



HAVBASERT OPPDRETT – HVOR MYE VANNSTRØM TÅLER LAKS OG RENSEFISK?

fiskevelferd og grenseverdier

Malthe Hvas, Ole Folkedal og Frode Oppedal (HI)



Tittel (norsk og engelsk):

Havbasert oppdrett – hvor mye vannstrøm tåler laks og rensefisk?
Are salmon and cleaner fish able to thrive in fast water currents?

Undertittel (norsk og engelsk):

fiskevelferd og grenseverdier
- fish welfare and limits

Rapportserie:

Rapport fra Havforskningen
ISSN:1893-4536

År - Nr.:

2019-37

Dato:

16.09.2019

Forfatter(e):

Malthe Hvas, Ole Folkedal og Frode Oppedal (HI)

Forskningsgruppeleder(e): Tore Kristiansen (Dyrevelferd) Godkjent
av: Forskningsdirektør(er): Geir Lasse Taranger Programleder(e):
Terje Svåsand

Distribusjon:

Åpen

Prosjektnr:

14272/ 14595/ 14597-09

Oppdragsgiver(e):

Havforskningsinstituttet/ Forskningsrådet

Oppdragsgivers referanse:

14272/ 237790/ 267800

Program:

Akvakultur

Forskningsgruppe(r):

Dyrevelferd

Antall sider:

38

Sammendrag (norsk):

I fremtiden ønskes oppdrettsanlegg på mer eksponerte lokaliteter, gjerne langt til havs. Da kan fisken oppleve langt sterkere vannstrøm enn på tradisjonelle lokaliteter. Tåler laksen dette? Det er mange fordeler med eksponerte lokaliteter. Høyere utskiftning av vann sikrer tilstrekkelig oksygenmetning, og sørger for effektiv transport og fortykning av avfallsstoffer. Miljøpåvirkningen på den lokale naturen minker samtidig som forstyrrelser av kystnære aktiviteter unngås. Men for at eksponert oppdrett skal bli en suksess, må vi blant annet ha kunnskap om laksens evne til å håndtere eksponerte omgivelser slik at fiskens velferd og vekst sikres. En av utfordringene for laksen i eksponerte anlegg er sterk vannstrøm som tvinger individene til å svømme mot strømmen for ikke å havne i notveggen. Hvis strømmen overgår fiskens svømmekapasitet, blir den utmattet, stresset, danner melkesyre i muskulaturen og vil over tid dø. Svømmekapasiteten til laksen avhenger av mange ulike faktorer. Eksempler er fiskens størrelse, temperatur og oksygeninnhold i vannet, gruppestørrelse og fisketetthet, og ikke minst sykdommer og parasitter. I oppdrettsmerdene danner laksen naturlig en sirkelformet stim med frivillig svømmehastighet. Når vannstrømmen øker, blir den sirkulende atferden gradvis oppløst og individene står rettet mot strømmen. Ved tilstrekkelig høy vannstrøm står alle fiskene som en mur mot strømrretningen, og den sirkulære strukturen er helt oppløst. Grenseverdiene for når den frivillige hastigheten overstiges er betydelig lavere enn den kritiske svømmehastigheten. For å undersøke hvor fort fisk kan svømme har vi brukt en fisketunnel der vi øker vannstrømmen hvert 20–30 minutt inntil laksen ikke klarer å svømme mot den. Dette punktet kalles den kritiske svømmehastigheten og kan sees på som en absolutt øvre grenseverdi som må unngås. I forhold til størrelse kan stor fisk svømme raskere enn liten, og dermed tolerere sterkere vannstrøm. Eksempelvis har laks på 20 cm og 80 gram i gjennomsnitt en kritisk svømmehastighet på 0,8 m/s, mens laks på 43 cm og 850 gram klarer 1 m/s. I tillegg er det også en del variasjon i svømmeevnen mellom forskjellige individer på samme størrelse. Ved definisjon av akseptable grenser for vannstrøm, må individuell variasjon tas hensyn til. I eksempelet over blir grenseverdien 0,6 m/s for de små fiskene og 0,85 m/s for de mellomstore. En konsekvens kan være at oppdretterne bør vente litt lenger med å sette fisken i sjøen, eller la fisken vokse seg større på en skjermet lokalitet først. Generelt er Atlantisk laks en atletisk fisk med evne til å jobbe med høy intensitet over lengre tid, mens de populære rensefiskartene rognkjeks og berggyllt begge har langt lavere kapasitet for kontinuerlig svømming. Rensefisk anbefales derfor ikke på lokaliteter med moderate og sterke strømforhold. Laks er mer sårbar for sterk vannstrøm om vinteren ettersom svømmeevnen er redusert ved 3 °C og best mellom 13 og 18 °C. Den kritiske svømmehastigheten forteller kun hvor fort laks kan svømme i kortere perioder (minutter). Hvis den opplever moderat vannstrøm over lengre tid (timer), er det mulig at den får problemer. Laks kan svømme i over fire timer ved 80 % av den kritiske svømmehastigheten. Er laksen tvunget til å svømme i moderate hastigheter i dagevis, kan det også gå ut over vekst og fordøyelse siden store mengder energi brukes på å svømme mens blodsirkulasjonen blir omdirigert fra indre organer til musklene. Derfor er det viktig å vurdere både strømstyrke og hvor lange perioder det forekommer sterk strøm. Det kan være vanskelig å måle hvilken vannstrøm laksen faktisk opplever inne i merden. Notveggen reduserer noe av strømstyrken i forhold til det man kan måle i de frie vannmassene utenfor. I tillegg opplever fisk foran i gruppen sterkere strøm enn de som er bakerst. Det oppstår dermed en flokkeeffekt tilsvarende det sykklister i felt drar nytte av. Vi mangler fortsatt tilstrekkelig kunnskap om hvordan strømforholdene endres gjennom en strømekspontert merd, og hvordan fisketetthet bidrar til både å dempe strømstyrke og gi hydrodynamiske fordeler. I tillegg kan ulike teknologiske tiltak redusere vannstrømmen og dermed ivareta laksens velferd. Økt bølgeksposering kan ha negative effekter på laks, men forskning er nødvendig for å forstå laksens atferd og mestring i mer turbulente omgivelser enn i dagens oppdrett. De neste årene vil viten og erfaring om lakseoppdrett i eksponerte omgivelser uten tvil bli mye bedre, og inkludere effekten av bølger. Allerede nå kan vi likevel gi forskningsbaserte råd om de biologiske rammene og grenser for vannstrøm for laks og rensefisk.

Sammendrag (engelsk):

Are salmon and cleaner fish able to thrive in fast water currents? - fish welfare and limits

There is a strong desire to move Atlantic salmon aquaculture to more exposed locations in the future – either along the coast or even off-shore. Here the fish may experience much stronger water current conditions compared to traditional sheltered locations. Are salmon able to thrive in these new environments? There are several advantages with exposed locations. Higher water exchange ensures good oxygen conditions and facilitates efficient transport and dilution of nutrients and waste products. This should decrease local environmental impacts and reduce conflicts with other activities along the coast. However, if exposed aquaculture operations are to be successful, it is crucial that we understand whether salmon are able to cope in these new environments with regards to welfare and growth performance. One challenge for salmon in exposed sea cages is strong water currents, since it forces the fish to swim against the current, otherwise they will get stuck on the cage wall. If the current speed surpasses the swimming capacity of the fish, it will become physiologically exhausted which is associated with maximum stress and may kill the

fish. The swimming capacity of salmon depends on many different parameters. Some important ones are fish size, water temperature, oxygen concentration in the water, group size, stocking density, diseases and parasites. Salmon in sea cages normally swim in a circular schooling structures at their voluntary swimming speed. When the current speeds increase this circular structure gradually becomes disrupted where more and more individuals start to stand on the current instead, swimming at speeds dictated by the environment. At higher speeds all the fish will stand on the current. The threshold for voluntary swimming speed is substantially lower than the maximum swimming speed of the fish. To investigate how fast fish are able to swim, we have used a swim tunnel. Here current speeds experienced by the fish are increased gradually until they are unable to continue swimming and become fatigued. This point is defined as the critical swimming speed and is a measure of prolonged swimming capacity. Ambient current conditions in aquaculture should never exceed this value. Considering fish sizes, larger fish are able to swim faster than smaller ones. For instance, a salmon of 20 cm in length will typically have a critical swimming speed of 0.8 m s⁻¹, while it is 1 m s⁻¹ in salmon of 43 cm in length. However, there are notable variations in swimming abilities between fish within the same size classes. When defining acceptable limits for water currents, individual variation needs to be considered. In the example above, current limits should then be closer to 0.6 m s⁻¹ for smaller salmon and 0.85 m s⁻¹ for larger salmon. Consequently, it may be a good idea to wait a little longer before deploying young salmon in sea cages at more exposed locations. Overall, Atlantic salmon is a powerful and athletic fish well-capable for high speed swimming for extended periods of time. However, the popular cleaner fish species, lumpfish and ballan wrasse, are both unable to sustain similar high swimming speeds. It is therefore not recommended to deploy cleaner fish at locations with moderate to strong current conditions. Considering water temperatures, Atlantic salmon are more vulnerable in winter since the swimming performance is substantially reduced at 3°C, while it is optimized between 13°C and 18°C. The critical swimming speed only reveals how fast salmon are able to swim for short periods (minutes). If it is experiencing moderate current speeds over longer periods (hours), it may still be in trouble in water currents below the critical swimming speeds. We have shown that Atlantic salmon can sustain 80% of its critical swimming speed for at least 4 hours, which is quite impressive. However, if the salmon is forced to swim for days or weeks above its voluntary swimming speed, it will most likely reduce its appetite and growth since substantial amounts of energy are diverted to locomotion instead of digestion. It is therefore important to consider both current magnitudes and duration when evaluating fish welfare at exposed locations. It is difficult to measure the water currents fish experience inside sea cages. The cage wall reduces some of the ambient current speed. Moreover, within schools, fish positioned in the front will likely experience stronger currents compared to individuals positioned in the back. In other words, there is a peloton effect like when cycling in groups, which is something salmon can take advantage of. However, we still need more knowledge about how current conditions changes through sea cages, and how fish densities interact with ambient currents and possibly contribute to hydrodynamic advantages for the fish. Potentially, future technology can be made to shield salmon from extreme water currents. Increased wave exposure can have negative impacts on the salmon, however research is needed to understand how salmon behave and cope in more turbulent conditions than present farming. In the coming years we will gain much more knowledge and experience from exposed salmon farming, which also will include the effects of waves. However, at this point we can already give science-based advice about the biological limits for water currents for both Atlantic salmon and cleaner fish species.

Innhold

1	Eksponert akvakultur	6
1.1	Fremtiden er akvakultur	6
1.2	Atlantisk laks	6
1.3	Etablering av nye lokaliteter til havs kan imøtekomme ønsket om bærekraftig vekst	7
1.4	Dyrevelferd: Hvordan vil laksen klare seg i eksponerte omgivelser?	7
2	Grenseverdier for kraftig vannstrøm	9
2.1	Atferd i høy vannstrøm	9
2.2	Fysiologi og vannstrøm	9
3	Hvordan påvirker miljømessige og biologiske faktorer fiskens svømmekapasitet?	15
3.1	Fiskens størrelse og gruppevariasjon	15
3.2	Vannets temperatur	16
3.3	Sykdom og parasitter	17
3.4	Vedvarende svømmekapasitet	19
3.5	Andre faktorer	20
4	Eksempel på grenseverdier hos Atlantisk laks	22
5	Rensefisk	24
5.1	Biologisk bekjempelse av lakselus gir nye etiske utfordringer.	24
5.2	Svømmekapasitet hos rensefisk.	25
6	Hvordan er strømforholdene på eksponerte lokaliteter?	27
6.1	Eksempler på vannstrøm fra litteratur	27
6.2	Demping og opplevd vannstrøm	28
7	Bølger	29
8	Konklusjon	31
9	Referanser	32

1 - Eksponert akvakultur

1.1 - Fremtiden er akvakultur

I løpet av den siste halvdel av det tjuende århundre har den globale akvakultur-produksjonen steget dramatisk fra mindre enn 1 million tonn i 1950 til 16 millioner tonn i 1990 og 78 millioner tonn i 2010 (FAO, 2011) og er fortsatt stigende. I sterk kontrast til dette har den globale fangst i kommersielt fiskeri stagnert siden slutten av 80-tallet. Konsekvensen av disse motgående veksttendenser har betydd at over halvparten av fisk og skalldyr spist av mennesker siden 2014 kommer fra akvakultur (FAO, 2016). Det er imidlertid verdt å bemerke at en betydelige større biomasse kommer fra fiskeri, ettersom de fleste marine fiskeproduserende akvakultur-industrier i dag er delvis avhengige av fôr laget av villfisk.

Tidsmessig er det meget interessant, at akvakultur nå er begynt å vise potensial til å overgå fiskeri som den viktigste næringskilden fra havet. Ikke minst tatt i betraktning av at fiskeri inntil nå har dominert over akvakultur i århundrer, mens situasjonen på landjorden har vært omvendt, hvor landbruk ble viktigere enn jakt på et mye tidligere tidspunkt i menneskets historie. Med tanke på at kommersielt fiskeri også utnytter en del ville populasjoner over grensen for hva som er bærekraftig, mens befolkningsveksten i verden øker mer enn noensinne, er det innlysende at akvakultur vil bli enda viktigere i fremtiden. Det er derfor helt sentralt, at den stadige utvikling og vekst av ulike akvakultur-operasjoner blir mer bærekraftig. For eksempel vil det på sikt ikke være bærekraftig å være avhengig av fôr laget av villfisk hvis akvakultur-produksjonen skal økes betydelig. Et viktig forskningsområde er derfor utvikling og implementering av alternative fôrtilsættninger, som eksempelvis kan være basert på planter eller insekter (Henry et al., 2015; Hamre et al., 2016). Denne utvikling er på gang, og allerede kommer omtrent 80% av fôret til laks fra landjorda.

1.2 - Atlantisk laks

En av verdens viktigste oppdrettsarter er Atlantisk laks *Salmo salar* (L. 1758) (Tabell 1) (FAO, 2018). Laksens store popularitet skyldes at den er forholdsvis lett å håndtere, reprodusere, den vokser raskt, har en høy kommersiell markedsverdi, er ytterst fleksibel til å tilpasse seg forskjellige og ofte varierende oppdrettsmiljøer (Heen et al., 1993).

Atlantisk laks blir oppdrettet, delvis beskyttet fra havet, langs kystene i Europa, Nord Amerika, Chile og Tasmania. Den globale produksjon har steget jevnt fra omtrent 0.2 millioner tonn i 1990 til mer enn 2 millioner tonn i 2012 og stabilisert seg deretter (FAO, 2019). Norge er verdens største produsent av Atlantisk laks, og det er et politisk ønske å tilrettelegge for videre bærekraftig vekst. (Aarre, 2017).

Den største nåværende hindring for vekst i norsk lakseoppdrett er lakselus, *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer 1837). Lakselusen er en ektoparasitt, som setter seg fast på laksen, hvor den spiser av slim, skinn og blod (Costello, 2006). Estimerte kostnader for behandling mot lakselus var i 2011 på 3706 millioner kroner, men i dag er kostnadene sannsynligvis betydelig høyere (Abolofia et al., 2017). Foruten de store kostnadene med kontroll av lakselus, fungerer sjømerder også som reservoar for parasitten, hvorfra dens larver fritt blir spredt med kyst- og havstrømmene til det omkringliggende miljø. Lakselusens kopepoditt (larver) har mulighet til å infestere alle laksefisker, inkludert villaks, og kan utgjøre en betydelig risiko for migrerende ungfisk på vei til havs (Costello, 2006).

En annen viktig miljøutfordring er at rømt oppdrettsfisk formerer seg med lokale villfisk populasjoner. Oppdrettslaks er blitt et husdyr, som gjennom generasjoner er kunstig selektert til å prestere optimalt i oppdrettsmiljøet, og vil derfor ha et dårligere genetisk utgangspunkt til å klare seg i naturen. Det betyr, at når genpoolen mellom vill- og oppdrettsfisk blandes, risikerer vi å få en laks som er dårligere tilpasset til de mange utfordringer i dens naturlige miljø (Glover et al., 2017).

Andre utfordringer er blant annet at lakseoppdrett slipper ut betydelige mengder næringsstoffer til miljøet, som kan forårsake eutrofiering og endringer av balansen i de lokale økosystemer (Wang et al., 2012; Verdegen, 2013). Dessuten finnes det mange andre parasitter og sykdommer utover lakselus, som jevnlig utgjør problemer ved intensiv

lakseproduksjon. Her kan blant annet nevnes pankreas sykdom fra salmonid alphavirus (SAV) og amøbisk gjellesykdom (AGD), som skyldes amøben *Paramoeba perurans* (e.g. Taksdal et al., 2007; Oldham et al., 2016). På samme måte som med lakselus, kan andre sykdommer og parasitter på tilsvarende vis spres mellom oppdrettslokaliteter og også til villfisk. Eksempelvis er AGD inntil videre blitt påvist hos 17 forskjellige arter (Oldham et al., 2016; Kim et al., 2017), hvor de potensielle konsekvenser for ville fisk kan være meget vanskelige å dokumentere og forutsi (Hvas et al., 2017a).

