

Betydning av vannmiljøet ved produksjon av laksefisk i lukkede systemer i sjø

Av Bendik Fyhn Terjesen, Trond Waldemar Rosten, Yngve Ulgenes, Kristian Henriksen, Ingvild J. Aarhus og Ulf Winther

Bendik Fyhn Terjesen er ansatt i Nofima, divisjon Akvakultur. Trond Waldemar Rosten, Kristian Henriksen, Ingvild J. Aarhus og Ulf Winther var alle, når artikkelen ble skrevet knyttet til SINTEF, Fiskeri og havbruk AS. Yngve Ulgenes er ansatt i Biofarm systems AS.

Summary

Water quality requirements for efficient farming of Atlantic salmon in closed systems. Knowledge of biological requirements and rates such as feeding, growth, oxygen consumption, production of metabolites as well as their tolerance levels, fish density and water exchange are needed for efficient farming Atlantic salmon in closed systems. Furthermore, there are unanswered questions concerning smoltification strategies, and early maturation. These factors are not adequately documented when it comes to farming salmon to harvestable size in closed-containment systems. These factors will quickly become limiting during intensification of salmon production in closed systems. Optimal levels for these factors are not constant, but vary according to life stage and changes in the environment and production intensity. This means that e.g. ammonia tolerance can be affected by the oxygen level, water velocities, feeding and life-stage. New research on these physiological requirements is therefore crucial to be able to produce salmon up to harvestable size under satisfactory conditions in closed systems.

The water quality requirements, such as necessary quality of inlet water and tank hydraulic retention time and fish density, will deter-

mine several aspects of the design, operation and production costs in such systems. New information about optimal fish density is important for accurately determining the production costs in closed-containment systems. It is proposed that fish density must be significantly higher in closed systems compared to today's open cages. The literature is, however, unclear regarding specific recommendations for fish densities of large Atlantic salmon in aquaculture systems. It is important that recommendations for fish density in closed systems are based on research performed under conditions relevant for commercial production, and with high growth rates. It is concluded that increased research efforts are needed in several biological disciplines, regarding production of salmon in closed-containment systems.

Sammendrag

Oppdrett av laksefisk i lukkede systemer krever kunnskap om de biologiske forutsetningene som føring, veksthastighet, oksygenforbruk, produksjon av metabolitter samt fiskens toleranse for disse, og fisketetthet og vannutskifting. Videre er det spørsmål rundt smoltifiserings-strategier, og kjønnsmodning. For oppdrett av Atlantisk

laks til slaktestørrelse er ikke disse faktorene tilstrekkelig dokumentert for lukkede anlegg i sjø. Ved intensivering av oppdrett vil man raskt treffe på begrensninger i produksjon knyttet til disse. De optimale nivå av disse faktorene er ikke konstante, men endres i forhold til livsstadium, endringer i miljøet og produksjonen. Det vil si at f.eks. ammoniakk-toleranse kan bli påvirket av oksygennivå, vannhastighet, førstyrke og livsstadium. I lukkede anlegg må en kunne gi fisk opptil slaktestørrelse tilfredsstillende betingelser, og ny forskning er derfor avgjørende for å realisere en slik produksjon. Kravene til vannkvalitet vil være styrende for flere sider ved dimensjonering, drift og produksjonskostnader, slik som nødvendig kvalitet av innløpsvannet, flow og oppholdstid av vannet i karet og mulig fisketetthet. Ut i fra økonomiske krav til lukkede anlegg vil ny kunnskap om optimal fisketetthet være viktig. Det er indikasjoner på at fisketettheten i sjø må være vesentlig høyere i lukkede anlegg enn i dagens åpne anlegg. Det er store sprik i litteraturen på grenseverdier for fisketetthet i kar på land, og forholdsvis lite informasjon om stor Atlantisk laks. På generelt grunnlag er det derfor viktig at forsøk som brukes for å gi tilrådninger blir gjort så nært opptil industrielle forhold som mulig, og ved høye veksthastigheter. Først da kan man øke kunnskapen om de reelle krav fisken stiller under kommersiell produksjon. Rapporten som ligger til grunn for denne artikkelen konkluderer derfor med at forskningsinnsatsen må styrkes på flere av de biologiske feltene.

Introduksjon

Interessen rundt oppdrett av laksefisk i lukkede systemer har i den siste tiden vært stor grunnet de utfordringene lakseoppdrett møter i åpne anlegg. Men oppdrett i lukkede systemer er enda ikke fullstendig og tilstrekkelig utprøvd og dokumentert når det kommer til temaer som velferd, helse og ytelse hos laks. I slike systemer vil en også i tur og orden møte begrensende faktorer knyttet til eksempelvis vannkvalitet, og derfor trengs det mer forskning for at lukkede systemer skal ha en fremtid innen kommersiell lakseoppdrett.

Det tradisjonelle åpne notanlegget (krage + not), er trolig en viktig årsak til Norges suksess innen lakseoppdrett. Notanlegget er en rimelig teknologi, og det utnytter Norges naturgitte fortrinn med rikelig tilgang på friskt og rent sjøvann. Vanlige nøter sikrer som oftest stor vannutskifting uten å måtte bruke energi til pumping, de er svært fleksible siden det er enkelt å flytte anlegg og fisk, skifte og rengjøre nøter, og sette inn og ta ut fisk. Veksthastighet og førfaktor er i de fleste tilfeller forutsigbare. Det har videre vært en gevinst i oppskalering av tradisjonelle nøter, noe som har bidratt til å senke produksjonskostnadene. Når det nå har vært økt interesse rundt oppdrett av laksefisk i lukkede systemer skyldes det først og fremst et ønske om å redusere interaksjonen mellom oppdrettsfisken og det ytre miljø, blant annet for å redusere overføring av lus (Rosten m. fl. i denne utgaven av VANN). I tillegg bør man ha fokus på smoltifiseringsstrategi som velges og effekter av produksjonsmetoden på kjønnsmodning og slaktekvalitet. I forbindelse med diskusjonen rundt lukkede systemer, er det viktig å huske på at disse systemene må konkurrere med tradisjonelle nøter, i tillegg til å ivareta fiskens helse og velferd.

Grunnlaget for oppdrett av laksefisk i lukkede system vil være de biologiske forutsetningene som fisken setter. Med slike forutsetninger mener man blant annet veksthastighet og fôringsmodeller, oksygenforbruk, fisketetthet, produksjon av metabolitter som karbondioksid og ammoniakk, fiskens toleranse for disse, samt vannutskifting. I denne artikkelen tar vi for oss noen av de sentrale fysiologiske forutsetningene ved planlegging av et lukket system for oppdrett av laksefisk. Sykdom- og helseaspekter er også viktige momenter når det gjelder eventuell bruk av lukkede anlegg, men dette behandles i andre rapporter. I artikkelen fokuseres det først og fremst på betydningen av vannmiljøet ved eventuell bruk av flytende lukkede anlegg i sjø. I noen tilfeller har vi imidlertid supplert med kunnskap om forholdene i lukkede landbaserte anlegg med fersk- eller sjøvann.

Metode

Oppdraget ble løst som en kombinasjon av innhenting og systematisering av data fra publiserte forskningsartikler, gjennomgang av eldre rapporter på lukkede anlegg og innhenting av tilgjengelig informasjon fra utstyrsleverandører. Praktiske erfaringer og synspunkter fra næringen ble også innhentet gjennom å arrangere en workshop.

