

3.5.3 HVORDAN TAKLER LAKSEN VARIERENDE MERDMILJØFORHOLD?

Vannkvaliteten i laksemerder varierer på ulike tidsskaler, og laksen i merdene er nødt til å takle disse stadige endringene. Akklimatisering, stoffskifteregulering og habituering til nye temperaturer og oksygenforhold er tidkrevende prosesser, så hvor godt henger laksen med i endringene?



Thomas Torgersen
thomas.torgersen@imr.no

Lars Helge Stien
lars.helge.stien@imr.no

Bjørn Olav Kvamme
bjorn.olav.kvamme@imr.no

Mette Remen
mette.remen@imr.no

Ole Folkedal
ole.folkedal@imr.no

Tore Sigmund Kristiansen
tore.kristiansen@imr.no

Fiskens overlevelse, vekst og velferd er i stor grad bestemt av hvilken vannkvalitet den tilbys, og hvordan vannkvaliteten varierer over tid. Vill laks har hele havet å bevege seg innenfor, og kan derfor svømme bort fra områder de ikke trives eller fungerer godt i. Laks i merd har ikke den samme muligheten, men må klare seg i det vannet som til enhver tid strømmer gjennom merden. De viktigste vannkvalitetsparameterne for laks i sjøfasen er temperatur og oksygenkonsentrasjon. pH, saltholdighet, ammoniakk- og karbon-

dioksidinnhold har også betydning, men i merder i sjø er disse stort sett innenfor akseptable verdier. Temperatur og oksygenkonsentrasjon bestemmer fiskens evne til å ta opp oksygen fra vannet. Temperaturen i vannet er også en avgjørende faktor for hvor mye oksygen fisken trenger til stoffskiftet.

Temperaturen i en merd er bestemt av oppdrettsanleggets beliggenhet sammen med strøm, vær og sesong. Oksygenkonsentrasjon er også bestemt av disse forholdene, men er i tillegg svært påvirket av hvor mye fisk det er i merdene, oppdrettsanleggets utforming, algevekst på nøter etc. Både temperatur og oksygenkonsentrasjon i merdene varierer over tid, og fisken må derfor kunne takle endringer i vannmiljø. Dette gjør den på flere måter: adferdsendring, habituering (mental tilvenning), akklimatisering og regulering av stoffskiftet. En laks som opplever at miljøet endres kan endre adferd slik at den blir bedre i stand til å takle de nye betingelsene, som å redusere aktivitetsnivået eller minske føropptaket ved lite oksygen i vannet. På denne måten reduserer den sitt eget oksygenbehov. Alternativt kan den utnytte den vertikale miljøvariasjonen i merden ved å svømme til det dypet som har de beste forholdene.

I norske farvann kan det være stor temperaturvariasjon fra topp til bunn i en merd, mens det for eksempel i Tasmania (som også har lakseoppdrett) kan være problematisk høye temperaturer gjennom hele merden flere uker i strekk, og laksen har da ingen steder å rømme til. Adferdsrespons er hurtige og har relativt lav kostnad for fisken. Hvis laksen takler miljøendringer på denne måten, er hyppigheten av endringene av mindre betydning for laksens overlevelse, vekst og velferd. Habituering, akklimatisering og regulering av stoffskiftet er tregere responser. Dersom miljøendringene i en merd foregår hurtig og kommer hyppig, kan fiskens evne til å tilpasse seg de nye forholdene være utilstrekkelig, og fisken blir utsatt for mentalt og fysiologisk stress. Videre vil tilpasning til nye betingelser koste: Akklimatisering krever energi, en laks som tilpasser en miljøendring i én retning, vil kunne bli enda dårligere til å takle en senere endring i en annen retning, nedregulering av appetitt eller immunforsvar kan føre til dårligere vekst og helse, og fisken kan bli i dårligere stand til å etablere det nødvendige forsvaret mot en sykdomsframkallende bakterie. Viktige spørsmål når det gjelder laksens evne til å takle varierende miljøforhold er derfor ikke bare hvordan og i hvilken grad den gjør det, men også:

Hvor fort gjør den det i forhold til hyppigheten av og hastigheten til miljøendringene?

Hvilke konsekvenser har disse tilpasningene?

Hvordan og hvor raskt tilpasser laksen seg?