For å imøtekomme industriens store ambisjoner om økt vekst i norsk lakseoppdrett, er det en absolutt nødvendighet å utvikle nye teknologier og strategier som kan redusere parasitt-infestasjoner og minimere annen negativ miljøpåvirkning.

1.3 - Etablering av nye lokaliteter til havs kan imøtekomme ønsket om bærekraftig vekst

Oppdrettslokaliteter i Norge har tradisjonelt lagt inne i fjordene eller langs kysten, beskyttet mot de mest ekstreme værforhold. I dag er det vanskelig å få tillatelse til nyetablering på tradisjonelle områder, så lenge de negative effekter på miljøet ikke er løst eller håndtert på en bedre måte.

En ny viktig strategi for lakseindustrien er derfor at flytte produksjonen vekk fra disse tradisjonelle og beskyttede områder til lokaliteter lengre vekk fra kysten, der forholdene er mer eksponert og isolert (Bjelland et al., 2015; Gentry et al., 2017). Hva som kjennetegner en eksponert lokalitet har på nåværende tidspunkt ikke en klar definisjon, men kan forstås som ett oppdrettsanlegg plassert på en mer øde beliggenhet vekk fra kysten eller til havs, hvor utfordrende værforhold som eksempelvis sterke vannstrømmer og kraftige bølger forventes fra tid til annen.

Der er en rekke mulige fordeler ved å flytte lakseoppdrett til mer eksponerte områder. For eksempel forventes det at vannkvaliteten er bedre for fisken på grunn av mer effektiv vangiennomstrømming. Mer stabile vertikale gradienter i temperatur, oksygen og saltholdighet vil kunne øke produksjonskapasiteten. Problemer med utslipp av næringsstoffer til miljøet forventes også å bli betydelig mindre, da disse vil blir omsatt og fortynnet ut på et langt større volum. Ettersom eksponerte lokaliteter vil være mer isolert, unngår man også interessekonflikter med andre aktiviteter som finnes inne i fjordene (Holmer, 2010; Bjelland et al., 2015). Dessuten vil risikoen for overføring av patogener mellom oppdrettsanlegg sannsynligvis også bli mindre på grunn av de økte avstander.

En rekke utfordringer er derimot også forbundet med å flytte lakseoppdrett ut på mer eksponerte områder. Dette innebærer blant annet behov for nye teknologier, infrastrukturer og operasjonelle rutiner på grunn av den økte risiko for ekstreme værforhold samt at anleggene blir generelt mindre tilgjengelige (Loverich & Gace, 1997; Fredheim & Langan, 2009; Bjelland, 2016). Eksempelvis må anleggsstrukturene dimensjoneres og designes for større krefter, og slik at notdeformasjoner unngås i perioder med sterk vannstrøm (Lader et al., 2008; Klebert et al., 2015; Gansel et al., 2018).

For å imøtekomme disse utfordringer har det derfor de siste årene blitt gjort omfattende forskning og investeringer hos lakseindustrien til utvikling av nye teknologier og konsepter rettet mot eksponert oppdrett. Den bakenforliggende motivasjonen er åpenbar, ettersom potensialet for vekst i lakseproduksjon nærmest er ubegrenset dersom store nye sjø- og havområder kan utnyttes til akvakultur.

1.4 - Dyrevelferd: Hvordan vil laksen klare seg i eksponerte omgivelser?

Det viktigste spørsmål som oppstår når mulighetene for lakseoppdrett på mer eksponerte lokaliteter skal vurderes, er imidlertid, om fisken faktisk vil trives i de mer ekstreme miljøer. Vi må ta hensyn til laksens grunnleggende biologiske behov, og dagens fremskritt i teknologiutvikling blir da nytteløse hvis ikke det er mulig å produsere fisk på en effektiv og ansvarlig måte. Med andre ord, vi må sikre at fiskens velferd er ivaretatt før fundamentalt nye oppdrettskonsepter og miljøer tas i bruk.

Fisk har en velutviklet kognitiv kapasitet, som demonstrert i adskillige vitenskapelige studier. For eksempel kan fisk

huske og lære, noe som gjør dem i stand til at forutse begivenheter og ha en fornemmelse av tid, fisk kan skille mellom gruppeindivider og samarbeide, og det finnes til og med eksempler på fisk som har lært å bruke redskaper (Branson, 2008; Nilsson et al., 2010; Millot et al., 2014; Noble et al., 2018). Derfor har fisk ifølge norsk lovverk status som bevisste organismer, som forøvrig også omfatter alle vertebrater (pattedyr, fugler, dinosaurer, krypdyr og padder), og er beskyttet av Dyrevelferdsloven (Dyrevelferdsloven, 2009).

Dyrevelferdsloven tar utgangspunkt i de fem friheter, som opprinner fra Brambell komiteens arbeid i 1965. Disse er frihet fra sult og tørst, frihet fra ubehag, frihet fra smerte, skader og sykdom, frihet til å utrykke normal adferd, og frihet fra frykt og nød. Det er i praksis dog umulig å leve opp til alle disse standarder til enhver tid. De fem friheter skal derfor fortolkes som retningslinjer til og evaluere etiske aspekter under kommersiell dyreproduksjon, og kan brukes til å identifisere måter for hvor dyrevelferden kan forbedres. Å sikre god dyrevelferd har ikke kun etisk egenverdi, forbrukerne etterspør i stigende grad produkter som er produsert med omtanke. Fra produsentenes side er det også en stor fordel å ivareta god fiskevelferd, da fisk som er oppdrettet i et gunstig fysisk og sosialt miljø vil ha bedre appetitt og vekst samt ha større sannsynlighet for å overleve en hel produksjonssyklus sammenlignet med fisk som er stresset, syk eller såret.

Fiskevelferd i akvakultur blir i praksis vurdert gjennom en rekke velferdsindikatorer, som enten er direkte eller indirekte. Direkte indikatorer er basert på observasjoner og målinger av selve fisken som for eksempel kondisjonsfaktor, skader, parasitter og atferd. Indirekte indikatorer er basert på målinger i fiskens miljø, og kan for eksempel være oksygen nivå, vanntemperatur og fisketetthet (Noble et al., 2018).

Når nye oppdrettskonsepter, nye behandlingsmetoder eller andre nye teknologiske tiltak tas i bruk, er det viktig å undersøke risikoen for eventuell dårlig velferd. Dette er særlig relevant for eksponert akvakultur, ettersom der her er snakk om helt nye kombinasjoner av teknologier og miljøbetingelser når fisken blir utsatt for mer ekstreme forhold. Mange standardiserte rutineoperasjoner fra tradisjonelle beskyttede lokaliteter som eksempelvis føring, transport og lusebehandlinger vil mer komplisert på eksponerte lokaliteter og dermed gi nye utfordringer for å opprettholde god velferd.

De mest spesifikke bekymringene i forhold til velferd i eksponert akvakultur er hvordan sterk vannstrøm og kraftfulle bølger vil påvirke laksen.

Tabell 1.1. Liste over de viktigste fiskearter i akvakultur. Legg merke til at de arter som har en høyere årlig produksjon enn Atlantisk laks alle er ferskvannsfisk. Mulighetene for å øke produksjonen ytterligere ved etablere nye oppdrettsfasiliteter til havs er derfor ikke mulig for disse artene. Modifisert fra FAO (2018).

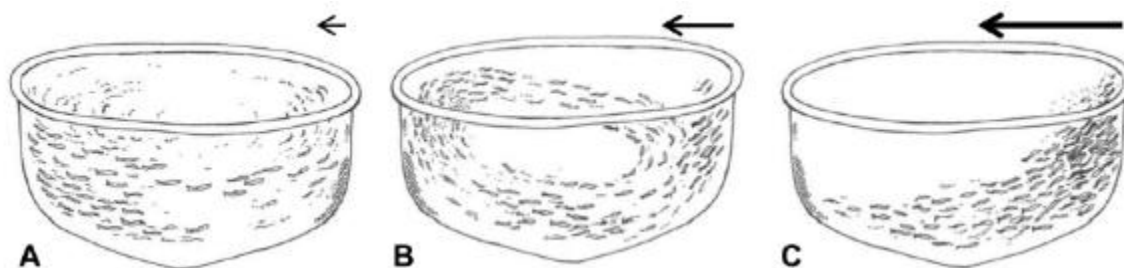
Art	Global produksjon i 2016 (tusen tonn)
Gresskarpe, <i>Ctenopharyngodon idellus</i>	6068
Sølvkarpe, <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	5301
Alminnelig karpe, <i>Cyprinus carpio</i>	4557
Niltilapia, <i>Oreochromis niloticus</i>	4200
Marmorkarpe, <i>Hypophthalmichthys nobilis</i>	3527
<i>Carassius spp.</i>	3006
Catla, <i>Catla catla</i>	2961
Atlantisk laks, <i>Salmo salar</i>	2248
Pangasius, <i>Pangasius spp.</i>	1741
Regnbueørret, <i>Oncorhynchus mykiss</i>	814

2 - Grenseverdier for kraftig vannstrøm

Hvordan påvirkes laksens atferd og fysiologi når den opplever kraftige vannstrøm i akvakultur, og hvordan bør vi definere grenseverdier for vannstrøms-styrke som sikrer god velferd?

2.1 - Atferd i høy vannstrøm

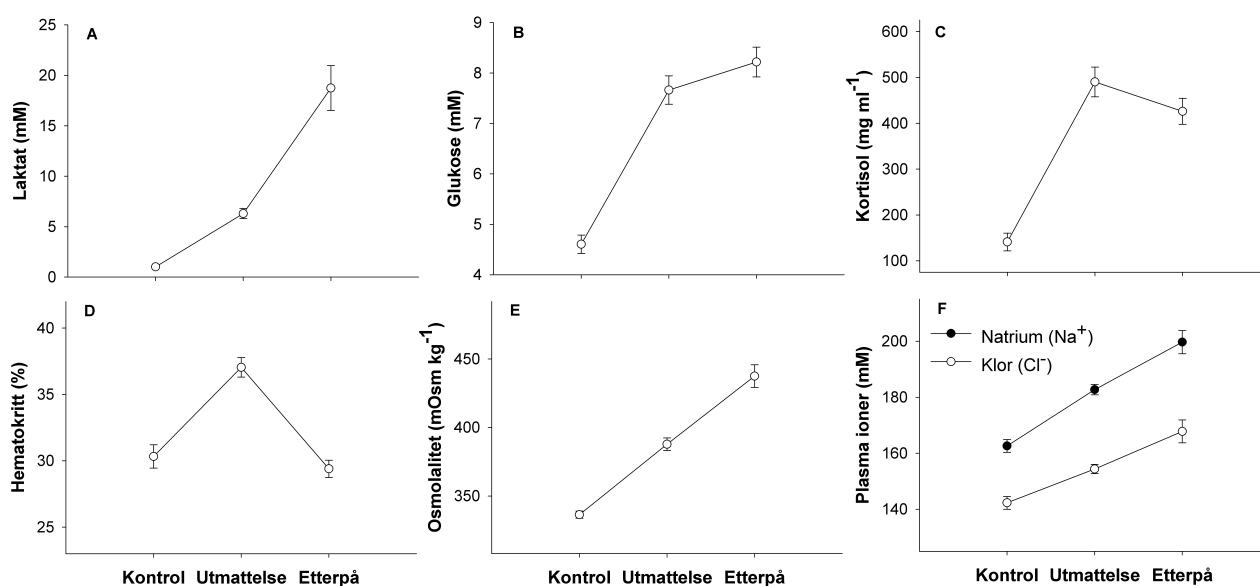
Ved normal og lav vannstrøm i oppdrettsenheter svømmer Atlantisk laks normalt i sirkulære stimstrukturer ved hastigheter som de selv velger. Stimstrukturen brytes gradvis når vannstrømstyrken økes, ettersom fisk i stedet vil stå på strømmen. Ved høyere strømstyrke vil alle fiskene stå mot strømmen, og de vil da svømme i hastigheter som de ikke selv bestemmer, men som dikteres av miljøet (\cdot). Denne adferd er blitt observert både i oppdrettsmerder og gjenskapt under eksperimentelle betingelser (Johansson et al., 2014; Hvas et al., 2017b). I slike situasjoner vil betydelige mengder ekstra energi bli brukt på kontinuerlig svømming, som igjen betyr at mindre energi kan bli brukt til fordøyelse og vekst, ettersom fysisk aktivitet reduserer blodtilførselen til mage-tarm systemet (Farrell et al., 2001). I Atlantisk laks er det blitt vist at tvungen svømming ved 1,5 kroppslengder per sekund over en periode på 6 uker medførte signifikant redusert tilvekst (Solstorm et al., 2015)



Figur 2.1. Laksens stimadferd ved forskjellige strømstyrker. Ved lave hastigheter svømmer fiskene i en sirkulær stimstruktur (A), ved moderate hastigheter begynner noen fisk å stå på strømmen (B), og ved høye vannstrøms-hastigheter står alle fisk på strømmen, hvor deres svømmehastighet er gitt av vannstrømmen (C). Pilene symboliserer styrken og retningen av vannstrømmen. Figur lånt fra Johansson et al. (2014) hvor den er tegnet av Stein Mortensen, Havforskningsinstituttet.

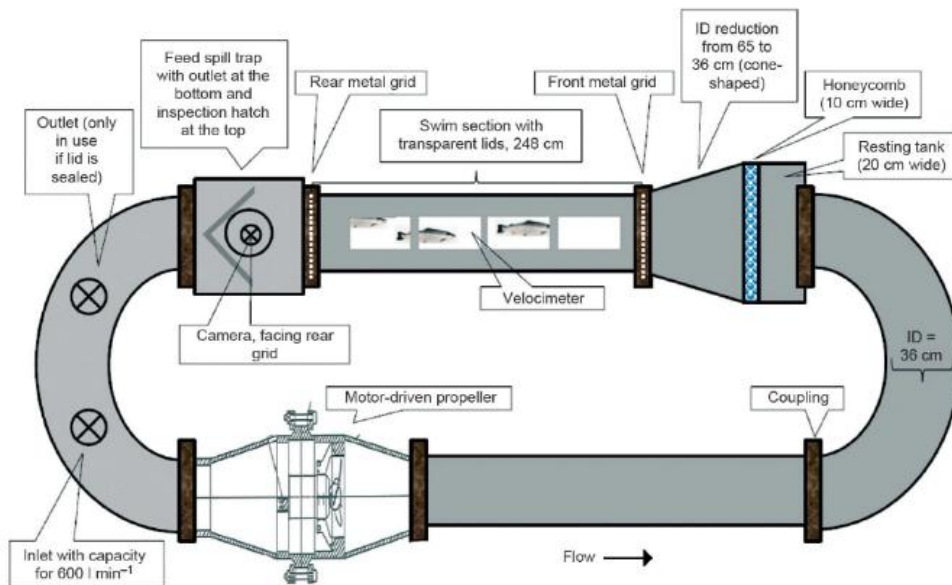
2.2 - Fysiologi og vannstrøm

Dersom vannstrømmens styrke blir for høy, vil laksen etter kort tid bli utmattet og ikke klare å opprettholde sin posisjon mot vannstrømmen. Den vil da bli ført med vannstrømmen og bli fanget på notveggen/merdstrukturen. På notveggen risikerer laksen å få fysiske skader fra kollisjoner med omgivelsene, hovedsakelig not, og annen fisk. Men mer viktig er at fysiologisk utmattelse tilsvarer en tilstand av maksimalt akutt stress. I **Figur 2.2** sees det hvordan en rekke av de viktigste blodparametere som eksempelvis kortisol, laktat (melkesyre) og osmolalitet endres under fysiologisk utmattelse og hvordan disse ikke går tilbake til normale nivå etter påfølgende 3 timer med hvileperiode. Det er således veldokumentert at utmattelse fører til dramatiske endokrine, osmotiske, respiratoriske og syre-base forstyrrelser i laksefisk, og at det tar adskillige timer før fisken er restituert (Wood, 1991; Kieffer, 2000; Farrell, 2002; Hvas et al., 2018a). Men enda mer bekymrende er det at hyperaktivitet og fysiologisk utmattelse kan medføre så store syre-base forstyrrelser at det dreper fiskene 5-10 timer etter de er blitt stresset (Black, 1958; Wood et al., 1983). Dette forklarer sannsynligvis også en del av den såkalte forsinkete dødelighet i lakseoppdrett, som ofte observeres etter stressfulle operasjoner som eksempelvis transport og diverse lusebehandlinger.