Relevante fysiologiske problemstillinger

Oppdrett av atlantisk laks (*Salmo salar*) i systemer som er lukket for omgivelsene forutsetter kontroll på vannkvaliteten. Vannkvaliteten er i stor grad bestemt av metabolitter produsert og utskilt av fisken selv og i hvilken grad disse metabolittene blir fjernet fra oppdrettsvolumet. De viktigste metabolittene som har betydning for velferd, ytelse og miljø er karbondioksid og nitrogenforbindelser. Disse dannes kontinuerlig som følge av fiskens metabolisme og skilles ut til vannet i all hovedsak over fiskens gjeller. Metabolismen er avhengig av fiskens størrelse og livsstadium, vannets temperatur, stress, fôrintak og fôrets komposisjon og fordøyelighet av næringsstoffer. I tillegg produserer fisken feces i forhold til fôrintak, fôrets komposisjon og pelletstabilitet og fordøyelighet. Grovt sett regner man med at omlag 25 % av fôret fisken har spist blir til organisk materiale (Hutchinson, m. fl., 2004). Konsentrasjonen av metabolitter i oppdrettsvannet bør beregnes etter lov om massebalanse (Losordo og Westers, 1994). Kort sagt kan vi forklare massebalansen med følgende faktorer; (1) nivået av karbondioksid, nitrogen og organisk materiale er avhengige av (A) fiskens metabolske rate og hvilke næringsstoff som forbrennes, (B) hvor mye friskt vann som går igjennom oppdrettssystemet, samt (C) effektivitet og kapasitet på eventuelle vannbehandlingssystemer.

I et lukket oppdrettssystem kan det være formålstjenlig å redusere vannmengden til et håndterbart nivå, særlig med tanke på muligheter for vannbehandling og utslippsrensing. Dette krever oksygenering. Uten oksygenering vil det kreve store vannmengder for å tilføre nok oksygen til oppdrettssystemet. Alternativt kan man se på

systemer for å flytte store mengder vann med liten energi (liten løftehøyde). I de fleste tilfeller anser man at fiskens behov for oksygen må tilleggsdekkes av tilførsel av oksygen fra en ekstern kilde.

Vekst og fôring

I et lukket oppdrettsanlegg vil det være en forutsetning å ha god kontroll på fiskens tilvekst. På denne måten kan man oppnå gode estimater på nødvendig mengde til utfôring, og redusere fôrspill. Kontroll på fôrspill er om mulig enda viktigere i lukkede versus tradisjonelle anlegg, siden fôrspillet kan virke negativt inn på vannkvaliteten. Veksthastigheten hos laks er avhengig av tilgang på fôr, temperatur, fotoperiode og andre miljømessige forhold (f. eks. Brett og Groves, 1979; Austreng, m. fl., 1987; Saunders og Harmon, 1988; Nordgarden, m. fl., 2003). TGC (thermal growth coefficient) for Atlantisk laks mellom 30 og 3000g ligger på omlag 2.7 for en temperatur mellom 4 og 14 grader. Temperatur optimum for Atlantisk laks ligger rundt 13-16 °C (Koskela, m. fl., 1997; Hevrøy, m. fl., 2013), men det er spesielt viktig å merke seg økt innslag av tidlig kjønnsmodning ved temperaturer over 16 °C (Fjelldal, m. fl., 2011). Gjennomsnittlig TGC for Atlantisk laks i Norge var på 2.46 i 2003 (Iversen og Kosmo, 2004). Vekstmodeller og veksttabeller laget på basis av disse benyttes til å beregne fôrmengder som igjen er bestemmende for utslippet (Se Hognes og Rosten, denne utgave av VANN), oksygenbehovet og vannkvaliteten. Gjennomsnittlig fôrfaktor for laks i flere nyere studier ligger på omlag 0.97, med noe lavere fôrfaktor for forsøk i kar enn i merd (Thorarensen og Farrell, 2011). Oppsummert kan man si at det er grunn til å anta man kan forvente en TGC på mellom 2.7-3.0 og FCR på 0,9 - 1.0 for Atlantisk laks i lukkede systemer i sjø. Imidlertid vil perioder med høyere tilvekst (TGC 3-5) stille vesentlig høyere krav til bæreevnen i oppdrettssystemene og uttesting av prototyper må derfor inkludere perioder hvor en slik tilvekst kan oppstå.

Oksygen

Forbruk av oksygen hos fisk er en av de mest sentrale parameterne å ha kontroll på i oppdrett.

Oksygenforbruket hos laks avhenger blant annet av fiskens størrelse (Berg, m. fl., 1993), temperatur (Wedermeyer, 1996), vekstrate (Jobling, 1994), fôringsrate (Forsberg, 1997), svømmehastighet (Grøttum og Sigholt, 1998) og stress (Portz, m. fl., 2006). Fiskens oksygenforbruk er en forutsetning for dimensjonering av oksygenmengder som skal tilsettes oppdrettssystemet, og kan i enkelte anleggstyper også være styrende for vannflow. For oppdrett i lukkede systemer har man funnet at vannhastighet og svømmehastighet kan ha større betydning enn temperatur (Bergheim, m. fl., 1993). Det er stor variasjon i de ulike modellene for oksygenforbruk (Christiansen, m. fl., 1990; Fivelstad og Smith, 1991; Gebauer, 1992; Bergheim, m. fl., 1993; Grøttum og Sigholt, 1998) som er publisert for Atlantisk laks, hvilket betyr at man bør legge inn en tilstrekkelig sikkerhetsmargin når man planlegger lukkede flytende anlegg med oksygentilsetning. Man kan også kalle sikkerhetsmarginer for uvitenhetsmarginer, dersom de ikke er basert på konkrete analyser av svingninger i oksygenforbruk eller krisesituasjoner som kan oppstå. For store slike marginer kan bidra til at anlegg bygges for store og derfor får unødvendig høye produksjonskostnader. Sikkerhetsmarginer bør derfor være utarbeidet på bakgrunn av ny forskning og en detaljert analyse av hva som kan oppstå.

Siden oksygenforbruket er relatert til fôrinntaket (Forsberg, 1997) er det blitt foreslått at man kan estimere oksygenforbruket med en ratio i forhold til fôrinntak. Det er imidlertid store variasjoner i slike estimat (fra 0,25 – til 0,50 kg oksygen pr kg fôr) og dette tilsier at estimater på produksjon av CO₂ ved bruk av en slik modell kan være tilsvarende usikre. Døgnvariasjoner i oksygenforbruk kan forventes i forhold til fôrinntak (måltider) og man kan forvente 15-25 % økning i forhold til gjennomsnittsforbruk i døgnet (Forsberg, 1994). Oksygennivå i oppdrettssystemet må tilpasses fiskens behov og forbruk. For lave verdier kan føre til redusert vekst og økt dødelighet (Crampton, m. fl., 2003; Bergheim, m. fl., 2006) og dermed redusert fiskevelferd. Lave oksygennivå kan eksempelvis øke giftigheten av ammoniakk (Alabaster, m. fl.,

1979). Det er sammenheng mellom oksygenmetning i vann og tilvekst hos laks, og metningen bør være minimum 85 % (Thorarensen og Farrell, 2011). For høyt oksygennivå kan også gi problemer, relatert til oksidativt stress hos fisken (Lygren, m. fl., 2000; Rosten, 2009; Kristensen, m. fl., 2010). Oksygenmetning på 140 - 150 % i landbaserte anlegg med ferskvann kan gi redusert tilvekst, økt dødelighet og senere redusert sykdomsmotstand i sjø (Lygren, m. fl., 2000; Fridell, m. fl., 2007), i ferskvann har det også vært observert redusert respirasjonsfrekvens, og akkumulering av CO₂ i blod som følge av hyperoksygenering (Powell og Perry, 1997). Eksponering for svært høye oksygennivå (500 %) kan forårsake redusert sjøvannstoleranse (Brauner, m. fl., 2000). Imidlertid må en skille mellom de fysiologisk relevante oksygennivå som fisken opplever i karvannet i lukkede anlegg, og oksygennivå som oppstår før vannet når karet, som følge av innløsning av oksygen i f.eks. høytrykkskjegler. Dersom det er god hydraulikk, oppstår det imidlertid kun små gradienter av oksygen i fiskekaret (Davidson og Summerfelt, 2004).

