

Håndbok i kveiteoppdrett

Innhold

Forord.....4

Naturgrunnlag og produksjonsmåte

- Kap 1** Innfanging og utvalg av stamfisk.....8
- Kap 2** Stamfiskhold og eggproduksjon.....16
- Kap 3** Eggfasen.....22
- Kap 4** Kveiteeggets klekking.....30
- Kap 5** Plommesekkfasen.....37
- Kap 6** Første fødeopptak.....45
- Kap 7** Metamorfose.....56
- Kap 8** Fasen fram til 5g.....64
- Kap 9** Settefiskfasen.....69
- Kap 10** Påvekstfasen.....83
- Kap 11** Kveitas krav til fôr og fôring.....89
- Kap 12** Kjønnsmodning.....95
- Kap 13** Helsesituasjonen for kveite i naturen og i oppdrett.....101

Spesielle tilpasninger i oppdrett

- Kap 14** Yngelproduksjon av kveite i poll- og bassengsystemer.....112
- Kap 15** Årstidsuavhengig yngelproduksjon.....134
- Kap 16** Tilvenning til formulert fôr.....139
- Kap 17** Påvekst i kar og merd.....145
- Kap 18** Styring av slaktekvalitet.....151
- Kap 19** Salg og marked for norsk oppdrettskveite.....156

Forfatterpresentasjon.....164

Denne håndboken kommer som et resultat av næringens og FoU-sektorens økende behov for standardisering og detaljert informasjon. Men når skal man gi status for noe som er under utvikling? Å redigere en slik bok er omtrent som å lage et oljemaleri av et billøp, der motivet skifter mye raskere enn denne tiden det tar å lage bildet.

I denne publikasjonen er det rent praktiske aspektet omkring praktisk oppdrett noe tonet ned til fordel for den biologiske kunnskapen som danner basis for de metoder som i dag blir benyttet av næringen i både inn- og utland. I en bransje der ny kunnskap etableres i høyt tempo, og med teknisk utvikling som foregår kontinuerlig, vil man i en håndbok som denne fort komme i skade for å presentere teknisk kunnskap utgått på dato. Det har tatt noe tid å samle sammen kapitlene fra de enkelte forfatterne, men den siste tids utviklinger har så langt mulig blitt inkludert. Likevel er vi oppmerksom på at sannheter generelt sjelden varer lenge, og kanskje spesielt innenfor det bokens tema.

Redaktørene har hatt det privilegium å få delta innenfor forskning på kveite som oppdrettsart, og hatt anledning til å følge utviklingen i næring på tett hold. I en periode var også den ene redaktøren medarbeider i en yngelproduksjonsbedrift, og fikk her brynt seg både på praktiske løsninger, og nitidige rutiner. Nettopp praktiske metoder har stått sentralt i utviklingen av næringen. På et tidlig tidspunkt ble man klar over at oppdrett av kveite

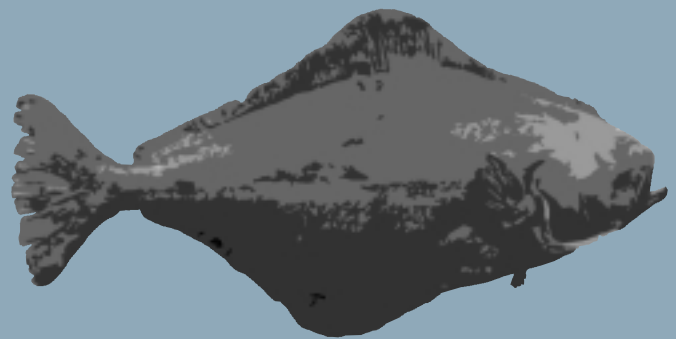
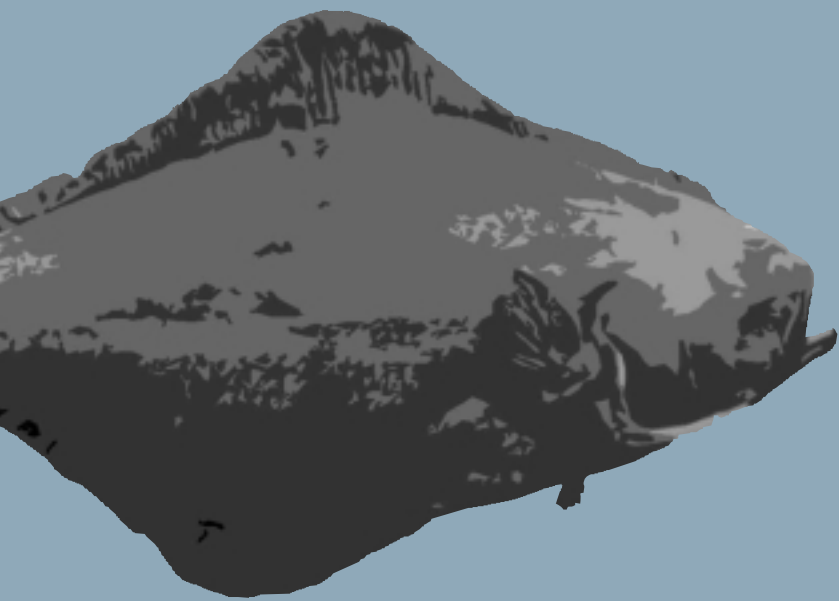
krevede helt andre løsninger enn for annen "kjent" oppdrettsfisk. Det beste eksempelet på dette er utviklingen av spesialutstyr for å håndtere den lange plommesekkperioden der larvene er svært ømfintlige for endringer i miljø. Dette arbeidet har i stor grad vært tuftet på basal kunnskap om larvenes atferd og miljøkrav. Utviklingen har kommet langt, men fortsatt betraktes plommesekkfasen som næringens "akilleshæl", med tidvis stor dødelighet og høye innslag av deformiteter. Likeledes har startføring og overgangen fra pelagisk larve til pigmentert bunntilknyttet yngel gitt store utfordringer både med hensyn til ernæring og teknologi.

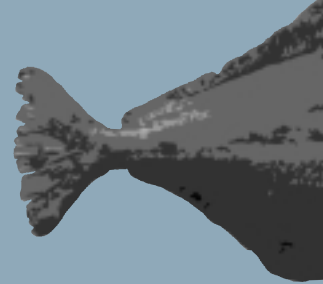
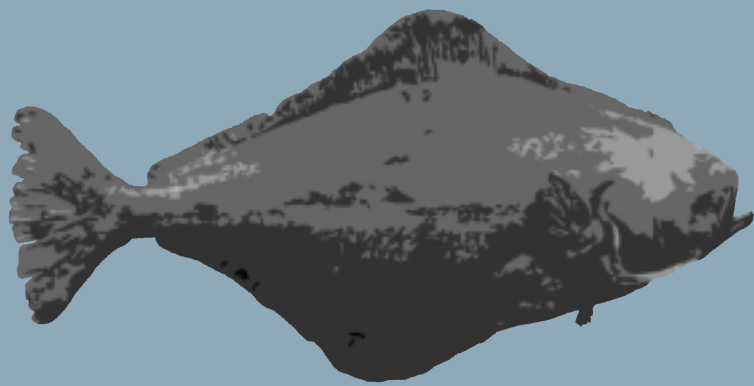
Sammenlignet med annen nyskaping kan det synes som om utviklingen av kveitenæringen har tatt lang tid. Som denne boken vitner om er det gjennom de siste 15 årene blitt lagt ned betydelige offentlige og private ressurser i FoU-arbeidet med kveite. Siden generell kunnskap om kveite i utgangspunktet var svært begrenset, har det i denne perioden blitt utført et omfattende grunnforskningsarbeid i tillegg til det mer praktisk oppdrettsrettede arbeidet. Kveita er således blitt en raskt dokumentert art, med en tilhørende kunnskapsbase som strekker seg langt videre enn metoder for kommersielt oppdrett. Bruk av offentlige og private forskningsmidler har vært sett på som en nøkkel til kommersiell framgang. Bruken av midler til kveiteforskning har i denne sammenhengen av enkelte blitt kritisert. Heldigvis ser det ut til at kveiteoppdrettere tilhører en

hardfør rase som blir ved sin lest, på tross av at utviklingen har gått langsommere enn forventet, og gjennombruddene har vært sparsomme. I løpet av tiden det har tatt å produsere denne boken har det imidlertid kommet meget positive signaler fra næringen. Flere yngelprodusenter kan vise til lovende resultater både i form av volum og kvalitet, selv om det fortsatt er sider ved produksjonen som må utvikles videre.

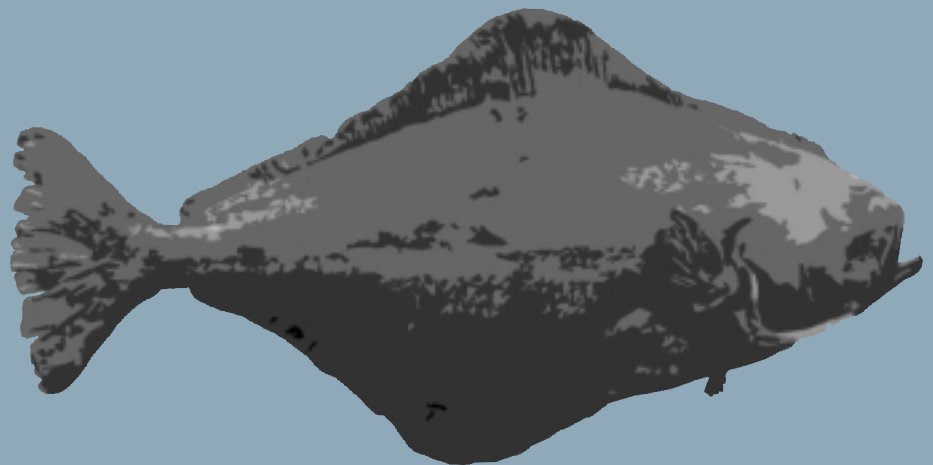
På tross av et tilsynelatende godt marked med gode priser, har høye priser og usikker tilgjengelighet på kveiteyngel bidradd til å bremse interessen for matfiskproduksjon,. Denne trenden er i ferd med å snu. I løpet av de siste to årene har stadig flere yngelprodusenter kommet på banen med gode produktionsresultater, noe som i sin tur også vil ha innvirkning på prisnivået. Vi er overbevist om at kystNorge i løpet av få år vil kunne høste fruktene av et nitidig FoU-arbeid som har foregått både i offentlig og privat sektor. Slik sett er denne boken en oppsummering av noe av dette.

Redaktørene vil benytte anledningen til å takke gode kolleger for bidragene, samt Norges forskningsråd og Havforskningsinstituttet for finansiell støtte. Yvonne Bonete, Hege Sjørusen og Kari Østervold Toft skal ha stor takk for bistand og hjelp i denne redaksjonens slutfase.





Naturgrunnlag og produksjonsmåte



Sammendrag

Kveita er utbredt i store deler av nord-Atlanteren. I hele området har overfiske rundt midten av 1900-tallet redusert bestandenes størrelse og dermed trolig forårsaket nedsatt alder ved kjønnsmodning, både hos hunner og hanner. Kveitens alder ved kjønnsmodning synes imidlertid å være forskjellig i ulike områder i Nord-Atlanteren. Hannene blir kjønnsmodne tidligere enn hunnene og har en betydelig lavere vekst etter første gyting. Før kjønnsmodningen vandrer kveiten ut fra oppvekstområdene og kan i løpet av livet foreta svært lange vandringar. Merkeforsøk antyder at kjønnsmoden kveite kommer tilbake til samme gyteområde år etter år. Kveite som ble merket på gytefelt, har blitt gjenfanget utenfor disse områdene, noe som trolig har sammenheng med næringsvandring. Dietten til stor kveite består hovedsakelig av fisk, og uer er trolig hovedbyttet for voksen kveite. I norske farvann forekommer gytingen på 300 – 700 m dype bløtbunnslokaliteter med ansamlinger av atlantehavsvann som har høy temperatur og saltholdighet. Slike vannkvaliteter kan det være ønskelig å gjenskape i stamfiskanlegg for kveite, for å optimalisere stamfiskens miljøbetingelser. Overlevelsesnivået til ny, villfanget stamfisk beror på hvordan kveiten behandles under fangst og transport. Garnfanget kveite vil ofte ha store hudskader som kan føre til at fisken dør etter kort tid i fangenskap. En stor del av stamfiskrekruddene blir derfor fanget med kveiteline (gangvad) som gir små skader. Under transport med gode tekniske løsninger kan kveite fraktes i mange døgn uten problemer.

Avlsarbeidet er i en innledende fase hvor langsiktige mål og organisasjonsstruktur for gjennomføring av avlsarbeidet er under drøfting. Avl kan få fram fisk tilpasset miljøbetingelsene i oppdrett og dermed utvikle

bestander med utvidet genetiske kapasitet som bedrer egenskapene i retning av kortere produksjonstid og lavere kostnader. Et systematisk avlsarbeide vil dermed kunne gi næringen konkurransefordeler i fremtiden og er være en prioritert nasjonal målsetting.

Naturlig utbredelse

Den atlantiske kveitearten forekommer på begge sider av nord Atlanteren, utenfor Færøyene, Island og sydlige deler av Grønland, i sjeldne tilfeller så langt sør som til Biscayabukten på østsiden av Atlanteren, og ned mot New York på vestsiden. I våre farvann finnes den langs hele norskekysten, i sørvestlige deler av Barentshavet til Bjørnøya, i noen tilfeller opp mot Svalbard (Haug 1990).

Kjønnsmodning i naturen

I årene 1936-38 og 1955-60, ble gjennomsnittlig alder ved kjønnsmodning hos kveite i nord-norske farvann påvist å være rundt 12 år for hanner og 13 år for hunner. Nyere undersøkelser i 1981 – 85 viste en markert reduksjon i alder ved kjønnsmodning, til 7 år for hanner og 8 år for hunner (Haug og Tjemsland 1986). Mye tyder på at kjønnsmodning hos kveite er en funksjon av vekstrate og størrelse, noe som er vanlig hos fisk som kjønnsmodner ved en relativt høy alder (Roff 1982; Godø og Haug 1999).

Kveitehanner blir kjønnsmodne ved lavere alder enn hunnene og hannenes vekst er betydelig lavere etter kjønnsmodning. Ved Færøyene er det funnet at hannene kjønnsmodner ved en alder på 4,5 år og en gjennomsnittsvekt på 1,7 kg, mens tilsvarende alder for hunnene er 7 år og 18 kg (Jakupsstovu og Haug 1988). Samtidig har man sett en tendens til økt vekst, lavere alder og mindre størrelse ved kjønnsmodning hos den nordnorske

bestanden av kveite, noe som antyder en tett-hetsavhengig vekst hos kveite (Haug og Tjemsland 1986, Godø og Haug 1999).

God vekst og sen kjønnsmodning vil være viktige kriterier for utvalg av stamfisk fra ville kveitepopulasjoner. Ettersom villfanget kveite vil utgjøre grunnlaget for et videre arbeide med avl på kveite er det viktig at dette utgangsmaterialet er best mulig. Utvalg basert på fiskens størrelse ved fangst er foreløpig eneste praktiske gjennomførbare arbeidsmetode. I denne sammenheng er det viktig å velge ut store hanner. Store hanner indikerer god vekst før, og muligens også etter kjønnsmodning.

Vandringsmønster

Det er gjennomført en rekke merkeforsøk for å studere kveitens vandringsmønster. Gjenfangstene fra merkeforsøkene på norskekysten viser at kveiten har et stort vandringspotensiale som forandrer seg med alderen hos fisken (Godø og Haug 1988a). Dette er også bekreftet ved merkeforsøk gjennomført utenfor Canadas Atlanterhavskyst (Godø og Haug 1988b; Støbø m. fl. 1988).

Utvandring fra kveitens oppvekstområder skjer tilsynelatende i god tid før kjønnsmodning, men det er først når kveiten er kjønnsmoden at den oppsøker gyteområdene. På bakgrunn av merkeforsøkene har det vært antydning at kjønnsmoden kveite kommer tilbake til samme gyteområde for å gyte år etter år (Haug 1989, Devold 1938, 1943). En betydelig andel av kjønnsmoden kveite som fanges på gytefeltene er hanner, og kan antyde at hunnene oppholder seg i kortere tid på gytefeltene enn hannene (Haug 1988). En annen mulig forklaring kan være at hannene har en annen atferd, med et høyere aktivitetsnivå på gytefeltet.

Utenom gytesesongen ble den merkede fisken gjenfanget utenfor gyteområdene, ofte langt borte fra merkeplassene, noe som trolig har sammenheng med næringsvandring

(Devold 1938). Ved en eventuell framtidig utvikling av et kulturbetinget fiske basert på utsetting av oppdrettet yngel (Skreslet og Ottesen 1999) vil det være viktig å ta hensyn til kveitens vandringer fra oppvekstområdene. I denne sammenheng vil det også være nødvendig å få avklart hvilke mekanismer som styrer tilbakevending til samme gyteområde for kjønnsmoden kveite slik at dette eventuelt kan utnyttes i en framtidig oppbygging av kveitebestanden langs norskekysten.

Matinntak hos kveite i naturen

Kveiten spiser i stor grad eremittkreps i sine første leveår, men dietten til stor kveite består hovedsakelig av et begrenset antall fiskearter (Scott, 1910; McIntyre 1953; Rae 1958; Kohler 1967). McIntyre (1953) fant at dietten til voksen kveite bestod kun av 11 arter, og at uer (*Sebastes marinus*) utgjorde over 75 % av fødeinntaket. Dette tyder på at kveiten selekterer uer framfor andre byttedyr og at ueren spiller en viktig næringsmessig rolle for voksen kveite (McIntyre 1953). Det er imidlertid store regionale forskjeller i dietten. På østkysten av Grønland finner man i tillegg til uer (Rae 1958) både arktiske og subarktiske fiskearter av slektene *Gymnellis* og *Lycodes* (Iversen 1936) i kveitemagene. I farvannene omkring Færøyene, på Rockall banken og tilstøtende farvann, synes uer å være en mindre viktig bestanddel. Omkring Færøyene finner en ofte torskefisk, sildefisk, og flatfisk i mageprøver av voksen kveite (Scott 1910), mens man i områdene på og omkring Rockall-banken finner flere andre arter som har en mer sørlig utbredelse. I Islandske farvann er uer en hovedbestanddel i kveitens mat gjennom hele året, mens brosme inntas i store mengder på vår og høst, og sjøkreps på vinteren. Data fra Island (McIntyre 1953) tyder på at voksen kveite har et høyere matinntak på sommeren enn på våren. Kjønnsmoden fisk synes å spise svært lite i gytesesongen, men Haug og Gulliksen

(1988b) fant at kroppsvekten hos hunner endres svært lite under gytingen. Det kan tyde på at matinntaket ikke stopper helt opp.

På bakgrunn av sammensetningen av mageprøvene kan en konkludere at kveite må forlate bunnen for å jakte på de pelagiske artene som utgjør hoveddietten hos kveite (McIntyre 1953). En sammenlikning av fettprofilen hos uer og kveite viste store likheter, mens det var betydelige forskjeller sammenliknet med sild (Haug m.fl. 1988). Sild er hoveddiett for kveite ved de fleste norske stamfiskanlegg. Man vet foreløpig lite om eventuelle effekter på eggkvalitet m.v. av en relativt "ensidig" diett basert på sild, i forhold til en mer balansert diett basert på nærings sammensetningen i en blanding av de marine artene som inngår i kveites naturlige fødevalg. Ernæring og betydning for eggkvalitet er omtalt i kap. 2.

Gytesesong

Det er observert store forskjeller i gytetidsrom både mellom ulike områder og innenfor et bestemt gyteområde. I Nord-Norge gyter kveiten i perioden fra desember til mars med en gytetopp i januar/februar (Kjørsvik m.fl. 1987). I fangster fra Vestfjorden er det imidlertid registrert kveite som har vært utgytt før jul og kveite med modne egg i april og mai måned (Knut Andersen pers. medd.). I andre deler av Atlanteren skjer gytingen noe senere, og ved Færøyene er gytetoppen antakelig i mars (Jakupstovu og Haug 1988a). J. Hjort (1905; se Devold 1938) rapporterte om gyting hos kveite utenfor Møre i november måned og at fisken var ferdiggytt ved årsskiftet.

Det kan være viktig å skaffe mere kunnskap om ulike stammer av kveite og den store spredningen over tid i gyteaktivitet. Disse særegenhetene kan utnyttes ved utvalg av stamfisk og ha betydning for eggprodusenter som lar en

naturlig lysrytme bestemme fiskens gonadeutvikling. Ved å velge ut fisk som gyter tidlig og sent kan gytesesongen forlenges slik at eggproduksjonen er best mulig tilpasset etterspørselen.

Gyteområder

Kveiten gyter på store dyp. I noen norske fjorder og sund forekommer gytingen på 300 – 700 m dype leirsletter (Devold 1938) der det er atlantehavsvann med høy temperatur (5-7°C) og høy saltholdighet (34,5 – 34,9). I perioden like før gyting finner man oftest kjønnsmoden kveite i bakkene på siden av leirslettene. Mye tyder på at kveiten kun oppholder seg på selve slettene under selve gytingen. Det er spesielt i bakkene ned til disse "djupholene" at de største fangstene tas i perioden før jul. Etter årsskiftet forekommer et godt fiske på leirslettene, men der kan fisken i noen tilfeller være ødelagt av slimål kort tid etter at de er fanget (Knut Andersen, pers. medd). Det er også registrert gyting i visse områder langs eggakanten (Hjort 1905, Jespersen 1917, Devold 1938, Jakupstovu 1986).

Ved Færøyene er det funnet et avgrenset gyteområde på 700 – 1000 m dyp på Eggakanten, med temperatur og saltholdighet ved bunnen på henholdsvis 7,5°C og 35.2. I norske farvann synes det å være et skille mellom Øst- og Vest-Finnmark, hvor man ikke har konstatert gyting øst for Nordkapp, sannsynligvis grunnet lave temperaturer (Devold 1938). Selv om kveite er fanget i områder med temperaturer ned til 0-1°C (Iversen 1936), tyder ovennevnte undersøkelser på at kjønnsmoden kveite søker varmere vann for gyting. De hydrografiske forholdene på kjente gytefelt kan være viktig å ta hensyn til ved etablering av stamfisk anlegg for kveite. Det har vist seg at stamfiskanlegg med lave temperaturer, eller varierende og lav saltholdig-

het, kan få en forsinkelse i gytingen eller at den uteblir helt (Holmefjord 1996).

Fangst av stamfisk

Det har hovedsakelig vært benyttet to metoder for etablering av stamfiskbestander av villfang-et kveite:

- Fangst av kjønnsmoden kveite på gytefeltene.
- Fangst av umoden kveite for videre oppdrett til kjønnsmoden fisk.

Fordelene med inntak av kjønnsmoden kveite fra fiske er at man får omsatt innsatsen relativt raskt i eggproduksjon. Allerede etter to år i fangenskap kan man forvente en normal produksjon av egg med god kvalitet.

