraker JH, SJ Saltveit, A Harby, JV Arnekleiv, HP Fjeldstad & B Kohler. 2003.** Factors influencing stranding of wild juvenile brown trout (*Salmo trutta*) during rapid and frequent flow decreases in an artificial stream. *River Research and Applications* 19: 589-603.
- Halttunen E, JLA Jensen, TF Næsje, JG Davidsen, EB Thorstad, CM Chittenden, S Hamel, R Primicerio & AH Rikardsen. 2013.** State-dependent migratory timing of post-spawned Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 70: 1063-1071.
- Harris G & N Milner. 2006.** *Sea trout: Biology, conservation and management*, 520 pp. Blackwell Publishing, Oxford.

- Hatton-Ellis M, DW Hay, AF Walker & SJ Northcott. 2006.** Sea lice *Lepeophtheirus salmonis* infestations of post-smolt sea trout in Loch Shildaig, Wester Ross, 1999-2003. In: Harris G & N Milner (eds). Sea trout: Biology, conservation and management, pp. 372-376. Blackwell Publishing, Oxford.
- Henrikson L & YW Brodin. 1995.** Liming of acidified surface waters, 458 pp. Springer, Berlin.
- Heuch PA. 1995.** Experimental evidence for aggregation of salmon louse copepodids (*Lepeophtheirus salmonis*) in step salinity gradients. Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom 75: 927-939.
- Heuch PA, JA Knutsen, H Knutsen & T Schram. 2002.** Salinity and temperature effects on sea lice over-wintering on sea trout (*Salmo trutta*) in coastal areas of the Skagerrak. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 82: 887-892.
- Heuch PA, PA Bjørn, B Finstad, JC Holst, L Asplin & F Nilsen. 2005.** A review of the Norwegian 'national action plan against salmon lice on salmonids': the effect on wild salmonids. Aquaculture 246: 79-92.
- Hvidsten NA, B Finstad, F Kroglund, BO Johnsen, R Strand & JV Arnekleiv. 2007.** Does increased abundance of sea lice influence survival of wild Atlantic salmon post-smolt? Journal of Fish Biology 71: 1639-1648.
- Jackson D, D Cotter, N Ó'Maoiléidigh, P O'Donohoe, J White, F Kane, S Kelly, T McDermott, S McEvoy, A Drumm, A Cullen & G Rogan. 2011a.** An evaluation of the impact of early infestation with the salmon louse *Lepeophtheirus salmonis* on the subsequent survival of outward migration Atlantic salmon *Salmo salar* L., smolts. Aquaculture 320: 159-163.
- Jackson D, D Cotter, N Ó'Maoiléidigh, P O'Donohoe, J White, F Kane, S Kelly, T McDermott, S McEvoy, A Drumm & A Cullen. 2011b.** Impact of early infestation with the salmon louse *Lepeophtheirus salmonis* on the subsequent survival of outwardly migrating Atlantic salmon smolts from a number of rivers on Ireland's south and west coasts. Aquaculture 319: 37-40.
- Jackson D, D Cotter, J Newell, S McEvoy, P O'Donohoe, F Kane, T McDermott, S Kelly & A Drumm. 2013.** Impact of *Lepeophtheirus salmonis* infestations on migrating Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts at eight locations in Ireland with an analysis of lice-induced marine mortality. Journal of Fish Diseases 36: 273-281.
- Jensen JLA & AH Rikardsen. 2012.** Archival tags reveal that Arctic charr *Salvelinus alpinus* and brown trout *Salmo trutta* can use estuarine and marine waters during winter. Journal of Fish Biology 81: 735-749.
- Jensen AJ, B Finstad, P Fiske, NA Hvidsten, AH Rikardsen & L Saksgård. 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 JLA, AH Rikardsen, EB Thorstad, AH Suhr, JG Davidsen & R Primicerio. 2014.** Water temperatures influence the marine area use of *Salvelinus alpinus* and *Salmo trutta*. Journal of Fish Biology 84: 1640-1653.
- Jonsson N & B Jonsson. 2002.** Migration of anadromous brown trout *Salmo trutta* in a Nor-wegian river. Freshwater Biology 47: 1391-1401.