Figur 2.2. Blod parametere før (kontroll), under og 3 timer etter svømming til fysiologisk utmattelse i Atlantisk laks. Plasma laktat (melkesyre) (A), plasma glukose (B), plasma kortisol (C), hematokritt (D), plasma osmolalitet (E), og plasma natrium og klor (F). Svømming til utmattelse forårsaker maksimalt stress og store osmotiske forstyrrelser. Det går mange timer før laksen fullstendig restitueres, og noen fisk vil etter en kortere periode dø på grunn av osmotisk stress og metabolsk acidose. Data er modifisert fra Hvas et al (2018a).

Fra et velferdsmessig synspunkt er det innlysende at oppdrettssituasjoner som medfører fysiologisk utmattelse er uakseptable. I forhold til eksponerte lokaliteter er det derfor viktig, at strømstyrken aldri blir så kraftig at fiskene utmattes. Grenseverdier for strømforhold bør derfor defineres utfra fiskenes svømmekapasiteter og atferd både i forhold til hastighet og varighet. Lokaliteter hvor miljøet overskrider fiskenes svømmekapasiteter vil sådan ikke være egnet til forsvarlig lakseoppdrett. Svømmekapasitet hos fisk kan beskrives med forskjellige metoder. Det absolutt mest brukte konseptet i den fiskefysiologiske litteraturen er målinger av den kritiske svømmehastighet (U_{crit}) (Brett, 1964; Plaut, 2001). Den kritiske svømmehastighet er et mål for hvor hurtig fisk kan svømme i kortere perioder under kontrollerte forhold i svømmetunneler. Metoden består av at man gradvis øker vannstrømmen som fisken opplever og dermed tvinger den til å svømme gradvis hurtigere. Dette gjøres stegvis med typisk økning på mellom 0,5 til 1,0 kroppslengder per sekund hver halvtime. På denne måten økes strømstyrken, inntil fisken blir så utmattet at den ikke lenger kan svømme mot strømmen. Tidspunktet og strømstyrken ved utmattelse brukes derest til å beregne den kritiske svømmehastighet (Brett, 1964). I **Figur 2.3** vises en skjematisk illustrasjon av en svømmetunnel som er spesialdesignet for å måle svømmeegenskapene hos Atlantisk laks, med formål å utvikle grenseverdier for vannstrømstyrke i eksponert oppdrett (Remen et al., 2016).



Figur 2.3. Diagram over svømmetunnel til grupper av laks. Denne svømmetunnel er blitt brukt i en rekke forsøk ved Havforskningsinstituttet i Matre til å systematisk måle svømmekapasiteter og metabolske rater i grupper av Atlantisk laks under ulike eksperimentelle betingelser. Lånt fra Remen et al. (2016).

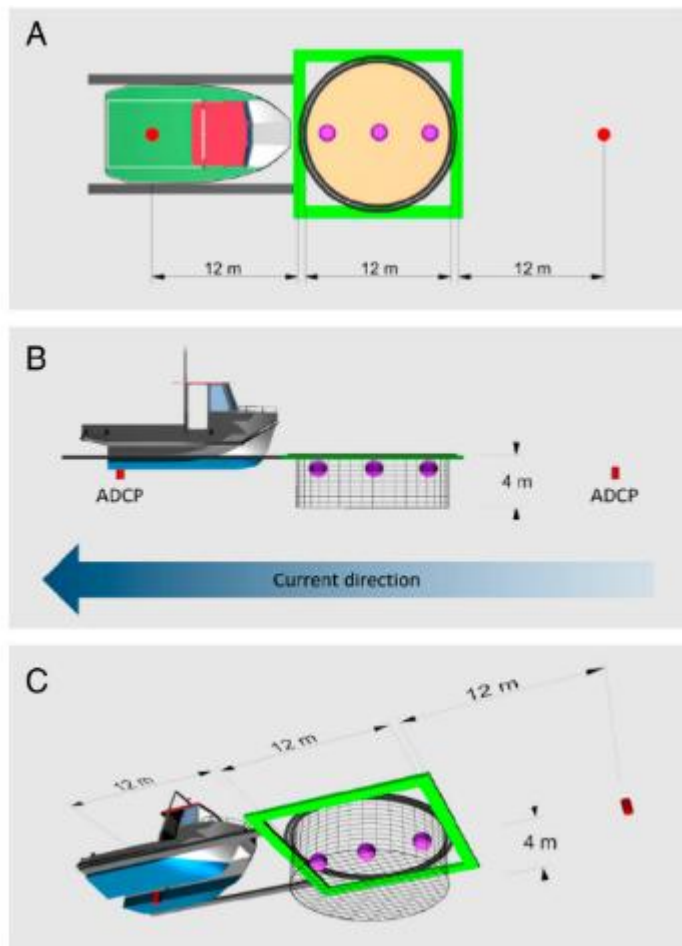
På eksponerte lokaliteter er det viktig å vurdere hvordan strømforholdene varierer både i forhold til styrke, varighet og frekvens når relevante målinger av laksens svømmekapasitet skal gjennomføres for å utlede grenseverdier. Til dette formål representerer den kritiske svømmehastighet laksens svømmekapasitet på en meget akutt tidsskala (minutter), da den kun kan svømme ved slike hastigheter i en meget begrenset periode, inntil den blir utmattet. Den kritiske svømmehastighet markerer derfor den absolutt høyeste strømstyrken som fisken bør oppleve på oppdrettslokaliteter over kort tid.

I den virkelige verden forventes det imidlertid at perioder med kraftige vannstrømmer ofte vil vare i lengre tid. Det er derfor også viktig å forholde seg til hvor hurtig laksen maksimalt kan svømme hvis den skal kunne fortsette i timevis. Svømmehastigheter som ikke krever anaerob forbrenning, og derfor ikke umiddelbart medfører fysiologisk utmattelse, betegnes som vedvarende eller *sustained* svømming (Beamish, 1978; Hvas & Oppedal, 2017). Den maksimale hastighet for vedvarende svømming vil være lavere enn den kritiske svømmehastigheten, og kan brukes til å representere grenseverdien for vannstrømstyrke som fisken kan mestre i flere timer.

Hvis man ser på lengre tidsskalaer som for eksempel dager eller uker, bør grenseverdiene for vannstrøm settes enda lavere enn den vedvarende svømmekapasitet. Dette skyldes først og fremst at kronisk svømming ved den maksimale vedvarende svømmehastighet før eller senere også vil resultere i utmattelse på grunn av næringsmangel til å ivareta et høyt stoffskifte under et kontinuerlig høyt aktivitetsnivå. Dette kan sammenlignes med maratonløpere, hvor noen personer «møter vegg» som følge av at sukker-depotene er blitt brukt opp, og som representerer en annen type fysiologisk utmattelse enn den man ser under sprint eller mellomdistanseløp, som i fiskens tilfelle ville tilsvarer den kritiske svømmehastigheten (Jones, 1982).

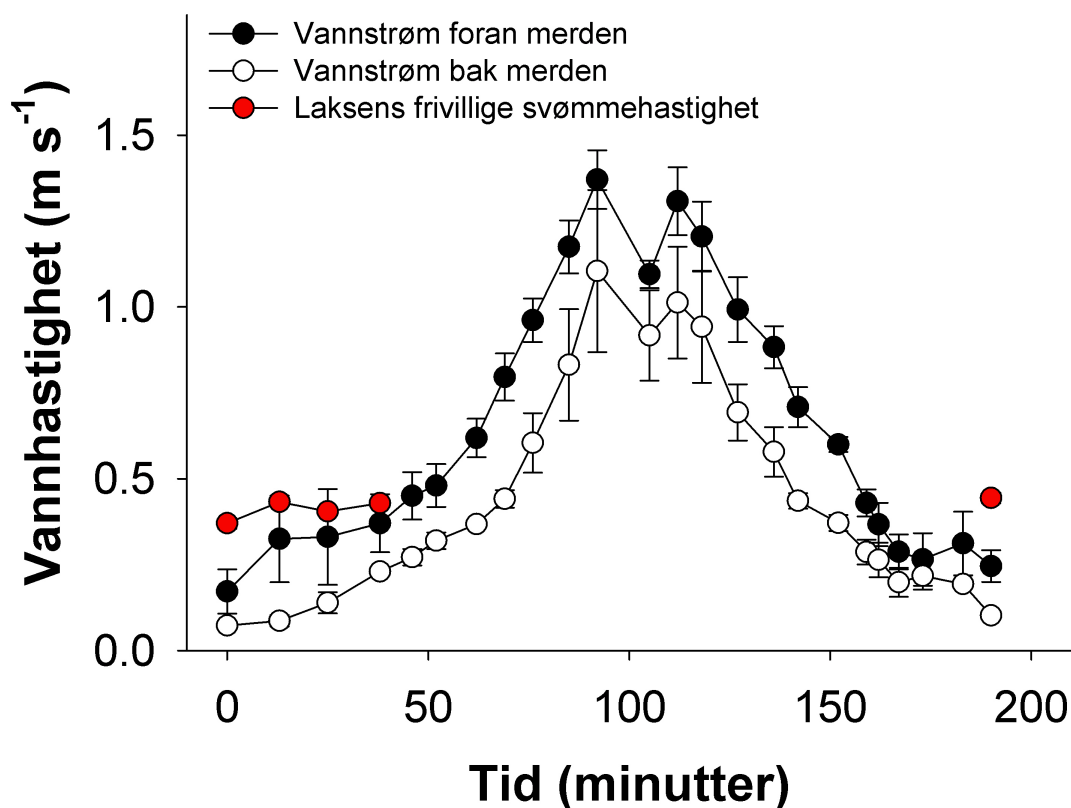
I lakseoppdrett er det ikke ønskelig at fisken bruker nesten alle sine ressurser på å svømme hele tiden, da dette vil føre til redusert tilvekst (Solstorm et al., 2015). Dessuten vil svømming allerede ved moderate hastigheter, som vist over, endre stimstrukturen jamfør **Figur 2.1**, som betyr at laksen ikke lenger selv velger sin svømmeadferd. Dette kan i seg selv defineres som et velferdsproblem, og vil muligens medføre en kronisk stresset tilstand dersom slike forhold vedvarer over lengre perioder.

En tredje grenseverdi for vannstrømstyrken i eksponert oppdrett bør derfor også defineres til å representere de maksimale strømforhold som bør tillates på oppdrettslokaliteter over mer kroniske tidsskalaer. Her bør man ta utgangspunkt i laksens fortrukne eller frivillige svømmehastighet, men hvordan kan denne parameteren identifiseres i praksis?



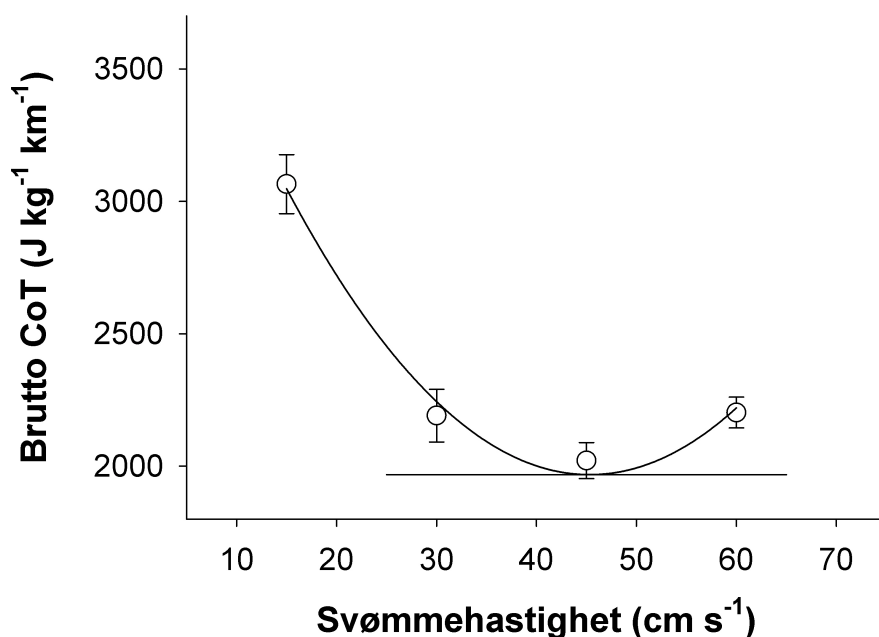
Figur 2.4. Eksperimentelt oppsett med skyvermerd. Merden er låst/ fiksert til båten, slik at når båten seiler vil fiskene oppleve en vannstrøm som tilsvarer båtens hastighet. Denne metoden gjør det mulig å teste svømmeatferden og svømmekapasiteten på store grupper av laks på en måte som er mer relevant for kommersielle forhold. Lånt fra Hvas et al. (2017b).

For å svare på dette har vi ved Havforskningsinstituttet i Matre designet en såkalt skyvermerd, hvor vi eksperimentelt i mellomstor skala kan studere laksens gruppeatferd i respons til endrete strømforhold i dens typiske oppdrettsmiljø. Skyvermerdens oppsett er skjematisk vist i **Figur 2.4**, og består av en laksemerd som er låst fast/ fiksert til en båt. Vi kan da bestemme vannstrømstyrken som fisken opplever ved å kontrollere seilingshastigheten til båten. Deler av oppsettet er også beskrevet gjennomført som tauing av Gansel et al (2018). Målinger og observasjoner fra ett forsøk med skyvermerd er oppsummert i **Figur 2.5**. Her sees det at laksens frivillige svømmehastighet er noenlunde konstant og uavhengig av vannstrømhastigheten, men så snart vannstrømhastigheten overstiger laksens frivillige svømmehastighet, endrer laksen adferd, og begynner da å stå på strømmen, hvor dens svømmehastighet tilsvarer vannstrømstyrken (se **Figur 2.1**). Så snart vannstrømmens styrke ble redusert til et nivå under den frivillige svømmehastighet, ble den sirkulære stimstruktur gjenopptatt, hvor laksen igjen svømmer på samme frivillige hastighet som i begynnelsen (**Figur 2.5**). Den frivillige eller foretrukne svømmehastighet hos laksen tilsvarer altså en grenseverdi som stanser den normale sirkulære stimstruktur. I praksis vil det da være enkelt å avgjøre om grenseverdien for kroniske strømstyrker er overskredet, da det kun krever observasjon av gruppestrukturen.



Figur 2.5. Vannstrøm foran og bak merden samt laksens frivillige svømmehastighet i forsøk med skyvemerd. Laksens frivillige svømmehastighet (rød), som omtrent tilsvarer dens optimale brutto Cost of Transport (se Figur 2.6), er uavhengig av strømstyrken når strømstyrken er lavere. I kraftigere vannstrømmer er laksens svømmehastighet den samme som strømstyrken, og den sirkulære stimstrukturen blir oppløst når den frivillige hastighet blir overskredet (se Fig 2.1). Ved reduksjon i strømstyrken gjenopptas den sirkulære stimstrukturen raskt ved samme frivillige svømmehastighet som tidligere observert. Data er modifisert fra Hvas et al. (2017b).

En mer teoretisk utledning av den fortrukne svømmehastighet kan i tillegg beregnes ved å måle laksens energiforbruk ved forskjellige svømmehastigheter (Hvas & Oppedal, 2017; Hvas et al., 2017c). Man kan beregne laksens brutto *cost of transport* (CoT), som er et mål for hvor mye energi som kreves for å svømme 1 km. Ved moderate svømmehastigheter er brutto CoT lavest, og dette minimum finnes lett ved en regresjonsanalyse. I **Figur 2.6** er det vist et eksempel fra målinger på Atlantisk laks. Minimum brutto CoT svarer da til den teoretisk optimale hastighet for langdistanse-svømming på et begrenset energibudsjett. For laks og andre fiskearter som naturlig migrerer over store avstander, vil man forvente at de mesteparten av tiden vil svømme slik at deres CoT er optimalisert. Observasjoner fra migrerende villaks i felt tyder også på at de typisk svømmer på hastigheter som tilsvarer deres minimum brutto CoT (Weihs, 1973; Drenner et al., 2012). Derfor er det meget interessant at oppdrettslaks i merder også ser ut til at foretrekke denne svømmehastigheten når de frivillig selv bestemmer (Hvas et al., 2017b). Dette kan eksempelvis ses ved å sammenligne den beregnede minimum brutto CoT i **Figur 2.6** med laksens observerte frivillige svømmehastighet i **Figur 2.5**.