Rosten (2009) anbefalte 100 % som målsetting for oksygennivå i intensivt oppdrett i ferskvann og i transport (Rosten og Kristensen, 2011). Forskningen peker i retning av at oksygennivå mellom 85-100 % er å anbefale for lukkede anlegg i sjø (Thorarensen og Farrell, 2011). Som en følge av dette må oksygennivå reguleres nøye med feedbacksystemer i et lukket oppdrettssystem, og hydraulikken i oppdrettssystemene må være så god at det blir minimale gradienter i forskjellige seksjoner og dybder, og at fare for hypo- og hyperoksia unngås.

Karbondioksid

Som følge av redusert vannforbruk og oksygenering i intensive oppdrettssystemer vil karbondioksid akkumulere i vannet. Karbondioksid kan være negativt for fiskens velferd og høye verdier vil føre til redusert tilvekst, forstyrrelser i syrebase og ioneregulering, og nyreskader (Fivelstad, m. fl., 1999; Fivelstad, m. fl., 2003; Fivelstad, m. fl., 2007), og redusert oksygenbindingskapasitet

i hemoglobin. Mattilsynet i Norge anbefaler maks. 15 mg/l karbondioksid i karvannet i landbaserte anlegg og vannutskiftningen i forhold til nytt vann må tilpasses dette. Svært høye nivå har sløvende effekt på fisk (Bernier og Randall, 1998) og vil kunne føre til fiskedød (Weder Meyer, 1997). Grunnet disse forhold må karbondioksid fjernes fra oppdrettsvannet i et lukket anlegg, slik at tilfredsstillende kriterier for fiskevelferd skal kunne oppnås.

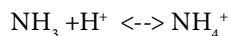
Løselighet av karbondioksid er omvendt proporsjonal med økende temperatur og salinitet, men direkte proporsjonal med partialtrykk. Av denne grunn vil 10 mg/l CO₂ ha 40 % høyere partialtrykk ved 15 grader enn ved 5 grader (Thorarensen og Farrell, 2011). Likedan vil partialtrykket av CO₂ være rundt 20 % høyere i fullstyrke sjøvann sammenlignet med ferskvann. For fisken er det partialtrykket av CO₂ som er mest relevant i forbindelse med ekskresjon til vann. Giftigheten av CO₂ antas å være større ved lavere oksygenmetning (Weder Meyer, 1997) og laksefisk synes mer sensitiv for CO₂ ved lave temperaturer enn ved høye (Fivelstad, m. fl., 2007). Anbefalte grenseverdier for CO₂ generelt ligger i størrelsesorden 20 mg/l (Portz, m. fl., 2006) til 10 mg/l (Weder Meyer, 1996; Fivelstad, m. fl., 1999). Imidlertid er det kun gjennomført ett CO₂-forsøk på postsmolt av laks i sjøvann (Fivelstad, m. fl., 1998), og dette tema må derfor undersøkes ytterligere. Det kan være grunn til å tro at toleransen for CO₂ avhenger av øvrig vannkvalitet, slik foreløpige data fra forsøk i resirkuleringsanlegg (RAS) i ferskvann med høy alkalitet kan tyde på (Davidson, m. fl., 2011). Det er derfor viktig å bestemme grenseverdier for CO₂ i den type miljø, f.eks. sjøvanns-RAS eller lukkede anlegg i sjø, som verdiene er ment å skulle gjelde for.

Man kan ha god kontroll på CO₂ verdiene om man har anslag på oksygenforbruket i et anlegg. Dette fordi det er et tilnærmet 1:1 forhold mellom forbruk av oksygen og produksjon av karbondioksid. Ved oppdrett av parr av Atlantisk laks i ferskvann økte CO₂ konsentrasjonen med 1.1 mg/l for hvert mg oksygen som ble forbrukt (Fivelstad og Binde, 1994). Av denne

grunn kan forbruk av oksygen benyttes for å anslå CO₂ mengder i et oppdrettsmiljø, men må beregnes mer nøyaktig under dimensjonering. Thorarensen og Farrell (2011) og Terjesen m. fl. (2012) foreslo at respirasjonskoeffisienter (RQ = molar CO₂ prod/O₂ forbruk) hos fisk, bør legges til grunn i den detaljerte dimensjonering av lukkede anlegg, siden RQ kan variere med hvilket næringsstoff fisken forbrenner (f. eks. Kieffer, m. fl., 1998).

Ammoniakk

Ammoniakk er et sluttprodukt av aminosyrenedbrytningen i fisken, samt nedbrytning av nukleotider og skilles i hovedsak ut over gjellene. Kjemisk snakker man som regel om totalammonium nitrogen (TAN) siden ammoniakk foreligger på to hovedformer i forhold tilfølgende reaksjonslikning:



I ferskvann skiller fisken ut ammoniakk ut via gjellene ned en partialtrykk-gradient som NH₃ som igjen reagerer med H⁺ i gjellevannet. I sjøvann derimot kan det være grunn til å tro at ammoniakk skilles ut som NH₄⁺ via passive transport-proteiner ned en elektrokjemisk gradient. Nyere forskning viser også at dedikerte proteinporter i gjellene deltar i ammoniakkeksekresjon (Nakada, m. fl., 2007; Terjesen og Rosseland, 2009; Terjesen, m. fl., 2010). En konsekvens av dette som er relevant for intensivt lukket oppdrett i sjø er at det kan være vanskeligere for fisken å kvitte seg med ammoniakk i sjøvann når konsentrasjonen i oppdrettsvannet er høy (Wilson og Taylor, 1992).

Uionisert ammoniakk (NH₃) er den desidert giftigste formen av ammoniakk hos fisk (Randall og Tsui, 2002), gjennom virkning på sentralnervesystemet (Randall og Tsui, 2002), aminosyre-metabolisme, forstyrrelse av enzymsystemer, gjelleskader, og osmoregulatoriske forstyrrelser (McKenzie, m. fl., 2003; Portz, m. fl., 2006). Dette har således stor velferdsmessig relevans og må tas hensyn til ved dimensjonering og design av lukkede anlegg for fiskeoppdrett. Tegn

på for høye nivå av uionisert ammoniakk er redusert appetitt, redusert svømmekapasitet, hosting, muskeltremmer, tap av likevekt og akutt død (Meade, 1985; Russo og Thurston, 1991; Shingles, m. fl., 2001). De maksimale anbefalte nivå av uionisert ammoniakk for laksefisk i forskjellige miljø (uttrykt som $\text{NH}_3\text{-N}$) ligger som regel i størrelsesorden 12 μg -25 $\mu\text{g}/\text{l}$ (Fivelstad, m. fl., 1995; Knoph og Thorud, 1996; Wedermeyer, 1996; Timmons, m. fl., 2001; Kolarevic, m. fl., 2012b; Kolarevic, m. fl., 2012a), men er avhengig av mange faktorer, blant annet livstadium og vannkvalitet for øvrig (Terjesen, 2008; Terjesen og Rosseland, 2009).

Man regner at føret Atlantisk laks skiller ut ca. 0,04 – 0,06 g TAN for hvert gram oksygen som konsumeres. Ofte benyttes forholdet 10:1 for å uttrykke sammenhengen mellom forbruk av O_2 og produksjonene av TAN, så kontroll på oksygenforbruket gir ofte brukbare indikasjoner på ammoniakk ekskresjonen.