- Jonsson B & N Jonsson. 2009a.** A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. Journal of Fish Biology 75: 2381-2447.
- Jonsson B & N Jonsson. 2009b.** Migratory timing, marine survival and growth of anadromous trout *Salmo trutta* in the River Imsa, Norway. Journal of Fish Biology 74: 621-638.
- Jonsson B & JH L'Abée-Lund. 1993.** Latitudinal clines in life-history variables of anadromous brown trout in Europe. Journal of Fish Biology 43 (Suppl. A): 1-16.
- Jonsson B, N Jonsson & O Ugedal. 2011.** Production of juvenile salmonids in small Norwegian streams is affected by agricultural land use. Freshwater Biology 56: 2529-2542.
- Kallio-Nyberg I, A Saura & P Ahlfors. 2002.** Sea migration pattern of two sea trout (*Salmo trutta*) stocks released into the Gulf of Finland. Annales Zoologici Fennici 39: 221-235.
- Klemetsen A, PA Amundsen, JB Dempson, B Jonsson, N Jonsson, MF O'Connell & 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 JA, H Knutsen, EM Olsen & B Jonsson. 2004.** Marine feeding of anadromous *Salmo trutta* during winter. Journal of Fish Biology 64: 89-99.
- Kraabøl M, SI Johnsen, J Museth & OT Sandlund. 2009.** Conserving iteroparous fish stocks in regulated rivers: the need for a broader perspective! Fisheries Management and Ecology 16: 337-340.
- Krkošek M, C Revie, P Gargan, OT Skilbrei, B Finstad & CD Todd. 2013.** Impact of parasites on salmon recruitment in the Northeast Atlantic Ocean. Proceedings of the Royal Society B 280: 20122359. <doi: 10.1098/rspb.2012.2359>
- Krkošek M, CW Revie, B Finstad & CD Todd. 2014.** Comment on Jackson et al. 'Impact of *Lepeophtheirus salmonis* infestations on migrating Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts at eight locations in Ireland with an analysis of lice-induced marine mortality'. Journal of Fish Diseases 37: 415-417.
- Kroglund F, B Finstad, SO Stefansson, TO Nilsen, T Kristensen, BO Rosseland, HC Teien & B Salbu. 2007.** Exposure to moderate acid water and aluminium reduces Atlantic salmon post-smolt survival. Aquaculture 273: 360-373.

- Kroglund F, BO Rosseland, HC Teien, B Salbu, T Kristensen & B Finstad. 2008.** Water quality limits for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) exposed to short term reductions in pH and increased aluminium simulating episodes. *Hydrology and Earth System Sciences* 12: 491-507.
- L'Abée-Lund JH. 1993.** Effect of smolt age, sex and environmental conditions on sea age at first maturity of anadromous brown trout, *Salmo trutta*, in Norway. *Aquaculture* 121: 65-71.
- L'Abée-Lund JH, B Jonsson, AJ Jensen, LM Sættem, TG Heggberget, BO Johnsen & TF Næsje. 1989.** Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run migrant brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* 58: 525-542.
- Lester RJG. 1984.** A review of methods for estimating mortality due to parasites in wild fish populations. *Helgoland Marine Research* 37: 53-64.
- Lyse AA, SO Stefansson & A Fernö. 1998.** Behaviour and diet of sea trout post-smolts in a Norwegian fjord system. *Journal of Fish Biology* 52: 923-936.
- MacKenzie K, M Longshaw, GS Begg & AH McVicar. 1998.** Sea lice (Copepoda: Caligidae) on wild sea trout (*Salmo trutta* L.) in Scotland. *ICES Journal of Marine Science* 55: 1511-62.
- Marshall S. 2003.** The incidence of sea lice infestations on wild sea trout compared to farmed salmon. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists* 23: 72-79.
- McCormick SD, LP Hansen, TP Quinn & RL Saunders. 1998.** Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55(Suppl. 1): 77-92.