Figur 2.6. Brutto Cost of Transport (CoT) for Atlantisk laks ved forskjellige svømmehastigheter. Et annengradspolynom er tilpasset datapunktene, og minimum for funksjonen er indikert med horisontal linje. Dette minimum er den optimale CoT, og tilsvarer den typisk observerte frivillige svømmehastighet for laks. Opplever laksen sterkere vannstrømmer i merden, overgår dens frivillige adferd, hvilket potensielt over lengre tid vil resultere i dårlig velferd og redusert tilvekst. I dette eksempel er den optimale CoT 45,4 cm per sekund eller 1,23 kroppslengder per sekund i fisk på 500 g målt ved 8°C. Data er modifisert fra Hvas et al. (2017c).

2.3 - Ulike grenseverdier for vannstrøm

Vi har således i dette avsnittet introdusert og definert 3 forskjellige grenseverdier for strømhastigheter på eksponerte lokaliteter for Atlantisk laks basert på både styrke og varighet. Grenseverdiene tar utgangspunkt i effekten på laksens fysiologi og velferd, og er basert på forskjellige mål for svømmekapasiteter. I **Tabell 1** er disse grenseverdier summert opp.

Tabell 2.1. Oversikt over ulike grenseverdier for sterk vannstrøm. Den kritiske svømmehastighet (U_{crit}) er den maksimale akutte grenseverdien. Vedvarende eller *Sustained* er den maksimale svømmehastighet, som ikke resulterer i umiddelbar fysiologisk utmattelse, og som derfor kan utføres i mange timer. Optimal brutto *Cost of Transport* (CoT) er den mest energieffektive svømmehastighet, og svarer til den typisk observerte frivillige svømmehastighet hos oppdrettslaks. Relevansen av disse forskjellige grenseverdier avhenger av strømstyrken og dens varighet i oppdrettsmiljøet. Konsekvensene ved overskridelse av disse grenseverdier er vist i tabellen.

Grenseverdi	Strømstyrke	Varighet	Konsekvens
U_{crit}	Ekstrem	Minutter	Utmattelse, skader, død
Sustained	Høy	Timer	Utmattelse, skader, død
Opimal CoT	Moderat	Dage/uker	Redusert vekst, ufrivillig adferd, kronisk stress

Svømmekapasiteten hos Atlantisk laks og fisk generelt er imidlertid ikke statisk, men påvirkes av mange andre forhold. Det er derfor ikke mulig å anbefale universelle grenseverdier for maksimale styrker av vannstrøm på oppdrettslokaliteter. I neste avsnitt diskuteres det hvordan svømmeevnene hos Atlantisk laks blir påvirket av både biologiske og miljømessige faktorer.

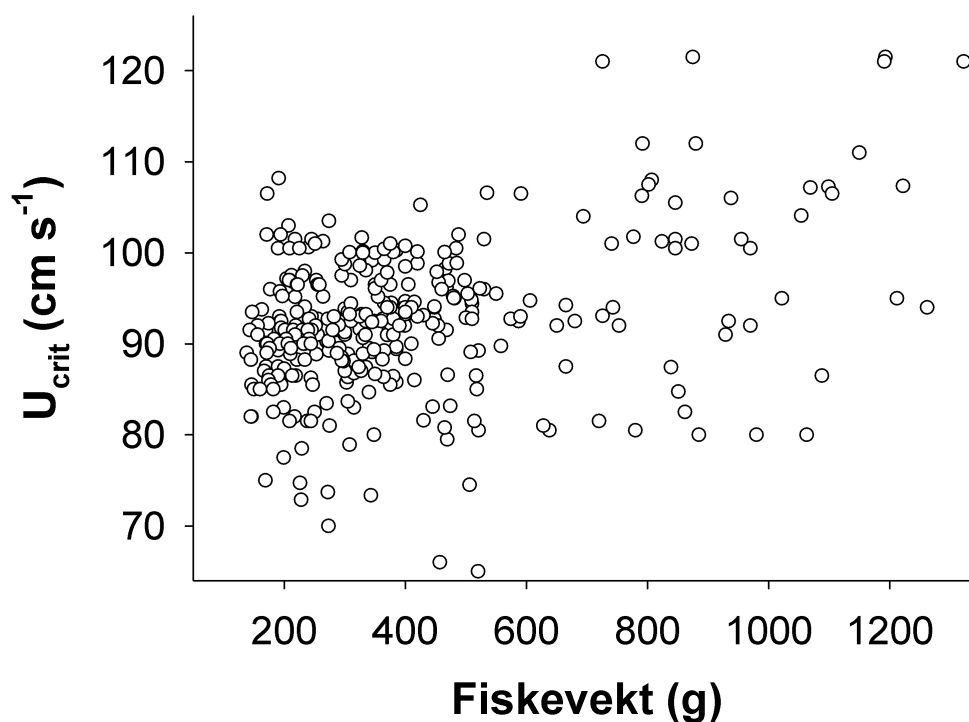
3 - Hvordan påvirker miljømessige og biologiske faktorer fiskens svømmekapasitet?

3.1 - Fiskens størrelse og gruppevariasjon

I Figur 3.1 har vi samlet data for den kritiske svømmehastighet på individuelle Atlantiske laks av forskjellige størrelsesgrupper fra en rekke studier gjennomført ved vanntemperaturer fra 13-16°C. Her kan gjøres to viktige observasjoner:

For det første er det betydelige individuelle variasjoner i svømmekapasitet mellom laks av samme størrelse. En konsekvens av dette er at gjennomsnittsverdier for svømmekapasiteter i seg selv ikke kan anbefales som grenseverdier i eksponert oppdrett. Vi må ta hensyn til alle fiskene, inklusiv de dårligste svømmerne. Derfor er kunnskap om den generelle variasjonen i svømmekapasitet hos Atlantisk laks viktig når risikovurderinger av vannstrøm på eksponerte lokaliteter skal lages (se avsnitt 4 for eksempler).

For det annet er det en klar tendens til at store laks har en bedre svømmekapasitet, noe som ikke er så overraskende i forhold til andre arter. En brukbar strategi for eksponert oppdrett kan derfor være å produsere større smolt innen den settes i sjøen. En annen strategi som nyttes er å produsere laksen fra smolt til den blir bortimot 1 kg på mer skjermete lokaliteter og deretter flytte den til mer eksponerte forhold frem til slaktestørrelse. Kombinasjonsbruk av skjermet og eksponert lokalitet er eksempelvis hyppig benyttet på Færøyene. Ved begge strategier reduseres risikoen for dårlig velferd når fisken er på sin mest sårbare størrelse.

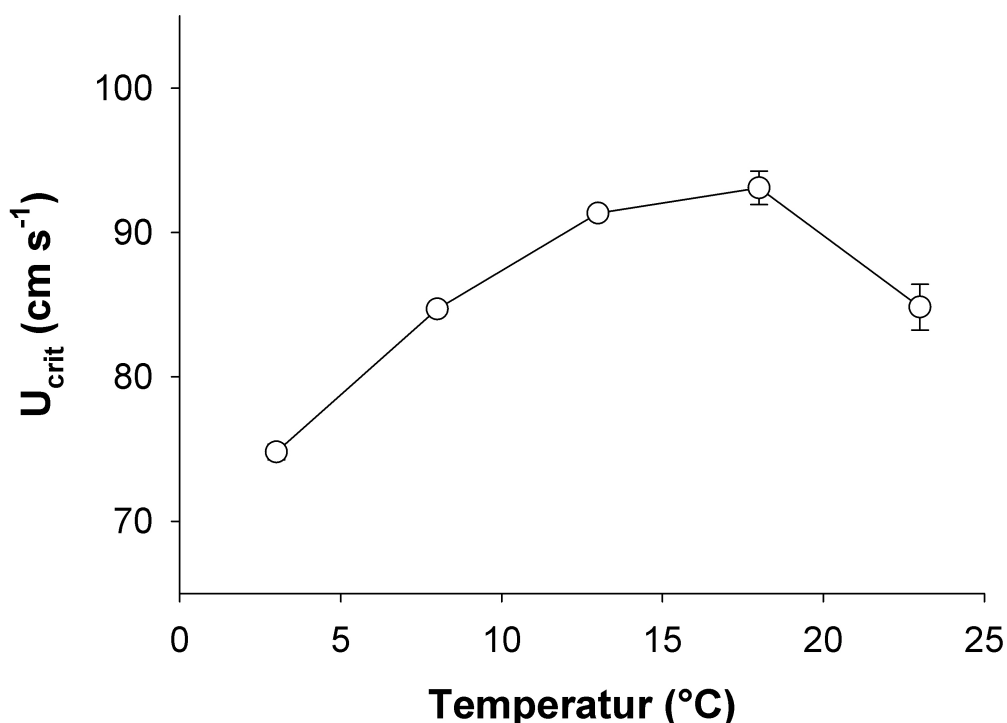


Figur 3.1. Den kritiske svømmehastighet (U_{crit}) hos Atlantisk laks på forskjellige størrelser. Det er stor variasjon i svømmekapasitet mellom laks innenfor samme størrelsesgruppe. Større fisk kan generelt takle sterkere vannstrømmer. Vanntemperaturen var her mellom 13 og 16°C. Data er modifisert fra Remen et al. (2016), Hvas et al. (2017a, 2017c, 2018a), Hvas & Oppedal (2017) og Oldham et al (2019).

3.2 - Vannets temperatur

Fisk er ektoterme dyr. Dette innebærer at de har samme kroppstemperatur som omgivelsene. Temperaturen påvirker direkte alle fysiologiske funksjoner, og vanntemperaturen er derfor en av de absolutt viktigste miljømessige faktorer for fiskens trivsel (Fry, 1971). Raten av fysiologiske funksjoner akselereres ved høyere temperaturer, men når temperaturen blir for høy, komprimeres de. Dette betyr at fisk har en termisk nisje hvor de trives best, og hvor temperaturen er optimal. Atlantisk laks er en fleksibel fiskeart som har en forholdsvis bred termisk nisje. Den nedre termiske grense er tett på frysepunktet, mens negative konsekvenser ved høyere temperaturer ses ved temperaturer over 18°C i form av dårligere appetitt og vekst, mens kronisk eksponering ved temperaturer på 23°C medfører høye dødelighetsrater (Kullgren et al., 2013; Hvas et al., 2017c).

I **Figur 3.2** er den kritiske svømmehastigheten vist for Atlantisk laks på omtrent 500 g ved 5 forskjellige temperaturer fra 3 til 23°C. Her ses det at den mest gunstige temperatur for laksens svømmekapasitet ligger mellom 13 og 18°C. Blir temperaturen enten høyere eller lavere klarer ikke laksen å svømme like hurtig. Ved den kaldeste test-temperaturen på 3°C var den kritiske svømmehastighet spesielt lav. I forhold til eksponert oppdrett er det derfor viktig å få med seg at laksen har lavere toleranse for vannstrøm om vinteren og våren, når vanntemperaturen er på sitt kaldeste. Utsett av smolt i sjøen på eksponerte lokaliteter vil derfor være mer ideell om sommeren, slik at man unngår kombinasjonen av små fisk og lav temperatur, hvor begge er faktorer som reduserer svømmekapasiteten.

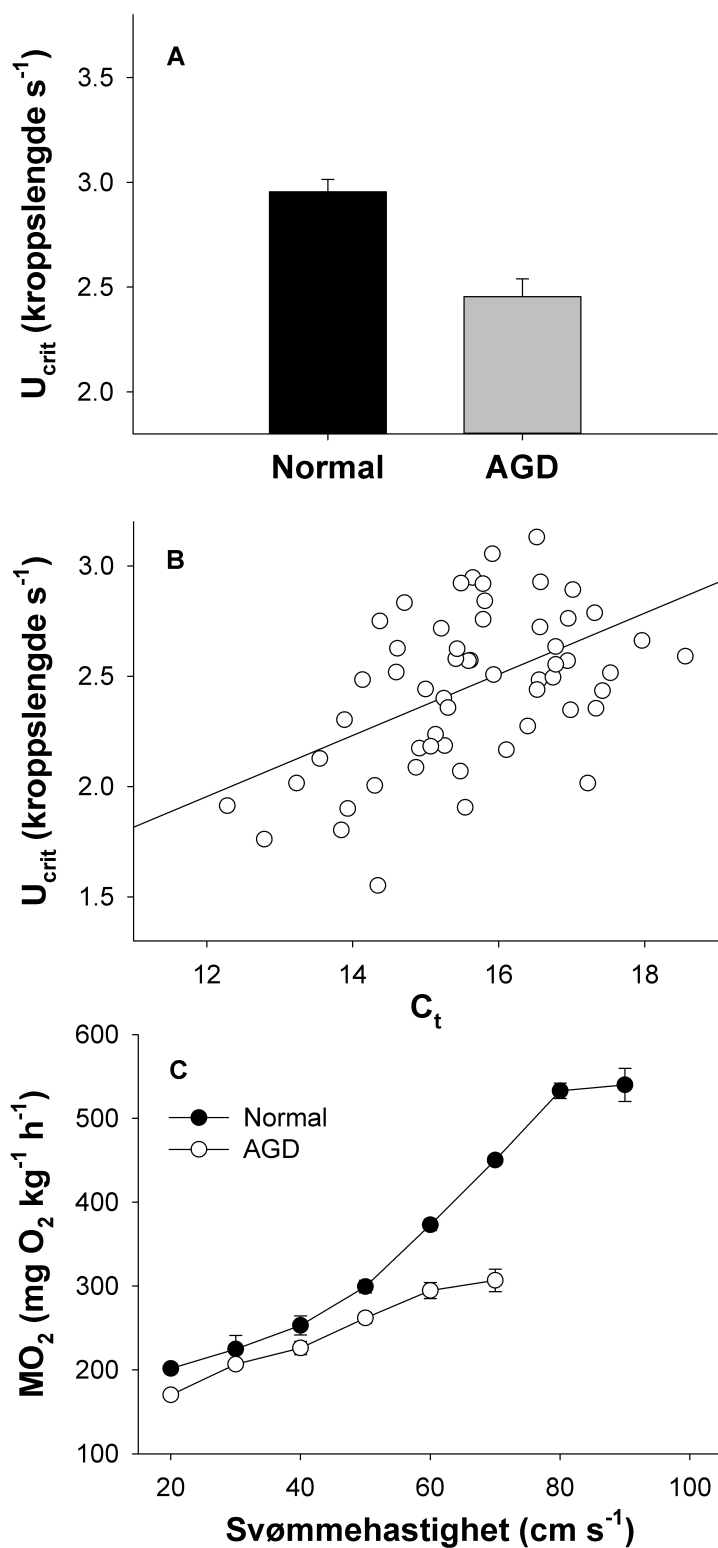


Figur 3.2. Den kritiske svømmehastighet (U_{crit}) hos Atlantisk laks ved forskjellige vanntemperaturer. U_{crit} er høyest mellom 13°C og 18°C. Ved både lavere og høyere temperaturer blir svømmekapasiteten dårligere. Størrelsen på fiskene var her ~500 g. Data er modifisert fra Hvas et al. (2017c).

3.3 - Sykdom og parasitter

Ved intensiv produksjon av dyr vil det alltid være utfordringer med sykdommer forårsaket av ulike parasitter, bakterier og virus. I utgangspunktet kan det forventes at syke dyr vil være svakere og derfor mer sårbare under ekstreme forhold. I forhold til Atlantisk laks er vår viten om de patofysiologiske konsekvenser (de fysiologiske endringer som følger med en sykdom) fra de mest alminnelige sykdommer i oppdrett dessverre meget begrenset på nåværende tidspunkt. Dette gjelder både hvordan forskjellige sykdommer fundamentalt påvirker det respiratoriske system, muskelfunksjoner samt syre-base og osmoregulering, men også hvordan forskjellige alvorlighetsgrader av sykdommene vil påvirke fiskene. Eksempelvis kunne man forestille seg, at en mild infeksjon av et bestemt virus vil ha ubetydelige effekter på fiskens fysiologiske kapasiteter, mens kraftigere sykdomsutbrudd gradvis vil resultere i større negative konsekvenser for fisken.

Amøbe gjellesykdom (AGD) forårsaket av parasitten *Paramoeba perurans* er et forholdsvis nytt problem i norsk lakseoppdrett, men har gitt utfordringer i andre oppdrettsland siden 1980-tallet (Oldham et al., 2016). Hvordan AGD påvirker svømmekapasiteten, oksygenforbruket og evnen til å osmoregulere i Atlantisk laks er nylig blitt undersøkt (Hvas et al., 2017a), og beskrives kort her som et eksempel på hvordan sykdom kan påvirke fysiologien og svømmekapasiteten. Som det fremgår av navnet, påvirker AGD først og fremst fiskens gjeller, hvor gjellenes funksjonelle overflateareal blir redusert alt etter alvorlighetsgraden til infeksjonen. Fiskens gjelle er et komplekst multifunksjonelt organ, som utover gassutveksling også er det viktigste organ for syre-base regulering, osmotisk regulering og utskillelse av nitrogenholdige avfallsstoff (Evans et al., 2005). AGD har derfor potensiale til å påvirke alle disse meget viktige funksjoner hos fisken. Det er derfor ikke overraskende, at fisk med AGD har en kraftig redusert kritisk svømmehastighet (**Figur 3.3A**), og at individer med flere amøber er mer påvirket (**Figur 3.3B**). Årsaken kan på enkelt vis forklares ved at infiserte fisk har en redusert kapasitet av oksygenopptak, og da oksygenforbruket økes kraftig med svømmehastigheten, blir infiserte fisk derfor utmattet ved lavere svømmehastigheter (**Figur 3.3C**). Utover at fisk med AGD vil være mer sårbare overfor høye temperaturer, hypoksi og typisk ha svekket appetitt og fôrintak, vil de altså også være mer sårbare på oppdrettslokalteter med sterke vannstrømmer (Hvas et al., 2017a).