Kjønnsmoden fisk som er villfanget vil som oftest være stor, noe som medfører tilsvarende store eggposjoner sammenliknet med f.eks førstegangsgytere av innsamlet ungfisk og utvalgt oppdrettsfisk. Det er vanlig å prioritere innsamling av hunnfisk som har en vekt mellom 50 kg og opptil 80 kg. Den øvre grensen har sammenheng med at stor kveite er svært vanskelig å håndtere under stryking, og man er også usikker på om eggkvaliteten reduseres i takt med størrelsen på fisken.

Fangst av kveite under 50 kg i gytetiden er ofte hanner (Mathisen og Olsen 1968). På gytefeltene er det som regel ikke problemer med å fange et tilstrekkelig antall hanner etter- som disse vanligvis forekommer i et større antall enn hunner i fangstene (Mathisen og Olsen 1968; Haug og Tjemsland 1986; Jakupsstovu og Haug 1988). Det finnes ikke gode morfologiske trekk som skiller hunner fra hanner. Dersom hannene fanges i gytetiden vil de ha rennende melke og dermed være lett å skille fra hunnene. Hos gytmodne hunner ser man eggsekken som en sylinder med avtagende diameter langs bakre del av fisken.

Erfaringer tyder på at det er best å ta inn fisk sent på høsten. De har da allerede et godt ernæringsmessig grunnlag og tåler 5-6 måneder uten inntak av føde.

Fangstmetoder

En overveiende andel av den villfangede stamfiskten ved norske stamfiskanlegg er fanget ved hjelp av gangvad. Sporadiske forsøk har også vært gjort med å ta inn garnfanget kveite. I de fleste tilfellene har denne fisken omkommet etter noen uker eller måneder i fangenskap, noe som har sammenheng med at fisken får store hudskader, både i form av slimtap og fysiske skader i ytre hudlag.

Umoden kveite som har vært fanget på line eller i snurrevad, overlever godt i fangenskap. Fisk som fanges på store dyp med gangvad må behandles med stor forsiktighet under innhaling for å unngå nitrogenovermetning i ulike organer. Kveiten har ikke svømmeblære og man får derfor ikke tilsvarende problemer med gassfylt svømmeblære som man har med mange andre marine arter fanget på større dyp. Kveite som er fanget på store dyp synes imidlertid å være mere utsatt for øyeskader sammenliknet med kveite som er fanget på mindre dyp og oppdrettskveiter. Skadene på øynene utarter seg som små blærer på øynene og i noen tilfeller katarakt.

Innhalingen fra sjøoverflaten til dekk er en kritisk fase hvor det lett oppstår skader på fisken. Flere innretninger har vært prøvd for å få dette til så skånsomt som mulig. Det enkleste synes å være en løsning hvor fisken løftes ved hjelp av et presenningssail. I forbindelse med line/gangva fangst oppstår det lett skader fra kroken i munnpartiet. Slike skader er som regel ikke nødvendig å behandle ettersom de gror raskt til. Dette gjelder også skader i huden. I de fleste tilfeller vil det beste være å sørge for

at fisken oppdrettes under et stabilt miljø uten unødige forstyrrelser og med en god vannkvalitet. Sårene vil gro uten behandling i løpet av uker eller måneder. I alvorlige tilfeller vil det beste være en behandling med desinfeksjon og flytende plaster, og som et siste alternativ, avlving av fisken før den føres inn i anlegget.

Transport av kveite

Etter fangst overføres kveiten til brønn eller andre spesialløsninger om bord i fartøyet for videre transport til land, f.eks fiskebinger som er spesielt tilpasset transport av kveite. En annen løsning som har vært benyttet med gode resultater, er en presenning formet som en pølse utstyrt med kontinuerlig vanntilførsel (Knut Andersen, pers medd.). Erfaringer med dette systemet, hvor transport- eller oppbevaringstiden har vært opptil 5 døgn, viser at det oppstår minimalt med transportskader på fisken. Det er et viktig at det ikke er for mye vann og rom tilgjengelig i transportenheten slik at fisken skader seg mot veggene etc. under transport i sjøgang. Fisken oppbevares i mørke under transporten.

Kjønnsmoden kveite er også fraktet med hurtigrute og annen båttransport fra Bodø til Vestlandet med godt resultat. For eksempel er det fraktet et stort antall kveiter med hurtigruten fra Bodø til Bergen. Fisken var oppbevart i presenningspølser som var plassert i 1500 l kar (Knut Andersen pers. medd.).

Parasitter

I likhet med andre marine arter finner man en nokså variert sammensetning av endo- og ektoparasitter hos villfanget kveite (Polyanski 1955; Zubchenko 1980). Følgende grupper parasitter er påvist; mikrober (Myxosporidia), bendelorm (Cestoda), ikter (Trematoda), rundormer (Nematoda), krassere (Acanthocephala) og krepsdyr (Crustacea). To svært vanlige og lett synlige ektoparasitter er haptormark, *Entobdella hippoglossi* (Trematoda) og kveitelus, *Lepeophtheirus hip-*

poglossi (Crustacea, Copepoda). Begge kan skape store problemer for stamfisk dersom de får formere seg fritt. Det anbefales derfor en forebyggende behandling, som bør foretas umiddelbart før fisken føres inn i anlegget. Forekomst av parasitter hos stamfisk og forebyggende behandling omtales i kap 6.

Avlsarbeide på kveite

Avlsarbeidet på kveite er i en innledende fase hvor langsiktige mål og organisasjonsstruktur for gjennomføring av avlsarbeidet skal fastlegges.

Målet med avlsarbeidet er å forbedre produksjonsegenskapene i en retning som gir bedre lønnsomhet for oppdretteren eller samfunnet. Gjennom avlsarbeidet utvides fiskens genetiske kapasitet, samtidig som den tilpasses fangenskap og det miljø som er i oppdrett. Avlsarbeidet er langsiktig fordi kveiten har et langt generasjonsintervall som er på seks til åtte år. Til sammenlikning tar det omlag fire år før laksen er kjønnsmoden.

Kveite har et stort potensial for rognproduksjon. Den gyter 7-18 rognporsjoner hvert år og kan produsere rogn av god kvalitet i mange år. Produksjon og rogn fra hver hunnfisk er langt større enn det som må brukes til produksjon av familier. Det er derfor naturlig at avlsarbeidet kombineres slik at overskytende rogn fra utvalgt stamfisk kan selges eller brukes direkte i en kommersiell yngelproduksjon. Dette betinger et nært samarbeid mellom avlsstasjon og kommersielle yngelprodusenter.

Avlsmål

For at egenskaper skal inngå som avlsmål må følgende kriterier være oppfylt:

- Egenskapen må kunne måles eller bedømmes til en akseptabel kostnad.
- Egenskapen må ha økonomisk betydning for den enkelte oppdretter eller for næringen som helhet.
- Egenskapen må vise arvelig variasjon.

Når en gjør utvalg for en eller flere egenskaper kan det gjennom ukjente genetiske koblinger også skje uønskede genetiske forandringer i andre egenskaper som ikke er med i avlsmålet. For å få størst mulig genetisk fremgang må derfor avlsmål velges med omhu.

De aktuelle avlsmålene for kveite er:

- Høy veksthastighet.
- Høy fôrutnytting.
- Markedstilpasset slaktekvalitet.
- Resistens mot sykdom.
- Høy alder ved kjønnsmodning.

Seleksjonsmetoder

I et avlsarbeid basert på ren avl kan vi bruke forskjellige metoder for effektiv testing og utvalg av stamfisk. Målet er å maksimere sannsynligheten for at vi velger ut de beste avlsdyrene.

Valg av seleksjonsmetode avhenger av flere faktorer. De viktigste er arvbarheten for de egenskaper vi ønsker å forbedre, type egenskap, om egenskaper kan registreres på levende dyr og reproduksjonskapasiteten til arten. For kveite er fenotypeseleksjon, familieseleksjon, avkomsgranskning eller en kombinasjon av disse metoder aktuell.

Innavl

Når en gjør utvalg for genetisk bedre dyr vil det alltid skje en økning i innavlsgraden. Dersom innavlsøkningen kommer ut av kontroll vil det ødelegge den genetiske fremgangen og de investeringer som er gjennomført i avlsarbeidet. Kontroll av innavl må derfor inngå i alle avlsplaner. Dette må tilpasses de biologiske forutsetninger kveite har og den avlsplan som velges. I et avlsprogram basert på familier kjenner vi slektskapet mellom alle avlsdyr og gjennom dette kan vi kontrollere innavl.

Utvikling av avlsarbeid

En avlsplan må justeres og videreutvikles når ny kunnskap utvikles og er tilgjengelig. Avlsarbeidet vil derfor alltid være en kontinuerlig prosess der betydningen av bedre produksjonsegenskaper må vurderes mot kostnader med å utvikle disse. Hvordan avlsarbeidet kan og må utvikles avhenger også av fremtidig produksjon av matfisk. Avlsarbeidet går over generasjoner og må derfor planlegges på lang sikt. Et systematisk avlsarbeid kan gi næringen konkurransefordeler i fremtiden. Etableringen av en nasjonal avlsstasjon ved Nordland Marine Utviklingssenter i Bodø vil på sikt kunne få stor betydning for den videre utviklingen av kveite i oppdrett.

Referanser

- Devold, F. 1938. The North Atlantic halibut and net fishing. Fiskeridirektoratets skrifter, Serie Havundersøkelser 5:1-47.
- Devold, F. 1943. Notes on halibut (*Hippoglossus vulgaris* Fleming). Annales Biologiques, Copenhague 1:35-40.
- Godø, O.R. and Haug, T. 1988a. Tagging and recapture of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) in Norwegian waters. Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer 44:169-179.
- Godø, O.R. and Haug, T. 1988b. Tagging and recapture of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) on the continental shelves off eastern Canada, and off western and eastern Greenland. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 8:25-31.
- Godø, O.R. and Haug, T. 1999. Growth rate and sexual maturity in cod (*Gadus morhua*) and Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). Journal of Northwest Atlantic Fishery Science 25:in press.
- Haug, T and Tjemsland, J. 1986. Changes in size- and age-distributions and age at sexual maturity in Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus*, caught in North Norwegian waters. Fisheries Research. Amsterdam 4:145-155.
- Haug, T. 1989. A contribution to the natural history of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus*, with special emphasis on domestication, Ph.d thesis, University of Tromsø, Norway.
- Haug, T. 1990. Biology of the Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L.1758). Advances in Marine Biology 26:1-70.
- Haug, T. and Gulliksen, B. 1988. Variations in liver and body condition during gonad development of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L.). Fiskeridirektoratets Skrifter, Serie Havundersøkelser 18:351-363.
- Haug, T., Ringø, E, Pettersen, GW. 1988. Total lipid and fatty acid composition of polar and neutral lipids in different tissues of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L.). Sarsia 73:163-168.
- Hjort, J. 1905. Norges Fiskerier I. Norsk Havfiske. 2. Del Fiskeforsøg og fangstfelter. Selskabet for de norske fiskeriers fremme. Bergen.
- Holmefjord, 1996. Intensive production of Atlantic halibut juveniles. Dr. scient thesis, University of Bergen, Norway.
- Iversen, T. 1936. Sydøstgrønland. Jan Mayen. Fiskeriundersøkelser. Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersøkelser 5(1):1-171.
- Jakupsstovu, H. (1986). Kalvakannigar vid Magnusi Heinasyni november 1883-januar 1984. Fiskirannsóknir 1986(3):31-46.

- Jakupstovu, S.H.I and Haug, T. 1988. Growth, sexual maturation, and spawning season of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus*, in Faroese waters. Fisheries Research. Amsterdam 6:210-215.
- Jespersen, P. 1917. Contribution to the life history of the North Atlantic halibut (*Hippoglossus vulgaris* Fleming). Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks fiskeri- og havundersøgelser 5 (5):1-32.
- Kjørsvik, E, Haug, T, Tjemsland, J. 1987. Spawning season of the Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) in northern Norway. Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer 43:285-293.
- Kohler, A.C. 1967. Size at maturity, spawning season, and food of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus*. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 24:53-66.
- Mathisen, O.A. and Olsen, S. 1968. Yield isopleths of halibut, *Hippoglossus hippoglossus*, in Northern Norway. Fiskeridirektoratets Skrifter, Serie Havundersøkelser 14:129-159.
- McIntyre, A.D. 1953. The food of halibut from North Atlantic fishing grounds. Marine Research, Scotland 3:1-20.
- Polyansky, Y.I. (1955). Data on the parasitology of fishes from the northern seas of the USSR. Parasites of the Barents Sea. Trudy Zoologicheskogo Institut Akademiyi Nauk SSSR 19:1-170.
- Rae, B.B. 1958. The occurrence of plerocercoid larvae *Grillotia erinaceus* (van Beneden) in halibut. Marine Research, Scotland 1958 (4):1-31.
- Roff, DA. 1982. Reproductive strategies in flatfish: A first synthesis. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 39:1686-1698.
- Scott, T. 1910. On the food of halibut with notes on the food of *Scorpaena*, *Phycis blennoides*, the garpike and *Chimaera monstrosa*. 28 th Report of the Fisheries Board, Scotland. 1909(3):24-37.
- Sigurdsson, A. 1956. Contribution to the life history of the halibut at the west of Iceland in recent years (1936-1950). Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks fiskeri og havundersøgelser N.S 1(16):1-24.
- Skreslet, S. og Ottesen, O. 1999. Kveiteyngel på fjordbeite. Norsk fiskeoppdrett 24 (13): 26-28.
- Stobø, W.T., Neilson, J.D. and Simpson, P.G. 1988. Movements of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) in the Canadian North Atlantic. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 45:484-491.
- Zubchenko, A.V.(1980). Parasitic fauna of Anarhichadidae and Pleuronectidae families of fish in the Northwest Atlantic. ICNAF 6:41-46.

Kveita er en porsjonsgyter som i fangenskap kan produsere flere hundre tusen egg fordelt på 8-12 porsjoner. Ved å stryke fisken i henhold til dens gyterytmе får man god tilgang på befruktede egg, men vi mangler fortsatt en del kunnskap om hvordan faktorer som håndtering og ernæringsstatus virker inn på eggkvalitet. Ved å ta utgangspunkt i hvor kveite gyter i naturen har man definert karmiljøet i oppdrett, med hensyn til lysnivå, vanntemperatur og salinitet. Den vanligste parasitten på stamfisk er kveiteikten (*Entobdella hippoglossii*), som vi idag holder i sjakk ved ferskvannsbehandling. I en intensiv produksjonslinje er det ønskelig å kunne kontrollere gytetidspunkt i stamfisk. Dette lar seg vanligvis gjøre ved forskyving av lyssyklus og temperaturkontroll. Hormonbehandling kan være effektivt for å forlenge perioden hvor hannfisken har god kvalitet på melken. Tilsvarende er lite brukt til hunnkveite.

Introduksjon

Utgangspunktet for en stabil og sikker tilgang på levedyktige egg og larver, er en stamfiskbestand i god kondisjon. Dette høres ut som en selvfølge, men for å få det til er det nødvendig med god kunnskap om fiskens krav til karmiljø og ernæring. For at fisken i det hele tatt skal bli kjønnsmoden og gyte, er det viktig at karmiljøet i fangenskap er slik at fisken ikke blir unødvendig stresset. Et godt stamfiskfor er nødvendig for at eggene skal få den rette sammensetning og kanskje i enda større grad for at fisken skal klare å gjennomføre den meget energikrevende prosessen som gonadepoppbygging og gyting er, flere år på rad. Eggutbyttet er også avhengig av innsikt i fiskens gytetekniker og vi skal i dette kapittel gå inn på de viktigste forhold for å lykkes i å få en jevn produksjon av gode egg.

Gyting

Kveita er en porsjonsgyter, som slipper eggene med forholdsvis regelmessige intervall. Det er ikke kjent hvor mange eggporsjoner en hunnfisk normalt produserer i naturen, men i fangenskap vil vi få mellom 6 og 12 porsjoner, avhengig av fiskens alder, størrelse og om en klarer å stryke fisken i tide slik at ikke eggporsjonen blir sluppet i karet (Norberg et al, 1991). Tiden fra én eggporsjon er utgytt til den neste er klar til gyting, kalles et ovulasjonsintervall, eller fiskens ovulasjonsrytme, og er vanligvis fra 72 til 80 timer ved 6°C (Norberg et al., 1991). Ovulasjonsintervallet påvirkes av vanntemperaturen og der er også individuelle forskjeller mellom enkelte hunner. Den totale eggproduksjonen til én fisk kan variere mellom 0,5-7 millioner egg, avhengig av kroppsstørrelse (Haug & Gulliksen 1988). Kveita har ikke synkronisert gyting, dvs. at ulike individer ikke gyter til samme tid. Gytesesongen varer i Sør-Norge fra tidlig i februar til midten av april.

Hannkveite kjønnsmodner ved vesentlig lavere alder enn hunnkveite, særlig i fangenskap (Joensen, 1954; Jakubssstovu & Haug, 1988; Norberg et al., 2001). For å sikre at gyttede egg kan bli befruktet, er hannene ”rennende” til enhver tid i gytesesongen, og man vil også finne rennende hannfisk både før og etter hunnens ovulasjonsperiode. Et vanlig forekommende problem i oppdrett er at melken blir svært tykk og seig mot slutten av gytesesongen, såkalt ”spaghettmelke”. Dette er mulig å avhjelpe ved hormonbehandling, som beskrevet under (Vermeirssen et al., 2000)

Stryking

For å få egg med god befruktning og overlevelse, må de strykes i henhold til fiskens ovulasjonsrytme. Eggenes levedyktighet forringes raskt i

ovariat etter de er ovulert. Dette er en prosess som ofte kalles overmodning men som egentlig er en begynnende celledød. I tiden før gyteperioden starter undersøkes kveiten jevnlig for gonadens fasthet, gonadeåpningens utseende, og eventuelt også mengde ovarievæske. Etter at første eggporsjon er gitt, bør kveiten kontrolleres med jevne mellomrom inntil neste eggporsjon er gitt. (Norberg et al. 1991). Ved sjekking og stryking løftes fisken såvidt over vannflaten. Dersom ikke eggene renner lett ut av fisken, slippes den tilbake i karet og taes opp på ny ved anslått ovulasjonstidspunkt. Gyteklare egg strømmer lett ut av ovariet uten at det er nødvendig å presse på gonaden. Hvis fisken er gyteklar kan man også se at egg vil komme ut av gattet ved et lett trykk med foten oppå fisken. Ved å kontrollere på denne måten er det ikke nødvendig å løfte fisken opp og stressbelastningen blir dermed mindre. I enkelte tilfeller kan imidlertid gonadeåpningen være lukket, noe som kan føre til at flere porsjoner ovulerte egg blir liggende inne i fisken. Dette gjør at det kan være noe vanskelig å basere seg på eggslipp i karet når man skal fastslå gyteintervallene til en enkelt fisk. Eggslipp blir også meget vanskelig som vurderingsmetode når flere fisker i samme kar er gyteklare omtrent samtidig.

Eggkvalitet

Stryking av kveite gir god tilgang på egg, men overlevelsen på egg- og larvestadiet kan variere mellom eggporsjoner både fra samme fisk og mellom fisker. Den varierende overlevelsen tilskrives eggens kvalitet, som bestemmes av flere forhold, bl.a. morfiskens genetiske sammensetning, kondisjon, samt tidspunkt for stryking etter ovulasjon. Eggkvalitet kan defineres som eggets evne til å gi opphav til levedyktige larver. Dersom bare én viktig faktor uteblir, vil det føre til at egget ikke utvikler seg som det skal. De enkleste kriteriene for eggkvalitet er kanskje de beste. Det er påvist

sammenheng mellom overlevelse og celledelingssymmetri (Kjørsvik et al., 1990), samt befruktningsprosent (Grung, 1992; Riple 2000). Det ble imidlertid ikke påvist noen sammenheng mellom eggenes innhold av fettsyrer eller aminosyrer og eggenes overlevelse (Grung, 1992). Forholdet mellom forskjellige hormoner kan også variere, men det er ikke påvist noen direkte sammenheng mellom hormoninnhold i egg og overlevelse (Stensland, 1995; Riple, 2000). Slike kjemiske analyser krever også spesielt utstyr og kompetanse og vil ikke være praktisk anvendelige i oppdrett. Kunnskap om eggenes biokjemiske sammensetning er imidlertid viktig for utvikling av et godt stamfiskfor.

Stamfiskernæring

Kunnskapen om stamkveitens ernæringsbehov er ennå mangelfull, men man kan overføre noe viten fra andre arter i oppdrett. Generelt sett skal et godt stamfiskfor inneholde alt det fisken trenger for å produsere egg med riktig sammensetning, samtidig som fiskens egne reserver ikke blir fullstendig uttømt i løpet av kjønnsmodningen. Oppbygging av gonader krever i seg selv mye energi, samtidig som store mengder næringsstoff blir deponert i eggene. Næringsstoffene tas i første rekke i fra føret, men forsøk har vist at store mengder også tas i fra reserver i muskelen og leveren. I motsetning til laks er en god kveite-stamfisk meget verdifull fordi fisken kan gi egg i flere sesonger.

Tidligere har man føret kveite stamfisk med hel sild eller makrell, for å gi den et før tilnærmet lik det kveita spiser i naturen både med hensyn på smakelighet og næringsinnhold. Men ut i fra dagens kunnskap om hygieniske forhold og næringsinnhold er det flere andre fôrtyper under utvikling. Hel fisk vil alltid medføre en risiko for at smittestoff blir introdusert gjennom føringen. Dessuten varierer næringsinnholdet i hel fisk mye med fangstsesong, slik at man ikke kan være sikker på at

kveite får den optimale sammensetningen av næringsstoff. Sild og andre pelagiske fiskeslag inneholder også store mengder tiaminase, et enzym som bryter ned vitaminet tiamin (Vitamin B1). Fôring med hel sild over tid kan derfor gi egg med svært lavt tiamininnhold, noe som vil svekke levedyktigheten til larvene. Tiaminmangel er en aktuell forklaringsmodell knyttet til reproduksjonslidelsen M74 som opptrer hos laks i Østersjøen, med høy dødelighet av plommesekkyngel (Amcoff 2000).

Stamfisk kveite trenger store fôrpartikler, helst 35-60 mm. Det blir ikke idag laget kommersielle tørrfôrpellets som er store nok til å være egnet som stamfiskfôr til kveite. Mykfôr basert på varmekoagulasjon med hjelp av mikrobølger har vist seg å ha mange fordeler, blant annet med hensyn på smakelighet, styrt sammensetning av næringsstoff, og størrelse. Denne fôrtypen blir nå prøvd ut i et forskningssamarbeid på stamfiskernæring mellom Fiskeridirektoratets ernæringsinstitutt og Havforskningsinstituttet, Austevoll havbruksstasjon. Kommersielle kveiteanlegg på Island (Fiskey) benytter en kommersiell melblanding (fiskemel og vitaminer, Trouw) som tilsettes oppmalt fiskeråstoff. Fôret produseres som pølser og tilvirkes på stamfiskanlegget rett før bruk. Anlegget har meget god erfaring med å bruke fôr hvor man har kontroll over sammensetningen.