Når laksen ikke kan forflytte seg vekk fra nye temperaturer eller oksygenkonsentrasjoner må den tilpasse seg de nye forholdene ved habituering, akklimatisering og regulering av stoffskiftet. *Habituering* er en mental tilvenning til de nye forholdene. Dette gjør ikke fisken mer fysiologisk tilpasset, men reduserer stressnivå og energi brukt på å forsøke å finne et bedre sted å være. *Akklimatisering* er en fysiologisk endring som skjer i laksen for å gjøre den mer tilpasset de nye miljøbetingelsene. Eksempler på dette er at gjellebuene endrer overflate for å få et mer tilpasset oksygenopptak og at det skjer en endring i blodsammensetning for å få en mer effektiv oksygenomsetning under de rådende miljøbetingelsene. Laks kan også tilpasse seg nye miljøbetingelser gjennom *regulering* av stoffskiftet (metabolismen). I en situasjon der fiskens forbrøning øker som følge av en temperaturøkning, eller i et tilfelle der metabolismen begrenses av redusert oksygeninnhold, kan fisken nedregulere det fysiologiske aktivitetsnivået slik at den opprettholder et energioverskudd som kan brukes til vekst eller til å takle andre utfordringer.

Ut fra en rekke forsøk under kontrollerte miljøbetingelser i Havforskningsinstituttets nye forsøkshall på Matre har vi beregnet laksens evne til å tilpasse seg miljøendringer ved hjelp av habituering, akklimatisering og regulering av stoffskiftet. En temperaturøkning på 10 °C vil føre til en umiddelbar stressrespons og gi en økning i oksygenforbruket på mer enn 200 % (Figur 3.5.3.1). Dette skyldes både at biokjemiske prosesser i cellene går raskere og at laksen bruker mer energi på å puste, svømme og stresse. I løpet av seks uker halveres oksygenforbruket ettersom fisken habitueres, akklimatiseres og stoffskiftet nedreguleres. Potensialet for tilpasning er derfor stort. Nedreguleringen går raskt; 25 % per dag, mens habituering og akklimatisering er mye tregere; kun 5 % per dag. Laksen har en helt annen reaksjon på temperatursenkning: Temperatursenkning utløser ikke en tilsvarende stressrespons, og de lavere hastighetene til de biokjemiske prosessene fører til et kraftig fall i generelt oksygenforbruk. Over påfølgende dager oppregulerer laksen stoffskiftet, og oksygenforbruket stiger igjen.

Hypoksi, det vil si undermetning av oksygen i vannet (lav oksygenkonsentrasjon),

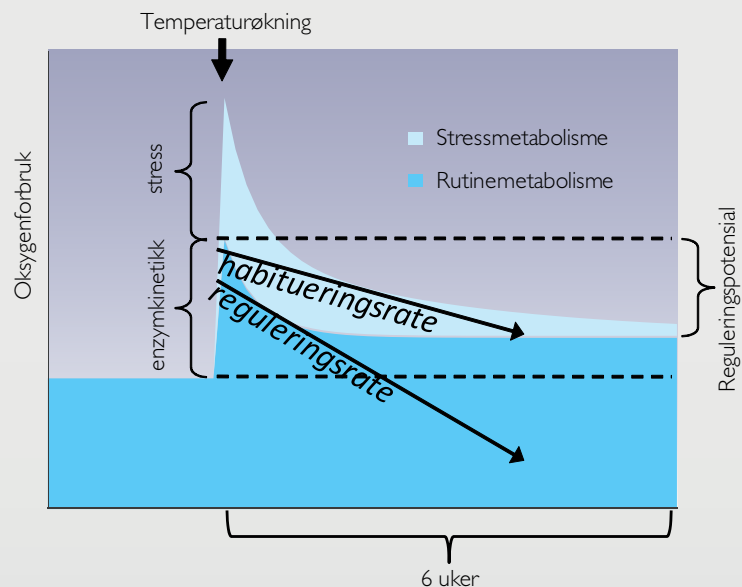
har lignende effekt på laks som økt temperatur. Den umiddelbare responsen er ofte forhøyet oksygenforbruk, trolig på grunn av stress og økte kostnader knyttet til oksygenopptak. Denne responsen kan vare opptil flere uker (Figur 3.5.3.2A). Vi har i ulike forsøk observert at laksen deretter nedregulerer stoffskiftet, og at laks som blir holdt i hypoksisk vann bruker mindre oksygen enn laks som holdes i vann med full oksygenmetning (Figur 3.5.3.2). Vi mangler gode estimater på hastigheten til habituerings-, akklimatiserings- og reguleringsresponsene i forhold til hypoksi, men det ser ut til at disse er vel så langsomme som responsene til temperaturendringer. Vi har i forsøk sett tegn på at immunsystemet nedreguleres over tid etter at fisken blir eksponert for dårlige oksygenforhold. Immunsystemet er energikrevende å opprettholde, så dette kan være en viktig måte for laksen å få ned oksygenbehovet sitt på. Dette kan imidlertid gjøre laksen mer utsatt for diverse sykdommer, så tilpasning til et dårligere miljø er ikke nødvendigvis udelte positivt.