Imidlertid må det ligge mer detaljerte nitrogen-budsjetter til grunn for dimensjonering av lukkede anlegg, og en bør benytte publiserte retensjons-tall (hvor mye N som akkumuleres i fisken) fra studier hos laks gitt moderne fôr (f. eks. Grisdale-Helland og Helland, 1997; Aas, m. fl., 2006). Nylig viste Terjesen m. fl. (2012) at ved dimensjonering av et resirkuleringsanlegg i ferskvann overvurderte man N-produksjonen hos fisken ved å benytte utregninger foreslått til være generelt gjeldende for fisk (Timmons og Ebeling, 2007), noe som resulterte i at biofilteret ble bygget ca. 35 % større enn nødvendig basert på TAN-fjerning. Dersom publiserte N-retensjonsverdier for Atlantisk laks derimot hadde blitt lagt til grunn (Grisdale-Helland og Helland, 1997), ville vannkvaliteten man fant i anlegget vært i overenstemmelse med den daglige forbelastningen (antall kg fôr gitt per dag).

Fisketetthet

Tetthet av fisk er en av de viktigste parameterne innen fiskeoppdrett. Maksimal tetthet av fisk i oppdrett er ofte bestemt ut i fra de begrensninger som førtildeling og vannutskifting i det aktuelle oppdrettsvolumet setter (Wedermeyer, 1996).

Resultater av forskning på tetthetseffekter for oppdrett av laksefisk er noe sprikende. I et arbeid av Ellis m. fl. (2002), der man så på en rekke artikler som omhandlet vekst og velferd i sammenheng med fisketetthet for regnbueørret i ferskvann, konkluderte man med at økt fisketetthet ikke uten videre medførte økt stress, men at resultatene peker i retning av at redusert velferd kan bli konsekvensen av redusert føring ved høye fisketettheter. En mulig grunn til de sprikende resultatene i litteraturen er at bæreevnen til teknologien (f.eks. karhydraulikk, vannutskifting, førtildeling) som blir brukt under forsøk varierer mye. Det er kjent at økt fisketetthet kan forårsake atferdsmessige interaksjoner som er stressende for fisken (Wedermeyer, 1997; Ellis, m. fl., 2002). Dette kan komme til uttrykk som økt aggressivitet, finneslitasje og størrelsesspredning (North, m. fl., 2006). Normal og anbefalt fisketetthet av laks i åpne flytende oppdrettssystemer i sjø ligger i størrelsesorden 15-25 kg/m^3 (Turnbull, m. fl., 2005), men det er trolig at tetthet i lukkede anlegg må være vesentlig høyere enn dette for å oppnå økonomisk forsvarlig drift. En studie av tetthetseffekter på parr av Atlantisk, opptil 86 kg/m^3 i kar i ferskvann, med oppfølging av fisken i tradisjonell not i sjø gav ingen påvisbare negative effekter (Hosfeld, m. fl., 2009). Det er lite data om større Atlantisk laks i kar med sjøvann, men forsøk i kommersiell skala viste ingen forskjell i tilvekst på grupper ved 20 og 40 kg/m^3 (Handeland, m. fl., 2008). Kjartansson m. fl. (1988) påviste heller ingen negative effekter i intervallet 30-125 kg/m^3 hos stor Atlantisk laks i kar med sjøvann. Dette indikerer at oppdrett ved høy tetthet er mulig, men nye forsøk er nødvendig for mindre postsmolt, og under relevante produksjonsbetingelser som likner lukkede anlegg. Det er imidlertid også viktig å være oppmerksom på at tålbart tetthet ikke nødvendigvis er det samme som tetthet for optimal velferd (Thorarensen og Farrell, 2011).

Vannutskifting

Hvis man benytter en maksimumsgrense på 20 mg/l CO_2 antyder modeller at man i et åpent gjennomstrømningsanlegg for laks med oksygentilset-

ning i ferskvann vil komme opp i velferds- og vekstbegrensende nivå av CO₂ ved en vannutskiftning under 0.13 l/kg/min. I Norge anbefaler Mattilsynet derimot en maksimalgrense på 15 mg/l CO₂ og man har sett fysiologiske effekter ned mot 10 mg/l (Fivelstad, m. fl., 1998). Minimumskrav til vannutskiftning vil også avhenge av vannets bufferkapasitet (Colt og Orwicz, 1991) og temperatur (Fivelstad, m. fl., 2007), og i anlegg med gjennomstrømming og oksygenering i ferskvann ligger minimumskravet i størrelsesorden 0.2 – 0.3 l/kg/min (Rosten, m. fl., 2007). Imidlertid er datagrunnlaget ikke tilstrekkelig sterkt og må videreutvikles. Hvor langt ned i vann-gjennomstrømning en kan gå før CO₂ blir en begrensende faktor i sjøvann derimot er usikkert siden det bare er utført ett CO₂-forsøk på postsmolt (Fivelstad, m. fl., 1998). Det anses derfor som nødvendig for utviklingen av lukkede anlegg at det blir utført flere forsøk med vannutskiftning og CO₂. Manglende kunnskap om nødvendig spesifikt vannforbruk (l/kg/min) for stor laks kan derfor føre til at dimensjonering av lukkede anlegg krever andre løsninger enn bare oppskalering. Ved bruk av interne CO₂-luftere som vannbehandling vil man kunne oppnå forbedring på minst 35 – 40 % (Rosten, 2000). I landbaserte anlegg med sjøvann tilsier modeller at man ikke kommer høyere enn 12 mg/l CO₂ ved en vannutskiftning i området 0.15 – 0.4 l/kg/min (Sanni og Forsberg, 1996). Men, spesielt for lukkede anlegg bør slike CO₂-luftere ikke ha en design som gjør at fôrrester og fekalier i vannet blir delt opp i mindre partikler, siden dette kan tenkes å medføre redusert vannkvalitet.

Uionisert ammoniakk regnes ikke som en begrensende faktor i gjennomstrømmings-system så lenge pH er under 7.0 (Colt og Orwicz, 1991; Fivelstad, m. fl., 1993; Fivelstad og Binde, 1994). Det er også vist at ammoniakk-konsentrasjonen er relativt uavhengig av vannutskiftning i området 0,05 – 0,3 l/kg/min, siden pH reduseres på grunn av CO₂-akkumulering og ammoniakk likevekten drives fra toksisk NH₃ til det langt mindre toksiske NH₄⁺. Dette er også funnet fra empiriske målinger fra gjennomstrømmingsanlegg med sjøvann (Seymour, 1990). Uionisert

ammoniakk kan derimot bli ett problem ved lavere vannutskiftning enn 0,05 l/kg/min (Thorarensen og Farrell, 2011), ved oppstart og forstyrrelser i resirkuleringsanlegg, og ved høy pH og alkalitet.