Figur 3.3. Atlantisk laks med amøbisk gjellesykdom (AGD) har en lavere kritisk svømmehastighet (U_{crit}). Sammenligning av U_{crit} hos fisk med og uten AGD (A). Infiserte fisk med flere gjelleamøber har lavere U_{crit} (Høy C_t verdi betyr færre amøber) (B). Oksygenforbruket (MO_2) ved forskjellige svømmehastigheter i laks med og uten AGD (C). AGD reduserer gjellenes funksjonelle overflateareal, som betyr at kapasiteten for gassutveksling blir dårligere. Fisk med AGD blir derfor utmattet på lavere svømmehastigheter. Data er modifisert fra Hvas et al. (2017a).

Infestasjon av lakselus, *Lepeophtheirus salmonis*, er assosiert med negative fysiologiske og immune responser, mens forskjellige livs-stadier av lus gir varierende reaksjonsnivå (Grimnes & Jakobsen 1996, Wagner et al. 2008). Nåværende kunnskap spår at mest fysiologisk skade oppstår på verten umiddelbart etter at lus går fra det fastsittende *chalimus* stadium til det mobile *preadult* stadium, og at dette i stor grad skyldes endring i føringsatferd hos lusene (Jónsdóttir et al. 1992). Infestasjoner er energisk kostbart, og betydelige infestasjoner av voksen lus kan redusere den kritiske svømmehastigheten hos Atlantisk laks (Wagner et al. 2003, Wagner et al. 2008). Nylige forsøk på oppdrettslaks indikerer relativt milde, men signifikante effekter på svømmekapasitet (Bui et al., 2016). Kritisk svømmehastighet (U_{crit}) falt med et gjennomsnitt på 0,04 til 0,10 kroppslengder s^{-1} ved høye tettheter av parasitten (>0.7 lus cm^{-2} eller 0.29 lus g^{-1}) sammenlignet med ikke-infesterte fisker og lave tettheter av lus. Det var effekt av samtlige lusestadier, med minimal forskjell over parasittens livs- stadier. Oppsummert så vil høye nivåer av luseinfestasjon gi redusert svømmekapasitet hos laksen i forhold til eksponert lokaliteter. Men samtidig skal det noteres at innen dagens norske lovgivning vil ikke nivået av lakselus på oppdrettsfisk være nok til å gi betydelig redusert svømmekapasitet.

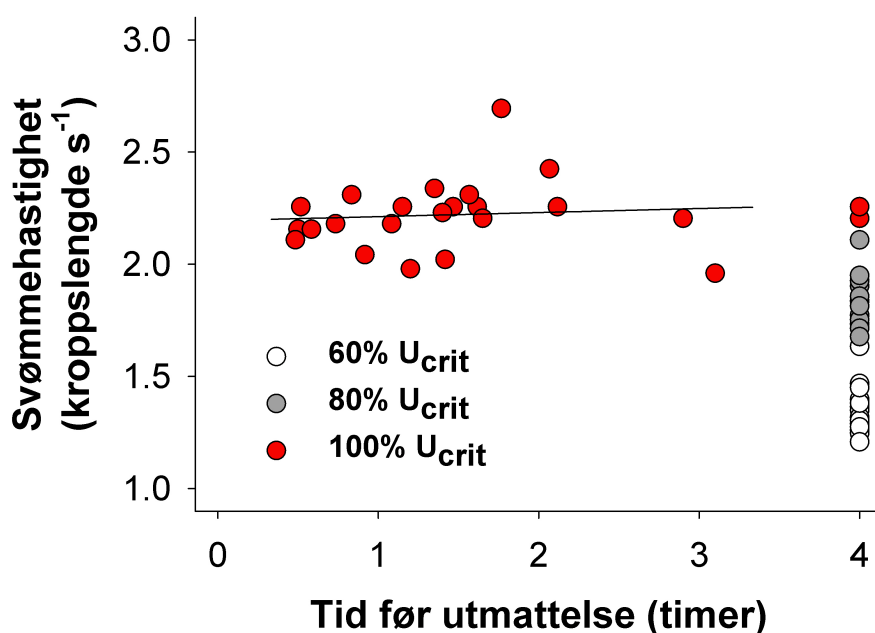
Hvordan og hvor meget andre sykdommer og parasitter i lakseoppdrett påvirker fiskens fysiologiske funksjoner vil ofte være vanskelig å gi presise svar på. For sykdommer som påvirker gjellene, hjertet, blodomløpet eller musklene, kan det forventes at svømmekapasiteten vil bli påvirket direkte i negativ retning. For sykdommer og parasitter som påvirker andre organer og funksjoner vil negative effekter på svømmekapasiteten sannsynligvis først komme til uttrykk når fiskens tilstand er meget dårlig. Uansett må man bemerke, at sykdomsutbrudd vil kunne få større konsekvenser ved oppdrettsanlegg plassert i mer ekstreme omgivelser, da fiskene da må håndtere flere stressfaktorer på en gang.

3.4 - Vedvarende svømmekapasitet

Det finnes forskjellige mål for svømmekapasiteter hos fisk, og derfor må ulike grenseverdier for strømforhold på eksponerte lokaliteter vurderes (**Tabell 1**). Den kritiske svømmehastigheten er den mest alminnelige metode til å systematisk beskrive hvor gode fisk er til å svømme (Plaut, 2001). Ettersom endepunktet i denne testmetoden resulterer i at fisken blir fysiologisk utmattet, betyr det at den hvite muskulatur, som er karakterisert ved å primært produsere sin energi fra anaerob metabolisme, blir rekruttert ved de høyeste svømmehastigheter (Wilson & Egginton, 1994). Fisken kan derfor kun motstå strømstyrker tilsvarende dens kritiske svømmehastighet i kort tid, før den metabolske acidose fra laktat-akkumulering potensielt vil drepe den.

Den vedvarende eller *sustained* svømmekapasiteten er et mål for hvor fort fisken kan svømme kun ved bruk av den aerobe røde muskulatur, og kjennetegnes ved at den ikke resulterer i umiddelbar utmattelse. I teorien vil fisken derfor kunne fortsette med og svømme ved disse hastigheter i meget lang tid. Av praktiske årsaker har man i den fiskefysiologiske litteratur imidlertid ofte definert vedvarende svømming som hastigheter som kan opprettholdes i over 200 minutter (Beamish, 1978).

I forhold til eksponert oppdrett er det relevant å klarlegge hva den vedvarende svømmekapasitet for Atlantisk laks er. Dette fordi det kan forventes at perioder med sterk vannstrøm vil vare i flere timer. **Figur 3.4** oppsummerer resultatene fra svømmeforsøk med Atlantisk laks, hvor de ble tvunget til å svømme i opptil 4 timer ved henholdsvis 60%, 80% og 100% av den gjennomsnittlige kritiske svømmehastigheten for denne fiskegruppen. Alle fiskene kunne klare både 60% og 80% av den kritiske svømmehastighet i 4 timer, mens mesteparten av fiskene ble som forventet utmattet ved 100%. Konklusjonen i dette studiet var derfor at Atlantisk laks har en vedvarende svømmekapasitet på minimum 80% av deres kritiske svømmehastighet (Hvas & Oppedal, 2017). Dette er imponerende, og viser at Atlantisk laks er meget atletiske fisk. Til sammenligning er den vedvarende svømmekapasitet for regnbueørret 70% av den kritiske svømmehastighet, mens den for andre fisk utenfor laksefamilien er blitt målt til 30-50% av den kritiske svømmehastighet (Jones, 1982; Burgetz et al., 1998).



Figur 3.4. Vedvarende svømmekapasitet hos Atlantisk laks. Sustained eller vedvarende svømming gjør kun bruk av aerob metabolisme fra den røde muskulatur, og resulterer derfor ikke i fysiologisk utmattelse. Fiskene ble her testet i 4 timer ved 13°C på svømmehastigheter som tilsvarer henholdsvis 60%, 80% eller 100% av den gjennomsnittlige kritiske svømmehastighet (U_{crit}) for denne type og størrelse fisk. Alle fisk klarte å svømme i mer enn 4 timer ved 60% og 80% U_{crit} , mens kun 2 av 24 fisk klarte å svømme i 4 timer ved U_{crit} . Modifisert fra Hvas & Oppedal (2017).

En høy vedvarende svømmekapasitet hos Atlantisk laks gjør den er mer fleksibel til å håndtere kraftig vannstrøm som varer i lengre perioder på eksponerte lokaliteter. I praksis kan grenseverdier for eksponering til langvarige perioder da defineres som 80% av den kritiske svømmehastighet.

3.5 - Andre faktorer

Så langt har vi diskutert de miljømessige og biologiske faktorer, som vi mener er viktigst å ta hensyn til når svømmekapasiteten hos Atlantisk laks skal evalueres med tanke på velferd i eksponert oppdrett. Spesielt vanntemperaturen og fiskens størrelse har mye å si, men også ulike sykdommer kan potensielt påvirke svømmeegenskapene på dramatisk vis. Den vedvarende svømmekapasitet beskriver hvor lang tid det potensielt går an å utsette laksen for moderate til sterke vannstrømmer.

Mange andre forhold kan også påvirke svømmekapasiteten i større eller mindre grad. Hypoksi (lavt oksygen) i vannet gjør det vanskeligere for fisken å dekke sitt oksygenbehov under fysisk hardt arbeid. Den kritiske svømmehastighet blir derfor lavere hos Atlantisk laks som opplever redusert oksygennivå i vannet (Oldham et al., 2019). I utgangspunktet vil det forventes at vanngjennomstrømningen på eksponerte lokaliteter vil være god, og det vurderes derfor at risikoen for at hypoksi oppstår samtidig med kraftige vannstrømmer er liten. Men det må også sies at en del foreslåtte konsepter om havgående oppdrettsanlegg ofte er enorme i størrelse. Meget store merder vil inneholde mange individer og høy biomasse som igjen vil forbruke enorme mengder oksygen og mulig gi forringet oksygen-nivå. Denne sammenhengen er nylig eksemplifisert i kommersiell skala. Her var oksygenivået i merder som er 240 meter i omkrets tidvis betydelig lavere enn dagens standard-merder med omkrets på 160 m (Oldham et al., 2018).

Etter å ha spist et måltid bruker fisken en viss mengde energi på fordøyelse, hvor kretsløpet omdirigerer mer blod til mage-tarm systemet (Farrell et al., 2001). Det innebærer at det er mindre energi tilgjengelig til andre aktiviteter. I regnbueørret er det blitt vist at den kritiske svømmehastighet blir redusert med 15% etter et måltid (Alsop & Wood,

1997). Ettersom regnbueørret også er en laksefisk med tilsvarende fysiologi, er det rimelig å forvente samme effekt for Atlantisk laks. En gunstig strategi under stormvarsler kan derfor være å redusere eller helt å stoppe utfôringen for å gi fiskene bedre betingelser til å håndtere en periode med utfordrende vannstrøm.

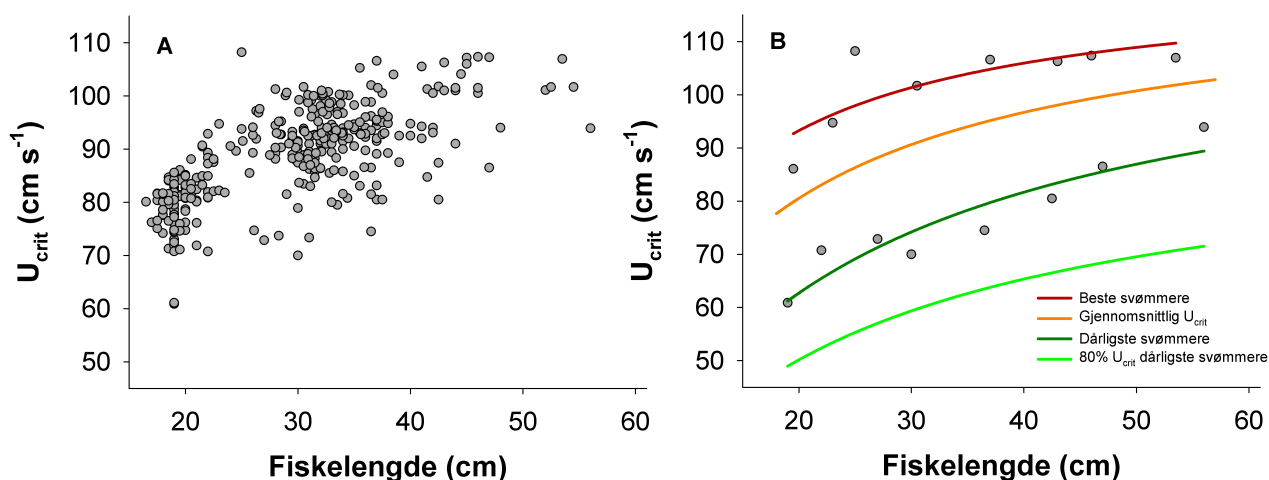
Havbruk til havs må bety konstant høy saltholdighet. For god ordens skyld kan vi nevne at postsmolt Atlantisk laks har samme kritiske svømmehastighet både i ferskvann og saltvann (Hvas et al., 2018a). Dette viser atter en gang at laksen er en meget fleksibel art i forhold til hvilke miljøer den kan trives i.

Det er mulig at genetisk seleksjon kan forbedre svømmekapasiteten hos Atlantisk laks. Effekten forventes imidlertid å være begrenset ettersom Atlantisk laks og fisk generelt viser stor fenotypisk plastisitet. Endringer i miljøet og akklimatisering til disse endringer har derfor oftest meget større betydning enn genetikken (Anttila et al., 2014). En annen mere relevant mulighet vil derfor være kondisjonering til skiftende strømforhold allerede på smolt-stadiet som en strategi for å forberede fisken på et liv under mer eksponerte forhold.

4 - Eksempel på grenseverdier hos Atlantisk laks

I det foregående avsnitt har vi sett at svømmeevnene hos Atlantisk laks blir påvirket av en rekke biologiske og miljømessige faktorer. Dette gjør det komplisert å formulere presise velferdsretningslinjer for hvor sterke vannstrømmer som kan tillates på eksponerte lokaliteter. Dessuten tar vår diskusjon av svømmekapasiteter primært utgangspunkt i den kritiske svømmehastighet. Denne testmetoden, hvor fisken systematisk blir utsatt for gradvis sterkere og sterkere vannstrømmer, er muligvis ikke representativ for de faktiske strømforhold som laks vil oppleve i merder, i forhold til varighet og hvor hurtig vannstrømmen endrer seg. Man må derfor huske på at den kritiske svømmehastighet kun er en indikasjon for hvor raskt Atlantisk laks kan svømme i kortere perioder før de blir fysiologisk utmattet.

I **Figur 4.1** har vi presentert et eksempel på hvordan grenseverdier for maksimale hastigheter av vannstrøm som kan tillates i laksemerder bør defineres. Her er først vist den kritiske svømmehastighet for 343 individuelle Atlantiske laks målt ved 13-14°C plottet mot deres kroppslengde (**Figur 4.1A**). Deretter er regresjonslinjer blitt beregnet for henholdsvis alle fisk samlet og de dårligste og de beste svømmerne, i hvert 5 cm lengde intervall, for å illustrere variasjonen mellom individer (**Figur 4.1B**). For at sikre akseptabel velferd kreves det at alle individuelle fisk i gruppen har mulighet for å trives. Det blir derfor nødvendig å anvende et konservativt estimat for maksimalt tillatte strømshastigheter. I innværende eksempel betyr dette at regresjonslinjen som representerer de dårligste svømmere bør definere grenseverdien for maksimal vannstrøm ved 13-14°C for Atlantisk laks.