I tillegg til de rene fysiologiske målbare effektene av miljøendringer kommer laksens adferdsmessige reaksjoner på miljøendringer. I forsøk har vi observert at laks som utsettes for en kortvarig økning av temperaturen tilsynelatende raskt restitueres etter at temperaturen er tilbakeført til

oppriinnelig nivå. Imidlertid tar det lengre tid før de oppfører seg som før: Laksen i forsøkene var lært opp til å assosiere lysblink med påfølgende føring, og ustresst fisk reagerte derfor med å svømme opp mot foringsstedet når de så lysblinkene. Etter at de hadde vært gjennom den kortvarige temperaturøkningen, reagerte de imidlertid med først å flykte fra lyset og deretter bare nølende svømme opp mot foringsstedet. Denne forsterkede fryktraksjonen og reduserte forventingsadferden vedvarte flere timer etter at oksygenforbruk og stresshormonnivå var tilbake på normalnivå. Foreløpige resultater tyder også på at laks som utsettes for gjentatte, daglige temperaturendringer bruker lengre tid (dager og uker) på å gjenvinne forventningsadferden enn de bruker på å gjenoppta normalt føropptak.

Betydningen av langsom tilvenning

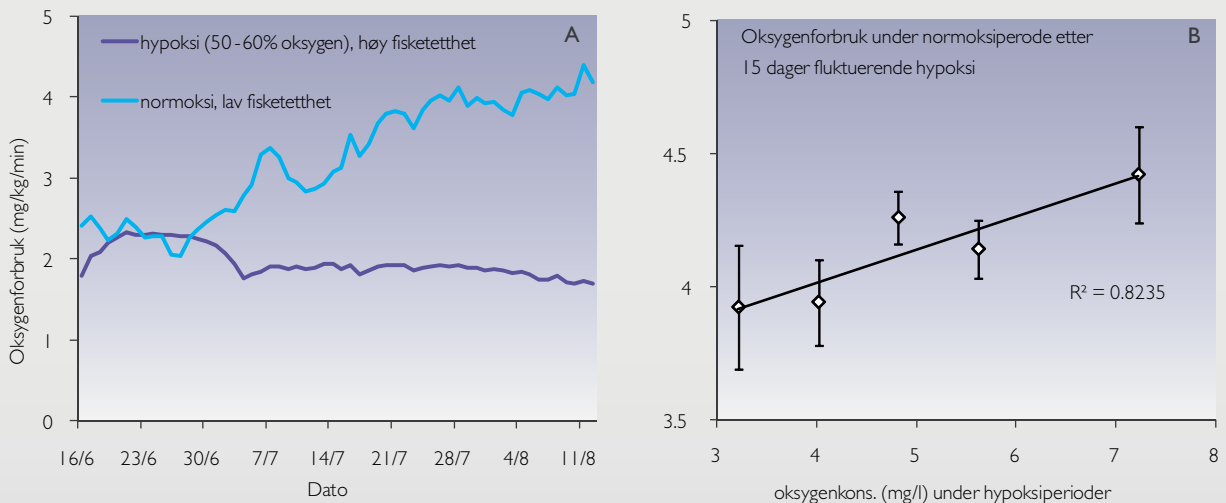
Laksens langsomme tilvenning til nye betingelser gjør at den mye av tiden vil være tilpasset og tilvent et annet miljø enn det den opplever. Figur 3.5.3.3 viser et eksempel på temperaturvariasjon i en laksemerd på Vestlandet over ni måneder (A) og den beregnede effekten på laksens oksygenforbruk (B, C). Oksygenforbruket varierer med temperaturen, og denne variasjonen i forbruk skyldes i stor grad at fisken henger etter i tilvenningen. Hadde laksen oppnådd tilvenning umiddelbart etter at



Figur 3.5.3.1

Effekten av 10 °C temperaturheving på oksygenforbruket til laks. Den høyere temperaturen har en umiddelbar virkning på *enzymkinetikken* (biokjemiske prosesser går raskere) og på adferd og andre prosesser som fører til *stressmetabolisme*. Over tid nedreguleres *rutinemetabolismen*, og hvor raskt og i hvilken grad dette skjer bestemmes av *reguleringsraten* og *-potensialet*. *Stressmetabolismen* blir også borte over tid, hvor raskt bestemmes av *habitueringsraten*.