- McVicar AH, LA Sharp, AF Walker & AW Pike. 1993.** Diseases of wild sea trout in Scotland in relation to fish population decline. *Fisheries Research* 17: 175-185.
- Meland S, R Borgstrom, LS Heier, BO Rosseland, O Lindholm & B Salbu. 2010.** Chemical and ecological effects of contaminated tunnel wash water runoff to a small Norwegian stream. *Science of the Total Environment* 408: 4107-4117.
- Middlemas SJ, DC Stewart, S Mackay & JD Armstrong. 2009.** Habitat use and dispersal of post-smolt sea trout *Salmo trutta* in a Scottish sea loch system. *Journal of Fish Biology* 74: 639-651.
- Middlemas SJ, JA Raffell, DW Hay, M Hatton-Ellis & JD Armstrong. 2010.** Temporal and spatial patterns of sea lice levels on sea trout in western Scotland in relation to fish farm production cycles. *Biology Letters* 6: 548-551.
- Middlemas SJ, RJ Fryer, D Tulett & JD Armstrong. 2013.** Relationship between sea lice levels on sea trout and fish farm activity in western Scotland. *Fisheries Management and Ecology* 20: 68-74.
- Mo TA & PA Heuch. 1998.** Occurrence of *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae) on sea trout (*Salmo trutta*) in the inner Oslo Fjord, south-eastern Norway. *ICES Journal of Marine Science* 55: 176-180.
- Murray AG. 2002.** Using observed load distributions with a simple model to analyse the epidemiology of sea lice (*Lepeophtheirus salmonis*) on sea trout (*Salmo trutta*). *Pest Management Science* 58: 585-594.
- Murray AG & EJ Peeler. 2005.** A framework for understanding the potential for emerging diseases in aquaculture. *Preventive veterinary medicine* 67(2): 223-235.
- Olsen EM, H Knutsen, JH Simonsen, B Jonsson & JA Knutsen. 2006.** Seasonal variation in marine growth of sea trout, *Salmo trutta*, in coastal Skagerrak. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 446-452.
- Östergren J & P Rivinoja. 2008.** Overwintering and downstream migration of sea trout (*Salmo trutta* L.) kelts under regulated flows -northern Sweden. *River Research and Applications* 24: 551-563.
- Pert CC, J Raffell, K Urquhart, SJ Weir, KMH Kantola & IR Bricknell. 2009.** The pathogen burden of early returning sea trout (*Salmo trutta* L.) infected with *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837), in the River Shieldaig, Scotland. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists* 29: 210-216.
- Pike AW & SL Wadsworth. 1999.** Sea lice on salmonids: their biology and control. *Advances in Parasitology* 44: 253-337.
- Poole WR, D Nolan & O Tully. 2000.** Modelling the effects of capture and sea lice [*Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer)] infestation on the cortisol stress response in trout. *Aquaculture Research* 31: 835-841.
- Pulg U, BT Barlaup, K Sternecker, L Trepl & G Unfer. 2013.** Restoration of spawning habitats of brown trout (*Salmo trutta*) in a regulated chalk stream. *River Research and Applications* 29: 172-182.
- Rikardsen AH. 2004.** Seasonal occurrence of sea lice *Lepeophtheirus salmonis* on sea trout in two north Norwegian fjords. *Journal of Fish Biology* 65: 711-722.
- Rikardsen AH & PA Amundsen. 2005.** Pelagic marine feeding of Arctic charr and sea trout. *Journal of Fish Biology* 66: 1163-1166.
- Rikardsen AH, JB Dempson, PA Amundsen, PA Bjørn, B Finstad & AJ Jensen. 2007.** Temporal variability in marine feeding of sympatric Arctic charr and sea trout. *Journal of Fish Biology* 70: 837-852.
- Rosseland BO & F Kroglund. 2011.** Lessons from acidification and pesticides. In: Aas Ø, S Einum, A Klemetsen & J Skurdal (eds). *Atlantic salmon ecology*, pp. 387-407. Blackwell Publishing, Oxford.

- Saltveit SJ, JH Halleraker, JV Arnekleiv & A Harby. 2001.** Field experiments on stranding in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) during rapid flow decreases caused by hydropeaking. *Regulated Rivers Research & Management* 17: 609-622.