Figur 4.1. Kritisk svømmehastighet (U_{crit}) hos Atlantisk laks ved forskjellige fiskelengder, og et eksempel på hvordan grenseverdier kan defineres. Scatter plott for individuelle fisk målt ved 13-14°C (A). Regresjonslinjer som representerer gjennomsnitt (oransje), de beste (rød), de dårligste (mørkegrønn), og 80% verdien av de dårligste svømmere som et konservativt estimat for sustained svømmekapasitet (lysegrønn) (B). De grå punkter i B representerer henholdsvis de beste og dårligste fisk fra A. Ettersom all fisk i oppdrettssituasjonen bør sikres akseptabel velferd, må grenseverdiene for maksimal tillatt strømstyrke ta hensyn til de svakest svømmere. Derfor vil de anbefalte grenseverdier som funksjon av fiskelengde være henholdsvis den mørkegrønne linje for korttids eksponering (minutter) og den lysegrønne for langtids eksponering (timer). Data er modifisert fra Remen et al. (2016), Hvas et al. (2016, 2017a, 2017b, 2018a) og Hvas & Oppedal (2017).

Ettersom den kritiske svømmehastighet svarer til svømmehastigheter som kun kan opprettholdes i kort tid (minutter), og ettersom stormvær kan vare i mange timer, vil det i mange tilfeller være bedre og bruke den vedvarende, *sustained*, svømmekapasitet som grenseverdi. Det er blitt demonstrert at Atlantisk laks kan svømme i minimum 4 timer ved hastigheter tilsvarende 80% av deres kritiske svømmehastighet (Hvas & Oppedal, 2017). Basert på dette har vi beregnet enda en regresjonslinje i **Figur 4.1B**, som viser den estimerte vedvarende svømmekapasitet for fiskene med

den laveste svømmekapasitet. Denne regresjonslinjen representerer dermed et konservativt estimat for den maksimale hastigheten på vannstrøm som kan tillates i eksponerte laksemerder over lengre perioder (timer), og som da tilsvarer den anbefalte grenseverdi under sådanne forhold.

Ser man på mer kroniske eksponeringsforhold (dager eller uker) blir grenseverdiene for vannstrømstyrken enda lavere enn det som anbefales i **Figur 4.1**. Dette skyldes delvis at vekstpotensialet blir redusert hvis en stor del av den aerobe kapasitet hele tiden må benyttes til vedvarende svømming (Solstorm et al., 2015). Man kan også argumentere for at velferden også blir forringet, hvis vannstrømmen overstiger den frivillig foretrukne svømmehastighet hos laks, ettersom den normale sirkulære stimstruktur da oppløses og fiskene tvinges til at stå på strømmen (**Figur 2.1**; **Figur 2.5**; Johansson et al., 2014; Hvas et al., 2017b). Dersom laksen er tvunget til at svømme på hastigheter diktert av miljøet fremfor dens egne foretrukne svømmehastighet, blir en av de fem friheter ikke overholdt, nemlig friheten til å utøve normal adferd (Brambell, 1965; Dyrevelferdsloven, 2009). Ved å rutinemessig observere stimstrukturen i laksemerkene, bør man få en god indikasjon på om strømforholdene over tid muligens er for høye. Dersom det oppstår lange perioder hvor laksen ikke viser sirkulær stimstruktur eller tilsvarende nivå på svømmehastigheter, kan man vurdere at vannstrømmen sannsynligvis er for høy.

Som tidligere diskutert kan beregning av minimum brutto *cost of transport* anvendes som en indikator for laksens foretrukne svømmehastighet (**Figur 2.6**; Hvas & Oppedal, 2017; Hvas et al., 2017b). Denne hastighet tilsvarer den optimale svømmehastighet i forhold til energiforbruket, og har vist seg å passe godt med observerte svømmehastigheter hos migrerende fisk, samt den typiske observerte svømmehastighet hos laks i oppdrettsanlegg når vannstrømmen er lav (Weihs, 1973; Drenner et al., 2012; Hvas et al., 2017b). Minimum brutto *cost of transport* kan derfor benyttes til å forutsi ved hvilke vannstrømhastigheter den sirkulære stimstruktur blir brutt opp, ettersom laksen ikke vil prioritere å svømme i sirkel, hvis den da må svømme hurtigere enn denne hastighet.

5 - Rensefisk

5.1 - Biologisk bekjempelse av lakselus gir nye etiske utfordringer.

Lakselus er per i dag den største biologiske utfordringen for økt oppdrett av Atlantisk laks i Norge. I dag kontrolleres lusen hovedsakelig ved å benytte termiske, mekaniske og kjemiske behandlingsmetoder (Overton et al., 2018). Nye oppdrettskonsepter blir dessuten utviklet på løpende bånd, blant annet hvor man forsøker at minimere sjansen for lusepåslag ved begrense laksens adgang til de øverste vannmasser, hvor de infesterende lakseluslarvene holder til (Stien et al., 2018; Wright et al., 2018).

En annen strategi i kampen mot lakselusen som er blitt meget populær i de senere år er bruk av rensefisk som en biologisk kontrollmetode i laksemerdene. Rensefiskene spiser lus av laksen og regnes for å være mer kostnadseffektivt og mindre skadelige for laksen sammenlignet med en rekke andre behandlingsmetoder (Leclercq et al., 2014; Liu & Bjelland, 2014; Imsland et al., 2014; 2018).

En rekke arter blir brukt til rensefisk i norsk lakseoppdrett: Berggyllt *Labrus bergylta* (Ascanius 1767), bergnebb *Ctenolabrus rupestris* (L. 1758), grønngyllt *Symphodus melops* (L. 1758), gressgyllt *Centrolabrus exoletus* (L. 1758) og rognkjeks *Cyclopterus lumpus* (L. 1758) (Norwegian Directorate of Fisheries, 2018). Av disse er rognkjeks den mest populære arten, fordi den er enkel å produsere i oppdrett, og fordi den er aktiv om vinteren i motsetning til de forskjellige arter av leppefisk, som blir inaktive ved lave temperaturer, har langsommere vekst, og er vanskeligere å produsere i oppdrett (Powell et al., 2017; Yuen et al., 2019).

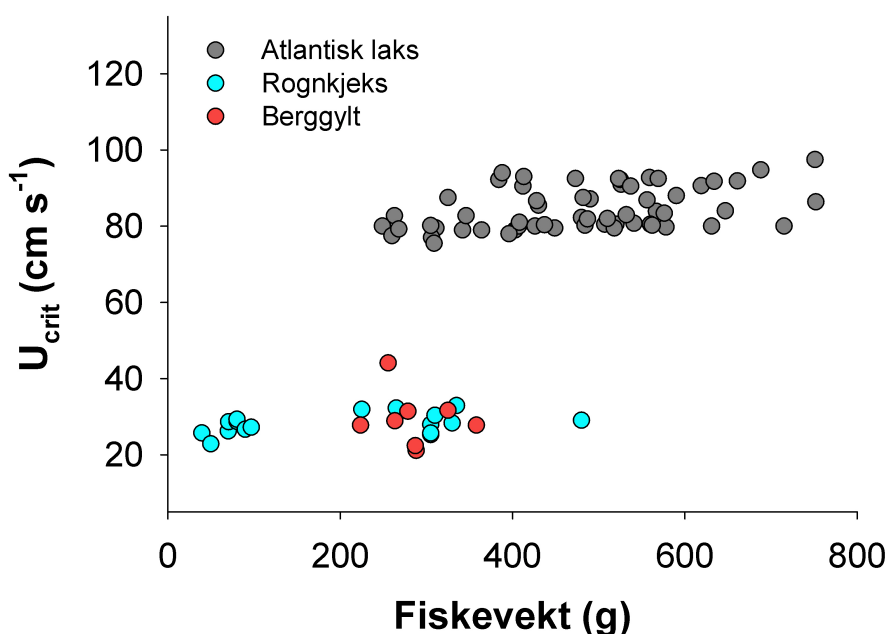
Antall rensefisk som er satt ut i norske laksemerder har økt dramatisk fra 1.7 millioner fisk i 2008 til over 50 millioner fisk i 2017 (Blanco Gonzales & de Boer, 2017; Norwegian Directorate of Fisheries, 2018). Det er her viktig å bemerke, at bruken av biologiske bekjempelsesmidler mot skadedyr inntil videre er forholdsvis nytt i akvakultur (Powell et al., 2017; Vaughan et al., 2018), mens det er mer alminnelig og veletablert innenfor landbruk (Paulitz and Bélanger, 2001; Sharma et al., 2009). Vi kan derfor lære meget av å se på generelle erfaringer fra landbruk i forhold til hva som kreves, hvis biologisk bekjempelse skal virke effektivt. For eksempel er det ytterst viktig at de biologiske agenter (rensefisk) er veltilpasset til det miljø som vertsorganismen (laksen) oppholder seg i (Barratt et al., 2007). Det finnes således mange eksempler fra landbruk, som viser at biologiske kontrollmidler ikke virker hvis deres miljøpreferanser er meget ulike i forhold til vertsorganismen (Crawley, 1986; Cartwright, 1995; Byrne et al., 2002). Dette er viktig å huske når vidt forskjellige fiskearter holdes i laksemerder, som kan ha meget varierende miljøforhold (Oppedal et al., 2011; Yuen et al., 2019). Eksempelvis er det nylig blitt demonstrert at rognkjeks, berggyllt og Atlantisk laks har forskjellige termiske nisjer og temperaturløyper. Rognkjeks er en kaldtvannsart, som får problemer i temperaturer over 15°C (Hvas et al., 2018b), mens berggyllt opprinner fra et mildere klima, og trives fint på temperaturer over 25°C, som er en dødelig temperatur for Atlantisk laks (Hvas et al., 2017c; Yuen et al., 2019).

I forhold til fiskevelferd er det derfor uheldig at vår viten om de fundamentale miljøpreferanser for de ulike arter av rensefisk har vært og er delvis begrenset. Dødelighet av rensefisk i lakseoppdrett er høy, noe som har ført til etiske bekymringer fra forbrukere og NGO'er (e.g. kyst.no, 2018). Deler av de høye dødelighetsrater kan tyde på at rensefiskene ikke er i stand til å klare seg fysiologisk i noen av de miljøforhold som de opplever i laksemerdene.

Det er en unik etisk problemstilling ved bruk av rensefisk i lakseoppdrett ettersom det på nåværende tidspunkt er det eneste eksempel på at vertebrater blir brukt til biologisk bekjempelse. Nettopp fordi rensefiskene er vertebrater, har de status som bevisste organismer, og er derfor beskyttet av de samme dyrevelferdsregler i Norge, som også gjelder for Atlantisk laks (Dyrevelferdsloven, 2009). Dette betyr at organismer med kognitiv kapasitet til å føle ubehag og stress blir utnyttet i storskala til å redusere parasitnivået hos Atlantisk laks. I tillegg kan det bemerkes at rensefiskene ikke har kommersiell verdi som matvare, og at deres anvendelse oftest ikke er effektiv nok til å unngå alle andre behandlingsmetoder mot lakselus. Av hensyn til dyrevelferd er det derfor viktig å ha en kunnskapsbasert diskusjon om hvorvidt bruken av rensefisk er etisk forsvarlig, samtidig med at problemet med lakselus fortsetter å være industriens største utfordring.

5.2 - Svømmekapasitet hos rensefisk.

I forhold til bruk av rensefisk på eksponerte lokaliteter er det på samme måte som for laksen nødvendig at toleransegrenser for sterk vannstrøm blir undersøkt. Svømmekapasitet og svømmeadfærd er så langt kun blitt studert i rognkjeks og berggyllt (Hvas et al., 2018b; Yuen et al., 2019). I Figur 5.1 er en sammenligning av den kritiske svømmehastighet som funksjon av fiskevekt vist for Atlantisk laks, rognkjeks og berggyllt. Testtemperaturen for Atlantisk laks og rognkjeks var her henholdsvis 8 og 9°C, som gir en redelig sammenligning mellom disse to arter. For berggyllt var testtemperaturen 25°C, som skyldes at det ikke var mulig å stimulere denne arten til å svømme kontinuerlig ved lavere temperaturer. Ved 5 til 20°C var berggyllten veldig lite aktiv. Det fremgår klart og tydelig av Figur 5.1 at Atlantisk laks har en meget bedre svømmekapasitet sammenlignet med både rognkjeks og berggyllt.



Figur 5.1. Den kritiske svømmehastighet (U_{crit}) hos Atlantisk laks, rognkjeks og berggyllt. Data fra laks og rognkjeks ble målt ved henholdsvis 8°C og 9°C. Data for berggyllt ble målt ved 25°C, da det ikke var mulig å stimulere kontinuerlig svømmeadfærd ved lavere temperaturer for denne arten. Det ses tydelig på figuren at Atlantisk laks har en langt bedre svømmekapasitet sammenlignet med begge rensefisk-artene. Denne forskjellen blir forsterket ytterligere av at laksen i praksis er meget større enn rensefiskene i merdene. Modifisert fra Hvas et al. (2017c, 2018b) og Yuen et al. (2019).

Det faktum at den kritiske svømmehastighet var lav hos rognkjeks, er ikke en stor overraskelse på grunn av dens runde kroppsform og en begrenset halemuskulatur (Hvas et al., 2018b). Denne arten er med andre ord tydeligvis ikke bygget for å kunne svømme hurtig i lengre perioder. Rognkjeks har en sugekopp på undersiden og kan sette seg fast på overflater. I teorien kunne man derfor forestille seg at denne egenskapen kan utnyttes som en sikring i sterk vannstrøm. På eksponerte lokaliteter kunne rognkjeks bare sette seg fast og vente på roligere forhold i perioder når strømstyrken blir for høy. Men dessverre er ikke dette tilfelle i praksis. For det første er der en øvre grense for hvor sterke strømforhold rognkjeks klarer å holde seg fast i, som er omtrent på nivå med den kritiske svømmehastighet for Atlantisk laks (Hvas et al., 2018b). For det andre forstår rognkjeks ikke alvorret i den sterke vannstrømmen, og vil typisk kun velge og henge seg fast i kortere perioder (5-10 minutter) ved moderate vannstrømmer, som da overstiger dens kritiske svømmehastighet (Hvas et al., 2018b). Det kan derfor konkluderes med at egenskapen med å kunne holde seg fast til overflater, først og fremst brukes til å spare energi i perioder hvor rognkjeks ikke er på utkikk etter

mat (Killen et al., 2007; Hvas et al., 2018b). Dette betyr at hvis vannstrømmen i merden overstiger rognkjeksens svømmekapasitet, vil den bli utmattet, og til sist bli fanget på notveggen. Et eksempel på dette fra en anonym oppdrettslokalitet er vist i Figur 5.2.

Berggylt og andre leppefisk er *labriforme* svømmere. Dette betyr at de primært bruker deres bryst (pektorale) finner til å skape fremdrift. Denne svømmestilen er velegnet til presise bevegelser og manøvrering i kystnære områder med varierende bunnforhold og tareskog, men dårlig egnet til å svømme hurtig over lengre tid (Webb, 1984; Walker & Westneat, 1997; 2002).

Oppsummert, grunnet artsspesifikke tilpasninger er både rognkjeks og leppefisk ikke i stand til å svømme så hurtig som Atlantisk laks. Denne forskjellen blir i praksis forsterket ytterligere av at laksen i oppdrettssituasjonen oftest vil være flere ganger større enn artene av rensefisk. Det er altså derfor langt mere sannsynlig at rensefisk-arter vil få problemer på lokaliteter som er utsatt for sterk vannstrøm.



Figur 5.2. Atlantisk laks og rognkjeks i merd med moderat vannstrøm. Laksen er ikke utfordret, mens rognkjeks er blitt ført av strømmen helt tilbake på notveggen hvor den ikke klarer å flytte seg. Dette illustrerer i praksis den dramatiske forskjell i svømmekapasitet mellom disse arter som her uheldigvis resulterer i en forringet velferd for rognkjeks. Lokaliteten er anonym.

6 - Hvordan er strømforholdene på eksponerte lokaliteter?