Stamkveite spiser mye og relativt sjelden, slik at det ikke er nødvendig å fôre hver dag. Fôring to til tre dager i uken er normalt tilstrekkelig. Man bør bruke god tid på utfôringen slik at man sikrer seg at all stamfisken får mat.

Et stamfiskfôr bør være sammensatt slik at man får egg og yngel av god kvalitet. Som nevnt er det mange fysiske mål på kvalitet, og herunder innhold og status av essensielle mikronæringsstoffer. Hos kveitelarver under utvikling har det vært mye fokusert på lipidenes sammensetning. Det er spesielt de livsviktige langkjedete og flerumettede 20:5 og

22:6 n-3 fettsyrene (n-3 PUFA) som har vært studert. Stamfisk av andre arter som ble gitt fôr med lavt innhold av n-3 PUFA viser redusert eggutbytte, og dårlig kvalitet av egg og yngel, inkludert høy dødelighet. Fôret må derfor dekke fiskens behov for n-3 fettsyrer, som er i overkant av 1 % av dietten.

Nyere forskning viser at en del vitaminene i kveitelarvens plomme, som vitamin C, E og enkelte B-vitaminer, forbrukes til vekst, omsetning og beskyttelse gjennom embryogenesen (Rønnestad et al. 1997; 1999), tilsvarende som for andre fiskearter. Ettersom man kan betrakte eggene som lukkede system er det viktig at eggene i utgangspunktet har en god status av mikronæringsstoffene. Et studium har vist at innholdet av for eksempel B-vitaminet folat varierer sterkt i ulike porsjoner av kveiteegg (Mæland et al. in press). Folat er et vitamin som er absolutt nødvendig for en normal fosterutvikling hos både mennesker og dyr. Vitaminet kan derfor settes i sammenheng med svært variable resultat i yngelproduksjonen av kveite. Det er naturlig at man prøver å hindre variasjonen av folat og andre næringsstoff i eggene gjennom riktig sammensatt stamfiskfôr. Forsøk pågår for å undersøke mulighetene til å styre næringsstoffene i kveiteeggene gjennom stamfiskens fôr, både gjennom innhold og fôringsstrategi (Nortvedt et al. 2001).

Oppdrettsmiljø

Når kveitene blir kjønnsmodne vil de i naturen starte sin gytevandring mot gytefeltene, spredt langs kysten. I naturen blir hunkveiten kjønnsmoden 7-8 år gammel, mens hannfisken kan bli kjønnsmoden allerede ved 5 års alder (Jakubsstovu & Haug, 1988). Det er vist at kveiten vender tilbake til det samme området år etter år for å gyte (Godø & Haug, 1988). Kjønnsmodne kveiter samler seg på kystbanker og i dype fjorder om høsten (Vedel-Tåning 1936; Devold 1938; 1939). Her gyter de på 300 - 700 m dyp ved 5 - 7°C og 34,5 - 35 i

perioden fra desember til april (Devold 1938; Kjorsvik et al. 1987). Dette sier oss noe om hva slags miljøbetingelser vi bør tilstrebe for stamkveite i fangenskap. Lysintensiteten bør være lav, samtidig som temperatur og salinitet holdes noenlunde stabile rundt 6°C respektive 35. Hvis fisken blir holdt i utendørskar er det viktig at disse er tildekket hele året. Fra tidlig vår er sollyset så sterkt at det vil gi store skader på fisken hvis den blir utsatt for det. I innendørskar kan man velge hvis man vil gi fisken kunstig lys (lyspære/lysstoffrør) eller naturlig lys (vindu). Man har også mulighet for å styre fiskens gytetidspunkt ved å forskyve årstidsforandringene i daglengde (se kap. "Helårlig yngelproduksjon").

Kveite i kar får lett sår og hudirritasjoner på blindsidene og det er derfor nødvendig å ha noen form for bunnsstrat i stamfiskkar. Elvegrus har vært vanlig brukt, og forhindrer irritasjon. Imidlertid vil grus også være gunstig for utvikling av parasitter og man har derfor i de siste år prøvd å ha plastnettingbunn (Netlon) i bunnen av karet. Netlon forhindrer i noen grad også hudirritasjoner men er ennå ikke prøvd i et slikt omfang i stamfiskkar at vi med sikkerhet vet hvor effektivt det er.

Håndtering av stamfisken er uunngåelig, særlig i gytesesongen når man må stryke fisken. Fiskene reagerer forskjellig på håndtering, noe som tyder på at det finnes individuelle forskjeller i hvor godt fisken tåler stress. Fisken har et beskyttende slimlag og dette kan skades ved håving og ved uforsiktig håndtering. Fisken vil da få sårskader, og i verste fall kan disse bli så omfattende at fisken dør. Ved stryking må fisken løftes opp av vannet. Det er viktig at den da ikke blir utsatt for ekstra påkjenning ved å bli lagt på bord som er for harde, eller materialer som vil skade slimlaget. Skumgummi er ikke egnet til å legge fisk på, det vil ødelegge fiskens slimlag fullstendig. Myk neopren har derimot vist seg å være et godt egnet materiale til dette formål. Man kan

med fordel montere strykebord som sitter fast i karet med en kortende og løftes opp enten med motor eller manuelt (talje og blokk). Hvilket løftesystem man velger er i første rekke avhengig av stamfiskens størrelse. Når fisken er på strykebordet kan den slå opp sår på sporen. Sårene kan behandles ved at man strør Bacimycin (pudder) på dem og vil vanligvis gro etter at strykesesongen er avsluttet.

Parasitter

De to vanligst forekommende ytre parasittene på kveite er Kveitelus (*Lepeophtheirus hippoglossi*) og Kveiteikte (haptormark) (*Entobdella hippoglossii*). Av disse er ikten den som gjør mest skade i oppdrett. En effektiv behandling mot ikten har vært vanskelig å finne, de fleste som har fått den inn i anlegget har erfart at den alltid vender tilbake. Det er derfor viktig å finne en behandling som holder ikten i sjakk samtidig som ikke fisken tar skade. Formalin ned i konsentrasjoner på 1:1000 har vært brukt og vil ta livet av synlige parasitter. Formalinbehandling må gjentas etter 10 til 14 dager. Eggene til ikten blir liggende på bunnsstratet og dør ikke av formalinbehandlingen. Det er derfor viktig med gjentatt behandling slik at de nyklekkede iktene blir slått ut før de får tid til å reproducere seg. Erfaringsmessig vil imidlertid alltid noe overleve behandlingen og man har derfor etter hvert gått fra formalinbehandling mot iker fordi formalin er uheldig å bruke over lengre tid, både for fisken og for den som behandler. Ved å la fisken ligge i ferskvann, eller brakkvann, i 15-20 minutter vil iktene slippe taket og lett kunne spyles vekk med en slange. Denne metoden er betydelig mer skånsom for både fisk og røkter.

Bendelorm blir av og til observert i stamfiskkarene. Den er sansynligvis ikke farlig for fisken men kan bidra til dårlig karhygiene og bør derfor behandles. Kur mot bendelorm er legemiddel som krever resept.

Styrt reproduksjon

Helårlig gyting

Gytedispunkt til kveite er mulig å styre ved manipulering av fotoperiode (daglengde) og kontroll av vanntemperatur (Næss et al, 1996; Björnsson et al., 1998). Metodene som blir brukt til dette vil bli nærmere omtalt i kapittelet “Helårlig produksjon av yngel”.

Hormonbehandling

Det er ikke alltid en fiskeart blir kjønnsmoden og gyter under oppdrettsforhold. I slike tilfeller er det vanlig å bruke noe form for hormonbehandling for å starte gytingen. Utviklingen av de metoder som blir brukt bygger på en solid grunnleggende kunnskap innen kjønnsmodningens fysiologi, som blir nærmere omtalt i kap. 12. Her vil praktiske aspekter ved hormonbehandling bli omtalt, med vekt på det som er av interesse i stamfiskarbeid med kveite.

I porsjonsgytinge fisk blir i første rekke hormonet GnRHa (gonadotropin-releasing hormone analogue) brukt. GnRHa har en overordnet rolle og vil sette igang kroppens egen produksjon av de hormoner som direkte

setter igang sluttmodning og gyting (se kap. om kjønnsmodning). Det blir raskt brutt ned, og for å forbedre effekten er det idag vanlig at man legger inn hormonkapsler, eller pellets, i muskelen på fisken. Hormonet vil bli frigitt herfra i en lengre periode (dager-uker) enn om man gir det som injeksjon. Tidligere var det vanlig å gi to injeksjoner med en til to ukers mellomrom.

GnRHa-behandling kan gi færre og større eggporsjoner fra hunfisken. Man kan muligens også få en synkronisering av gytingen og dermed få en mer konsentrert sesong. Det er noe uklart hva slags effekt GnRHa-behandling har på eggens overlevelse. Det er allikevel i hanfisk hvor behandling med GnRHa har vist seg å kunne være mest praktisk anvendelig. Mot slutten av gytesesongen får hannene ofte svært dårlig melkekvalitet. Melken blir meget tykk, samtidig som spermene blir mindre livskraftige. Behandling med GnRHa-pellets har vist seg å ha meget god effekt og fisk som er behandlet får både økt melkevolum og bedre spermkvalitet (Vermeirssen et al, 2000).

Referanser

- Amcoff, P. 2000. The role of thiamine in Baltic salmon developing the “M74-Syndrome”. Doctoral thesis at the Swedish University of Agricultural Sciences Uppsala, 2000.
- Björnsson B Th, Halldorsson O, Haux C, Norberg B and Brown C. L. 1998. Photoperiod control of sexual maturation of the Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*): Plasma thyroid hormone and calcium levels. *Aquaculture* 166:117-140.
- Devold, F. 1938. The North Atlantic halibut and net fishing. *Fiskeridir. Skrift., Ser. Hav. 5*: 1-47
- Devold, F. 1939. Kvetieundersøkelsene i 1938. *Fiskeridir. Skrift., Ser. Hav. 6*: 85-96
- Godø, O. R. and Haug, T. 1988. Tagging and recapture of Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus*, in Norwegian waters. *Journal du Conseil pour l’Exploration de la Mer* 44: 169-179.
- Grung, G. L. 1992. Biokjemiske og fysiologiske parapentre i kveite-egg (*Hippoglossus hippoglossus* L.) – og deres betydning for eggkvalitet. Cand. Scient- oppgave, Institutt for Fiskeri-og Marinbiologi, Universitetet i Bergen.

- Riple, G. L. 2000. Ovarian development and egg viability aspects in turbot and Atlantic halibut. Dr. Scient-thesis, Institutt for Fiskeri-og Marinbiologi, Universitetet i Bergen.
- Haug, T., Gulliksen, B., 1988. Fecundity and egg sizes in ovaries of female Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L.). *Sarsia* 73, 259-261.
- Jákupsstovu, S.H.I., Haug, T., 1988. Growth, sexual maturation and spawning season of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus*, in Faroese waters. *Fish. Res.* 6, 201-215.
- Joensen, J., 1954. On the life history of halibut in Faroese waters. *Medd. Dan. Fisk. Havunders.*, N.S., 1, 1-25.
- Kjørsvik, E., Haug, T. and Tjemsland, J. 1987. Spawning season of the Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) in Northern Norway. *Journal du Conseil pour l'Exploration de la Mer* 43: 285-293
- Kjørsvik, E., Mangor-Jensen, A. and Holmefjord, I. 1990. Egg quality in Fishes. *Adv. Mar. Biol.* 26: 71-113.
- Mæland A., Rønnestad I. & Waagbø R. 2002. Folate in eggs and developing larvae of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Aquaculture Nutrition* 9: 185-188.
- Norberg B, Valkner V, Huse J, Karlsen I and Lerøy Grung G 1991. Ovulatory rhythms and egg viability in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Aquaculture* 97(4): 365-371.
- Norberg B, Weltzien, F-A, Karlsen Ø and Holm, J C 2001. Effects of photoperiod on sexual maturation and somatic growth in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Comp Biochem Physiol* 129B (2-3): 357-366
- Nortvedt, R., Mangor-Jensen, A., Waagbø, R. & Norberg, B. 2001. Variability in egg composition in captive broodstock of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) from Iceland and Norway. In: Larvi'01 – Fish & Shellfish Larviculture Symposium (Hendry, C.I., Van Stappen, G., Wille, M. & Sorgeloos, eds.), pp. 434-436, European Aquaculture Society, Special Publication No. 30, Ostende, Belgium.
- Næss T, Harboe T, Mangor-Jensen A, Naas K E & Norberg B 1996. Successful first feeding of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) larvae from a photoperiod adjusted broodstock. *Prog. Fish Cult.* 58, 212-214.
- Rønnestad I., Lie Ø. and Waagbø R. (1997) Vitamin B6 in Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* - endogenous utilization and retention in larvae fed natural zooplankton. *Aquaculture* 157, 337-345.
- Rønnestad I., Hamre K., Lie Ø. & Waagbø R. (1999) Ascorbic acid and a-tocopherol in larvae of Atlantic halibut before and after exogenous feeding. *Journal of Fish Biology* 55, 720-731.
- Stensland, K. 1995. Cortisol og testosterone i egg og larver fra kveite (*Hippoglossus hippoglossus* L.) Cand. Scient-oppgave, Institutt for Fiskeri-og Marinbiologi, Universitetet i Bergen.
- Vedel-Tåning, Å. 1936. On the eggs and young stages of halibut. *Meddelelser fra Komisjonen for Danmarks Fiskeri-og Havundersøkelser, Serie Fiskeri.* 10: 1-23
- Vermeirssen E L M, Mazorra de Quero C, Shields R, Norberg B, Scott A P and Kime D 2000. Fertility and motility of sperm from male Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) treated with gonadotrophin-releasing hormone agonist. In: Norberg B, O S Kjesbu, G L Taranger; E Andersson and S O Stefansson (Eds.): *Reproductive Physiology of Fish.* John Grieg Forlag A/S, pp 399-401

Innledning

Eggcellen fyller en helt spesiell funksjon som er helt annerledes enn alle andre celler - den danner opphavet til et nytt individ. For å kunne klare denne oppgaven må et vidt spekter av både genetisk informasjon og organiske komponenter akkumuleres under eggmodning, slik at egget er istand til å gi et embryo både næring og beskyttelse.

Forskningen på dette området er ikke bare av teoretisk interesse, men har utvilsomt også praktisk betydning. Siden en rekke arter, blant annet kveite blir kultivert, er kunnskap omkring gameter og befruktningsstrategier nødvendig for på best mulig måte å kunne ta vare på et verdifullt materiale for kunstig befruktning. I eggene til gruppen teleoster (moderne beinfisk) finnes stor variasjon med hensyn til utforming av strukturer, utvikling o.s.v. Det vil i det følgende bli beskrevet mekanismer og strukturer som i hovedsak gjelder kveite, selv om de grunnleggende trekkene ved fiskeegg er svært like.

Som en av verdens største teleoster gyter kveita store egg. Ikke sammenlignet med laksefisk der eggdiаметer ofte kommer opp i 7 mm, men i forhold til annen marin fisk som gyter pelagiske egg. I naturen gyter kveita på store dyp nær bunnen hvor hunnkveita kurtiseres av den mye mindre hannfisk. Ved gyting slippes de modne eggene fri hvorpå de umiddelbart befruktes av den utålmodige hannfisk.

Pelagiske egg er i pyknisk likevekt med sjøvann, og vil derfor sveve fritt i vannmassene. Siden havområdene ikke er homogene med hensyn til vertikal tetthet vil eggene innstille seg på et dyp der salinitet tilsvarer egg tettheten. Undersøkelser har vist at de største forekomstene av egg finnes i overgangsskiktene mellom tungt dypvann, og de lettere overflate-lagene på 100-150 meter (Haug et al, 1984).



Figur 1. Kveiteegg 7 dager etter befruktning ved 6 °C. Epiboli er nesten komplett, og strukturer i hodet er lett gjenkjennelige

Anatomi

Ved gyting består egget av eggcellen som inneholder en stor vakuole med plommemasse, og eggeskallet som ligger rundt som en ytre beskyttelse. Eggeskallet er bygget opp av proteiner med svært sterke kryssbindinger, og er derfor nærmest uløselig. Eggeskallet er tett besatt av gjennomgående porer (Lønning et al., 1982; Mangor-Jensen et al., 1993) som sørger for fri utveksling av vann mellom sjøvannet og overflaten til embryo. Dette er nødvendig for å oppnå utveksling av respirasjonsgasser som i embryo foregår over hele kroppsoverflaten (cutanrespirasjon). Ved gyting vil cellens cytoplasma være jevnt fordelt langs periferien av eggcellen, med plommevakuolen sentralt. Den ytre cellemembranen består av en dobbel bilags fettmembran som har svært lav vanngjennomtrengelighet (permeabilitet). Denne membranen erstattes senere i utviklingen av et epitellag som tilslutt fullstendig dekker plommesekken. Dette epitellaget stammer fra de perifere cellene i embryo (morula) som ved deling brer seg over plommesekken i en prosess som kalles epiboli (lat: omvoksning).

Tabell 1. Embryologiske kjennetegn

Tid etter befruktning	Ca Døgngrader	Kjennetegn
4 timer	1	Første celledeling
30 timer	7.5	Morula
2 døgn	12	20 % epiboli
5 døgn	30	Tydelige strukturer, hode, øyne, somitter
7 døgn	42	hjerteslag, 90% epiboli
8 døgn	50	100% epiboli
12 døgn	72	Larven har vokst mer enn 50% rundt plommesekken
14 døgn	84	Mer enn 50% klekking

(Døgngrader = ant. døgn x °C)

Omvoksingen er komplett ved ca 7 dager etter befruktning (50 døgngrader), og kalles ofte for gastrulasjon. Det er imidlertid tvilsomt at denne prosessen er analogt med den embryologiske termen gastrulasjon der kimskiven ved invaginering danner opphavet til endoderm og ektoderm (Lentz, T.L. & Trinkaus, J.P. 1967).

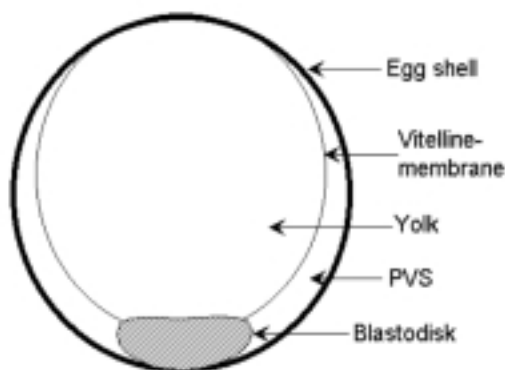
Siden eggeskallet er transparent er det lett å observere den daglige utviklingen inne i egget. Etter få dager vil man kunne skjeldne omrisset av larven over plommesekken. Etter ca 12 dager ved 6 °C har larven vokst til å rekke helt rundt plommesekken, og er klar til klekking (se tabell 1)

Befruktning

I den animale polen av egget finnes en åpning i eggeskallet som akkurat tillater en sædcelle å entre. Hodet til sædcellen blir sittende fast i åpningen, slik at cellemembranene til eggcellen og spermen kommer i kontakt med hverandre. Ved at disse to membranene smelter sammen blir det dannet en åpning mellom cellene slik at det genetiske materialet fra spermcellen overføres til eggcellen, og det dannes en diploid zygote. Restene av sædcellen blir sittende i micropylen til egget er befruktert, for på denne måten hindre at egget befruktes av flere spermceller (polyspermi) (Gilkey, J.C.1981). Undersøkelser av egg der eggeskallet har blitt

fjernet før befruktning har vist at polyspermi gir opphav til store misdannelser på embryonalstadiet, med dødelighet før klekking (Ginzburg, 1963)

Ved befruktning starter en prosess i egget som kalles aktivering. Under aktivering skjer den såkalte kortikalreaksjonen hvor cytoplasmiske vesikler (cortikale vesikler) tømmer innholdet av makromolekyler ut i det perivitelline rommet (Hagstrøm, B.E. and Lønning, S., 1968).. Disse molekylene som i motsetning til salter ikke kan passere porene i eggeskallet, forårsaker et kolloidosmotisk trykk i det perivitellijne rommet som sørger for at egget blir utspendt. I tillegg vil cytoplasma forskyves og samles i den animale polen av egget og danne kimskiven (blastodisken). Kimskiven som er den første diploide cellen i det nye individet deler seg ved vanlig celledeling (mitose) i den videre utviklingen av embryo.



Figur 2. Skisse av et nybefruktet kveiteegg. Blastodisken som representerer den første embryonale cellen er lokalisert i den animale polen av egget. Det perivitelline rommet (PVS) som utgjør ca 10% av det totale eggvolumet i et nybefruktet egg, er i konstant utveksling med det ytre sjøvannet. Vitellinmembranen består på dette tidspunktet av kun en cellemembran. Embryo med plommemasse flyter fritt inne i egget. Eggeskallet er utspendt og gir embryo beskyttelse.

Buoyancy

Pelagiske egg representerer en vanlig reproduksjonsstrategi blandt beinfisk. Etter gyting driver de passivt med havstrømmene og kan på denne måten spres over store avstander, for å sikre at noen individer finner næringsgrunnlag for å overleve. Demersale egg som er den andre vanligste strategien, utvikles i kontrakt med et substrat enten på sjøbunnen eller fastklistret til tang og steiner. Som eksempel på demersale egg kan nevnes egg av sild og lodde som etter gyting om våren fullstendig kan dekke strender og havbunn. Selv om demersale egg som oftest er klebrige og fester seg til hverandre og til underlaget ved gyting er de likevel tyngre enn sjøvann. Pelagiske egg krever flere spesialtilpasninger i forhold til demersale egg. For at et egg skal kunne flyte må den samlede vekten være lavere enn det volumet vann det fortrenger. Siden både eggeskallet og selve embryo har høyere tetthet enn sjøvann, oppnås positiv oppdrift ved at plommesekken er svært fortennet i forhold til sjøvann, og dermed fungerer som en flytevest. (Mangor-

Jensen, 1986; Craik and Harvey, 1987). Eggeskallet er som oftest tynnere og lettere hos pelagiske egg sammenlignet med demersale (Lønning, 1972). Også volumet av perivitellinerommet er mindre, for å gi plass til den store plommen. Plommemassen er helt klar, og består hovedsaklig av vann der de ulike næringsstoffene finnes oppløst. Det er av stor viktighet for et pelagisk egg å være gjennom-siktig og fargeløst for å unngå predasjon. Pelagiske egg inneholder over 90% vann, i motsetning til demersale som har et typisk vanninnhold på ca 60-75% (Craik and Harvey, 1984).

Hos kveiteegg har undersøkelser vist at disse har en viss evne til vertikalposisjonering ved å endre sin egen tetthet. Stimuli for denne forandringene er lys, og fører til at embryo slipper ut en tilmålt mengde kroppsvæske og derved reduserer oppdriften (Mangor-Jensen & Waiwood, 1995). Mekanismen bak dette er ukjent, men sannsynligvis skjer det en midlertidig endring av membranpermeabiliteten som fører til et passivt osmotisk vanntap. Når lyseksposering opphører vil vanntapet avsluttes, og egget stiller seg inn på et nytt vertikalnivå. Den økologiske tilpasningen som ligger bak denne mekanismen er sannsynligvis en anti-predator-mekanisme og en overflateunnvikelsesmekanisme.