Nitritt og Nitrat

Dersom vannutskiftningen er så lav at uionisert ammoniakk kan bli et potensielt problem, er resirkuleringsystemer for akvakultur (RAS) med fersk- eller sjøvann, løsningen for omdanning av totalammonium-nitrogen (TAN) til andre nitrogenforbindelser. Det må da benyttes en bioreaktor (biofilter) hvor nitrifiserende bakterier omdanner ammoniakk til nitritt (NO₂⁻) og så videre til nitrat (NO₃⁻) (Schreier, m. fl., 2010). Nitritt er i utgangspunktet giftig for laksefisk, da det forårsaker blant annet oksidering av jern i hemoglobinet og dermed redusert oksygen opptak, og forstyrrelser i ionebalanse og endokrinologiske prosesser (Jensen, 2003; Svobodová, m. fl., 2005). Nitritt vil kunne tas opp via klorid/bikarbonat mekanismen i gjellene. På grunn av dette er det en mulighet for å øke terskel for giftighet ved å tilsette klorid, f.eks. som NaCl, til oppdrettsvannet. Kunnskapen om optimal Cl: NO₂-N ratio for kronisk eksponering hos Atlantisk laks i ferskvann har kun vært undersøkt i ett nylig gjennomført forsøk (Gutierrez, m. fl., 2011). Ny forskning som er under publisering tyder på at ratio klorid versus nitritt, bør være over 108:1 i ferskvann (Gutierrez, m. fl., 2011). Enkelte oppdrettere i ferskvanns-RAS bruker f. eks. en Cl: NO₂-N ratio > 200 i oppdrett av laks (pers. med. Frode Mathisen). Eventuell bruk av sjøvanns-RAS i postsmoltproduksjon vil dermed trolig gi mindre problemer med nitritt enn RAS i et rent ferskvannssystem, på grunn av høy klorid-konsentrasjon, men også i sjøvann bør nitritt-giftighet hos laks undersøkes. Grenseverdien for nitritt-N i ferskvann er foreslått så lavt som 0.1 mg/l (Wedermeier, 1996; Timmons, m. fl., 2001; Fiskeridirektoratet, 2004), mens den antydes opptil 5-10 ganger høyere i sjøvann (< 0.5-1.0 mg/l) (Fiskeridirektoratet, 2004; Timmons og Ebeling, 2007). Vi må være oppmerksom på at dette er basert på data fra andre arter og at det er

behov for ny kunnskap gjeldende for Atlantisk laks.

Nitritt omdannes til nitrat som er langt mindre giftig. I LC₅₀ tester har man funnet akutt-toksiske nivå ved 1000 – 3000 mg/l (Colt og Armstrong, 1980). Anbefalte nivå for nitrat i oppdrett spriker mellom < 1 mg/l (Wedermeier, 1996) til 400 mg/l (Timmons, m. fl., 2001). Ved prosjektering av RAS-anlegg benyttes ofte 150-350 mg/l nitrat som dimensjoneringskriterium. Andelen tilsetning av nytt vann i RAS (spedevann) beregnes ofte i forhold til dette, eller denitrifiseringstrinn installeres for å senke spedevannsbehovet ytterligere. Publiserte resultater om effekter av nitritt og nitrat i RAS for Atlantisk laks, med fersk- eller sjøvann, er foreløpig begrenset.

Oppsummering av fysiologiske forhold i lukkede systemer

Ved intensivering av oppdrett, som lukkede anlegg i sjø og RAS er, vil en i tur og orden treffe på begrensende faktorer knyttet til vannkvalitet, f.eks. O₂, CO₂ og NH₃. De optimale nivå av disse forbindelsene for fisken er ikke konstante, men endres i forhold til faktorer i miljøet og produksjonen. Det vil si at f.eks. ammoniakk-toleranse kan bli påvirket av oksygenmetning, vannhastighet, fôrinntak og livsstadium (Terjesen, 2008; Terjesen og Rosseland, 2009). Begrensende faktorer under produksjon i lukkede anlegg må bestemmes i et eksperimentelt miljø og med en fisk som er så lik opp til situasjonen i kommersiell drift som mulig. Dette er i liten grad gjort før; det meste av kunnskapen stammer fra forsøk i små kar med gjennomstrømming, ofte på fastet/sultet fisk (Wood, 2001).

Med noen unntak (f. eks. Knoph, 1995; Kristensen, m. fl., 2010; Kristensen, m. fl., 2011; Toften, m. fl., 2011) er kunnskapen om vannkvalitetskrav for laks i hovedsak basert på livsstadier fra rogn til smolt i ferskvann (~50-150 g, Bjerknæs, m. fl., 2007; Stefansson, m. fl., 2009). I lukkede anlegg må en kunne gi fisk opptil slaktestørrelse tilfredsstillende betingelser. Kravene til optimal vannkvalitet vil være styrende for flere sider ved dimensjonering, drift og produksjonskostnader.

Observert oksygenforbruk har blitt rapportert å avvike fra forbruket beregnet fra temperatur og fiskevekt, trolig på grunn av variasjoner i fiskens aktivitet/svømmehastighet (Bergheim, m. fl., 1993). Videre gir ulike modeller for oksygenforbruk opptil tre ganger forskjell i verdier utregnet for laks (gjennomgått av Thorarensen og Farrell, 2011), som kan føre til at dimensjonering av lukkede anlegg ikke blir av tilstrekkelig kvalitet.

Vi vurderer derfor kompetansegrunnlaget slik at ny kunnskap om optimal vannkvalitet og respirasjonsrater må styrkes for stor laks, spesielt ved høye veksthastigheter (TGC 3-5) i sjø. Videre kan tidlig kjønnsmodning tenkes å bli et problem i lukkede anlegg dersom ikke fokus settes på dette. Ny forskning i ferskvanns-RAS viser at opptil 75 % av hannfisken ble kjønnsmoden gjennom produksjon til slaktestørrelse (Summerfelt, m. fl., 2012). Imidlertid kan det være grunn til å tro at riktig bruk av fotoperiode, temperatur, vannets saltholdighet og dermed smoltifisering, og trening og fôrkomposisjon (Fjelldal, m. fl., 2011; Palstra og Planas, 2011; Fjelldal, m. fl., 2012), kan bidra til å redusere slike problemer.

For å oppnå lønnsomhet i lukkede anlegg i sjø, vurderer vi det slik at fisketettheten må være vesentlig høyere enn dagens regelverk for tradisjonelle nøter (25 kg/m³). En høy tetthet gir reduserte investeringskostnader pr kg fisk, men om dette skal gi effekt på den totale produksjonskostnaden forutsettes det at fiskens velferd og ytelse ikke blir skadelidende. Effekter av tetthet kan deles grovt inn i 1) effekter pga. redusert vannkvalitet og fôrtildeling, og 2) økte negative atferdsinteraksjoner mellom individer ved høye tettheter. Det er store sprik i litteraturen på grenseverdier for fisketetthet i kar (Ellis, m. fl., 2002, regnbueørret), og forholdsvis lite informasjon om stor Atlantisk laks i kar (se tidligere i artikkelen). Dette vanskeliggjør arbeidet med å etablere en fisketetthet som ikke bør overskrides, og viser hvor viktig det er at forsøk som brukes for å gi tilrådninger om oppdrett blir gjort så nært opptil industrielle forhold som mulig, og ved høye veksthastigheter.

Parametere	Grenseverdier	Referanse	Betydning
Vekst og fôring	TCG 2.7-3.0 og FCR 0.9-1.0	(Thorarensen og Farrell, 2011)	Nivå for å oppnå konkurransedyktig produksjon av laksefisk
Oksygen	85%-100 % metning (0.25-0.50 kg oksygen:1.0 kg fôr, med døgnvariasjoner på + 15-25 %)	(Rosten, 2009; Thorarensen og Farrell, 2011) (Forsberg, 1997)	Påvirker tilvekst og velferd
Karbondioksid	10-20 mg/l	(Wedermeyer, 1996; Fivelstad, m. fl., 1998; Portz, m. fl., 2006)	For høye verdier fører til redusert tilvekst, forstyrrelser i syre-base og ionereguleringen, nyreskader og redusert oksygenbindingskapasitet i hemoglobin.
Uionisert ammoniak (NH₃-N)	12 µg/l-25 µg/l	(Fivelstad, m. fl., 1995; Knoph og Thorud, 1996; Timmons, m. fl., 2001; Kolarevic, m. fl., 2012b; Kolarevic, m. fl., 2012a)	Den giftigste formen av ammoniakk hos fisk. Virker bl.a. på sentralnerv-systemet, aminosyre-metabolismen, enzym-systemer, kan føre til gjelleskader og osmoregulatoriske forstyrrelser.
Fisketetthet	Parr i ferskvann 86 kg/m ³ . Postsmolt i lukkede anlegg i sjø tilsier regelverk 25 kg/m ³	(Fiskeridirektoratet, 2004; Hosfeld, m. fl., 2009)	
Vannutskiftning	Minimum 0.2-0.3 l/kg/min for et anlegg med gjennomstrømming og oksygenering	(ferskvann, Rosten, m. fl., 2007)	Påvirker velferd og vekst der CO ₂ er første begrensende faktor
Nitritt og nitrat	Nitritt-N: 0.1 mg/l i ferskvann og 0.5-1.0 mg/l i sjøvann Nitrat-N: 1 mg/l-400mg/l (anbefalingene spriker mye)	(Wedermeyer, 1996; Timmons, m. fl., 2001; Fiskeridirektoratet, 2004; Timmons og Ebeling, 2007)	Nitritt er giftig for laks og forårsaker bl. a. met-hemoglobin, forstyrrelser i ionebalansen og endokrine prosesser.