- Schram TA, JA Knutsen, PA Heuch & TA Mo. 1998.** Seasonal occurrence of *Lepeophtheirus salmonis* and *Caligus elongatus* (Copepoda: Caligidae) on sea trout (*Salmo trutta*), off southern Norway. *ICES Journal of Marine Science* 55: 163-175.
- Serra-Llinares RM, PA Bjørn, B Finstad, R Nilsen, A Harbitz, M Berg & L Asplin. 2014.** Salmon lice infection on wild salmonids in marine protected areas: an evaluation of the Norwegian 'National Salmon Fjords'. *Aquaculture Environment Interactions* 5: 1-16.
- Sharp L, AW Pike & AH McVicar. 1994.** Parameters of infection and morphometric analysis of sea lice from sea trout (*Salmo trutta*, L.) in Scottish waters. In: Pike AW & JW Lewis (eds). *Parasitic diseases of fish*, pp. 151-170. Samara Publishing Limited, Treasaith.
- Sivertsgård R, EB Thorstad, F Økland, B Finstad, PA Bjørn, N Jepsen, T Nordal & RS McKinley. 2007.** Effects of salmon lice infection and salmon lice protection on fjord migrating Atlantic salmon and brown trout post-smolts. *Hydrobiologia* 582: 35-42.
- Skaala Ø, S Kålås & R Borgstrøm. 2014a.** Evidence of salmon lice-induced mortality of anadromous brown trout (*Salmo trutta*) in the Hardangerfjord, Norway. *Marine Biology Research* 10: 279-288.
- Skaala Ø, GH Johnsen, H Lo, R Borgstrøm, V Wennevik, MM Hansen, JE Merz, KA Glover & BT Barlaup. 2014b.** A conservation plan for Atlantic salmon (*Salmo salar*) and anadromous brown trout (*Salmo trutta*) in a region with intensive industrial use of aquatic habitats, the Hardangerfjord, western Norway. *Marine Biology Research* 10: 308-322.
- Skilbrei OT & V Wennevik. 2006.** Survival and growth of sea-ranched Atlantic salmon treated against sea lice prior to release. *ICES Journal of Marine Science* 63: 1317-1325.
- Skilbrei OT, KA Glover, OB Samuelsen & BT Lunestad. 2008.** A laboratory study to evaluate the use of emamectin benzoate in the control of sea lice in sea-ranched Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture* 285: 2-7.
- Skilbrei OT, B Finstad, K Urdal, G Bakke, F Kroglund & R Strand. 2013.** Impact of early salmon louse, *Lepeophtheirus salmonis*, infestation and differences in survival and marine growth of sea-ranched Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolts 1997-2009. *Journal Fish Diseases* 36: 249-260.
- Stien A, PA Bjørn, PA Heuch & DA Elston. 2005.** Population dynamics of salmon lice *Lepeophtheirus salmonis* on Atlantic salmon and sea trout. *Marine Ecology Progress Series* 290: 263275.
- Stone J, IH Sutherland, C Sommerville, RH Richards & RG Endris. 2000.** The duration of efficacy following oral treatment with emamectin benzoate against infestations of sea lice, *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer), in Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Journal of Fish Diseases* 23: 185-192.
- Sturlaugsson J & M Johannsson. 1996.** Migratory pattern of wild sea trout (*Salmo trutta* L.) in SE-Iceland recorded by data storage tags. *ICES C.M.* 1996/M:5.
- Taranger GL, Ø Karlsen, RJ Bannister, KA Glover, V Husa, E Karlsbakk, BO Kvamme, KK Boxaspen, PA Bjørn, B Finstad, AS Madhun, H Craig-Morton & T Svåsand. 2014.** Risk assessment of the environmental impact of Norwegian Atlantic salmon farming. *ICES Journal of Marine Science*, in press. <doi: 10.1093/icesjms/fsu132>
- Thorstad EB, F Økland, B Finstad, R Sivertsgård, PA Bjørn & RS McKinley. 2004.** Migration speeds and orientation of Atlantic salmon and sea trout post-smolts in a Norwegian fjord system. *Environmental Biology of Fishes* 71: 305-311.