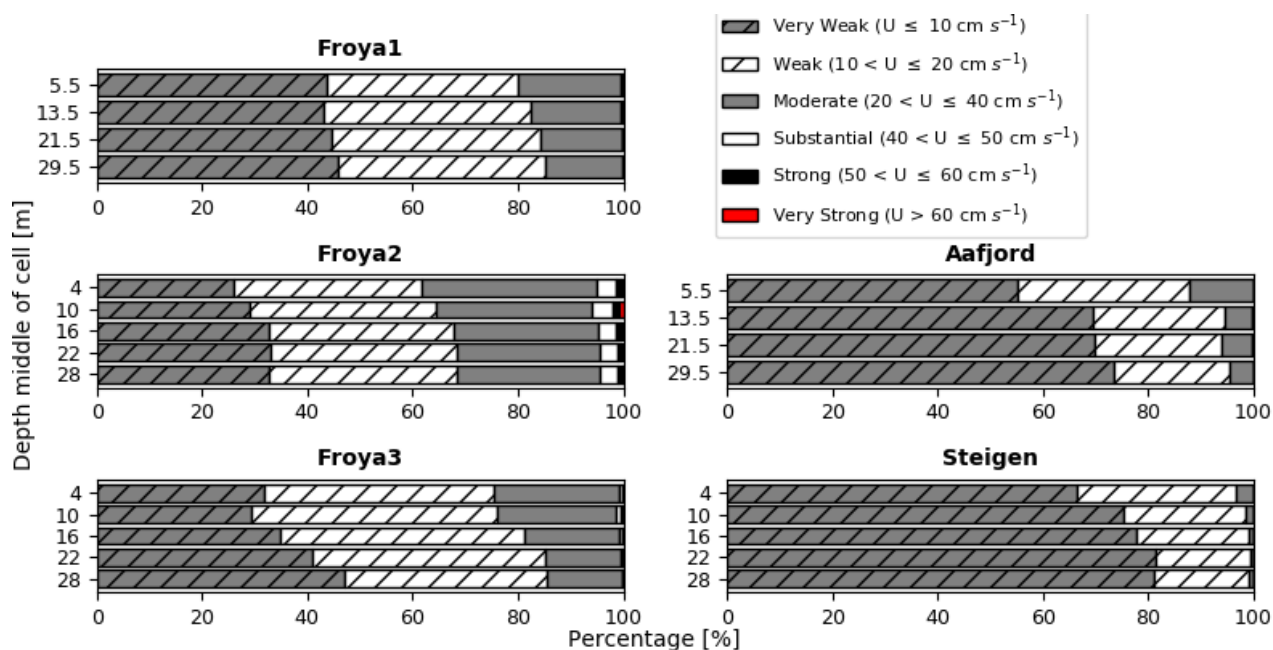
Opp til nå er svømmeevnen og svømmeadferden hos Atlantisk laks, rognkjeks og berggyllt beskrevet for å gi et nyansert perspektiv på hvor sterke vannstrømmer som kan tillates på eksponerte lokaliteter, hvis god velferd skal sikres. Et viktig spørsmål som mangler å bli besvart er: Hvordan er de faktiske strømforhold på lokaliteter som regnes for eksponerte, og basert på den kunnskap vi har presentert her, er det overhodet mulig å oppdrette laks i sådanne omgivelser?

6.1 - Eksempler på vannstrøm fra litteratur

I en feltstudie gjennomført ved ett eksponert oppdrettsanlegg på Færøyene over 3 dager i februar 2012 ble det målt vannstrømmer på opptil 40 cm s^{-1} inne i midten av merden, mens referansemålinger i det omgivende havmiljø viste vannstrømmer på opptil 70 cm s^{-1} (Johansson et al., 2014). Vannstrømstyrken var her kraftig nok til å i perioder bryte den normale sirkulære stimstrukturen og tvinge laksen til å stå på strømmen (**Figur 2.1**).

Ved et annet oppdrettsanlegg på Færøyene ble det inne i merdene målt vannstrømmer på opptil 60 cm s^{-1} . Dette var over en lengre periode på 3 uker med vedvarende kraftfullt stormvær i desember 2016 og januar 2017. Uheldigvis forårsaket disse forhold massedødelighet, og de resterende fisk var i så dårlig forfatning, at det ble besluttet å avslutte produksjonen. Det er verdt å bemerke at selve oppdrettsanlegget klarte seg fint under stormen (Intrafish, 2017), og at den direkte årsak til dødeligheten ikke er kjent.

I et nylig publisert studie ble strømdata samlet inn med akustiske Doppler strømprofilerende målere ved fem eksponerte lokaliteter langs den norske kyst over en periode på minimum 5 måneder (Jónsdóttir et al., 2019). Ved den mest eksponerte lokaliteten som ble undersøkt var den høyeste strømhastigheten på 113 cm s^{-1} , og det ble observert perioder på opptil 5 timer med vedvarende havstrømmer på over 60 cm s^{-1} . For å gi et visuelt overblikk over den tidsmessige fordeling av forskjellige strømsstyrke nivåer basert på den forventede belastning på laksen har vi gjengitt en figur fra dette studie (**Figur 6.1** fra Jónsdóttir et al., 2019). På figuren ses det, at havstrømmene var under 20 cm s^{-1} for det meste av tiden ved alle de undersøkte områder, som igjen ikke påvirker fiskene negativt. Ved de mer eksponerte områder ble det repetitivt observert havstrømmer på mellom 20 og 40 cm s^{-1} i en betydelig del av tiden. Dette nivået vil gi akutte utfordringer for rensefisk (**Figur 5.1**), men forventes å være under den grenseverdi som bryter opp den frivillige sirkulære stimstruktur hos Atlantisk laks. Perioder med havstrømmer som nærmet seg den kritiske svømmehastighet for Atlantisk laks (over 60 cm s^{-1}), var forholdsvis sjeldne, og ble primært målt på en av de fem lokaliteter, som var mest eksponert (Jónsdóttir et al., 2019).



Figur 6.1. Distribusjon av strømforholdsklassifiseringer ved fem eksponerte akvakultur lokaliteter langs den norske kysten. Strømdata ble innsamlet med akustiske Doppler strømprofilerende målere over minst 5 måneder, inklusiv en vinter. Deretter ble strømdata fordelt i kategorier basert på den forventede effekt på laksens svømmeadfærd. Hvert panel representerer en lokalitet og dens tilhørende prosentmessige varighet av hver strømklasse (se figur) ved representative dybdeintervaller. Figuren er lånt fra Jónsdóttir et al. (2019).

6.2 - Damping og opplevd vannstrøm

Det skal nevnes at havstrømsdata fra Jónsdóttir et al. (2019) ble målt utenfor merdene. En betydelig damping i strømstyrke forventes inne i merdene på grunn av notveggen. Eksakt damping av notvegg avhenger blant annet av notens maskestørrelse, trådtykkelse og eventuell begroing, og reduksjoner på >15% kan forventes av en ren notvegg alene (Klebert et al., 2013). Ytterligere reduksjoner i vannstrøm vil forekomme dersom nøtene deformeres, noe som vanligvis observeres i økende grad med økt vannstrøm (Gansel et al., 2018). I tillegg vil de fisk som befinner seg bakerst i stimen sannsynligvis oppleve enda lavere vannstrøm (Johansson et al., 2014; Hvas et al., 2017c). Dette betyr at de strømforhold oppdrettsfisken faktisk opplever som regel vil være lavere enn hva som eksempelvis er rapportert i Jónsdóttir et al. (2019) og andre lignende oseanografiske studier. I dag måles vannstrøm på lokaliteter før de tas i bruk og disse målingene vil dermed ligge noe høyere enn hva fisken faktisk kommer til å oppleve.

Det er dessuten store muligheter i fremtiden å designe teknologiske løsninger som vil kunne hjelpe med å dempe vannstrømmen gjennom havmerdene enda mer. Disse kan være statiske eller dynamiske. Et eksempel er bruk av skjørt som reduserer vannstrømmen betydelig ved at vannet heller går rundt merden eller under skjørtekanten (Frank et al., 2013). En rekke av dagens innvilgete utviklingskonsesjoner med tilhørende teknologi benytter lignende prinsipp hvor deler av merden lukkes eller delvis lukkes, spesielt i overflatelaget. Andre benytter seg av nedsenkning av hele merden, og disse kan da unngå høy overflatestrøm.

7 - Bølger

En havbølge er en overflatebevegelse som opptrer i det øverste laget i havet og brer seg som en bølge. Havbølger skyldes vanligvis vinder og kan reise store avstander før de slår mot land. De kan variere i størrelse fra små krusninger til flere titalls meter høye. Det er lite bevegelser av individuelle vannpartikler i bølgeretningen til tross for den store energimengden og kraften den dytter forover med. I stedet beveger de seg i hovedsak i ellipser. Når havdypet er større enn bølgelengden, vil de enkelte vannpartiklene i bølgen tilnærmet bevege seg i sirkler. Disse sirklenes radius avtar raskt nedover i dypet. I bølgetoppen og i dypet under den vil vannet bevege seg horisontalt og i samme retning som bølgen. I bølgedalen og i dypet under den vil vannet bevege seg horisontalt og i motsatt retning. Mellom bølgetopp og bølgedal vil vannet bevege seg vertikalt, opp framfor toppen og ned bakenfor toppen, sett i bølgeretningen. Denne sirkelbevegelsen er ikke helt uten framdrift, fordi vannpartiklene har litt større fart framover i bølgetoppen enn de har bakover i bølgedalen.

Merdstrukturen fra topp til bunn følger bølgene, og hvordan bølgekraften påvirker fisken inne i merdene har blitt viet lite vitenskapelig oppmerksomhet. Bildet (Figur 7.1) viser en moderat bølgeeksponert oppdrettslokalitet på Færøyene.



Figur 7.1. Oppdrettsanlegg i moderate bølger. Lånt fra master-avhandling til Signar Pæturssonur Dam (2015).

Sentrale spørsmål er hvor vidt fisken som utsettes for kraftige bølger beholder tilstrekkelig atferdsmessig kontroll til å unngå kollisjoner med hverandre og merdstrukturen/noten, og hvor mye energi fisken benytter på ulike atferdsstrategier under slike forhold. Et masterstudium som omhandler atferd ved en bølge-eksponert lokalitet på Færøyene (Dam, 2015) er oss bekjent eneste tilgjengelige litteratur på emnet. Et av hovedfunnene til Dam (2015) er en indikasjon på at stimstrukturen brytes opp av sterke bølger (signifikant bølgehøyde $\sim 2\text{--}2,5$ m, bølgeperiode $\sim 11,5\text{--}16,2$ s, vertikal bevegelse av not $\sim 0,25\text{--}0,8$ m, horisontal vannstrømstyrke < 10 cm s⁻¹). Laksen vekslet mellom å svømme i sirkulær stim og ustrukturert, hvor stimatferd var tidsmessig den dominerende gruppeatferden. Bølgenes vertikale vannbevegelse ble i perioder målt til å overstige $0,8$ m s⁻¹ ned til 5 m dybde, og en generell observasjon var at fisken

viste unnvikelse av overflaten om dagen (Dam, 2015), men at vi ikke vet hva laksen gjør i den mørke natten. Generelt vet vi at laks i merder trekker mot overflaten om natten så sant det ikke medfører ugunstige temperaturforhold sammenlignet med større dyp (Oppedal et al., 2011). En rekke lokaliteter på Færøyene er svært eksponert for bølger, hvor signifikant bølgehøyde er målt opp til 5-6 m (Øystein Patursson, Fiskaaling, Færøyene, pers. kom.).

Operasjonelt sett kan bølger være utfordrende, hvor det for eksempel ikke kan være forsvarlig å fange fisk for inspeksjon over lengre tidsrom med dårlig vær (Dam, 2015). Annen håndtering som trenging, avlusning, utsett og levering vil da også være påvirket. Det er eksempelvis rapportert høye stressnivåer ved lossing til merd og høy dødelighet første måned i sjø ble knyttet til en brønnbåt-transport i bølger med 3 til 5,5 m høyde (Iversen et al., 2005). Enkle spørsmål som hvordan laksen takler å spise pellet under turbulente forhold er ikke studert.

Mer dedikert forskning er nødvendig for å ytterligere forstå laksens atferds-strategier, risiko for fysisk skade, fysiologiske konsekvenser og effekter på energiforbruk og fôrintak ved bølger. Samspillende effekter mellom bølger og vannstrømstyrke vil også være sentralt for å oppnå en helhetlig forståelse for laksens mestringsevner i merder til havs.

8 - Konklusjon

Ut fra de nåværende tilgjengelige forskningsresultater vurderes det som gode muligheter for ansvarlig lakseoppdrett på mer eksponerte lokaliteter. Rensefisk bør imidlertid kun benyttes i områder og oppdrettsmiljø som gir beskyttelse mot ekstrem vannstrøm. Utviklingen innenfor eksponert lakseoppdrett i de kommende år, vil medføre at flere og flere nye avanserte oppdrettskonsepter og teknologiske løsninger blir introdusert. Men det er viktig å ikke glemme, at for å oppdrette Atlantisk laks eller andre arter i nye og mer ekstreme omgivelser, er det helt nødvendig å ta hensyn til biologien. Fisk har klare målbare fysiologiske grenser for hva de kan tåle, som definerer hvilke oppdrettsmiljøer som er forsvarlige i henhold til krav til god fiskevelferd og gjeldende regelverk. Vi håper derfor at denne rapport vil gjøre det mulig å implementere relevante grenseverdier for eksponerte lokaliteter basert på hensyn til fiskens velferd.

9 - Referanser

- Aarre, E. (2017). Miljøproblemer hindrer vekst i oppdrettsnæringen. *Aftenposten* 7. mai. 2017.
- Abolofia, J., Asche, F. & Wilen, J. (2017). The cost of lice: quantifying the impacts of parasitic sea lice on farmed salmon. *Marine Resource Economics* **32**(3), 329-349.
- Alsop, D.H. & Wood, C.M. (1997). The Interactive effects of feeding and exercise on oxygen consumption, swimming performance and protein usage in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Experimental Biology* **200**, 2337–2346.
- Anttila, K., Couturier, C. S., Øverli, Ø., Johnsen, A., Marthinsen, G., Nilsson, G. E. & Farrell, A. P. (2014). Atlantic salmon show capability for cardiac acclimation to warm temperatures. *Nature Communications* **5**, 4252.
- Barratt, B., Berndt, L., Dodd, S., Ferguson, C., Hill, R., Kean, J., Teulon, D. & Withers, T. (2007). Selecting biological control agents. [online] BIREA. Available at: <http://www.b3nz.org/birea/>
- Beamish, F. W. H. (1978). Swimming capacity. In: Hoar WS, Randall DJ (eds) *Fish physiology*. Academic Press, New York, NY, p 101–187.
- Bjelland, H., Føre, M., Lader, P., Kristiansen, D., Holmen, I.M., Fredheim, A., Grøtli, E.I., Fathi, D.E., Oppedal, F., Utne, I.B. & Schjølberg, I., (2016). Exposed aquaculture in Norway Technologies for robust operations in rough conditions. Proceedings from OCEANS' 15 MTS/IEEE, Washington, USA, 19–22 October 2015, pp. 1–10.
- Black, E. C. (1958). Hyperactivity as a lethal factor in fish. *J. Fish. Res. Bd Can.* **15**, 245-251.
- Blanco Gonzalez, E. & de Boer, F. (2017). The development of the Norwegian wrasse fishery and the use of wrasses as cleaner fish in the salmon aquaculture industry. *Fisheries Science* **83**(5), 661-670.
- Brambell, R. (1965). Report of the Technical Committee to Enquire Into the Welfare of Animals Kept Under Intensive Livestock Husbandry Systems. Cambridge. 92 pp.
- Branson, E. (2008). *Fish Welfare*. Oxford: Blackwell Publishing.
- Brett, J. R. (1964). The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J Fish Res Board Can* **21**, 1183–1226.
- Bui, S., Dempster, T., Remen, M., Oppedal, F. (2016). Effect of ectoparasite infestation density and life-history stages on the swimming performance of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquacult Environ Interact* **8**, 387-395.
- Burgetz, I. J., Rojas-Vargas, A., Hinch, S.G. & Randall, D. J. (1998). Initial recruitment of anaerobic metabolism during submaximal swimming in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Experimental Biology* **201**, 2711–2721.
- Byrne, M., Currin, S. & Hill, M. (2002). The influence of climate on the establishment and success of the biocontrol agent *Gratiana spadicea*, released on *Solanum sisymbriifolium* in South Africa. *Biological Control*, **24**(2), pp.128-134.
- Cartwright, D. (1995). Optimization of biological control of Rhizoctonia stem rot of poinsettia by *Paecilomyces lilacinus* and *Pseudomonas cepacia*. *Plant Disease* **79**(3), 301-308.
- Costello, M. (2006). Ecology of sea lice parasitic on farmed and wild fish. *Trends in Parasitology* **22**(10), 475-483.
- Crawley, M. (1986). The population biology of invaders. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **314**(1167), pp.711-731.