Tidlig ble det påvist at lys er en viktig faktor for vertikal posisjonering hos kveiteegg. Ca 4 dager etter befruktning er kveiteegget i stand til å reagere på lyspåvirkning ved å øke vannpermeabiliteten for derved å redusere volum og oppdrift (Mangor-Jensen & Waiwood, 1995). Man vet ikke sikkert hvilke biologiske mekanismer som er aktive i denne prosessen, men økt vannpermeabilitet som følge av endringer i intercellulære områder, såkalte gap-junction (Bennett, M.V.L. and Trinkaus, J.P., 1970) er en mulighet. Reaksjonen på lys er hurtig og ikke destruktiv, d.v.s. at det ikke er lekkasjer på grunn av skader. Det ser også ut til at økningen i tetthet skjer innenfor gitte grenser selv om lyseksposering vedvarer (Fig. 4).

Osmoregulering

Ingen kjente dyreceller kan fungere dersom konsentrasjonen av salter øker utover ca 50% av det man finner i sjøvann. Marine beinfisk (teleoster) opprettholder derfor en saltkonsentrasjon i kroppsvæskene som er ca 1/3 av konsentrasjonen i sjøvann, og kalles for hypoosmotiske (hypo=under). Som en følge av dette vil vann passivt trekkes ut av fisken (osmose), samtidig som salter vil akkumuleres. For å motvirke denne passive prosessen har fisken utviklet mekanismer for osmoregulering som sørger for vann- og saltbalanse. Gradienten mellom sjøvann og fiskens indre opprettholdes ved aktiv osmoregulering som består av inntak av sjøvann, med påfølgende aktiv utskillelse av overskuddssalter gjennom gjeller og nyrer. Til sammenligning kan det nevnes at selv om bruskfisk ikke opprettholder en osmotisk gradient mot sjøvann, holdes likevel kroppskonsentrasjonene av salter på et nivå tilsvarende beinfisk. Resten av osmolyttene består hovedsakelig av organiske molekyler fra metabolismen (Urea og TMAO).

Når egget dannes i hunnfiskens ovarier vil det ha samme konsentrasjoner av salter som i hunnfiskens kroppsvæsker. Oocytene fylles opp med vann ved at plomme proteiner spaltes enzymatisk og lager et osmotisk overtrykk som sørger for at vann blir trukket fra morfisken og inn i egget (Wallace and Selman, 1981).

Når egget gytes kommer det fra en osmotisk likevektig situasjon over i det hyperosmotiske sjøvannet (hyper= over). I motsetning til den voksne fisken har egget/embryo ikke utviklet mekanismer eller strukturer for å osmoregulere. For ytterligere å forverre bildet har et fiskeegg, som alle små legermer et stort overflatevolum forhold som gjør osmoseoverflaten stor i forhold til diffusjonsveiene i egget. For å unngå uttørring benytter egget seg av svært vannrette overflater (Mangor-Jensen, 1987). Som vist i figuren kan vann og salter fritt passere over eggeskallet, slik at vannet i det perivitelline rommet hovedsakelig består av sjøvann. Barrieren mellom sjøvannet og eggets kroppsvæske vil derfor i starten kun være den

tynne vitellinmembranen. Undersøkelser har i midlertid vist at denne membranen er i særklasse blant biologiske membraner ved å være nesten fullstendig vanntett. På denne måten kan egget unngå uttørring i perioden fram til osmoregulatoriske mekanismer og strukturer er utviklet.

Respirasjon

Som hos de aller fleste dyr krever kveiteegget oksygen til sine metabolske prosesser. I naturen vil tilgang på oksygen for et pelagisk egg normalt ikke være noen begrensing. Selv om vitellinmembranen er nær impermeabel for vann og salter, tillates oksygen å passere. Eggeskallet og PVS representerer heller ikke noen diffusjonsbarriere for oksygen fram til embryo. Dette fordi oksygenopptaket ikke øker etter klekking (Rønnestad et al. 1992) Målinger av oksygenopptak på torsk og kveiteegg viser at forbruket øker jevt fram til klekking (Serigstad, 1997), noe som er i samsvar med den økende respiratoriske massen som det voksende embryo representerer. Før klekking finnes det ingen spesialiserte respirasjonsorganer hos embryo. All utveksling av respirasjonsgasser skjer ved cutan diffusjon, d.v.s. direkte over kroppsoverflaten fram til hjertet starter å slå ved dag 8 etter befruktning. Etter dette vil oksygenopptaket effektiviseres ved sirkulasjon, selv om respirasjonspigmenter ikke er tilstede før etter metamorfose (Rombough, 1988).

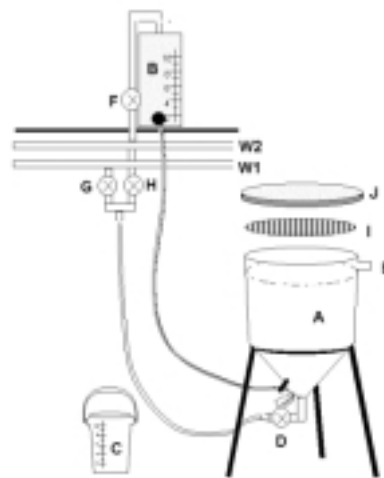
Metoder for behandling av egg i akvakultur

Eggproduksjon

Den vanligste metoden består i å stryke egg fra modne hunnfisk og deretter kunstig befrukte med sperm strøket fra hannfisk.. Den andre metoden for eggproduksjon er naturlig gyting der stamfisken holdes i store bassenger, og ferdigbefruktede egg samles opp etter gyting. Denne metoden har i en viss utstrekning vært benyttet til kommersiell produksjon av egg. Ved stryke metoden har man god kontroll med

hygiene og stamfiskidentitet, men krever høy innstats for å treffe riktig tidspunkt for stryking. Etter stryking holdes egg og sperm uten vanntilsetning fram til befruktning. Både egg og sperm vil holde seg fertilit i en periode dersom de oppbevares riktig. Forutsatt at sjøvann ikke er tilstede, kan både egg og sperm oppbevares i lukkede beholdere ved en temperatur på mellom 4 og 7 °C i flere timer uten noen betydelig nedgang i befruktning (Lein 1991). Når eggene skal befruktes blandes en liten mengde sperm (ca 1 ml pr. liter egg) i sjøvann (ca 3 liter pr. liter egg), hvorpå eggene tilsettes og blandes forsiktig inn i væsken. Etter mindre enn 10 minutter er eggene befruktet og kan overføres til egginkubatorer. Ved overføring tas det ut en prøve av eggene (ca 200 egg) for bestemmelse av befruktningsprosent. Den praktiske utformingen av inkubatorene kan varieres, men det følgende eksempelet er hentet fra Austevoll Havbruksstasjon (fig. 3). Systemet er utførlig beskrevet i Mangor-Jensen et al. (1998).

Inkubatoren består av en 250 liters tank med konisk bunn hvor vanntilførselen er plassert. I dette systemet tilpasses vannmengden til eggens flyteevne, slik at eggene holdes suspendert i vannmassene uten å legge seg på silen, eller synke til bunnen. Noen dager etter innleggelse i inkubatorene vil ubefruktede egg synke til bunnen på grunn av manglende oppdrift. Det er viktig at døde egg med jevne mellomrom fjernes fra inkubatoren. Døde egg er et utmerket substrat for bakterier, og vil i løpet av kort tid kunne gi opphav til fatale infeksjoner. Døde egg blir fjernet ved at et lite volum oppsaltet vann blir lagt inn i bunnen av inkubatoren etter at vanntilførselen midlertidig er stoppet. Levende egg vil bli liggende på gradienten, mens døde egg vil synke gjennom. Ved å tappe ut halvparten av denne «saltpluggen» vil døde egg følge med, og de levende bli igjen i inkubatoren. Når vanntilførselen igjen settes igang vil den gjenværende delen av saltpluggen raskt fortynnes.



Figur 3. Skisse av inkubator for kveiteegg. (A). (W1) og (W2) representerer de to hovedvannforsyningene, henholdsvis vanlig sjøvann, og oppsaltet vann. (W2) forsyner både nivåtank (B), og direkte til inkubator via kran (H). Under normal drift er kran (D) helt åpen, mens kran (G) bestemmer flow. Ved røktning byttes de to slangene ved kran (D), og oppsaltet vann fra nivåtank renner inn. Nivåtank fylles med 7 liter ved å åpne kran F. Røktevann (5 liter) tappes ut gjennom samme åpning via sil til gradert bøtte (C). Mengde døde egg måles og journalføres. Hovedsilen (I) plasseres under avløp (E) som markert med en sirkel på figuren.

Temperatur

En god temperatur for inkubering av egg er 6°C, selv om toleransegrensene i denne fasen går fra 3-8 °. Toleransegrenser for både temperatur og salinitet er beskrevet av Pittman et al. (1990). Dersom man ikke har tilgang på temperaturjustert vann, vil dypvann (vanligvis dypere enn 50 meter) ha tilfredsstillende temperatur for egginkubering under den normale gyteperioden. Ved bruk av årstidsmanipulert stamfisk, vil man imidlertid kunne få problemer med for høy vanntemperatur i visse deler av året. Kveiteegg klekkes på ca 82 døgngrader ved 6°C, selv om det kan forekomme stor spredning i klekketid innenfor en egg-gruppe.

Lys

På grunn av kveiteeggets høye tetthet sammenlignet med andre marine pelagiske egg, ble inkubatorene for disse designet for oppstrøm for å holde egg suspendert i vannvolumet (Jelmert & Rabben 1987). Ved å holde inkubatorene i mørke, kan man langt på vei unngå uønskete effekter ved tap av flyteevne.

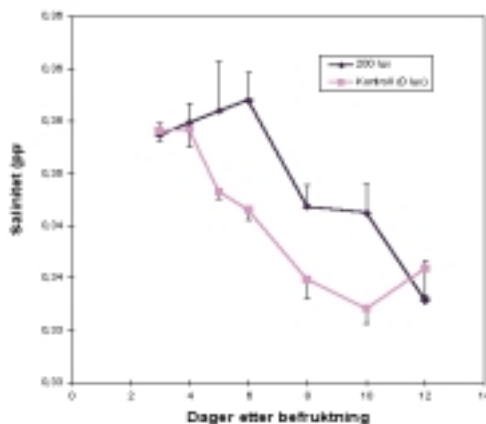
Som det fremgår av figur 4, vil lyseksponering øke eggets tetthet inntil et visst punkt. Dersom dette var en kontinuerlig prosess ville egget etter kort tid ha mistet så mye vann at det kunne ha medført dødelig uttørking.

Salinitet

Som tidligere nevnt har marine fiskeegg svært lav vannpermeabilitet. Dette er en nødvendighet for å unngå osmotisk vanntap i perioden fram til larven kan erstatte osmotisk vanntap ved aktiv osmoregulering, d.v.s. erstatte vanntapet ved opptak av saltvann og ekskresjon av salter. Disse prosessene starter i tiden omkring klekking, slik at de tidligste stadiene av embryonalutviklingen er basert på passiv osmoregulering, d.v.s. holde vanntapet nede ved tett overflate. Selv om det osmotiske vanntapet drives av osmolalitetforskjellene mellom embryo og sjøvannet, vil normale variasjoner i salinitet ha liten effekt på det totale vanntapet gjennom eggfasen (Mangor-Jensen & Jelmert, 1986). Sjøvannet fungerer imidlertid også som oppdriftsmedium for marine pelagiske egg, slik at vannets tetthet er av betydning for hvor i vannmassene det pelagiske egget instiller seg. I oppdrett har det vist seg at stabil temperatur og salinitet er viktig for effektiv klekkeridrift

Kvalitet

Gitt at egg kvalitet er definert som eggets evne til å produsere levedyktig definert yngel (Kjørsvik et al., 1990), synes det ikke å eksistere objektive kriterier for bedømmelse av eggkvalitet. En rekke undersøkelser basert på både kje-



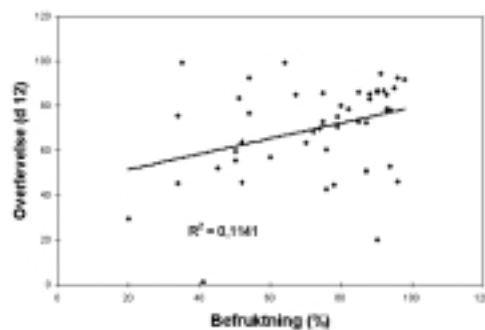
Figur 4. Effekt av kontinuerlig belysning på flyteevne hos kveiteegg. Eksponering av eksperimentell gruppe ble igangsatt to dager etter befruktning. Verdiene i figuren representerer et gjennomsnitt av 10-20 egg +/- standardavvik

miske og morfologiske karakteristika har blitt utført uten at man har funnet systematiske sammenhenger mellom måleparametrene og eggkvalitet (Brooks et al., 1997). Et unntak fra dette er beskrevet i Shields et al. (1997) hvor sammenheng mellom overlevelse på eggstadiet og blastomersymmetri er funnet. Befruktningsprosent har også vært benyttet som mål på eggkvalitet. Lav befruktningprosent vil tidvis forekomme, og ubefruktede egg vil selvsagt falle ut på et tidlig tidspunkt. De gjenværende eggene har imidlertid statistisk nesten samme overlevelsespotensiale som egg fra en gruppe med høy befruktningprosent. Ved å plote overlevelse av befruktede egg mot befruktningprosent for hele gruppen framkommer overlevelsespotensialet (fig. 5). Som figuren antyder er det en tendens til økt overlevelse blant befruktede egg i grupper med høy befruktningprosent selv om sammenhengen ikke er statistisk signifikant. På grunn av dette trenger man ikke nødvendigvis å forkaste en

egg-gruppe fordi befruktningsprosenten er lav med mindre volumet av de gjenværende eggene er for lite til praktisk anvendelse. Likevel, store mengder døde egg i inkubatorene som følge av lav befruktning kan medføre stor uønsket bakterievekst. For ytterligere å understreke at befruktning ikke gir et godt bilde av eggkvalitet ble det ved Austevoll Havbruksstasjon av 49 befruktete egg-grupper funnet en gjennomsnittlig befruktningsrate på 70.5%. Overlevelse ved dag 11 etter befruktning ble for de samme gruppene funnet til å være 69.2% regnet utfra den originale mengden. Dette innebærer at det normalt er liten dødelighet blant befruktete egg. Befruktningsprosent kan derfor benyttes som et gruppemål, men gjelder selvsagt ikke på individnivå.

Styrke

Kveiteegg har som andre pelagiske egg stor motstand mot ytre påvirkninger. Kveiteegg tåler over 0.5 kg ytre press før det sprekker (Mangor-Jensen, upubl.). Dette skyldes både stivhet i eggskallet, men også et betydelig turgortrykk inne i egget forårsaket av makromolekylene i det perivitelline rommet. Dette gjør at egg uten problemer kan samles opp i håver og



Figur 5. Overlevelse fram til dag 12 i egg-grupper med ulike befruktningsrate. Overlevelse er kun beregnet blant befruktete egg.

nett uten å ta skade, for eksempel ved overføring av egg fra inkubatorer til plommesekkkar (siloe). Det er imidlertid et forhold som setter grenser for dette. Det første er i tiden like etter befruktning hvor egget tåler svært liten mekanisk belastning. Denne sensitive perioden varer fram til dag 6 etter befruktning, men er mest uttalt de første 2 dagene. Etter dette er eggene svært motstandsdyktige mot mekanisk stress (Holmefjord Bolla, 1988). Denne ømfintlige perioden settes i forbindelse med omvokringen av plommesekken (se tabell 1).

Referanser

- Brooks S., Tyler C.R. & Sumpter J.P. (1997). Egg quality in fish: what makes a good egg? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7: 387-416.
- Craik, J.C.A. & Harvey, S.M. (1987). The cause of buoyancy in eggs of marine teleosts *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 67, 196-182.
- Craik, J.C.A. & Harvey, S.M. (1984). Biochemical changes occurring during final maturation of eggs of some marine and fresh water teleosts. *J. Fish. Biol.* 24 : 599-610.
- Gilkey, J.C. (1981). Mechanisms of fertilization in fishes *American Zoologist* 21, 359-375.
- Ginzburg, A.S. (1968). Fertilization in fishes and the problem of polyspermy. *Academy of science of the USSR-institute of Developmental Biology*. Translated from the Russian-Israeli Program for Scientific Translations, Jerusalem. (ed: T.A. Detlaf) 1972.
- Hagstrøm, B.E. and Lønning, S. (1968). Electron microscopic studies of unfertilized and fertilized eggs from marine teleosts. *Sarsia* 33 : 73-80.
- Haug, T., Kjorsvik, E. & Solemdal, P. (1984). Vertical distribution of Atlantic Halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) eggs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 41,798-804.

- Holmefjord, I. & Bolla, S. (1988). Effect of mechanical stress on Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) eggs at different times after fertilization. *Aquaculture* 68, 369-371.
- Holmefjord, I. & Bolla, S. (1988). Effect of mechanical stress on Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) eggs at different times after fertilization. *Aquaculture* 68, 369-371.
- Jelmert, A. & Rabben, H. (1987). Upwelling incubators for eggs of the Atlantic Halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). International Council for Exploration of the Sea C.M. 1987/F:20
- Lentz, T.L. & Trinkaus, J.P. (1967). A fine structural study of cytodifferentiation during cleavage, blastula and gastrula stages of *Fundulus heteroclitus*. *Journal of Cell Biology* 32, 121-138.
- Lønning, S. (1972). Comparative electron microscopic studies of teleostean eggs (with special reference to the chorion). *Sarsia* 49 : 41-48.
- Lønning, S.; Kjorsvik, E.; Haug, T. & Gulliksen, B. (1982). The early development of the halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L.) compared with other marine teleosts. *Sarsia* 67, 85-91.
- Mangor-Jensen A. and A.Jelmert (1986). The effect of ambient salinity on the water balance of eggs from the halibut *Hippoglossus hippoglossus* L. International Council for Exploration of the Sea C.M. 1986/F:53.
- Mangor-Jensen A. and K.G. Waiwood (1995). The effect of light exposure on buoyancy of halibut eggs. *Journal of Fish Biology* 47: 18-25.
- Mangor-Jensen A., Waiwood K.G. and Peterson R.H. (1993). Water balance in striped bass (*Morone saxatilis* W.). *J. Fish Biol.* 43: 345-353
- Mangor-Jensen, A. & Jelmert, A. (1986). The effect of ambient salinity on the water balance of eggs from the halibut *Hippoglossus hippoglossus* L. International Council for Exploration of the Sea C.M.1986/F:53
- Rabben, H. & Jelmert, A. (1986). Hatching of halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) eggs under different light conditions. International Council for Exploration of the Sea C.M.1986/F:17.
- Rombough P.J. (1988). Respiratory gas exchange, aerobic metabolism, and effects of hypoxia during early life. In: *Fish Physiology*, XI A. pp 59-161 (Hoar, W.S. and D.J. Randall, eds). New York: Academic Press, (1988).
- Rønnestad I., Fyhn H.J. and Gravningen K. (1992). The Importance of free amino acids to the energy metabolism of eggs and larvae of the turbot (*Scophthalmus maximus*). *Marine Biology*, 114: 517-525
- Serigstad B. Oxygen uptake of developing fish eggs and larvae. *Sarsia* 72: 369-371.
- Tytler, P. & Blaxter, J.H.S. (1988). Drinking in yolk-sac stage larvae of the halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L.). *Journal of Fish Biology* 32,493-494
- Wallace, R.A. and Selman, K. (1981). Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. *Am. Zool.* 21 : 325-343.

Begrepet klekking brukes om prosessen en organisme bruker til å forlate det beskyttende eggeskallet. Kveite klekker på en fascinerende og nøye tilpasset metode hvor larven lager et lokk i egget ved en avgrenset enzymatisk nedbrytning av eggeskallet. Cellene som produserer klekkeenzymet (klekkekjertlene) er lokalisert i et smalt belte rundt fremre del av plommesekken. Det finnes ingen klekkekjertler på ryggen av larven og skallet forblir her intakt og fungerer som et hengsel til lokket slik at lokket sitter festet til bunnen når larven presser seg ut av egget. Klekkekjertlene dannes halvveis i eggperioden, først som en disk av celler i fremkant av embryo. Denne samlingen av celler migrerer så utover plommesekken inntil ringen av kjertelceller er lokalisert 90 grader på kroppaksen. Ved klekking trekker bakre del av plommesekken seg sammen slik at fremre del av plommesekken presses ut mot eggeskallet og dermed kommer klekkekjertlene i direkte kontakt med eggeskallet. En sikrer da en avgrenset nedbrytning av eggeskallet samtidig som at larven låses i riktig posisjon i forhold til åpningen.

Lys virker hemmende på den normale klekkeprosessen. Denne hemmingen oppheves i mørke. En egggruppe hvor klekkeskjertletidspunktet er utsatt for lyshemming vil ved tilbakeføring til mørke klekke i løpet av en periode på 90 – 120 minutter. Lysregulering kan dermed brukes til å synkronisere en egg-gruppe slik at den klekker innenfor en halv time. I tillegg kan klekkeskjertletidspunktet bestemmes. Klekking kan på mange måter defineres som en adferd som blir igangsatt etter et bestemt utviklingsstadium. Selve utviklingsprosessen av embryoet er uavhengig av klekkeskjertletidspunktet. En larve som klekker sent vil ha samme utviklingsgrad som en larve som klekket tidlig ved et gitt tidspunkt.

Innledning

Embryonalutvikling der en enkelt celle utvikler seg til en hel organisme er en av de mest fascinerende prosesser i naturen. Denne prosessen innebærer deling, vekst og spesialisering av mange ulike celletyper som skal integreres og organiseres til en funksjonell organisme. I denne kritiske fasen er organismen beskyttet av eggeskall. Dette er et generelt fenomen fra lavtstående dyregrupper helt opp til menneske. På et visst punkt i utviklingen må embryoet forlate egget for å kunne vokse og utvikle seg videre. Det er denne prosessen vi kaller klekking. Naturen har utviklet ulike metoder for å klekke. Begrepet klekking assosieres nok først og fremst med hønsedyllingen som bruker nebbet til å hakke seg ut av egget til et liv i frihet. Slik klekking betegnes som mekanisk klekking. I tillegg har vi dyregrupper som klekker ved hjelp av å øke trykket inne i egget til eggeskallet sprekker. Fisk, amfibier og pattedyr bruker en mere sofistikert metode for å bryte seg ut av egget, nemlig en enzymatisk nedbrytning. I dette kapitlet skal vi se nærmere på klekkeprosessen hos fisk og spesielt på klekkeprosessen hos kveite.