Tabell 1. Eksempler på styrende parametre under design og dimensjonering av lukkede anlegg.

Konklusjoner

En rekke tiltak anses som nødvendige for utvikling av lukket anleggsteknologi.

1. Det må legges til rette for kunnskapsoppbygging innenfor en rekke felter (biologi, teknologi og styring av produksjon) når det gjelder flytende lukkede anlegg i sjø og på land.
2. Innenfor det biologiske feltet er det særlig temaene ytelse, velferd og helse hos laks i lukkede anlegg i sjø og på land som ikke er tilstrekkelig dokumentert, spesielt for større atlantisk laks. Dette gjelder helt basale felt som vannforbruk, fisketetthet, vannkvalitets-kriterier, og fôr og ernæring, under rask
3. Det bør gjennomføres en vurdering av helheten knyttet til en kombinert bruk av lukkede og åpne anlegg i sjø som et ledd i å komme nærmere de prioriterte miljømålene rømming, utslipp og parasitt- og sykdomskontroll

Takk til

Fiskeri- og havbruksnærings forskningsfond (FHF) for finansiering av en forprosjektstudie (prosjektnr. 900615) som denne artikkelen bygger på. Forfatterne ønsker også å rette en takk til flere industriaktører som bidro med diskusjoner og innspill under en workshop på emnet i juni 2011.

Referanser

Aas, T.S., Grisdale-Helland, B., Terjesen, B.F., Helland, S.J., 2006. Improved growth and nutrient utilisation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) fed diets containing a bacterial protein meal. *Aquaculture*. 259, 365-376.

Alabaster, J.S., Shurben, D.G., Knowles, G., 1979. The effect of dissolved oxygen and salinity on the toxicity of ammonia to smolts of salmon, *Salmo salar* L. *J. Fish Biol.* 15, 705-712.

Austreng, E., Storebakken, T., Åsgård, T., 1987. Growth rate estimates for cultured Atlantic salmon and rainbow trout. *Aquaculture*. 60, 157-160.

Berg, A., Danielsberg, A., Seland, A., Sigholt, T., 1993. Oxygen demand for postsmolt Atlantic salmon (*Salmo salar*). in: Reinertsen, H., Dahle, Jørgensen, Tvinnerheim (Eds.), First International Conference on Fish Farming Technology, Trondheim, pp. 297-299

Bergheim, A., Forsberg, O.I., Sanni, S., 1993. Biological basis for land-based farming of Atlantic salmon: oxygen consumption. in: Reinertsen, H., Dahle, L.A., Jørgensen, L., Tvinnerheim, K. (Eds.), Fish Farming Technology. Balkema, Rotterdam, pp. 289-295

Bergheim, A., Gausen, M., Næss, A., Hølland, P.M., Krogedal, P., Crampton, V., 2006. A newly developed oxygen injection system for cage farms. *Aquacultural Engineering*. 34, 40-46.

Bernier, N.J., Randall, D.J., 1998. Carbon dioxide anaesthesia in rainbow trout: effects of hypercapnic level and stress on induction and recovery from anaesthetic treatment. *Journal of Fish Biology*. 52, 621-637.

Bjerknes, V., Liltved, H., Rosseland, B.O., Rosten, T., Skjelkvåle, B.L., Stefansson, S., Åtland, Å., 2007. Vannkvalitet og smoltproduksjon. Juul forlag

Brauner, C.J., Seidelin, M., Madsen, S.S., Jensen, F.B., 2000. Effects of freshwater hyperoxia and hypercapnia and their influences on subsequent seawater transfer in Atlantic

salmon (*Salmo salar*) smolts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 57, 2054-2064.

Brett, J.R., Groves, T.D.D., 1979. Physiological energetics. in: Hoar, W.S., Randall, D.J., Brett, J.R. (Eds.), *Fish Physiology*. Academic Press, London, New York

Christiansen, J.S., Jobling, M., Jørgensen, E., 1990. Oksygen og vannbehov. Nye reviderte tabeller. *Norsk Fiskeoppdrett*. 15, 28-29.

Colt, J., Armstrong, D., 1980. Nitrogen toxicity to crustaceans, fish and molluscs. in: Allen, L., Kinney, E. (Eds.), *Bio-engineering Symposium on Fish Culture*. American Fisheries Society, Bethesda, MD, pp. 34-47

Colt, J., Orwicz, K., 1991. Modeling production capacity of aquatic culture systems under freshwater conditions. *Aquacultural Engineering*. 10, 1-29.

Crampton, V., Hølland, P., Bergheim, A., Gausen, M., Næss, A., 2003. Oxygen effects on caged salmon. *Fish Farming International*. 2003, 26-27.

Davidson, J., Summerfelt, S., 2004. Solids flushing, mixing, and water velocity profiles within large (10 m³ and 150 m³) circular 'Cornell-type' dual-drain tanks used for salmonid culture. *Aquacultural Engineering*. 32, 245-271.

Davidson, J., Good, C., Terjesen, B.F., Welsh, C., Summerfelt, S., 2011. The effects of high (20 mg/l) and low (10 mg/l) carbon dioxide concentrations on Atlantic salmon *Salmo salar* growout in freshwater closed-containment systems. *Aquaculture America 2011*. World Aquaculture Society, New Orleans, Louisiana, US

Ellis, T., North, B., Scott, A., Bromage, N., Porter, M., Gadd, D., 2002. The relationship between stocking density and welfare in farmed rainbow trout. *J. Fish. Biol.* 61, 493-531.

Fiskeridirektoratet, 2004. Merknader til Forskrift 22. desember 2004 nr. 1785 om drift av akvakulturanlegg (akvakulturdriftsforskriften)

Fivelstad, S., Smith, M.J., 1991. The oxygen consumption rate of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) reared in a single pass landbased seawater system. *Aquacultural Engineering*. 10, 227-235.

Fivelstad, S., Binde, M., 1994. Effects of reduced waterflow (increased loading) in soft water on Atlantic salmon smolts (*Salmo salar* L.) while maintaining oxygen at constant level by oxygenation of the inlet water. *Aquacultural Engineering*. 13, 211-238.