- Thorstad EB, F Økland, B Finstad, R Sivertsgård, N Plantalech, PA Bjørn & RS McKinley. 2007.** Fjord migration and survival of wild and hatchery-reared Atlantic salmon and wild brown trout post-smolts. *Hydrobiologia* 582: 99-107.
- Thorstad EB, CD Todd, I Uglem, PA Bjørn, PG Gargan, KW Vollset, E Halttunen, S Kålås, M Berg & B Finstad. 2015.** Effects of salmon lice *Lepeophtheirus salmonis* on wild sea trout *Salmo trutta* - a literature review. *Aquaculture Environment Interactions* 7: 91-113.
- Tingley GA, MJ Ives & IC Russell. 1997.** The occurrence of lice on sea trout (*Salmo trutta* L.) captured in the sea off the East Anglian coast of England. *ICES Journal of Marine Science* 54: 1120-1128.
- Torrissen O, S Jones, F Asche, A Guttormsen, OT Skilbrei, F Nilsen, TE Hosberg & D Jackson. 2013.** Salmon lice - impact on wild salmonids and salmon aquaculture. *Journal of Fish Diseases* 36: 171-194.
- Tully O & KF Whelan. 1993.** Production of nauplii of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) (Copepoda: Caligidae) from farmed and wild salmon and its relation to the infestation of wild sea trout (*Salmo trutta* L.) off the west coast of Ireland in 1991. *Fisheries Research* 17: 187200.
- Tully O, WR Poole, KF Whelan & S Merigoux. 1993a.** Parameters and possible causes of epizootics of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) infesting sea trout (*Salmo trutta* L.) off the west coast of Ireland. In: Boxhall GA & D Defaye (eds). *Pathogens of wild and farmed fish: sea lice*, pp. 202-213. Ellis Horwood, Chichester.
- Tully O, WR Poole & KF Whelan. 1993b.** Infestation parameters for *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) (Copepoda: Caligidae) parasitic on sea trout, *Salmo trutta* L., off the west coast of Ireland during 1990 and 1991. *Aquaculture and Fisheries Management* 24: 545557.

- Tully O, P Gargan, WR Poole & KF Whelan. 1999.** Spatial and temporal variation in the infestation of sea trout (*Salmo trutta* L.) by the caligid copepod *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) in relation to sources of infection in Ireland. *Parasitology* 119: 41-51.
- Urquhart K, CC Pert, R Kilburn, RJ Fryer & IR Bricknell. 2008.** Prevalence, abundance, and distribution of *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837) and *Caligus elongatus* (Nordmann, 1832) on wild sea trout *Salmo trutta* L. *ICES Journal of Marine Science* 65: 171-173.
- Urquhart K, CC Pert, RJ Fryer, P Cook, S Weir, R Kilburn, U McCarthy, J Simons, SJ McBeath, I Matejusova & IR Bricknell. 2010.** A survey of pathogens and metazoan parasites on wild sea trout (*Salmo trutta*) in Scottish waters. *ICES Journal of Marine Science* 67: 444-453.
- Vollset KW & BT Barlaup. 2014.** First report of winter epizootic of salmon lice on sea trout in Norway. *Aquaculture Environment Interactions*, <doi: 10.335/aei00110>
- Wells A, CE Grierson, M MacKenzie, IJ Russon, H Reinardy, C Middlemiss, PA Bjørn, B Finstad, SE Wendelaar Bonga, CD Todd & N Hazon. 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, CE Grierson, L Marshall, M MacKenzie, IJ Russon, H Reinardy, R Sivertsgård, PA Bjørn, B Finstad, SE Wendelaar Bonga, CD Todd & N Hazon. 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.
- Whelan K. 1991.** Disappearing sea trout: Decline or collapse. *The Salmon Net* 23: 24-31.

Recibido el 16 de febrero de 2015 y aceptado el 26 de agosto de 2015

Editor: Claudia Bustos D.