Historie

Allerede i begynnelsen av dette århundre ble det beskrevet at eggeskallet til lungefisk ble myker før klekking (Kerr, 1900). Noen år senere ble det videre oppdaget at det var enzym "ferment" fra perivitellin væsken som hadde evnen til å bryte ned eggeskallet og at væske fra ett egg kunne bryte ned eggeskallet fra mange egg. Termen klekkeenzym ble først brukt av (Needham, 1931) og klekkekjertlene ble først beskrevet i 1944 av (Ishida, 1944) i arten Medaka (*Oryzias latipes*). Siden den gang er klekkeprosessen hos mange fiskearter beskrevet først og fremst ved morfologiske studier av klekkekjertlene og studier av klekkeenzymet.

Eggeskallet hos fisk

Eggeskallet hos fisk består av et tynt ytre lag (zona pellucida) og et mye tykkere indre lag (zona radiata eller chorion) som utgjør styrken til egget. Dette laget er bygd opp av flere lameller og består av flere proteinenheter (Zr1, Zr2 og Zr3) ((Murata et al., 1994; Murata et al., 1995; Murata et al., 1997), 94,95,97, (Oppen-Berntsen et al., 1990b)) (Oppen-Berntsen et al., 1999) som bindes sammen til et uøselig proteinkompleks ved herdeprosessen.

Klekkeenzymet

Ved klekking blir det rigide proteinkomplekset i eggskallet nedbrutt og svekket slik at larven klarer å presse seg ut av egget. Enzymet som bryter ned eggskallet kalles klekkeenzym. Hos noen fiskearter er det vist at dette ikke bare er ett enzym, men at det er et enzymesystem bestående av to proteaser som arbeider sammen (Yasumasu et al., 1992). Klekkeenzymet er en endopeptidase som effektivt spalter polypeptidkjeden ved spesifikke aminosyrer. Det ytterste

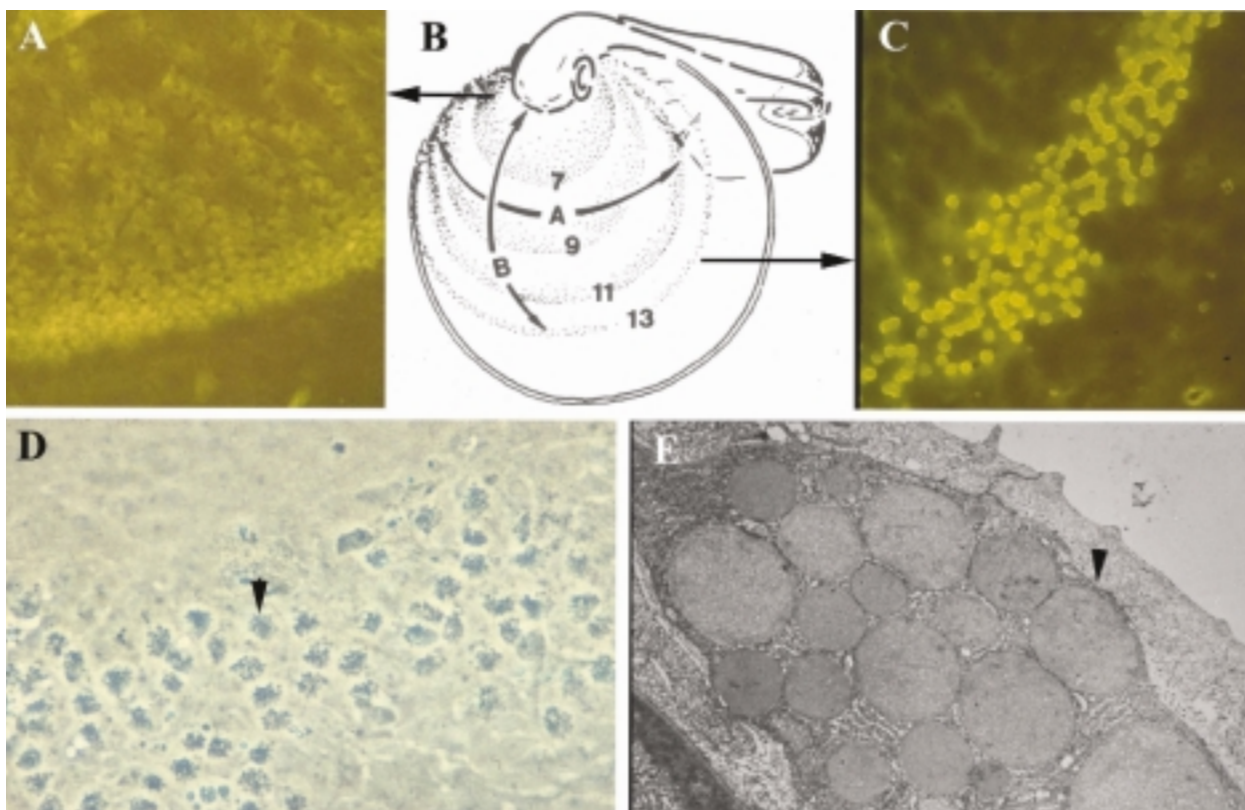


Fig. 1. Klekkekjertlene kan ved dag 7 (A og B) sees som en ring av celler rundt hodet til kveitelarven hvorefter de vandrer utover plommesekken (B, tallene indikerer kjertelcellenes posisjonen i dager etter befruktning). Ved klekking (C, D) er kjertlene lokalisert i et avgrenset belte. På dette stadiet inneholder cellen mange vesikler med klekkeenzym (E). Figuren viser klekkekjertler som er farget immunohistologisk og fotografert med fluorescensmikroskop (A,C), levende celler fotografert med fasekontrast (D) og snitt av celler analysert i elektronmikroskop (E).

laget (zona pellucida) blir ikke nedbrutt av klekkeenzymet og en unngår dermed at det lages hull i egget og at enzymet lekker ut før hele eggskallet er nedbrutt. Enzymet virker altså bare fra innsiden. Fritt klekkeenzym kan dermed ikke hjelpe til å klekke andre egg fra utsiden.

Klekkekjertlene

De celler som produserer klekkeenzym kalles klekkekjertler. Disse dannes på et tidlig stadium i embryonalutvikling. Hos zebrafisk og medaka er det vist at de første klekkekjertelcellene oppstår i fremre del av det tidlige embryoet (hypoblast-cellelaget) (Kimmel et al., 1990) (Inohaya et al., 1995) og at det derfra vandrer til sin endelige plassering henholdsvis på plommesekken og inne i munnhulen. Antall kjertler varierer alt fra 200 til 2000 mellom ulike fiskearter. Det er også stor variasjon i plasseringen av klekkekjertlene hos fisk. Hos sild er kjertlene konsentrert på hodet mellom øynene til embryoet, mens hos laksefisk er kjertlene spredt plassert over fremre del av hode og plommesekk foruten munn og gjeller. Denne diffuse lokaliseringen resulterer i en annen klekkemekanisme enn den vi finner hos kveite.

Klekkekjertlene vandrer fra sitt opphav til sin endelige lokalisering igjennom embryonalutviklingen, samtidig som cellene deles og akkumulerer (danner) klekkeenzym. Rett før klekking kan levende klekkekjertler sees i lysmikroskop som celler overfylt med mørke korn (20-30 korn med utkrystallisert klekkeenzym) (Yamagami, 1988). Før klekking åpnes kornene og hele innholdet av kjertelcellene tømmes ut i perivitellinrommet. Klekkeenzymet blir aktivert, angriper og bryter ned eggskallet.

Faktorer i omgivelsene som påvirker klekking

Flere faktorer i omgivelsene som oksygen, temperatur og lys kan påvirke og regulere tidspunktet for klekking. Mange arter bruker

oksygentilgjengelighet som en regulator for klekking. Kravet til oksygen øker etter som embryoet vokser, og ved et gitt tidspunkt er diffusjonene av oksygen gjennom eggskallet utilstrekkelig for embryoet og det igangsetter klekking (DiMichele and Powers, 1984)

I noen ferskvannarter er det vist at økt temperatur i vannet om våren utløser klekkeprosessen. Foruten kveite er det få studier som viser en nøye sammenheng mellom lys og klekking. I laks er det vist at det er høyere hyppighet av klekking i lysperioder enn i mørke (Brännäs, 1987), mens det motsatte ser ut til å være tilfellet hos sild (Blaxter, 1956)

Regulering av klekking

Flere studier har omhandlet reguleringsmekanismene for klekking, men en er langt fra en forståelse av hvordan denne reguleringen foregår. En har klart å indusere klekking med steroid hormonet deoxycorticosteron og med peptid hormonet prolactin (medaka Schoots et al., 1982). Noen forsøk indikerer at klekking er regulert av dopaminerge systemer. (Zebrafisk, Schoots et al., 1983; Laks, Oppen-Berntsen et al., 1990a). Fiskens evne til å regulere tidspunktet for klekking i henhold til faktorer fra omgivelsene tyder på at nervesystemet er involvert.

Klekkeprosessen hos kveite

Klekkeprosessen hos kveite synes mer spesialisert enn hos andre fiskearter. Kveiteegg er blant de størst marine pelagiske fiskeegg som finnes og embryoet klekker på et svært tidlig utviklingsstadium, noe som innebærer at plommesekken er svært stor i forhold til larven. Denne lite utviklede larven med en enorm plommesekk kan derfor tenkes å ha spesielle problemer med å kvitte seg med eggskallet.

Hos kveite er klekkekjertlene lokalisert i et smalt belet rundt fremre del av plommesekken (Helvik et al., 1991a). Ved klekking trekker bakre del av plommesekken seg sammen slik at fremre del presses ut mot eggskallet og dermed bringer klekkekjertlene i direkte kontakt med

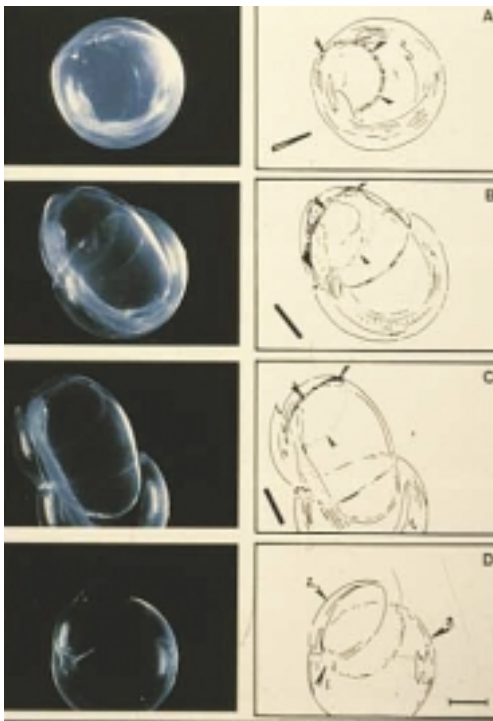


Fig. 2. Klekkemekanisme hos kveite. Billedserie viser hvordan kveitelarven bryter seg ut av egget ved klekking etter en avgrenset nedbrytning av eggskallet. (Figuren er hentet fra Helvik et al 1991 og er gjengitt med løyve fra International Journal of Developmental Biology)

eggskallet (Helvik et al., 1991b). En oppnår da en avgrenset deponering av klekkeenzymet og nedbrytning av eggskallet i område rett over klekkekjertlene. Dette resulterer i at eggskallet deles i to, lokk og bunn, hvor bunndelen er området som har ligget fremfor kjertelbeltet. Det finnes ingen klekkekjertler på ryggen av larven noe som resulterer i at en smal sektor forblir intakt. Denne delen hengsler lokket til bunnen slik at lokket henger fast i bunnen når larven forlater egget.

Formendringen av plommesekken er med på å låse larven i posisjon i forhold til åpningen før klekking, mens den etter nedbrytning er med på å åpne lokket og presse larven ut av egget. Rytmiske muskel-kontraksjoner i larvekroppen fører til at larven presses mer og mer ut av egget til den til slutt er fri. Vekten av

eggskallet er også med på å dra skallet av larven.

Lokalisering av klekkekjertlene slik at det dannes et lokk i eggskallet er svært forskjellig fra klekking hos andre arter hvor en diffus plassering av klekkekjertlene resulterer i en jevn nedbrytning av hele eggskallet. For kveite er dermed plasseringen av klekkekjertlene av avgjørende betydning for ut fallet av klekkingen. Kjertlene må vandre og plasseres i en slik posisjon at lokket/åpningen blir stort nok for at larven kommer seg ut. Klekkekjertlene dannes halvveis i eggperioden, først som en disk av celler i fremkant av embryo. Denne samlingen av celler vandrer så utover plommesekken inntil ringen av kjertelceller er lokalisert 90 grader på kroppsaksen. I denne perioden akkumulerer kjertlene klekkeenzym i korn.

Lys har en kraftig innvirkning på klekkeprosessen og det kan virke som om prosessen er lysregulert. Både lysets intensitet og spekter har betydning for hemming. En lysstyrke over 0,1 lux (0,006 mEsr-1m²) har evne til å utsette i ett døgn (Helvik and Walther, 1992). Med økende lysintensitet utsettes klekketidspunktet ytterligere. Lys i den blå delen av spekteret er mest effektivt. Overføres eggene til mørke oppheves den hemmende effekten av lys og eggene klekker i løpet av en periode fra 90 – 120 minutter. Lysregulering kan dermed brukes til å synkronisere en egg-gruppe slik at den klekker innenfor en halv time på et gitt tidspunkt. Studier av stimulert klekking (tilbakeføring til mørke av egg som er lys-hemmet) på ulike tidspunkt av embryonalutviklingen viser at evne til å klekke varierer med utviklingsstadium. Før tidspunktet for naturlig klekking er det umulig å stimulere til klekking (Helvik and Walther, 1993a). Deretter følger en periode med stadig raskere og mere synkront klekkeforløp med et maksimum 2 dager etter naturlig klekking, for så å avta. Dersom embryo holdes mer enn 7 dager inne i egget etter naturlig klekketidspunkt mister det evnen til å klekke. Dissekerer en ut slike embryo finner en at halen har vokst helt rundt plommesekken og har mistet evnet til å strekke

seg ut og resulterer i at larven bare svømmer i ring. Ved klekking er øynene hos kveite bare en samling av celler i delingsfasen og mangler fullstendig cellulære strukturer som kan detektere lys (Helvik et al., 1997; Kvenseth et al., 1996). Pinealorganet (lysfølsomt organ i hjernen) derimot er differensiert før klekking (Forsell et al., 1997) og inneholder komponenter (proteiner) som er typisk for en funksjonell fotoreseptorcelle. En kan derfor tenke seg at pinealorganet er involvert i lys-reguleringen av klekking hos kveite.

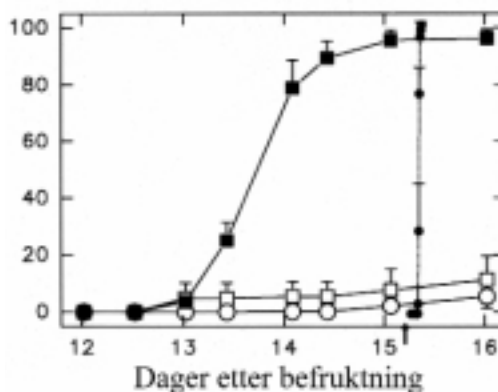
I tillegg til lys har også kraftig bevegelse evnen til å utsette klekking (Helvik and Walther, 1993b). Det kan virke som om bevegelsesstresset i seg selv som har hemmende effekt og ikke økt oksygen tilgang på grunn av bevegelsen. Mangel på oksygen har liten stimulerende effekt på klekkeprosessen hos kveite. Dette er i motsetning til mange andre arter. Det faktum at både lys og bevegelsesstress påvirker klekking tyder på en kompleks regulering av klekking som sannsynligvis involverer det sentrale nervesystemet.

Forurensning

Tungmetaller som sink og kopper har vist seg å ha en hemmende effekt på klekkeprosessen (Ski et al 1999). Konsentrasjoner av sink mellom 0,5 – 2,5 mg/liter fører til en fullstendig hemming. Foruten en langvarig effekt på normal embryonalutvikling kan disse tungmetallene også ha en akutt effekt direkte på selve klekkemekanismen, både hva gjelder fristelsen av klekkeenzym og enzymatisk aktivitet. En bør derfor være forsiktig med bruk av sinkanoder i forbindelse med klekkeriets sjøvannsforsyning.

Bruk av lys regulert klekking i oppdrett

Lys har med stort hell blitt brukt i oppdrett av kveite for å styre og synkronisere klekkeprosessen. En oppnår dermed å ha kontroll over tidspunktet eggene klekker. Siden embryonalutviklingen fortsetter inne i egget bør ikke klekketidspunktet utsettes mere en 1-2 dager etter naturlig klekketidspunkt. Fordelen med synkron klekking er at alle eggskallene blir fraskilt innenfor en kort periode og kan dermed lettere fjernes for å unngå at de skaper grobunn for bakterier i lagringsfasen for plommesekklarver. På den andre side er det vist at lyseksposering i eggfasen hos kveite fører til tyngre egg (se kapittel 3) noe som kan skape problemer i gjennomstrøms inkubatorer.



1) ■ 2) ○ 3) □ 4) ●

Fig. 3. Hemmende effekt av lys på klekking. Kveite egg inkubert i mørke (1) og i kontinuerlig lys fra dag 7 (2) og dag 13 (3) etter befruktning. På dag 15 ble egg fra lysgruppen tilbakeført til mørke (4) og eggene klekket i 90-120 minutter. (For detaljer se Helvik og Walter 1992)

Referanser

- Blaxter JHS (1956) Herring rearing-II. The effect of temperature and other factors on development. *Marine Research Scotland* 5: 1-19
- Brännäs E (1987) Influence of photoperiod and temperature on hatching and emergence of Baltic salmon (*Salmo salar* L.). *Can.J.Zool.* 65: 1503-1508
- DiMichele L, and Powers DA (1984) Developmental and oxygen consumption rate differences between lactate dehydrogenase-B genotypes of *Fundulus heteroclitus* and their effect on hatching time. *Physiol.Zool.* 57: 52-56
- Forsell J, Holmqvist B, Helvik JV, and Ekstrom P (1997) Role of the pineal organ in the photo-regulated hatching of the Atlantic halibut. *INTERNATIONAL JOURNAL OF DEVELOPMENTAL BIOLOGY* 41: 591-595
- Helvik JV, Oppen-Berntsen DO, Flood PR, and Walther BT (1991a) Morphogenesis of the hatching gland of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Roux.Arch.Dev.Biol.* 200: 180-187
- Helvik JV, Oppen-Berntsen DO, and Walther BT (1991b) The hatching mechanism in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Int.J.Dev.Biol.* 35: 9-16
- Helvik JV, Utne AC, Steinevik EK, Forsell J, Johnsson CM, Ekström P, Holmqvist BI (1997) The development of retina in three marine teleosts species: Analyses by means of immunocytochemical techniques and optomotoric behaviour NATO Advanced course Crete 18-28 june. *Nato advance course Creta 18-28 june: (Abstract)*
- Helvik JV, and Walther BT (1992) Photo-regulation of the hatching process of halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) eggs. *J.Exp.Zool.* 263: 204-209
- Helvik JV, and Walther BT (1993a) Development of hatchability in halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) embryos. *Int.J.Dev.Biol.* 37: 487-490
- Helvik JV, and Walther BT (1993b) Environmental parameters affecting induction of hatching in halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) embryos. *Marine Biology* 116: 39-45
- Inohaya K, Yasumasu S, Ishimaru M, Ohyama A, Iuchi I, and Yamagami K (1995) Temporal and spatial patterns of gene expression for the hatching enzyme in the teleost embryo, *Oryzias latipes*. *Dev.Biol.* 171: 374-385
- Ishida I (1944) Hatching enzyme in the fresh-water fish, *Oryzias latipes*. *Annot.Zool.Jpn.* 22: 137-154
- Kerr JG (1900) The external features in the development of *Lepidosiren papadoxa*, Fitz. *Phil.Trans.Roy.Soc.London* 192: 299-330
- Kimmel CB, Warga RM, and Schilling TF (1990) Origin and organization of the zebrafish fate map. *Development* 108: 581-594
- Kvenseth AM, Pittman K, and Helvik JV (1996) Eye development in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*): Differentiation and development of the retina from yolk sac stages through metamorphosis. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 53: 2524-2532
- Murata K, Iuchi I, and Yamagami K (1994) Synchronous production of the low- and high-molecular-weight precursors of the egg envelope subunits, in response to estrogen administration in the teleost fish *Oryzias latipes*. *General And Comparative Endocrinology* 95: 232-239
- Murata K, Sasaki T, Yasumasu S, Iuchi I, Enami J, Yasumasu I, and Yamagami K (1995) Cloning of cDNAs for the precursor protein of a low-molecular-weight subunit of the inner layer of the egg envelope (chorion) of the fish *Oryzias latipes*. *Developmental Biology* 167: 9-17

- Murata K, Sugiyama H, Yasumasu S, Iuchi I, Yasumasu I, and Yamagami K (1997) Cloning of cDNA and estrogen-induced hepatic gene expression for choriogenin H, a precursor protein of the fish egg envelope (chorion). *Proc.Natl.Acad.Sci.U.S.A.* 94: 2050-2055
- Needham J (1931) *Chemical embryology*. Cambridge Univ. Press, London and New York,
- Oppen-Berntsen DO, Bogsnes A, and Walther BT (1990a) The effects of hypoxia, alkalinity and neurochemicals on hatching of atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs. *Aquaculture* 86: 417-430
- Oppen-Berntsen DO, Helvik JV, and Walther BT (1990b) The major structural proteins of cod (*Gadus morhua*) eggshells and protein crosslinking during teleost egg hardening. *Dev.Biol.* 137: 258-265
- OppenBerntsen DO, Arukwe A, Yadetie F, Lorens JB, and Male R (1999) Salmon eggshell protein expression: A marker for environmental estrogens. *MARINE BIOTECHNOLOGY* 1: 252-260
- Schoots AFM, De Bont RG, Van Eys GJJM, and Denucé JM (1982) Evidence for a stimulating effect of prolactin on teleostean hatching enzyme secretion. *J.Exp.Zool.* 219: 129-132
- Schoots AFM, Meijer RC, and Denucé JM (1983) Dopaminergic regulation of hatching in fish embryos. *Dev.Biol.* 100: 59-63
- Ski HN, Goksøyr A, Norberg B, Walther BT and Helvik JV (1999) Impact of heavy metals and organic pollutants on hatching of Atlantic halibut. 6th International Symposium on Reproductive Physiology of Fish Bergen
- Yamagami K (1988) Mechanisms of hatching in fish. In: Hoar WS, Randall DJ (eds) *Fish physiology* vol. XI part A. Academic Press, Inc., New York, pp 447-499
- Yasumasu S, Katow S, Hamazaki TS, Iuchi I, and Yamagami K (1992) Two constituent proteases of a teleostean hatching enzyme: Concurrent syntheses and packaging in the same secretory granules in discrete arrangement. *Developmental Biology* 149: 349-356

Innledning

Plommesekkfasen defineres som perioden fra klekking til larven tar til seg annen føde utenfra. I denne perioden henter larven all energi til bevegelse og alle byggesteiner og energi til vekst fra plommesekken. Hos kveite er denne perioden av lang varighet sammenlignet med annen marin fisk. Ved hvilken alder en kveitelarve begynner å ta til seg føde utenfra kan variere. Det er rapportert fødeopptak allerede ved 150 døgngader, men i dagens oppdrett tilbys kveitelarvene fôr ved om lag 260 døgngader. Vi kan med andre ord si at larvene har et relativt stort «vindu» hvor de er i stand til å starte fôropptak. Dersom en kveitelarve ikke starter eksogent fôropptak vil sultdød inntreffe omlag 320 døgngader etter klekking.