- Fivelstad, S., Schwarz, J., Stromsnes, H., Olsen, A.B., 1995. Sublethal effects and safe levels of ammonia in seawater for Atlantic salmon postsmolts (*Salmo salar* L.). *Aquacultural Engineering*. 14, 271-280.
- Fivelstad, S., Haavik, H., Løvik, G., Olsen, A.B., 1998. Sublethal effects and safe levels of carbon dioxide in seawater for Atlantic salmon postsmolts (*Salmo salar* L.): ion regulation and growth. *Aquaculture*. 160, 305-316.
- Fivelstad, S., Waagbø, R., Stefansson, S., Olsen, A.B., 2007. Impacts of elevated water carbon dioxide partial pressure at two temperatures on Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr growth and haematology. *Aquaculture*. 269, 241-249.
- Fivelstad, S., Olsen, A.B., Kløften, H., Ski, H., Stefansson, S., 1999. Effects of carbon dioxide on Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts at constant pH in bicarbonate rich freshwater. *Aquaculture*. 178, 171-187.
- Fivelstad, S., Kallevik, H., Iversen, H.M., Møretro, T., Våge, K., Binde, M., 1993. Sublethal effects of ammonia in soft water on Atlantic salmon smolts at a low temperature. *Aquaculture International*. 1, 157-169.
- Fivelstad, S., Olsen, A.B., Asgard, T., Bæverfjord, G., Rasmussen, T., Vindheim, T., Stefansson, S., 2003. Long-term sublethal effects of carbon dioxide on Atlantic salmon smolts (*Salmo salar* L.): ion regulation, haematology, element composition, nephrocalcinosis and growth parameters. *Aquaculture*. 215, 301-319.
- Fjelldal, P.G., Hansen, T., Huang, T.-s., 2011. Continuous light and elevated temperature can trigger maturation both during and immediately after smoltification in male Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*. 321, 93-100.
- Fjelldal, P.G., Imsland, A., Hansen, T., 2012. Vaccination and elevated dietary phosphorus reduces the incidence of early sexual maturation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture*. 364-365, 333-337.
- Forsberg, O.I., 1994. Modelling oxygen consumption rates of post-smolt Atlantic salmon in commercial-scale, land-based farms. *Aquaculture International*. 2, 180-196.
- Forsberg, O.I., 1997. The impact of varying feeding regimes on oxygen consumption and excretion of carbon dioxide and nitrogen in post-smolt Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Aquaculture Research*. 28, 29-41.
- Fridell, F., Gadan, K., Sundh, H., Taranger, G.L., Glette, J., Olsen, R.E., Sundell, K., Evensen, O., 2007. Effect of hyperoxygenation and low water flow on the primary stress response and susceptibility of Atlantic salmon *Salmo salar* L. to experimental challenge with IPN virus. *Aquaculture*. 270, 23-35.
- Gebauer, R., 1992. Vannbehov. in: Gebauer, R., Eggen, G., Hansen, E., Eikebrokk, B. (Eds.), *Oppdrettsteknologi. Vannkvalitet og vannbehandling i lukkede oppdrettsanlegg*. Tapir Forlag, Trondheim, pp. 169-218
- Grisdale-Helland, B., Helland, S.J., 1997. Replacement of protein by fat and carbohydrate in diets for atlantic salmon (*Salmo salar*) at the end of the freshwater stage. *Aquaculture*. 152, 167-180.
- Grøttum, J.A., Sigholt, T., 1998. A model for oxygen consumption of Atlantic salmon (*Salmo salar*) based on measurements of individual fish in a tunnel respirometer. *Aquacultural Engineering*. 17, 241-251.
- Gutierrez, A., Kolarevic, J., Sæther, B., Bæverfjord, G., Takle, H., Medina, H., Terjesen, B., 2011. Effects of sub-lethal nitrite exposure at high chloride background during the parr stage of Atlantic salmon, In: *Aquaculture Europe 2011 Proc.*, Rhodes, Greece, pp. 1080-1081
- Handeland, S.O., Kristensen, T., Rosten, T., Urke, H., Damsgård, B., Noble, C., Mikkelsen, H., Toften, H., Evensen, T., Rosseland, B.O., Salbu, B., Christisan, H.C., Stefansson, S.O., 2008. Påvirker vannkvalitet og produksjonsintensitet risiko for utvikling av vintersår hos postsmolt; Resultater fra en storskala feltstudie. *Fiskehelse*. 10.
- Hevrøy, E., Hunskaar, C., Gelder, S., Shimizu, M., Waagbø, R., Breck, O., Takle, H., Sussort, S., Hansen, T., 2013. GH-IGF system regulation of attenuated muscle growth and lipolysis in Atlantic salmon reared at elevated sea temperatures. *Journal of Comparative Physiology B*. 183, 243-259.
- Hosfeld, C., Hammer, J., Handeland, S., Fivelstad, S., Stefansson, S., 2009. Effects of fish density on growth and smoltification in intensive production of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture*. 294, 236-241.
- Hutchinson, W., Jeffrey, M., O'Sullivan, D., Casement, D., Clarke, S., 2004. *Recirculation Aquaculture Systems: Minimum standards for design, construction and management*, Kent Town
- Iversen, A., Kosmo, J., 2004. Kan vekstindeksene sammenlignes? (In Norwegian). *Norsk Fiskeoppdrett*, 62-64.
- Jensen, F., 2003. Nitrite disrupts multiple physiological functions in aquatic animals. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 135, 9-24.

- Jobling, M., 1994. Fish bioenergetics. Chapman and Hall
- Kieffer, J.D., Alsop, D., Wood, C.M., 1998. A respirometric analysis of fuel use during aerobic swimming at different temperatures in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J Exp Biol.* 201, 3123-3133.
- Kjartansson, H., Fivelstad, S., Thomassen, J.M., Smith, M.J., 1988. Effects of different stocking densities on physiological parameters and growth of adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) reared in circular tanks. *Aquaculture.* 73, 261-274.
- Knoph, M.B., 1995. Toxicity of ammonia to Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.). Department of Fisheries and Marine Biology. University of Bergen, Bergen
- Knoph, M.B., Thorud, K., 1996. Toxicity of ammonia to Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in seawater—Effects on plasma osmolality, ion, ammonia, urea and glucose levels and hematologic parameters. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology.* 113, 375-381.
- Kolarevic, J., Takle, H., Felip, O., Ytteborg, E., Selset, R., Good, C.M., Bæverfjord, G., Åsgård, T., Terjesen, B.F., 2012a. Molecular and physiological responses to long-term sublethal ammonia exposure in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquatic Toxicology.* 124-125, 48-57.
- Kolarevic, J., Selset, R., Felip, O., Good, C., Snekvik, K., Takle, H., Ytteborg, E., Bæverfjord, G., Åsgård, T., Terjesen, B.F., 2012b. Influence of long term ammonia exposure on Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr growth and welfare. *Aquaculture Research.*
- Koskela, J., Pirhonen, J., Jobling, M., 1997. Feed intake, growth rate and body composition of juvenile Baltic salmon exposed to different constant temperatures. *Aquaculture International.* 5, 351-360.
- Kristensen, T., Rosseland, B., Kiessling, A., Djordevic, B., Massabau, J.C., 2010. Lack of arterial pO₂ downregulation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) during long-term normoxia and hyperoxia. *Fish Physiol Biochem.* 36, 1087-1095.
- Kristensen, T., Haugen, T., Rosten, T., Fjellheim, A., Åtland, Å., Rosseland, B., 2011. Effects of production intensity and production strategies in commercial Atlantic salmon smolt (*Salmo salar* L.) production on subsequent performance in the early sea stage. *Fish Physiology and Biochemistry,* 1-10.
- Losordo, T., Westers, H., 1994. System carrying capacity and flow estimations, *Aquaculture Water Reuse Systems: Engineering Design and Management (Developments in Aquaculture and Fisheries Science)*, pp. 9-60
- Lygren, B., Hamre, K., Waagbø, R., 2000. Effect of induced hyperoxia on the antioxidant status of Atlantic salmon *Salmo salar* L. fed three different levels of dietary vitamin E. *Aquaculture Research.* 31, 401-407.
- McKenzie, D., Shingles, A., Taylor, E., 2003. Sublethal plasma ammonia accumulation and the exercise performance of salmonids. *Comp. Biochem Physiol. A.* 135, 515-526.
- Meade, J.W., 1985. Allowable Ammonia for Fish Culture. *The Progressive Fish-Culturist.* 47, 135-145.
- Nakada, T., Westhoff, C.M., Kato, A., Hirose, S., 2007. Ammonia secretion from fish gill depends on a set of Rh glycoproteins. *FASEB J.* 21, 1067-1074.
- Nordgarden, U., Oppedal, F., Taranger, G.L., Hemre, G.I., Hansen, T., 2003. Seasonally changing metabolism in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) I – Growth and feed conversion ratio. *Aquaculture Nutrition.* 9, 287-293.
- North, B.P., Turnbull, J.F., Ellis, T., Porter, M.J., Migaud, H., Bron, J., Bromage, N.R., 2006. The impact of stocking density on the welfare of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture.* 255, 466-479.
- Palstra, A., Planas, J., 2011. Fish under exercise. *Fish Physiology and Biochemistry.* 37, 259-272.
- Portz, D., Woodley, C., Cech, J., Jr., 2006. Stress-associated impacts of short-term holding on fishes. *Rev Fish Biol Fisheries.* 16, 125-170.
- Powell, M.D., Perry, S.F., 1997. Respiratory and acid-base disturbances in rainbow trout blood during exposure to chloramine-T under hypoxia and hyperoxia. *Journal of Fish Biology.* 50, 418-428.
- Randall, D.J., Tsui, T.K.N., 2002. Ammonia toxicity in fish. *Marine Pollution Bulletin.* 45, 17-23.
- Rosten, T., 2000. Fighting high CO₂ levels in hatcheries - with ejector based degassing (in Norwegian). *Norsk Fiskeoppdrett.* 25, 68-71.
- Rosten, T., 2009. Oxygen in water - what is favorable for the fish? (In Norwegian, English summary). *VANN.* 44, 367-374.
- Rosten, T., Kristensen, T., 2011. Best practice in live fish transport. *Norwegian Institute for Water Research*, pp. 25