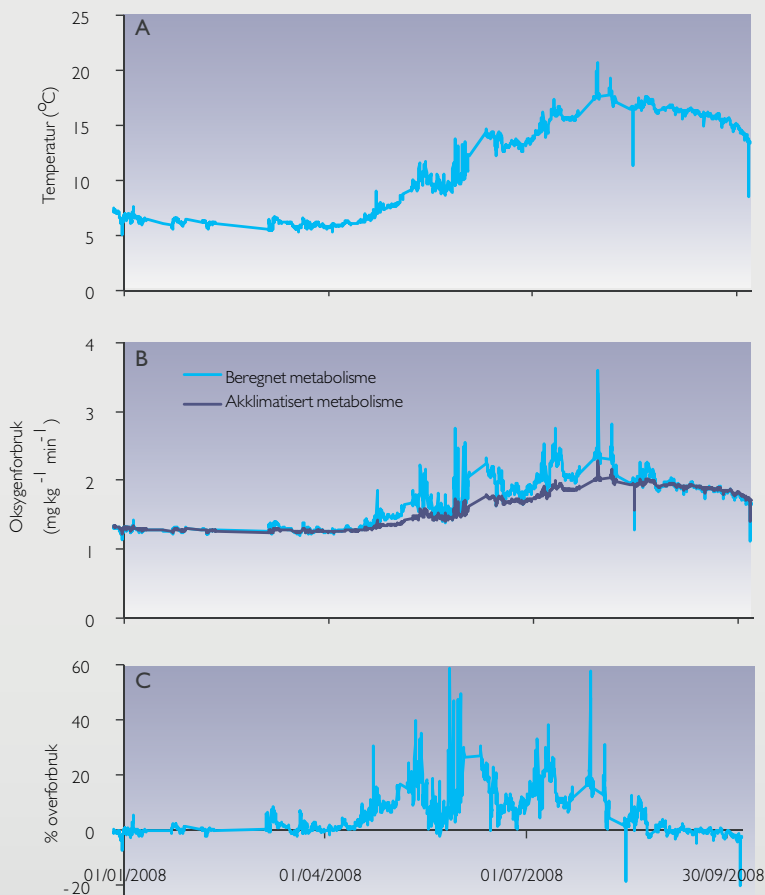
The effect of a 10 °C temperature increase on oxygen consumption of salmon.



Figur 3.5.3.2

A. Hypoksi fører til at laksen først bruker mer oksygen pga. stress og deretter nedregulerer stoffskiftet. B. Laks som får hypoksisk vann to ganger om dagen nedregulerer stoffskiftet kontinuerlig og har derfor lavere oksygenforbruk også under perioder med full oksygenmetning.

Hypoxia first makes the salmon use more oxygen due to stress before it later down-regulates its metabolism. B. Salmon that experience a period of hypoxia twice a day down-regulate their metabolism continuously and their metabolism is therefore lower also during periods of normoxia.



Figur 3.5.3.3

Variierende temperaturer i et vestnorsk oppdrettsanlegg (A) førte til gjennomgående høyere oksygenforbruk enn om fisken til enhver tid var tilpasset omgivelsestemperaturen (B). Merforbruket som skyldes mangel på tilvenning utgjorde i perioder ca. 30 % (C).

Variable temperatures in a western Norwegian salmon farm (A) lead to generally higher metabolism than if the salmon were adapted to the ambient temperature at all times (B). The higher consumption due to lack of adaptation was often around 30% (C).

den ble eksponert for en ny temperatur, ville forbruket gjennom vår og sommer vært betydelig lavere. Overforbruket som skyldes at laksen ikke er tilpasset temperaturen den lever i, er i dette eksempelet over 20 prosent i perioder. Et slikt forhøyet oksygenforbruk innebærer et forhøyet energiforbruk og mindre tilgjengelig metabolsk kapasitet til fordøyelse, vekst, sykdomsforvar og andre energikrevende aktiviteter. Dette overforbruket er dermed avgjørende for hvor mye fôr som er nødvendig for å produsere slakteklar laks. I forsøk har vi sett at merforbruket av oksygen ved overføring til høyere temperaturer fører til lavere fôrutnyttelse og lavere vekst.

How does Salmon Cope with Fluctuating Sea Cage Environments

Water quality in salmon cages varies on different time scales, and the salmon in the cages have to deal with these changes. Acclimation, metabolic regulation and habituation are processes that take time, so how well does the salmon cope with the changes?

Salmon in sea cages do not have the same opportunity as wild fish to respond behaviourally to changing environmental conditions, i.e. they cannot swim away. Salmon in sea cages adapt to changing environments, especially temperature and oxygen saturation, both mentally and physiologically. Enzyme activity is regulated so that it matches the environment, and this is largely accomplished within days. Stress responses to environmental changes decay due to habituation, and in salmon, these processes are slower and require weeks.