Det er svært få opplysninger om plommesekkklarver som ikke er frembrakt i oppdrett. Tore Haug gikk i 1990 gjennom det som til da var publisert om kveitelarver fanget fra naturen; både plommesekkklarver og startfødete larver (opp til 35 mm lengde). Han kom frem til at det hele dreide seg om 57 individer. Av disse var langt de fleste forbi plommesekkfasen. I arbeidet med å utvikle metoder som kan benyttes for produksjon av startfôringsklare larver, har en følgelig fått liten informasjon via observasjoner fra naturen. Haug konkluderte med at årsaken til de svært få funn av plommesekkklarver er at larvene er svært spredd i naturen. Studier av kveiteegg har vist at deres flyteegenskaper blir sterkt påvirket av lys. Eggene slipper ut vann og blir tyngre som følge av lyseksposering. Klekking av eggene blir også hemmet ved lyseksposering. Mangor-Jensen og Huse (1991) hevder at denne informasjonen tilsier at eggene vil klekke om natten på relativt store dyp. De har beregnet hastigheten larvene i så fall vil flyte til overflaten med, og når larvene vil nå overflaten. På bakgrunn av dette foreslår de at årsaken til at en ikke har funnet nyklekkede kveitelarver, er at en ikke har lett på riktig sted til riktig tid. Nyklekkede kveitelarver skal etter

deres beregninger befinne seg i overflaten på natten, noe som for øvrig er i overensstemmelse med funn fra stillehavskveite.

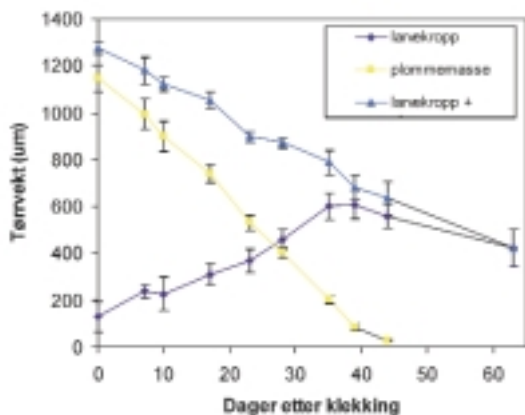
Morfologisk utvikling

Kveitelarven klekker på et svært tidlig utviklingsstadium, og er avhengig av næring fra plommesekken i en svært lang periode sammenlignet med andre marine fiskearter – opp til 50 dager ved 5-6°C. Fordi larvene klekker på et så tidlig utviklingsstadium fortsetter organdannelsen lenge etter klekking. Viktige organer som funksjonelle øyne, munn, bevegelige kjever, fordøyelsessystemet inkludert lever, galleblære og bukspyttkjertel, urio-genetalsystem og respirasjonssystem dannes etter klekking. Skjelettsystemet er lite utviklet, og dominert av bruskstrukturer. Skulderbuen (cleithrum) er en av de første strukturene som forbeines, og dette ser ut til å skje ved om lag 160-180 døgngader. Forbeining av kranieknokler og ryggstøyle skjer langsomt og til dels etter at larven har begynt å ta til seg føde.

Kveitelarven er ca. 6-7 mm lang ved klekking, har en tørrvekt på 1250-1300 ug hvor plommesekken utgjør ca. 90%. Fra klekking til startfôring utnyttes næringsstoffene i plommesekken til energi og som byggesteiner for organer og muskler. I løpet av plommesekkfasen øker larvens lengde til 12-13 mm. Figur 1 viser hvordan tørrvekten av plommemassen avtar mens tørrvekten av larvekroppen øker i løpet av plommesekkfasen.

Øynene er upigmenterte og lite utviklete ved klekking. Retina er udifferensiert, og de ulike lagene av retina utvikles gradvis frem mot funksjonalitet ved ca. 150 døgngader etter klekking (Kvenseth, 1993).

Hjertet differensieres fra et enkelt rør til et fire-kamret hjerte i løpet av plommesekkstadiet. I mer enn 120 døgngader har kveitelarven det vi kan kalle halvåpent sirkulasjonssystem. Hjertet pumper blodvæsken (uten røde blodlegemer) gjennom årer i gjellebuen, til hoderegionen og mot halen i en ryggpulsåre (dorsal aorta).



Figur 1. Endring i tørvekt av hel larve, larvekropp og plommesekk i løpet av plommesekkfasen hos kveite (Senstad, 1984)

I stedet for å returneres til hjertet gjennom kroppens hovedvene (kardinalvenen), fordeles blodvæsken ut mot larvens hud, og siver rundt plommemassen tilbake til en traktformet forløper for det første hjertekammeret (sinus venosus). Det antas at dette sirkulasjonssystemet øker effektiviteten i den hudrespirasjonen som kveitelarven er avhengig av før røde blodlegemer og gjellelameller er utviklet.

Respiratoriske bevegelser av gjellebuene er observert allerede rundt én måned etter klekking mens primitive gjellefilamenter er synlige først mye senere, knapt 50 dager etter klekking. Ved dette tidspunktet er sirkulasjonssystemet sluttet, og blodet tilføres hjertet i sinus venosus gjennom kardinalvenen og levervenen. Gjellene ser ut til å være fullt utviklet først to måneder etter klekking (Pittman m.fl., 1990).

Det er ingen munnåpning til stede ved klekking. Munnåpningen er dekket med en membran som senere utvikles til kinnklaffer. Munn og kjeve utvikles gradvis, og er synlig 15-20 dager etter klekking. Underkjeven domineres av brusksstrukturen Meckel's brusks. Små tenner er observert i fremste del av kjeven ca. 25 dager etter klekking (Pittman m.fl., 1990).

Fordøyelseskanaalen differensieres og utvikles gradvis de første ukene etter klekking. Ved klekking er tarmen bare en tynn, rett kanal,

men etter ca. en måned er den blitt betydelig kraftigere og er rotert en gang. Tre til fire uker etter klekking skjer det en rask økning i høyden på tarmepitelet samtidig som tettheten av enterocyte mikrovilli, mitokondrier og endoplasmatisk retikulum øker kraftig. Epitelet i baktarmen blir mer foldet, og det skjer en økning i mengde bindevev som omgir tarmen (Kjørsvik og Reiersen, 1992).

Ca. to uker etter klekking kan en se begynnende segmentering av leveren, og denne ser ut til å være fullført 3-4 uker etter klekking. Galleblæren og gallekanalen ser ut til å være fullt utviklet på samme tid (Kjørsvik og Reiersen, 1992).

Overgangen fra plommesekkstadiet til startfôringsperioden har vært ansett som en kritisk periode. For tidlig tilgang på fôr kan føre til uønsket opphopning og kvalitetsforringelse av fôret, med påfølgende forringet vannkvalitet. Stor størrelsesvariasjon på larvene som følge av at de begynner å spise på ulik tid, medfører store vanskeligheter for oppdretteren senere i startfôringsfasen. Forsinket fôropp-tak som fører til sulttilstand kan på den annen side være katastrofalt for unge fiskelarver. Uttrykket "irreversible starvation" ble introdusert av Hjort allerede i 1914. Sult kan føre til strukturell degenerasjon av viktige organer som tarm, lever og pankreas. Ut fra morfologiske og histologiske studier ser det ut til at kveitelarvene skulle være i stand til å fange og utnytte exogent fôr fra ca. 150 døgngrader. Når en har tilbudt kveitelarver fôr ved ulik alder har en imidlertid funnet at aktivt fôropp-tak starter senere. Det er gjort flere forsøk som viser at en oppnår best resultat når larvene blir tilbudt fôr i perioden 250-280 døgngrader etter klekking (Harboe m.fl., 1998.; Lein og Holmefjord, 1992). Dette er også i god overensstemmelse med den perioden hvor en har funnet størst akkumulering av fordøyelsesenzymet trypsin og forløperen trypsinogen, noe som ofte brukes som en indikator for når enzymapparatet er modent og klart til å fordøye næringsstoffer hos fiskelarver.

Observasjon	Dager etter klekking
Åpne gjellehuler	2
Hulrom gjennom hele tarmen	2
Funksjonelle nyrer	16
Hodebrusk	16
Forstadier til gjellelameller	16
Zymogenkorn i bukspyttkjertelen	20
Segmentert lever	20-23
Funksjonell galleblære	23
Hurtig økning i tykkelsen av epitelet i midttarmen	23
Gjellekapillærer	26
Snodd tarm	28

Figur X. Summarisk oversikt over utviklingen av kveite i første del av plommesekkfasen. Etter Kjorsvik og Reiersen (1992).

Kjemisk karakterisering av plommesekkklarve

Kjemisk karakterisering av larven gjennom plommesekkfasen kan gi informasjon om hvilke veier de ulike næringssementene tar og på hvilken måte ulike oppdrettsbetingelser påvirker dette resultatet. I perioden fra klekking til 200 døgngader blir omlag 60% av tilgjengelig energi i plommemassen benyttet til larvevekst, 35% til forbrenning og omlag 5% går tapt via ekskresjon av nitrose forbindelser (Finn og medarbeidere 1995).

Rønnestad og medarbeidere (1995) har studert total lipid, lipidklasser og deres tilhørende fettsyrer i larvene gjennom plommesekkfasen. Ved klekking inneholdt larvekroppen 17mg pr individ lipid (11% av larvekroppens tørrvekt) mens plommen inneholdt 190mg pr individ. Lipidklassen fosfatidylcholin (PC) stod for 57% av total plomme lipid mens lipidklassene fosfatidyletanolamine (PE), triacylglycerol, kolesterol og sterol estere stod for henholdsvis 12%, 12%, 9% og 6% av plommen. I fosfatidylcholinfraksjonen stod fettsyren 22:6n-3 for 25mg pr individ, 16:0 for 19,2mg pr individ og 20:5n-3 for 12,6mg pr individ. Fra klekking til 200 døgngader var

det en netto reduksjon i total lipid på 29%. Det så ikke ut til å være selektivt opptak fra plommen. Den relative sammensetningen av plommen var stort sett den samme. Fra 200 døgngader og frem mot startføring var det derimot selektiv katabolisme av PC og syntese av PE i larvekroppen. Dette resulterer i et skifte i lipidklasseinnholdet i larvekroppen sammenlignet med plommen.

På samme måte som for lipid er plommesekkklarver blitt analysert m.h.t. frie aminosyrer (FAA) og protein (Rønnestad og medarbeidere 1993). Ved klekking er i hovedsak FAA og protein lokalisert i plommemassen. I løpet av de 12 første dagene etter klekking reduseres plommemassen med 70%, mens proteinnivået holdes konstant. I tidlig plommesekkfase benyttes FAA fra plommemassen både til proteinsyntese og som energisubstrat. Senere i fasen dekkes behovet for aminosyrer fra proteinlageret i plommemassen. Av total mengde aminosyrer (protein og FAA) tilstede ved klekking, vil omkring 60% bli brukt til syntese av nye proteiner og omlag 40% blir benyttet som energi.

Rønnestad og medarbeidere (1997, 98 og 99) har analysert innholdet av henholdsvis vitamin A, B6 og C gjennom plommesekkfasen. I nybefruktede kveiteegg foreligger nesten all vitamin A som all-trans retinal. Fram mot 200 døgngader øker innholdet av all-trans retinol samtidig som mengden all-trans retinal avtar. Størst forandring skjer på den tiden der øynene blir pigmentert, og Rønnestad og medarbeidere (1998) hevder at forut for startføring kommer vitamin A fra all-trans retinal lagret i plommemassen. Vitamin B6 spiller en viktig rolle ved metabolisme av aminosyrer. Ved klekking er det vesentlige av vitamin B6 lokalisert i plommemassen. Ved 200 døgngader var 50% av vitamin B6 lokalisert i larvekroppen. Det er en nedgang av vitamin B6 gjennom plommesekkfasen, fra 9,2ng ved klekking til 5,0ng ved 300 døgngader. Vitamin C har en ikke den samme nedgangen gjennom plommesekkfasen som for vitamin B6.

Oppdrettsmiljø og deformiteter

Det er velkjent at foster og larver av marine fiskearter er følsomme for miljørelatert stress, noe som ofte er forbundet med redusert overlevelse og høy andel deformert fisk. Den vanligste formen for feilutvikling hos kveite er at kjeven er låst i åpen stilling (gaping). Ved gaping er vanligvis både kjeve og gjellebuer sterkt trukket nedover og bakover. Både de musklene som normalt skal åpne kjeven, og festepunkt for disse ventralt (baksiden) på skulderbuene, bærer preg av sterk sammenrekning. I ekstreme tilfeller er ventral del av skulderbuen brukket fremover. Fremre del av Meckels bruskk er sterkt bøyd nedover og bakover, ofte slik at den ligger an mot tungebuen som normalt ligger sentralt i bakkant av Meckels bruskk. Seinere forbeininger vil opprettholde denne stillingen, og det vil være små sjanser for at slike larver kan få til et effektivt fôropptak.

Det er en viss uenighet om forløpet av og årsakssammenheng for utvikling av gaping. Fysisk eller bakteriell forårsaket slitasje av munnmembran har vært foreslått som årsak (Morrison et al 1995). En slik forklaring kan imidlertid vanskelig forklare de tegn på sterke muskelsammentrekkninger som ofte finnes. Sistnevnte observasjoner vil lettere passe med f.eks stress-relaterte reaksjoner. En kan imidlertid tenke seg at disse forklaringsmodellene kan virke sammen. En kan tenke seg at en nedslitt munnmembran ikke vil klare å holde bruskkstrukturene i kjeven på plass når muskulaturen i kjeven benyttes.

Temperatur og saltholdighet er to av de viktigste miljøfaktorene som påvirker utvikling og overlevelse av egg og larver av marine fisker. Temperatur kontrollerer fysiologien ved å påvirke hastigheten av biokjemiske reaksjoner mens saltholdighet spiller en viktig rolle for den osmotiske balansen. Det er imidlertid vist at også andre miljøfaktorer som vannstrøm og lys kan føre til feilutvikling hos fiskelarver. Anatomiske utviklingsfeil oppstår ofte når foster eller larver utsettes for miljøforhold som er utenfor toleranseområdet mens organet er

under dannelse. I løpet av morfogenesen dannes ulike organ både parallelt og i sekvenser, men hvert organ har en kritisk periode hvor det er svært utsatt for en induksjon av feilutvikling (Cotran m.fl., 1989). Det er derfor ikke uvanlig at ulike typer miljøstress kan føre til samme utviklingsfeil dersom fosteret eller larven eksponeres for stress mens et bestemt organ er i en følsom fase av utviklingen.

Selv om det ikke er funnet mange kveitelarver i naturen antar en at unge kveitelarver oppholder seg ut i havmassene hvor det er både stabile temperaturer og saltholdigheter. Det er derfor sannsynlig at kveitelarver har et snevert toleranseområde både for temperatur og saltholdighet like etter klekking. I forsøk i laboratoriet at får en økende andel deformiteter ved økende temperatur (Lein et al 1996; Pittman et al, 1989; Jelmert 1993). Den mest fremtredende utviklingsfeilen var gaping, mens overlevelsen var ikke særlig påvirket før en kom opp i 12°C. Forekomsten av den samme utviklingsfeilen øker når nyklekte kveitelarver ble inkubert ved saltholdigheter under 29 promille. Overlevelsen var lite påvirket ved lave saltholdigheter, men dødeligheten økte ved saltholdigheter over 34 promille. For både temperatur og saltholdighet ble det funnet at toleranseområdet ble større med økende alder. Det kan likevel konkluderes med at i tidlige utviklingsstadier har kveite et relativt snevert toleranseområde både for temperatur og saltholdighet.

I naturen vil nyklekte kveitelarver flyte som "en dråpe i havet" i vannlag hvor den har nøytral oppdrift, og opplever derfor lite mekanisk stress i form av lokale strømmer. I oppdrett har en imidlertid erfart at mekanisk stress forårsaket av vannstrøm kan være negativt for nyklekte kveitelarver. Når en uskfittingsrate på 30% pr. dag ble startet ved forskjellig alder etter klekking (0, 6, 12 eller 24 dager) oppnådde en best overlevelse og lavest forekomst av deformerte larver når vannstrømmen ble startet først etter 24 dager, eller når larvene ble holdt uten gjennomstrømning hele perioden. Dette viser at toleransen for meka-

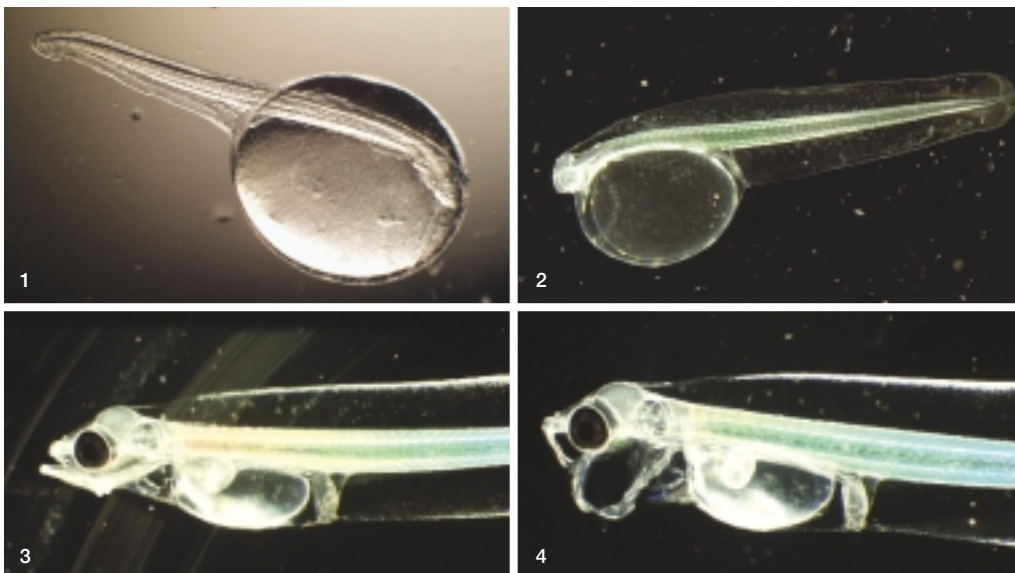
nisk stress øker utover i plommesekkfasen på samme måte som toleransen for temperatur og saltholdighet. Opstad og Berg (1993) fant også en kraftig økning i dødelighet med økt vannutskifting, men fant ingen økning i forekomsten av deformerte larver. Forfatterne mener at deformerte larver kan ha dødd ut før de nådde det stadiet hvor kjevedeformasjoner kunne påvises. I produksjonssystemer for kveitelarver har en tilsatt ferskvann kontinuerlig i øvre del av siloen for å unngå at larvene klogger mot avløpssilen (se nedenfor for mer utførlig forklaring). Ved noen anledninger har en da hatt over 90% kjevedeformerte larver. I siloer ser det ut til å være en sammenheng mellom larvenes lokalisering de første 5 dagene etter klekking og forekomst av deformiteter. I dette tilfelle kan både vannbevegelse, lavere salinitet og larvetetthet spille avgjørende roller.

Disse resultatene viser at larvene er mest følsomme for miljørelatert stress de første ukene etter klekking. Dette stemmer godt overens med generell fosterutvikling hvor det er kjent at fosteret er mest følsomt for miljørelatert stress under organdannelsen. Tre til fire

uker etter klekking er de fleste hovedstrukturene dannet hos kveite, og det er derfor rimelig at toleransen for ulike typer stress øker.

Metoder benyttet i oppdrett

Første gang plommesekkklarver ble inkubert frem til startfôring var i store plastposer nedsenket i sjø. På begynnelsen av åtti-tallet ble det utført innledende forsøk for i det hele tatt å få larvene levende gjennom denne fasen. Inkubering i mørke gav bedre resultat enn lys, og vanngjennomstrømning bedre resultat enn poser med stagnant vann. Det ble tidlig klart at stabilitet i temperatur og salinitet var avgjørende for resultatet. For å oppnå den nødvendige kontroll av vannkvalitet ble siloer konstruert for vanngjennomstrømning. Siloene har mye til felles med posene, slik at det blir på en måte posene flyttet på land. Ved AKVAFORSK på Sunndalsøra ble det arbeidet med å utvikle små (3-5 liter) oppdrettssystemer. De fleste oppdretterne benytter i dag siloer av varierende størrelse eller poser for produksjon av startfôringsklare larver. De små, stagnante systemene blir i hovedsak benyttet innen forskning.



1. Nyklekket kveitelarve (foto A. Jelmert) 2. 60 døgngader etter klekking (foto A. Jelmert)
3. 265 døgngader etter klekking (foto T. Galloway) 4. 265 Kjevedeformert kveitelarve (foto T. Galloway)

Stagnante, små systemer

Denne metoden er utviklet ved Akvaforsk på Sunddalsøra (Holmefjord 1996). Det blir benyttet 3-liters glassboller som oppbevares under stabile temperaturforhold på klimarom. Larvene overføres til bollene umiddelbart etter klekking. Vannet i bollene blir delvis skiftet flere ganger under inkubasjonsperioden og det er nødvendig med tilsetning av antibiotika for å hindre uønsket bakterievekst. Døde larver blir fjernet ukentlig. Det er vanlig å innkubere disse bollene med fra 3 til 500 larver pr bolle. Dette systemet har vist seg godt egnet til å gjennomføre kontrollerte forsøk.