- Dam, P. S. (2015). A study on Atlantic salmon (*Salmo salar*) in aquaculture: Moving into exposed waters, the effect of waves on behaviour and growth. Master thesis. University of Copenhagen. Denmark.
- Drenner, S.M., Clark, T.D., Whitney, C.K., Martins, E.G., Cooke, S.J., et al. (2012). A synthesis of tagging studies examining the behaviour and survival of anadromous salmonids in marine environments. *PLoS One* **7** (3), e31311.
- Dyrevelferdsloven (2009). Lov om dyrevelferd. LOV-2009-09-19-97.
- Evans, D. H., Piermarini, P. M. & Choe, K. P. (2005). The multifunctional fish gill: dominant site of gas exchange, osmoregulation, acid-base regulation, and excretion of nitrogenous waste. *Physiol Rev* **85**, 97–177.
- FAO. (2011). Global Aquaculture Production. Fishery Statistical Collections. Rome.
- FAO. 2016. The State of World Fisheries and Aquaculture 2016. Contributing to food security and nutrition for all. Rome. 200 pp.
- FAO. 2018. The State of World Fisheries and Aquaculture 2018 - Meeting the sustainable development goals. Rome. Licence: CC BY-NC-SA 3.0 IGO.
- FAO. (2019). Species Fact Sheets: *Salmo salar* (Linnaeus, 1758). Rome.
- Farrell, A. P., Thorarensen, H., Axelsson, M., Crockerd, C. E., Gamperl, A. K. & Cech, J. J. (2001). Gut blood flow in fish during exercise and severe hypercapnia. *Comp. Biochem. Physiol. A* **128**, 549–561.
- Farrell, A. P. (2002). Cardiorespiratory performance in salmonids during exercise at high temperature: insights into cardiovascular design limitations in fishes. *Comp. Biochem. Physiol. A* **132**, 797-810.
- Frank, K., Gansel, L.C., Lien, A.M., Birkevold, J., 2013. Effects of a shielding skirt for prevention of sea lice on the flow past stocked salmon fish cages. *J. Offshore Mech. Arct. Eng.* **137** OMAE-13-1062; doi: 10.1115/1.402826
- Fredheim, A. & Langan, R. (2009). Advances in technology for off-shore and open ocean finfish aquaculture. In: Burnell, G., Allan, G. (Eds.), *New Technologies in Aquaculture: Improving Production Efficiency, Quality and Environmental Management*. Woodhead Publishing in Food Science, Technology and Nutrition, pp. 914–944.
- Fry, F. E. J. (1971). The effect of environmental factors on the physiology of fish. In Hoar, W. S., Randall, D. J. (eds). *Fish Physiology*, **6**. Academic Press, New York. 1–98.
- Gansel, L. C., Oppedal, F., Birkevold, J. & Tuene, S. (2018). Drag forces and deformation of aquaculture cages—Full-scale towing tests in the field. *Aquaculture Engineering* **81**, 46-56.
- Gentry, R. R., Froehlich, H. E., Grimm, D., Kareiva, P., Parke, M., Rus,t M., et al. (2017). Mapping the global potential for marine aquaculture. *Nat. Ecol. Evol.* **1**, 1317-1324.
- Glover, K. A., Solberg, M. F., McGinnity, P., Hindar, K., Verspoor, E., Coulson, M. W., Hansen, M. M., Hitoshi, A., Skaala, Ø. & Svåsand, T. (2017). Half a century of genetic interaction between farmed and wild Atlantic salmon: Status of knowledge and unanswered questions. *Fish and Fisheries* **18**, 890–927.
- Grefsrud, E.S., Glover, K., Grøsvik, B.E., Husa, V., Karlsen, Ø., Kristiansen, T., Kvamme, B.O., Mortensen, S., Samuelson, O.B., Stien, L.H., Svåsand, T., (red.), 2018. Risikorapport for norsk fiskeoppdrett. Fisken og Havet, særnummer 1-2018, 184s.
- Grimnes, A., Jakobsen, P.J. (1996). The physiological effects of salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) infection on post smolts of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J Fish Biol* **48**: 1179–1194.
- Hamre, K., Sissener, N. H., Lock, E., Olsvik, P. A., Espe, M., Torstensen, B. E., Silva, J., Johansen, J., Waagbø, R. & Hemre, G. (2016). Antioxidant nutrition in Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr and post-smolt, fed diets with

high inclusion of plant ingredients and graded levels of micronutrients and selected amino acids. *PeerJ* **4**:e2688.

Heen, K., Monahan, R. L., Utter, F. (1993). *Salmon Aquaculture*. Halstead Press.

Henry, M. A., Gasco, L., Piccolo, G. & Fountoulaki, E. (2015). Review on the use of insects in the diet of farmed fish: Past and future. *Animal Feed Science and Technology* **203**, 1-22.

Holmer, M. (2010). Environmental issues of fish farming in offshore waters: perspectives, concerns and research needs. *Aquaculture Environment Interactions* **1**, 57–70.

Hvas, M. & Oppedal, F. (2017). Sustained swimming capacity of Atlantic salmon. *Aquaculture Environment Interaction* **9**, 361-369.

Hvas, M., Karlsbakk, E., Mæhle, S., Wright, D. & Oppedal, F. (2017a). The gill parasite *Paramoeba perurans* compromises aerobic scope, swimming capacity and ion balance in Atlantic salmon. *Conservation physiology* **5**, cox066.

Hvas, M., Folkedal, O., Solstorm, D., Vågseth, T., Fosse, J. O., Gansel, L. C. & Oppedal, F. (2017b). Assessing swimming capacity and schooling behaviour in farmed Atlantic salmon *Salmo salar* with experimental push-cages. *Aquaculture* **473**, 423–429.

Hvas, M., Folkedal, O., Imsland, A & Oppedal, F. (2017c). The effect of thermal acclimation on aerobic scope and critical swimming speed in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Journal of Experimental Biology* **220**, 2757-2764.

Hvas, M., Nilsen, T. O. & Oppedal, F. (2018a). Oxygen uptake and osmotic balance of Atlantic salmon in relation to exercise and salinity acclimation. *Frontiers in Marine Science* **5**, 368.

Hvas, M., Folkedal, O., Imsland, A. & Oppedal, F. (2018b). Metabolic rates, swimming capabilities, thermal niche and stress response of the lumpfish, *Cyclopterus lumpus*. *Biology Open* **7**, bio036079.

Imsland, A. K., Reynolds, P., Eliassen, G., Hangstad, T. A., Foss, A., Vikingstad, A. & Elvegård, T. A. (2014). The use of lumpfish (*Cyclopterus lumpus* L.) to control sea lice (*Lepeophtheirus salmonis* Krøyer) infestations in intensively farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture* **424**, 18-23.

Imsland, A., Hanssen, A., Nytrø, A., Reynolds, P., Jonassen, T., Hangstad, T., Elvegård, T., Urskog, T. & Mikalsen, B. (2018). It works! Lumpfish can significantly lower sea lice infestation in large-scale salmon farming. *Biology Open* **7**(9), p.bio036301

Intrafish (2017). Anlegget tålte orkanerne, men fisken måtte slaktes.

<https://www.intravish.no/nyheter/1206781/anlegget-taalte-orkanene-men-fisken-maatte-slakte>

Iversen, M., Finstad, B., McKinley, R. S., Eliassen, R. A., Carlsen, K. T., Evjen, T. (2005). Stress responses in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts during commercial well boat transports, and effect on survival after transfer to sea. *Aquaculture* **243**, 373-382.

Johansson, D., Laursen, F., Fernö, A., Fosseidengen, J.E., Klebert, P., Stien, L.H., Vågseth, T. & Oppedal, F. (2014). The interaction between water currents and salmon swimming behaviour in sea cages. *PLoS One* **9**, e97635.

Jónsdóttir, H., Bron, J.E., Wootten, R., Turnbull, J.F. (1992). The histopathology associated with the pre-adult and adult stages of *Lepeophtheirus salmonis* on the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *J Fish Dis* **15**: 521–527

Jones, D. R. (1982). Anaerobic exercise in teleost fish. *Canadian Journal of Zoology* **60**, 1131– 1134

Jónsdóttir, K. E., Hvas, M., Alfredsen, J. A., Føre, M., Alver, M. O., Bjelland, H. V. & Oppedal, F. (2019). Fish

welfare based classification method of ocean current speeds at aquaculture sites. *Aquaculture Environment Interaction* **11**, 249-261.

Kieffer, J. D. (2000). Limits to exhaustive exercise in fish. *Comp. Biochem. Physiol. A* **126**, 161–179.

Killen, S. S., Brown, J. A. & Gamperl, A. K. (2007). The effect of prey density on foraging mode selection in juvenile lumpfish: balancing food intake with the metabolic cost of foraging. *J. Anim. Ecol.* **76**, 814-825

Kim, W-S., Kong, K-H., Kim, J-O., Jung, S-J., Kim, J-H. & Oh, M-J. (2017). Amoebic gill disease outbreak in marine fish cultured in Korea. *J. Vet. Diagn. Invest.* **29**, 357–361

Klebert, P., Patursson, Ø., Endresen, P. C., Rundtop, P., Birkevold, J. & Rasmussen, H. W. (2015). Three-dimensional deformation of a large circular flexible sea cage in high currents: Field experiment and modeling. *Ocean Engineering* **104**, 511-520.

Klebert, P., Gansel, L., Lader, P., Oppedal, F. (2013). Flow hydrodynamics through nets and floating cages: a review. *Ocean Engineering* **58**, 260-274.

Kullgren, A., Jutfelt, F., Fontanillas, R., Sundell, K., Samuelsson, L., Wiklander, K., Kling, P., Koppe, W., Larson, D. G. J., Björnsson, B. T. et al. (2013). The impact of temperature on the metabolome and endocrine metabolic signals in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Comp. Biochem. Physiol. A* **164**, 44-53.

Kyst.no. (2018). Glimt av håp for renseskjolden. www.kyst.no/article/glimt-av-haap-for-renseskjolden/

Lader, P., Dempster, T., Fredheim, A. & Jensen, Ø. (2008). Current induced net deformations in full-scale sea-cages for Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture Engineering* **38**, 52- 65.

Leclercq, E., Davie, A. & Migaud, H. (2014). Delousing efficiency of farmed ballan wrasse (*Labrus bergylta*) against *Lepeophtheirus salmonis* infecting Atlantic salmon (*Salmo salar*) post-smolts. *Pest Management Science* **70**(8), 1274-1282.

Liu, Y., Bjelland, H. (2014). Estimating costs of sea lice control strategy in Norway. *Preventive Veterinary Medicine* **117**, 469-477.

Loverich, G.F. & Gace, L. (1997). The effects of currents and waves on several classes of offshore sea cages. In: Helsley, C.E. (Ed.), *Open Ocean Aquaculture: Charting the Future of Ocean Farming*. University of Hawaii, Maui, Hawaii, USA, pp. 131–144.

Millot, S., Nilsson, J., Fosseidengen, J. E., Bégout, M. –L., Fernö, A., Braithwaite, V. A. & Kristiansen, T. S. (2014). Innovative behaviour in fish: Atlantic cod can learn to use an external tag to manipulate a self-feeder. *Animal Cognition* **17**, 779-785.

Naylor, R. L., Hardy, R. W., Bureau, D. P., Chiu, A., Elliott, M., Farrell, A. P., Forster, I., Gatlin, D. M., Goldberg, R. J., Hua, K. & Nichols, P. D. (2009). Feeding aquaculture in an era of finite resources. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106** (36), 15103-15110.

Nilsson, J., Kristiansen, T. S., Fosseidengen, J. E., Stien, L. H., Fernö, A. & van den Bos, R. (2010). Learning and anticipatory behaviour in a —sit-and-waitll predator: The Atlantic halibut. *Behavioural Processes* **83**, 257–266.

Noble, C., Gismervik, K., Iversen, M. H., Kolarevic, J., Nilsson, J., Stien, L. H., Turnbull, J. F. (2018). Welfare Indicators for farmed Atlantic salmon: tools for assessing fish welfare 351pp.

Norwegian Directorate of Fisheries. (2018). Cleanerfish (Lumpfish and Wrasse). [online] Available at: <https://www.fiskeridir.no/English/Aquaculture/Statistics/Cleanerfish-Lumpfish-and-Wrasse>

Oldham, T., Rodger, H. & Nowak, B. F. (2016). Incidence and distribution of amoebic gill disease (AGD) - an

epidemiological review. *Aquaculture* **475**, 35–42.

Oldham, T., Oppedal, F., Dempster, T. (2018). Cage size affects dissolved oxygen distribution in salmon aquaculture. *Aquaculture Environment Interactions* **10**, 149-156.

Oldham, T., Nowak, B., Hvas, M. & Oppedal, F. (2019). Metabolic and functional impacts of hypoxia vary with size in Atlantic salmon. *Comparative Biochemistry and Physiology A* **231**, 30-38.

Oppedal, F., Dempster, T. & Stien, L., (2011). Environmental drivers of Atlantic salmon behaviour in sea-cages: a review. *Aquaculture* **311**, 1–18.

Overton, K., Dempster, T., Oppedal, F., Kristiansen, T., Gismervik, K. & Stien, L. (2018). Delousing operations and salmon mortality in Norwegian aquaculture: a review. *Reviews in Aquaculture*, pp.1-20.

Paulitz, T. & Bélanger, R. (2001). Biological control in greenhouse systems. *Annual Review of Phytopathology* **39**, 103-133.

Plaut, I. (2001). Critical swimming speed: its ecological relevance. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* **131**,41–50.

Powell, A., Treasurer, J. W., Pooley, C. L., Keay, A. J., Lloyd, R., Imsland, A. K & Garcia de Leaniz, C. (2017). Use of lumpfish for sea-lice control in salmon farming: challenges and opportunities. *Reviews in Aquaculture* **10**, 683-702.

Remen, M., Solstorm, F., Bui, S., Klebert, P., Vågseth, T., Solstorm, D., Hvas, M. & Oppedal, F. (2016). Critical swimming speed in groups of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquaculture Environment Interaction* **8**, 659-664.

Sharma, R., Singh, D. & Singh, R. (2009). Biological control of postharvest diseases of fruits and vegetables by microbial antagonists: A review. *Biological Control* **50**(3), 205-221.

Solstorm, F., Solstorm, D., Oppedal, F., Fernö, A., Fraser, T. W. K. & Olsen, R. E. (2015). Fast water currents reduce production performance of post-smolt Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquaculture Environment Interaction* **7**, 125–134.

Stien, L. H., Lind, M. B., Oppedal, F., Wright, D. W. & Seternes, T. (2018). Skirts on salmon production cages reduced salmon lice infestations without affecting fish welfare. *Aquaculture* **490**, 281-287.

Taksdal, T., Olsen, A. B., Bjerkås, I., Hjortaas, M. J., Dannevig, B. H., Graham, D. A. & McLoughlin, M. D. (2007). Pancreas disease in farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum), in Norway. *Journal of Fish Diseases* **30**, 545-558.

Vaughan, D., Grutter, A., Hutson, K. (2018). Cleaner shrimp are a sustainable option to treat parasitic disease in farmed fish. *Scientific Reports* **8**, 1-20.

Verdegen, M. C. J. (2013). Nutrient discharge from aquaculture operations in function of system design and production environment. *Reviews in Aquaculture* **5**, 158-171.

Wagner, G.N., McKinley, R.S., Bjørn, P.A., Finstad, B. (2003). Physiological impact of sea lice on swimming performance of Atlantic salmon. *J Fish Biol* **62**: 1000–1009

Wagner, G.N., Fast, M.D., Johnson, S.C. (2008). Physiology and immunology of *Lepeophtheirus salmonis* infections of salmonids. *Trends Parasitol* **24**: 176–183

Walker, J. & Westneat, M. (1997). Labriform propulsion in fishes: kinematics of flapping aquatic flight in the bird wrasse *Gomphosus varius* (Labridae). *Journal of Experimental Biology* **200**, 1549–1569.

- Walker, J. & Westneat, M. (2002). Performance limits of labriform propulsion and correlates with fin shape and motion. *Journal of Experimental Biology* **205**, 177–187.
- Wang, X., Olsen, L. M., Reitan, K. I., & Olsen, Y. (2012). Discharge of nutrient wastes from salmon farms: environmental effects, and potential for integrated multi-trophic aquaculture. *Aquaculture Environment Interactions* **2**, 267-283.
- Webb, P. (1984). Form and function in fish swimming. *Scientific American*, **251**(1), pp.72-82.
- Weihs, D. (1973). Optimal cruising speed for migrating fish. *Nature* **245**, 48–50.
- Wilson, R. W. & Egginton, S. (1994). Assessment of maximum sustainable swimming performance in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Experimental Biology* **192**, 299–305
- Wood, C. M., Turner, J. D. & Graham, M. S. (1983). Why do fish die avter severe exercise? *J. Fish. Biol.* **22**, 189-201.
- Wood, C. M. (1991). Acid-base and ion balance, metabolism, and their interactions, avter exhaustive exercise in fish. *Journal of Experimental Biology* **160**, 285–308.
- Wright, D. W., Geitung, L., Karlsbakk, E., Stien, L. H., Dempster, T., Oldham, T., Nola, V. & Oppedal, F. (2018). Surface environment modification in Atlantic salmon sea cages: effects on amoebic gill disease, salmon lice, growth and welfare. *Aquaculture Environment Interactions* **10**, 255-265.



HAVFORSKNINGSINSTITUTTET

Postboks 1870 Nordnes
5817 Bergen
E-post: post@hi.no
www.hi.no