- Rosten, T., Urke, H.A., Åtland, Å., Kristensen, T., Rosseland, B.O., 2007. Sentrale drifts- og vannkvalitetsdata fra VK Laks – undersøkelsene fra 1999 – 2006, NIVA Rapport, Lnr. 5352-2007, pp. 16. ISBN 82-577-4918-4914.
- Russo, R., Thurston, R., 1991. Toxicity of ammonia, nitrite and nitrate to fishes. in: Brune, D., Tomasso, J. (Eds.), Aquaculture and water quality. World Aquaculture Society, Baton Rouge, LA, pp. 58-89
- Sanni, S., Forsberg, O.I., 1996. Modelling pH and carbon dioxide in single-pass sea-water aquaculture systems. *Aquacultural Engineering*, 15, 91-110.
- Saunders, R., Harmon, P., 1988. Extended daylength increases post-smolt growth. *World Aquaculture*, 19, 72-73.
- Schreier, H., Mirzoyan, N., Saito, K., 2010. Microbial diversity of biological filters in recirculating aquaculture systems. *Current Opinion in Biotechnology*, 21, 318-325.
- Seymour, E., 1990. Determination of optimal biological conditions for the growth of Atlantic salmon in landbased farms by pilot scale research, Arbeitsnotat. Rapp. RF-1990/243. International Research Institute of Stavanger, Stavanger, Norway
- Shingles, A., McKenzie, D.J., Taylor, E.W., Moretti, A., Butler, P.J., Ceradini, S., 2001. Effects of sublethal ammonia exposure on swimming performance in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Experimental Biology*, 204, 2691-2698.
- Stefansson, S.O., Imsland, A.K., Handeland, S.O., 2009. Food-deprivation, compensatory growth and hydro-mineral balance in Atlantic salmon (*Salmo salar*) post-smolts in sea water. *Aquaculture*, 290, 243-249.
- Summerfelt, S., Davidson, J., Waldrop, T., Good, C., Kenney, P., Terjesen, B., Wolters, W., 2012. Atlantic salmon growout trials in freshwater closed-containment systems at the Conservation Fund's Freshwater Institute., 9th International Conference on Recirculating Aquaculture, Roanoke, Virginia, USA
- Svobodová, Z., Máčková, J., Poleszczuk, G., Höda, J., Hamáková, J., Kroupová, H., 2005. Nitrite poisoning of fish in aquaculture facilities with water-recirculating systems. *Acta Vet. Brno*, 74, 129-137.
- Terjesen, B.F., 2008. Nitrogen excretion. in: Finn, R., Kapoor, B. (Eds.), *Fish Larval Physiology*. Science Publishers., New York, pp. 263-302
- Terjesen, B.F., Rosseland, B.O., 2009. Produksjon og giftighet av ammoniakk hos fisk. *Norsk Fiskeoppdrett*, 34, 52-55.
- Terjesen, B.F., Summerfelt, S.T., Nerland, S., Ulgenes, Y., Fjæra, S.O., Megård Reiten, B.K., Selset, R., Kolarevic, J., Brunsvik, P., Bæverfjord, G., Takle, H., Kittelsen, A., Åsgård, T., 2012. Design, dimensioning, and performance of a research facility for studies on the requirements of fish in RAS environments. *Aquacultural Engineering*, In press <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquaeng.2012.1011.1002>
- Terjesen, B.F., Kolarevic, J., Mydland, L., Takle, H., Ulgenes, Y., Summerfelt, S., Good, C., Bæverfjord, G., Reiten, B., Selset, R., Nerland, S., Kittelsen, A., Brunsvik, P., Fjæra, S., Ibieta, P., Gutierrez, X., Rud, I., Rudi, K., Åsgård, T., 2010. Nofima Centre for Recirculation in Aquaculture – Technical aspects and fresh results. *Norsk Fiskeoppdrett*, 35, 38-43.
- Thorarensen, H., Farrell, A., 2011. The biological requirements for post-smolt Atlantic salmon in closed-containment systems. *Aquaculture*, 312, 1-14.
- Timmons, M., Ebeling, J., 2007. *Recirculating Aquaculture*. Cayuga Aqua Ventures, Ithaca, NY
- Timmons, M.B., Ebeling, J.M., Wheaton, F.W., Summerfelt, S.T., Vinci, B.J., 2001. *Recirculating aquaculture systems*. Cayuga Aqua Ventures, Ithaca, N. Y.
- Toften, H., Damsgård, B., Handeland, S., Kristensen, T., Mikkelsen, H., Rosseland, B.O., Salbu, B., Stefansson, S.O., Teien, H.-C., 2011. Optimal smolt production and post smolt performance in the High North - Seawater intermixing, low temperatures and intensive rearing –FINAL REPORT - Norwegian Research Council Project 184997/S40 (2008-2011). Nofima, pp. 24
- Turnbull, J., Bell, A., Adams, C., Bron, J., Huntingford, F., 2005. Stocking density and welfare of cage farmed Atlantic salmon: application of a multivariate analysis. *Aquaculture*, 243, 121-132.
- Wedermeyer, G., 1996. *Physiology of fish in intensive culture systems*. Chapman and Hall, New York
- Wedermeyer, G., 1997. Effect of rearing conditions on the health and physiological quality of fish in intensive culture. in: Iwama, G., Pickering, A., Sumpster, J., Schreck, C. (Eds.), *Fish stress and health in aquaculture*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 35-72
- Wilson, R.W., Taylor, E.W., 1992. Transbranchial ammonia gradients and acid-base responses to high external ammonia

concentrations in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) acclimated to different salinities. J. Exp. Biol. 166, 95-112.

P.A., Anderson, P.M. (Eds.), Fish Physiology. Academic Press, London, New York, pp. 201-238

Wood, C.M., 2001. Influence of feeding, exercise, and temperature on nitrogen metabolism and excretion. in: Wright,