Siloer

Siloene som blir benyttet er bygget etter oppstrømsprinsippet (Harboe m.fl., 1994). Vannstrømmen som kommer opp fra den konisk utformede bunnen gir eggene et løft og forhindrer dem fra å synke til bunns. Eggene blir overført til siloene rett før klekking fordi larven da er beskyttet av eggskallet mot den mekaniske belastning flytting vil påføre larven. Kveitelarvene skal i denne fasen bruke minst mulig energi på bevegelse. De flyter passivt med hodet ned og halen skrått oppover. Larvene responderer med svømming både mot lys og vannstrøm. Denne responsen er uønsket, fordi den medfører unødig energiforbruk og til forandring i larvenes fordeling i siloene. Den koniske bunnen er også til for å lage en laminær vannstrøm. Små forandringer i salinitet og temperatur er den største kilden til uønsket vannstrøm. Vanskelighetene i plommesekkfasen er i stor grad knyttet til vertikalfordeling av egg og larver i siloen. Når et kveite-egg klekker, frigjør larven seg fra eggskallet. Eggskallet er den tunge komponenten i et egg, slik at larven flyter opp og eggskallet synker. Vannet som tilføres skal også ut av siloen,

og da kan larvene lett bli sugd mot silen og drept. Etter den tradisjonelle driftsmetoden er det en hårfin balansegang mellom hvor mye vanngjennomstrømning en kan benytte uten at dette får konsekvenser for larvene. Ved for liten vannutskifting faller vannkvaliteten raskt (oksygen, ammonium, bakterier). Driften blir ytterligere forvansket ved at flyteevnen til eggene varierer innen og mellom egg-grupper. Dette er hovedårsaken til at de mest benyttede siloene har en høyde på 4 meter. I den senere tid har det ved Austevoll havbruksstasjon blitt utviklet en metode hvor avløpsilen er overflødig. I overgangen fra egg til larve er der en reduksjon i egenvekt som tilsvarer 1,5 til 2 promille. Det vil si at dersom et egg er nøytralt ved en salinitet på 33,5 promille, vil larven være nøytral ved omlag 32 promille salt. I sjøvann med salinitet lavere enn 32 promille vil larvene synke. Ved den nye metoden for inkubasjon av plommesekkklarver tilsettes ferskvann i øvre del av siloene slik at vannet der avløpet er plassert har en salinitet lavere enn 32 promille. På grunn av larvenes høyere egenvekt vil de aldri nå avløpet. På denne måten kan en ha høy vannutskifting og dermed gode oppdrettsforhold i en kritisk periode. Som nevnt ovenfor har dette i noen tilfeller ført til høy andel av deformerte larver. Overlevelsen gjennom perioden er derimot betydelig bedret og stabil.

Størrelsen på siloene som blir benyttet i dag varierer fra 1 til 15 kubikkmeter. Resultatene har gjennomgående vært bedre ved bruk av store siloer enn små. En av grunnene til er den økende stabilitet en har med økende størrelse. For å oppnå tilsvarende resultat i små som i store gjennomstrømningssystemer må kvaliteten og stabiliteten på vannet være tilsvarende som ved bruk av større system, f. eks gjennom resirkulering av vann.

Referanser

- Cotran, R.S., Kumar, V., Robbin, S.L., 1989. Pathologic basis of disease. W.B. Saunders Company. Philadelphia, 1519pp.
- Finn, R.N.; Rønnestad, I.; Fyhn, H.J. 1995. Respiration, nitrogen and energy metabolism of developing yolk-sac larvae of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 111A: 647-671.
- Harboe, T.; Tuene, S.; Mangor-Jensen, A.; Rabben, H.; Huse, I. 1994. Design and operation of an incubator for yolk-sac larvae of Atlantic halibut. *The Progressive Fish-Culturist*, 56: 188-193.
- Harboe, T. and A. Mangor-Jensen, 1998. Time of first feeding of atlantic halibut larvae. *Aquaculture research*, Vol. 29:913-919.
- Haug, T. 1990. Biology of the Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L., 1758). *Advances in Marine Biology*, 26: 1-69. ISBN 0-12-026126-X.
- Helvik, J.V.; Karlsen, Ø. 1996. The effect of light- and dark-rearing on the development of the eyes of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) yolk-sac larvae. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 28: 107-
- Helvik, J.V.; Pittman, K. 1990. Light affects hatching, development and pigmentation of halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *International Council for the Exploration of the Sea C.M. 1990/F:40* 19pp. (in mimeo)
- Holmefjord, I. 1996. Intensive production of Atlantic halibut juveniles. PhD. thesis, University of Bergen, Norway. 27pp. + 7 papers.
- Holmefjord, I.; Gulbrandsen, J.; Lein, I.; Refstie, T.; Leger, P.; Harboe, T.; Huse, I.; Sorgeloos, P.; Bolla, S. 1993. An intensive approach to Atlantic halibut fry production. *Journal of the World Aquaculture Society*, 24: 275-284 .
- Jelmert, A. 1995. Feilutvikling hos kveitelarver: *Havforskningsnytt* 1995, 19: 2pp.
- Jelmert, A. 1995. Effects of temperature on eggs and larvae of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) Pp. 198 In: Pittman, K.; Batty, R.S.; Verreth, J. (eds) *Mass rearing of Juvenile Fish. ICES Marine Science Symposia*, 201.
- Kjørsvik, E.; Reiersen, A.L. 1992. Histomorphology of the early yolk-sac larvae of the Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) - an indication of the timing of functionality. *Journal of Fish Biology*, 41: 1-19.
- Kvenseth, A.M. 1993. Øyutvikling hos kveite (*Hippoglossus hippoglossus*) - differensiering og utvikling av retina fra tidlige plommesekkstadier til fullført metamorfose. MSc. thesis; University of Bergen, 141 pp.
- Lein, I. 1996. Environmental aspect of the yolksac stage and early feeding of Atlantic halibut larvae. PhD thesis, University of Bergen, Norway. 32pp + 5 papers.
- Lein, I.; Holmefjord, I. 1992. Age at first feeding of Atlantic halibut larvae.: *Aquaculture*, 105: 157-164.
- Lein I.; Tveite S.; Gjerde B.; Holmefjord, I. 1997. Effects of salinity on yolk sac larvae of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*, L.). *Aquaculture*, 156: 291-303.
- Mangor-Jensen, A.; Huse, I. 1991. On the changes in buoyancy of halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L.), larvae caused by hatching - a theoretical view. *Journal of Fish Biology*, 39: 133-135.
- Morrison, C.M.; MacDonald, C.A. 1995. Normal and abnormal jaw development of the yolk sac larva of Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus*. *Diseases of Aquatic organisms*. 22: 173-184.

- Opstad, I.; Bergh, Ø. 1993. Culture parameters, growth and mortality of halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) yolk sac larvae in upwelling incubators. *Aquaculture*, 109: 1-11.
- Pittman, K.; Bergh, Ø.; Opstad, I.; Skiftesvik, A.B.; Skjoldal, L.; Strand, H. 1990. Development of eggs and yolk sac larvae of halibut. *Journal of Applied Ichthyology*. 6: 142-160.
- Pittman, K.; Skiftesvik, A. B.; Berg, L. 1990. Morphological and behavioural development of halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L.) larvae. *Journal of Fish Biology*, 37: 455-472.
- Pittman, K.; Skiftesvik, A.B.; Harboe, T. 1989. Effect of temperature on growth rates and organogenesis in the larvae of halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). Pp. 421-430 In: Blaxter, J.H.S.; Gamble, J.C.; von Westernhagen, H. (eds) *The Early Life History of Fish. The Third ICES Symposium, Bergen, 3-5 October 1988. Rapports et Procès-verbaux des Réunions Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 191.
- Rønnestad, I. 1993. No efflux of free amino acids from yolk-sac larvae of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 167: 39-45.
- Rønnestad, I.; Finn, R.N.; Lein, I.; Lie, Ø. 1995. Compartmental changes in the contents of total lipid, lipid classes and their associated fatty acids in developing yolk-sac larvae of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L.). *Aquaculture Nutrition*, 1: 119-130.
- Rønnestad I., Lie, Ø. And Waagbø, R. 1997. Vitamin B6 in Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus*, endogenous utilization and retention in larvae fed natural zooplankton. *Aquaculture*, 157: 337-345.

Begrepet startfôring har vært benyttet til å beskrive larvenes første fôropptak. Hvor lenge denne perioden varer har det imidlertid vært ulike oppfatninger om. I det følgende vil begrepet startfôring benyttes om perioden fra larven tilbys exogent fôr og fram til den tilvennes et formulert fôr (weaning). Selvfølgelig er ikke dette noen god definisjon, siden begge disse tidspunktene stadig er under evaluering.

Produksjon av kveitelarver i noe antall ble først utført i Norge ved bruk av store flytende presenningsposer hvor larvene ble tilbudt naturlig zooplankton. Denne metoden har dannet grunnlaget for den kommersielle norske kveiteproduksjonen i mange år (Øiestad and Berg 1989; Tilseth et al. 1992; Berg 1997; van der Meeren and Naas 1997). Selv om *Artemia* benyttes som fôr supplement når mengden zooplankton er begrensende (Berg 1997), er denne «semi-intensive» metoden avhengig av store mengder tilgjengelig naturlig zooplankton.

I 1994 ble mer enn 300.000 kveiteyngel produsert semi-intensivt, hovedsakelig ved Stolt Sea Farms anlegget på AGA i Hordaland. Senere produksjoner i semi-eks-tensive systemer har imidlertid ikke innfridd forventningene som ble lagt tidlig på 90-tallet. Årsakene til dette er komplekse, men ligger hovedsakelig i forbindelse med store sesong-variasjoner i zooplanktonforekomster, temperatur, lys og alger. I de senere årene har også nodaviruset VER bidradd ytterligere til å begrense produksjonen. Usikkerhetene i den semi-intensive metoden medført at flere og flere oppdrettere helt eller delvis har gått over til intensiv drift der alle miljøparametrene er kontrollerbare. I det følgende vil de to hovedmetodene kort beskrives. En mer utførlig beskrivelse av den semi-intensive metoden finnes imidlertid under kapittelet «mesokosmos».



Den semi-intensive metoden

En praktisk definisjon på semi-intensiv yngelproduksjon kan være produksjon der man lar yngelstadiet vokse opp i sitt naturlige miljø uten tilførsel av noe annet enn tidlige stadier av arten selv. Den rene semi-intensive produksjonsformen blir idag benyttet i pollproduksjon av torskeyngel og var i sin tid betraktet som litt av et under. Denne metoden krever imidlertid store volumer for å opprettholde en tilstrekkelig mengde dyreplankton, og blir idag i liten grad benyttet til produksjon av fisk. Skjelldyrking i ulike kulturer er et eksempel på at denne denne produksjonsformen likevel er svært anvendelig for andre typer organismer. I produksjon av fiskeyngel har det skjedd en gradvis overgang fra den semi-intensive produksjonsformen til det man idag kaller for semi-intensiv. I den semi-intensive produksjonsformen av kveiteyngel, brukes store nedsenkede poser av et syntetisk materiale. Posene er normalt plassert i en poll der man drar fordel av gunstige vårtemperaturer, og som også benyttes som vannkilde for en liten vannutskifting i posene. I en avgrenset poll der topp-predatorer som fisk og maneter er fjernet, vil man om våren oppleve store oppblomstringer av ulike arter zooplankton. Selv om man i mange poller har en forholdsvis ensartet sammensetning av dyreplankton fra år til år, varierer mengden mye. Siden den tilgjengelige mengden zooplankton også i åpen sjø varierer fra år til år, er vanskelig å forutsi fôrtilgjengelighet.

Det er forekomstene i pollene som danner næringsgrunnlaget for den semi-intensive pro-

duksjonsformen. I år der man har god produksjon og tidsoverensstemmelse mellom startfôringsklare kveitelarver og riktig størrelse zooplankton, er det sannsynligvis ingen metode som kan vise til så gode driftsresultater som den semi-intensive (jrf 1994). For en utførlig beskrivelse, se kapittelet om: Semi-intensiv og semi-intensiv yngelproduksjon av Terje van der Meeren.

Den intensive metoden

Arbeidet med å utvikle en alternativ metode for yngelproduksjon ble startet på et tidlig tidspunkt etter modell av den tradisjonelle intensive produksjonsformen som blir benyttet til en rekke marine arter bl. a. i Europa. Dette er en metode der yngelen produseres i mindre og kontrollerbare systemer, og hvor fordyrene samtidig produseres i de til enhver tid nødvendige mengdene. Alle miljøparametre slik som temperatur, oksygeninnhold, salinitet og algekonsentrasjoner kan i prinsippet kontrolleres og varieres etter ønske.

De første forsøkene med intensiv produksjon av kveiteyngel var langt fra oppløftende. Sammenlignet med intensivproduksjon av f.eks piggvaryngel, var det helt andre problemer som kom for dagen. Tradisjonelt har fôr og fôr kvalitet sammen med hygiene vært de største hindringene for masseproduksjon av marine fiskeyngel. I kveitas tilfelle viste det seg at larvene umiddelbart etter utsetting i startfôringskarene nærmest begikk kollektivt selvmord ved å stimle sammen i overlatten i tette svermer uten å ha den minste interesse for føret de ble tilbudt. De ytterst få individene som overlevde de kritiske 2-3 dagene viste liten lyst til å spise og døde som regel etter noen uker. Denne uheldig atferden ble tilskrevet larvenes sterke fototaktiske instinkter, d.v.s. trang til å svømme mot en lyskilde, og alle tenkelige tiltak ble gjort for å redusere både lyskildeeffekten, og refleksjoner fra karveggen. Tilslutt ble systemene så kompliserte at de var uhensiktsmessige som produksjonsenheter,

og man var tvunget til å tenke helt nytt. Det viste seg ganske snart at man ved å manipulere lyskvalitet heller enn lysstyrke, samtidig som det ble satt igang en svak omrøring i karet, at startfôringsresultatene ble adskillig hyggeligere. I 1994 klarte man for første gang å oppnå at nær alle larvene i en startfôrings-tank begynte å ta til seg fôr etter kun noen timer etter overføring. På dette tidspunktet kom ernæringsproblematikken på banen med full tyngde. Tidligere ernæringsforsøk hadde vært svært preget av den lave overlevelsen, slik at mye av dette arbeidet ble gjenopptatt. Det viste seg at et kosthold bestående av kun anrikt Artemia (saltkrepss) på langt nær var godt nok til å gi vekst og overlevelse. Dette ble imidlertid kompensert for ved å gi små tilskudd av zooplankton, slik at man i 1995 fikk de første "store" gruppene med intensivt produsert yngel. Selv om det i produksjonssammenheng ble produsert et lite volum, var likevel overlevelsestallene forbløffende. I flere av startfôringstankene var overlevelsen fra larve til metamorfosert yngel på mer enn 50%, et resultat knapt noen annen marin fisk kan matche. Det viste seg også at yngelen kunne produseres i store tettheter.

Et av de store problemene ved å flytte oppdrettet fra utendørs mesokosmos til innendørs intensive startfôringstanker var å finne et fornuftig lysregime. I de tidligste forsøkene ble startfôringen foretatt i kar med liten vannbevegelse og meget lav utskiftingsrate og med kunstig lyskilde. Larvenes meget utpregete fototaksi førte til sterk overflateaggregering med påfølgende dødelighet (Naas and Mangor-Jensen, 1990). Denne adferden ble mistenkt å ha sammenheng med det snevre spekteret og den lengre bølgelengden til de intensive lyskildene sammenlignet med naturlig dagslys. Ved å benytte UV-A lys som tilleggsllys har man senere oppnådd en bedre fordeling av larvene i startfôringstankene i den kritiske perioden like etter overføring til startfôringkarene.

Den intensive produksjonsformen krever i



Figur 1. Intensiv produksjonslinje for kveiteyngel. Den semiekstensive metoden benytter samme produksjonssystemer som den intensive helt fram til startfôring.

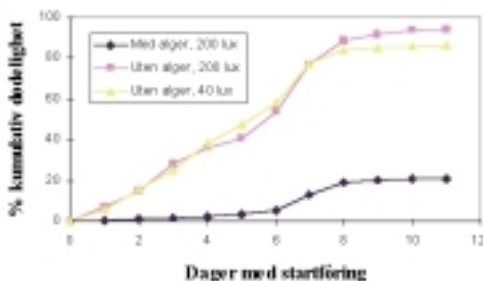
sin natur store ressurser både arbeidsmessig, og ikke minst i produksjon av levendefôr og alger. Ønsket om å være sesonguavhengig, slik at produksjonsenhetene kan benyttes flere ganger årlig har derfor vært en av de viktigste argumentene for intensiv drift. Siden miljøforhold stort sett kan produseres kunstig, var det kun et spørsmål om fôr kvalitet og selvfølgelig tilgang på kveiteegg som begrenset denne muligheten. Årstidsmanipulering med lys og temperatur på stamfisk resulterte i forskjøvet gytesyklus, slik at egg og larver nå er tilgjengelig til flere tider på året. Nye kommersielle anrikningsprodukter til *Artemia* har sørget for at dette fôrdyret har en ernæringsmessig kvalitet som nærmer seg naturlig zooplankton.

Effekt av mikroalger

Det har lenge vært kjent at i oppdrett av marine fiskearter vil en viss tilsetning av mikroalger til oppdrettsvannet ha god virkning på overlevelse og vekst (Reitan 1994). Dette har også vist seg å være tilfellet for kveitelarver (Naas et al. 1992). Selv effekten av grøntvann har vært et tema for diskusjon, og har ikke fått noe fullgodt svar. De teoriene som har vært framsatt har gått på 1) Anti-bakteriell effekt.

2) Ernæring 3) Forbedret lys/kontrast for fôr-opptak. Det er tidligere påvist at en rekke algearter produserer anti-bakterielle stoffer (Azam et al., 1983). Dette er imidlertid avhengig av at algen er i vekst, noe som har vært vanskelig i oppdrettskar med lav lysintensitet og lave temperatur. Alger som kosttilskudd har også vært diskutert, og da spesielt i forbindelse med «grønn tarm» funnene både på torsk og piggvar. Flere arter har vist å ha et aktivt opptak og fordøyelse av mikroalger (Reitan, Bolla and Olsen, 1991), d.v.s. et opptak som er høyere enn det man vil forvente å finne som resultat av drikking av vann, dette gjelder også for kveite (Reitan 1994). Det er imidlertid svært tvilsomt at tilsvarende konsentrasjoner av alger noensinne vil opptre i artenes naturlige oppvektsområder. For kveite sin del har det derfor blitt antatt at den viktigste effekten av alger er å forbedre miljøet med hensyn til lys og turbiditet, slik at byttedyrene blir lettere synlige for kveitelarven. Dette understrekes også ved at den mest åpenbare forskjellen mellom grøntvann og klartvann er at larvene i grøntvann kommer raskere igang med fôr-opptak. Overlevelse blant larver er også mye bedre i grøntvann enn i klartvann (Naas et al, 1992). I 1995 og 1996 gjennomgikk metoden for intensiv produksjon av kveiteyngel en radikal forbedring, som i enkelte tilfeller resulterte i overlevelser fram til metamorfose på mer enn 50%. Et sentralt spørsmål var derfor om det fortsatt var behov for algetilsetninger, eller om dette var et behov som var knyttet til de ikke-optimale systemene man tidligere hadde benyttet. I 1999 ble derfor forsøkene med alger gjentatt i systemer som statistisk gir god overlevelse fram til metamorfose. Disse undersøkelsene viste med all tydelighet at tilsetninger av mikroalger har en klar effekt på overlevelse (Fig. 2). I dette forsøket ble det også benyttet to ulike lysstyrer i karene uten alger. Som det fremgår av resultatene er det ikke forskjell på 40 og 200 lux lysstyrke i karene uten alger. I begge disse karene var

dødeligheten i perioden fram til dag 12 med startfôring ca 90%. (hhv 87 og 93%). En stor del av denne dødeligheten skjedde før man ville forvente sultdød (ca dag 6 med startfôring - 340 døgngader). Det er derfor grunn til å tro at tilsetninger av mikroalger virker reduserende på stress blant larvene. Siden dyrking og distribusjon av alger representerer et betydelig arbeid i forbindelse med startfôring, har man i enkelte sammenhenger forsøkt andre tilsetninger (leire, kaolin, algepasta) for å oppnå samme «grøntvannseffekt». Det har i disse forsøkene vært klare indikasjoner på økt fôropptak sammenlignet med klart vann. Langtidseffekter av disse stoffene er imidlertid ikke klarlagt. Det er imidlertid sikre resultater som viser at algetilsetninger har en klar positiv effekt på etablering av tarmflora hos larvene (Bergh et al., 1994) Man har fortsatt ikke sikre resultater som viser hvor lenge, og hvor mye alger man behøver til startfôring, men idag benyttes algekonsentrasjoner som gir en lysspredning på ca 2 NTU og med en varighet på 12 dager. Det er grunn til å tro at begge disse faktorene i fremtiden kan reduseres.

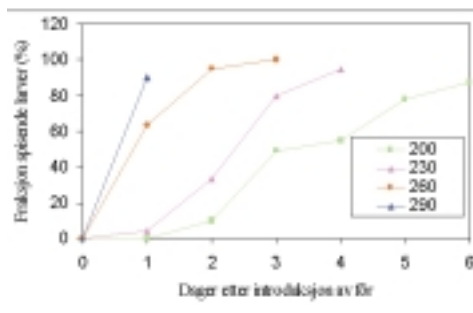


Figur 2. Effekt av mikroalger som tilsetning til oppdrettskar ved startfôring.

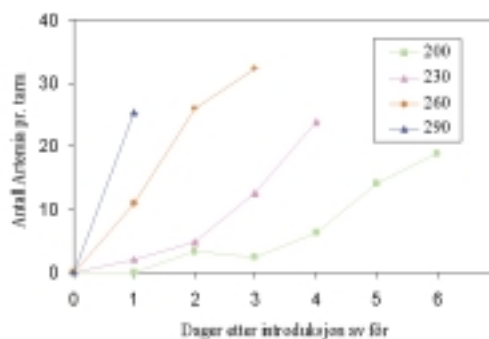
Alder ved startfôring

Fra naturen hadde man ingen informasjon eller retningslinjer for hvilken alder kveitelarver bør ha før de tilbys startfôr all den tid kveitelarver på dette stadiet ikke er funne i naturen. Av praktiske hensyn er denne parameteren svært viktig. Ved startfôring overføres larvene fra plommesekkinkubatorene (siloene) til flatbunnete startfôringskar hvor alger og fôr tilsettes. For å oppnå et godt fôrtilslag og god overlevelse er det viktig at larvene er biologisk modne for å innta forpartikler. For å løse dette er det gjennomført en rekke undersøkelser med ulike tilnærminger til problemet. En histomorfologisk undersøkelse av Kjorsvik og Reiersen (1992) indikerte at larvene var klar til eksogent fødeopptak på et meget tidlig utviklings-trinn (ca 150 døgngader, eller 25 dager ved 6°C etter klekking). Dette resultatet ble støttet av undersøkelser på opptakmekanismer av alger hos plommesekkklarver (Reitan et al. 1994), og av atferdsobservasjoner og vekstundersøkelser (Skiftesvik et al. 1994). Histologiske undersøkelser av muskelfibre fra plommesekkklarver viste også et skifte i funksjon på et relativt tidlig stadium (Galloway et al. 1995).

I kontrast til disse funnene, har praktiske fôringsforsøk gjentagende ganger vist at larvene må være mer enn 200 døgngader for fôropptak, noe som også etterhvert har blitt implementert som industristandard. I en tidlig undersøkelse ble naturlig zooplankton gitt til kveitelarver i alderen fra 150 døgngader til 230 døgngader etter klekking. Fôropptaket ble funnet å øke med økende alder, og 230 døgngader ble foreslått som et optimalt tidspunkt (Harboe et al., 1990). Den samme trenden ble funnet av Lein og Holmefjord (1992) der rotatorier ble benyttet som fôr. De høyeste fôropptaksratene i denne undersøkelsen ble funnet blant larver i alderen 200-265 døgngader. Senere undersøkelser har vist at første fôropptak ytterligere kan forbedres ved å utsette startfôringstidspunktet til etter 260 døgngader (Harboe et al, 1998, Figur 3 og 4).



Figur 3. Alder ved startfôring 1: Andel larver med fôr-opptak.



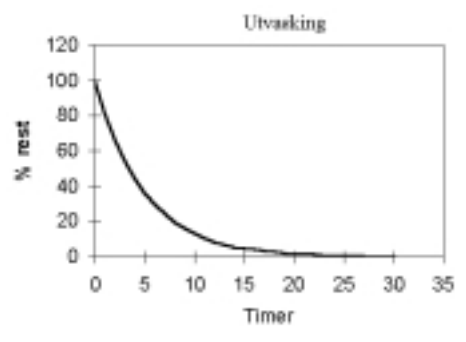
Figur 4. Alder ved startfôring 2: Antall byttedyr pr. larve som funksjon av tid etter introduksjon av fôr.

Siden det er biologisk mulig å starte fôring over en lengre periode, er det andre faktorer enn larvefysiologi som er viktig for vellykket produksjon. Tidlig startfôring (200 døgngrader) er vanligvis ikke ønskelig på grunn av larvenes lave spiserate, selv om de har samme krav til byttedyrtetthet som eldre larver. Resultatet blir derfor at en stor fraksjon av det tilførte foret blir værende uspist igjen i karet hvor det etter en tid dør og danner substrat for bakterievekst (Skiftesvik 1996). Økt oppholdstid i tanken vil også bidra til å redusere næringskvaliteten til Artemia. Det er vist at DHA innholdet av en anriket Artemia reduseres med 50% i løpet av 24 timer (Evjemo et al.

1997). Flerumettet fett (og da spesielt DHA) er vist å spille en viktig rolle i ernæringen til marine fiskelarver (Kanazawa 1993; Reitan et al. 1994; Næss et al. 1995).

Problemet med uspist Artemia unngås lettest ved å la larvene bli litt eldre før startfôring. Som det fremgår av figur vv, vil larver som er eldre enn 260 døgngrader umiddelbart ta til seg føde i motsetning til yngre larver som kan bruke flere dager på å komme igang. I tillegg kan vanntilførsel økes slik at Artemia vaskes ut med avløpsvannet før den forringes kvalitetsmessig. Dette er en løsning som egner seg best for perioden etter at algeperioden er over på grunn av uønsket utvasking av alger. Som det framgår av figur 5, vil det i et 1500 liters startfôringskar med en vanntilførsel på 5 l/min ta ca 3,5 timer før konsentrasjoner av alger og artemia er halvert.

I tillegg til de negative konsekvensene av ikke-spist Artemia, vil en overføring også ha et sterkt økonomisk element. Kostnader forbundet med innkjøp, dyrking og anrikning av Artemia er en av de største utgiftspostene i et intensivt yngelanlegg. I tillegg til vente med startfôring til etter 260 døgngrader, vil en høy tetthet av larver i karet også bidra til å forbedre «dynamikken» i karet, d.v.s. balansen mellom byttedyr og larver.



Figur 5. Teoretisk utvaskingskurve med flow= 5 liter/min i et 1500 liters kar. Utvasking (halveringstider) forutsetter ideell blanding av tilførselsvann.

Ernæring

Som for de fleste andre marine fiskearter har man ikke funnet et formulert fôr som tilfredstiller kravene til kveitelarvene i de første dagene etter at de begynner å spise. Foreløpeig er man derfor avhengig av å benytte levende organismer som fôr til larvene. I naturen lever larvene på en diett av copepodenauplier, og i de første startfôringsforsøkene ble naturlig zooplankton benyttet som fôr til larver i utendørsystemer (Naas et al. 1987). Som et ledd i intensivering av yngelproduksjonen, har utviklingen gått i retning av å benytte de intensivt produserte fôrorganismene *Artemia* og hjuldyret *Brachionus*. *Artemia* tilhører krepsdyrene i en klasse som kalles *Brachiopoda* («gjelle-føttinger») og er hjemmehørende i varme strøk. Mesteparten av all *Artemia* som benyttes i akvakultur kommer fra de store saltsjøene i Utah, USA, selv om etterhvert også *Artemia* fra andre deler av verden har kommet på markedet. *Artemia* skiller seg fra vårt naturlige zooplankton hovedsakelig ved et svært lavt innhold av flerumettet fett og frie aminosyrer. *Artemia* klekkes fra tørre hvileegg som kjøpes på boks, og er svært enkelt å dyrke i intensive kulturer. Hjuldyret *Brachionus pilschardus* er vanlig benyttet som startfôr til små fiskelarver som ikke klarer å svelge byttedyr på størrelse med *Artemia*. I likhet med *Artemia* har hjuldyr også et kjemisk innhold som avviker sterkt fra det man finner hos naturlig zooplankton. På grunn av kveitelarvens store størrelse ved startfôring har det vært mulig å utelate hjuldyr som første startfôr, selv om en i en rekke undersøkelser har hatt som mål å sammenligne disse fôrorganismene med det naturlige zooplanktonet for å finne årsakene til at man ikke oppnår samme kvalitet på yngel produsert på *Artemia* eller *Brachionus*.

Artemiaproduksjon

Artemia cyster er et kommersielt produkt som kan kjøpes fra en rekke forhandlere. Cystene er hvileegg, og vil opprettholde sin klekkbarhet i svært lang tid dersom de oppbevares riktig (kaldt, mørkt, tørt). Det finnes idag en rekke forskjellige cyster på markedet, og disse varierer endel med hensyn til behandlig for å oppnå godt resultat. Noen former for cyster har bl.a. et meget kraftig eggeskall som bør fjernes kjemisk for å forbedre klekkeandelen. *Artemia* klekkes ved inkubering i brakkvann (anbefalt ca 25 promille) ved 27°C under kraftig omrøring i form av luftbobling. Etter 24 timer er eggene klekket, og naupliene kan siles fra og overføres til anrikningstanker.

Anrikning

For at *Artemia* og hjuldyr skal kunne benyttes som startfôr for kveitelarver, og andre areter av kaldt-vannsarter, må deres næringsinnhold forbedres ved såkalt anrikning. Ved anrikning tilsettes en emulsjon av fett (-og evt. proteiner) til dyrkingsmediet som så blir tatt opp av fôrdyrene ved filtrering. I dag finnes en rekke kommersielt tilgjengelige produkter for anrikning av *Artemia* og hjuldyr, men ingen av disse har sålangt gitt tilfredsstillende resultat med hensyn til yngelkvalitet.

Ved produksjon av anriket *Artemia* blir anrikningen først emulgert med vann ved kraftig miksing. Deretter blir emulget tilsatt produksjonstankene. Man anbefaler tettheter av *Artemia* opp til 200 ind/ml under anrikningen. Ca 24 timer etter at *Artemia* er satt til klekking vil krepsdyret gå inn i stadium Instar 2 av larvestadiet. På dette tidspunktet er den istand til å filtrere ut mikropartikler av vannet som føde.

Tidlige startfôringsforsøk var sterkt preget av stor dødelighet, uten hensyn til hva slags fôr som ble benyttet. (Holmefjord et al. 1989; Boxaspen et al. 1990). Dette gjenspeiler begrensingene til den tids oppdrettssystemer og mangelen på retningslinjer for larvenes energibehov. Larveveksten i disse forsøkene var



Figur 6. Skisse av Artemiaproduksjon. 1. Artemia cyster (evnt. decapsulerte) tilsettes klekketanken (27 °C, 22 ppt salinitet). 2. Etter ca 24 timer siles, skylles og overføres Artemia til anrikningstanker (27 °C, 34 ppt salinitet) hvor anrikningen tilsettes. 3. Etter ytterligere 24 timer sies Artemia, skylles, og føres ut til larvene.

da også svært dårlige sammenlignet med dagens standard. Likevel ble det slått fast at larver føret med naturlig zooplankton viste bedre vekst enn larver føret med Artemia eller hjuldyr. (Holmefjord et al. 1989; Boxaspen et al. 1990; Skjoldal et al. 1990). Selv om disse forsøkene ble utført under ikke optimale forhold gav de likevel en god pekepinn på at naturlig zooplankton var ernæringsmessig overlegent, noe som senere undersøkelser også har stadfestet (Næss et al. 1995; Næss and Lie). Noe av forskjellene i vekst mellom grupper føret på Artemia og naturlig zooplankton ble imidlertid forklart ved utarbeidelsen av en fôringstabell basert på energibehov (van der Meeren 1995). Det viste seg at mengden Artemia benyttet i tidlige fôringsforsøk etter all sannsynlighet lå langt under behovet for normal vekst, mens larvene som ble tilbudt en diett av naturlig zooplankton hadde fordelen av å kunne beite på økende størrelser av plankton etterhvert som de vokste og derfor kunne klare seg med et lavere antall byttedyr. I følge denne energimodellen kan kveitelarver ventes

å spise mer enn 2500 Artemia daglig. I praktiske forsøk har det da også vist seg at høye vekst- og overlevelsestall kan oppnås ved å bruke fôringsregimer basert på Artemia etter energimodell, forutsatt at man oppnår tilfredsstillende appetitt hos larvene. (Harboe et al. 1997; Gara et al. 1998)

Metamorfose og Feilutviklinger

Etter at larvene har nådd et visst utviklings-trinn starter den prosessen som i en fellesbetegnelse kalles for metamorfose eller omvandling. Under metamorfosen vil larven legge seg på den ene siden, først som pelagisk larve, og siden nær knyttet til bunnen («bunnslåing»). Kveita vil etter metamorfose ha den høyre siden som «oppside» (dorsalside), og vil dermed være høyrevendt, i motsetning til f.eks piggvar som normalt sett er venstrevendt. Samtidig som dette pågår vil det ene øyet vandre fra det som skal bli undersiden («blindsiden») og over til den andre siden som også pigmenteres. Det er imidlertid svært vanlig å finne individer som er feilvendte. I oppdrett utgjør dette vanligvis 5-10% av yngelen. Om dette medfører ulemper for fisken i naturen vet man ikke, men i oppdrett har man ikke observert at feilvendt fisk har lavere vekst eller overlevelse enn «normal» fisk.

Med de forbedrede resultatene i intensivt oppdrett ble det samtidig synliggjort at selv om rimelig god overlevelse og vekst oppnås ved bruk av Artemia, er det fortsatt store innslag av ulike misdannelser blant larvene, spesielt i forbindelse med metamorfose. Dette gjelder i første rekke feilpigmentering og ufullstendig øyevandring. Feilpigmentering omfatter både ulik grad av på pigmentmangel, og uønsket pigmentering på «blindsiden». Ufullstendig øyevandring varierer fra små avvik fra normal til ett øye på hver side (Gara et al. this issue; Pittman et al. this issue). Man vet idag lite om hvilke faktorer som styrer metamorfoseprosessen. Ved å tilsette hormonet thyroxin har man i forsøk oppnådd forbedret pigmentering og øyevandring, hvilket viser at dette hormonet er

medvirkende i metamorfoseprosessen. Andre forsøk har vist at man kan oppnå normal utvikling ved å benytte zooplankton i et kort tidsrom før metamorfose Næss et al. (1995) and Næss and Lie (1998). Denne «copepodevindu» tilnærmingen til problemet har i kommersiell sammenheng gitt gode resultater, selv om det begrenser seg til oppdrettere som har tilgang på naturlig zooplankton.

Betydningen av fôrregimer

Ved å benytte anriket artemia som startfôr vil risikoen for at larvene spiser et kvalitetsmessig for dårlig fôr øke oppholdstiden til artemia i startfôringskaret. Flerumettet fett vil i løpet av noen timer reduseres i Artemia, både på grunn av tarmtømming og på grunn av metabolisme. Etter ca 12 timer vil denne nedgangen være på ca 50% i forhold til innholdet umiddelbart etter at Artemia er høstet fra anrikningstankene. Det er derfor viktig at Artemia tilføres i en mengde som kveitelarvene klarer å spise. Underfôring vil gi redusert vekst og overlevelse, og overfôring vil likeledes gi forringelse av fôr kvaliteten. Ved å bruke en fôringstabell (van der Meeren, 1996, tabell 1) som utgangspunkt vil man kunne justere tilført fôrmengde utfra larvenes appetitt. Blant oppdrettere er det svært ulike oppfatninger om hvordan den daglige fôrmengden skal rasjoneres. Enkelte mener at hele rasjonen skal føres ut i en én-gang, mens andre foretrekker at dagsrasjonen

skal fordeles på mange mindre måltider, eller helst kontinuerlig tilførsel av fôr. Sålangt finnes det lite eksperimentelt arbeid som belyser dette, og gode (og dårlige) resultater er oppnådd etter begge ytterlighetene.

Som det fremgår av tabellen vil behovet for byttedyr øke sterkt etterhvert som larven blir eldre. På dag 35 ved 13°C vil behovet for Artemia være nærmere 2500 pr. larve, hvilket igjen vil si 25 millioner Artemia i et yngelkar med 10.000 individer. I tillegg til dette må det tas hensyn til utvasking og dødelighet, slik at effektiv utfôring vanligvis ligger 20-30 % over tabellverdier.

Startfôrings-tanken

Ved oppnådde 265 døgngrader er larvene klar til å ta til seg føde, og overføres til startfôringskar i tettheter fra 2-10 individer pr. liter. Normal størrelse på produksjonskar er fra 1,5 til 3 meter diameter, og vanndybde på 0,8-1,2 meter. God hygiene ser ut til å være en nøkkelfaktor i vellykket yngelproduksjon, og bunnsedimentet som i hovedsak består av fekalier, døde fôrorganismer, sedimenterte alger og døde larver må med jevne mellomrom fjernes for å hindre unødig bakterievekst. Vanligvis blir startfôringstanker rengjort manuelt ved hjelp av ulike utforminger av heverter, noe som er en både tidkrevende og tung prosedyre og hvor bunnsedimentet lett blir virvlet opp blant de pelagiske larvene. Problemet forster-

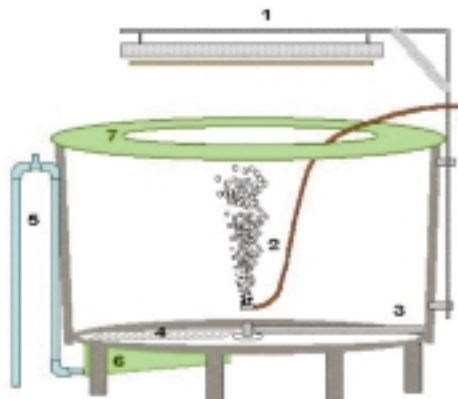
Tabell 1. Beregnet fôrbehov (antall Artemia) for å opprettholde en middels vekstrate. SVR er daglig tilvekst i prosent av larvevekten.

Alder (dager)	SVR %	Tørrvekt (mg)	Våtvekt (mg)	StandardL (mm)	Fôrbehov			
					7°C	9°C	11°C	13°C
5	5,5	1,1	8,4	14,3	108	117	128	141
10	7,8	1,5	11,8	15,0	168	179	193	209
15	9,8	2,4	18,1	15,9	273	287	305	326
20	11,3	3,9	30,2	17,2	453	474	499	529
27	12,1	8,6	66,0	19,3	926	963	1006	1059
35	11,5	21,0	161,8	22,9	2066	2142	2232	2338

kes når larvene begynner å legge seg på bunnen av karet. Når larvene har oppnådd en størrelse på ca 0.1 gram kan de tilvennes tørrfôr (Opstad, 1995).

Flere oppdrettere har i den siste tiden tatt i bruk automatiske rensesystemer som i prinsippet består av en rensarm påført enten børster eller gumminaler. Disse systemene sikrer at karet til enhver tid er rent, samtidig som fisken ikke blir forstyrret av manuell røkting.

Utviklingen av rensesystemet er utvilsomt et av de til nå viktigste bidragene til en mer effektiv drift av kar. Ikke bare på grunn av arbeidsbesparelse, men også ved et svært forbedret miljø i form av bedre hygiene og mindre forstyrrelser.



Figur 7. Skisse av tank i perspektiv. 1) Belysning med lysstoffrør. 2) Sentral luftbobling. 3) Rensarm med avløp. 4) Rist. 5) Utvendig avløpsmunk. 6) Pung 7) skyggekant.

Referanser

- Azam F, Fenchel T., Field J.G., Gray J.S., Meyer-Reil L.A. and Thingstad F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10:257-263
- Berg L. 1997. Commercial feasibility of semi-intensive larviculture of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Aquaculture*, 155: 333-340.
- Bergh, Ø.; Naas, K.E.; Harboe, T. 1994. Shift in the intestinal microflora of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) larvae during first feeding: *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51: 1899-1903.
- Boxaspen K., Harboe T., Skjolddal L.H. 1990. A pilot study of halibut larvae (*Hippoglossus hippoglossus* L.) reared from startfeeding to metamorphosis on diets of wild zooplankton and *Artemia*. *International Council for the Exploration of the Sea C.M.* 1990/F:52 19pp. (in mimeo)
- Evjemo J.O., Coutteau P., Olsen Y. and Sorgeloos P. 1997. The stability of docosahexaenoic acid (DHA) in two *Artemia* species following enrichment and subsequent starvation. *Aquaculture* 155: 135-148.
- Galloway T., Lein I., Akster H.A., Kjørsvik E. 1995. Growth of swimming musculature during the yolk sac stage of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) Pp. 94-97, In: Lavens, P., Jaspers, E., Roelants, I. (eds) *Larvi'95, Fish & Shellfish Larviculture Symposium*, Gent, Belgium, sept. 1995. EAS Special Publication no. 24.
- Gara B., Shields R.J., and McEvoy L. 1998. Feeding strategies to achieve correct metamorphosis of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* L. using enriched *Artemia*. *Aquaculture Research* 29: 935-948.
- Harboe T. and Mangor-Jensen A. 1998. Time of first feeding of Atlantic halibut larvae. *Aquaculture research* 29:913-918

- Harboe T., Mangor-Jensen A., Naas K. E. and Næss T., 1998. First feeding tank designed for halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) larvae. *Aquaculture research* 29: 919-923
- Harboe T., Mangor-Jensen A. and Berg L., 1997. Intensive production of halibut fry, with emphasis on larval feeding. In: Short communications and abstracts from Aquaculture Trondheim '97. Cultivation of coldwater species: Production, Technology and Diversification (ed. by L. Jørgensen), pp 30-31.
- Harboe T., Næss T., Naas K.E., Rabben H., Skjolddal L.H. 1990. Age of Atlantic halibut larvae (*Hippoglossus hippoglossus* L.) at first feeding. *International Council for the Exploration of the Sea C.M. 1990/F:53* 7pp. (in mimeo)
- Holmefjord I., Bolla S., Reitan K.I. 1989. Start feeding of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) on enriched rotifers and *Artemia* compared with collected plankton. Pp. 479 In: Blaxter, J.H.S., Gamble, J.C., von Westernhagen, H. (eds) *The Early Life History of Fish. The Third ICES Symposium, Bergen, 3-5 October 1988. Rapports et Procès-verbaux des Réunions Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 191.
- Kanazawa A. 1993. Nutritional mechanisms involved in the occurrence of abnormal pigmentation in hatchery reared flatfish. *Journal of the World Aquaculture Society* 24: 162-166.
- Kjørsvik, E., Reiersen, A.L. 1992. Histomorphology of the early yolk-sac larvae of the Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) - an indication of the timing of functionality. *Journal of Fish Biology*, 41: 1-19.
- Lein I., Holmefjord I. 1992. Age at first feeding of Atlantic halibut larvae.: *Aquaculture*, 105: 157-164.
- McEvoy L.A., Naess T., Bell J.G. and Lie O. (1998) Lipid and fatty acid composition of normal and malpigmented Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) fed enriched *Artemia*: a comparison with fry fed wild copepods. *Aquaculture* 163: 237-250.
- Næss T., Germain-Henry M., Naas K.E. 1995. First feeding of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) using different combinations of *Artemia* or wild zooplankton: *Aquaculture*, 130: 235-250.
- Næss T. and Lie Ø. 1998. A sensitive period during first feeding for the determination of pigmentation pattern in Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* L., juveniles: the role of diet. *Aquaculture Research* 29: 925-934.
- Naas K.E. and Mangor-Jensen A. 1990. Positive phototaxis during late yolk-sac-stage of Atlantic halibut larvae *Hippoglossus hippoglossus* (L.). *Sarsia*, 75: 243-246.
- Naas K.E., Næss T., Harboe T. 1992. Enhanced first feeding of halibut larvae (*Hippoglossus hippoglossus* L.) in green water. *Aquaculture*, 105: 143-156.
- Naas K.E., Berg L., Klungsøyr J., Pittman K. 1987. Natural and cultivated zooplankton as food for halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) larvae: *International Council for the Exploration of the Sea C.M. 1987/F:17* 22pp. (in mimeo)
- Opstad I. 1995. At what size and how should Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) be weaned to dry diets? Pp. 301-304, In: Lavens, P., Jaspers, E., Roelants, I. (eds) *Larvi'95, Fish & Shellfish Larviculture Symposium, Gent, Belgium, Sept. 1995. EAS Special Publication no. 24.*
- Pittman K., Jelmert A., Næss T., Harboe T. and Watanabe K. 1998. Plasticity of viable post-metamorphic forms of farmed Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* L. *Aquaculture Research* 29: 949-954.
- Reitan K.I. 1994. Nutritional effects of algae in first-feeding of marine fish larvae. PhD Thesis, Dep. of Botany, University of Trondheim, Norway. 29 pp and 7 papers.

- Reitan K.I., Bolla S., Olsen Y. 1994. A study of the mechanism of algal uptake in yolk-sac larvae of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Journal of Fish Biology*, 44: 303-310.
- Shields R.J., Bell J.G., Luizi F.S., Gara B., Bromage N.R. and Sargent J.R. 1999. Natural copepods are superior to enriched *Artemia nauplii* as feed for halibut larvae (*Hippoglossus hippoglossus*) in terms of survival, pigmentation and retinal morphology: Relation to dietary essential fatty acids. *Journal of Nutrition* 129: 1186-1194.
- Skiftesvik A.B. 1996. The effects of ontogenic state, light and bacterial infection on the developmental trajectory of activity and behaviour in three species of marine fish larvae: aquacultural and ecological perspectives PhD. thesis, Dep. Fish. Mar. Biol., University of Bergen, Norway, 44pp and 5 papers.
- Skiftesvik A.B., Bergh Ø., Opstad I. 1994. Activity and swimming speed at time of first feeding of halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) larvae. *Journal of Fish Biology*, 45: 349-351.
- Skjolddal L.H., Harboe T., Næss T., Naas K.E., Rabben H. 1990. A comparison of growth rate of halibut larvae (*Hippoglossus hippoglossus* L.) fed wild zooplankton and enriched *Artemia*: International Council for the Exploration of the Sea C.M. 1990/F:60 13pp. (in mimeo)
- Tilseth S., Blom G. and Naas K.E. 1992. Recent progress in research and development of marine cold water species for aquaculture production in Norway. *Journal of the World Aquaculture Society*, 23: 277-285.
- van der Meeren T., Naas, K.E. 1997. Development of rearing techniques using large enclosed ecosystems in the mass production of marine fish fry. *Reviews in Fisheries Science*, 5: 367-390.
- van der Meeren T. 1996. Matbehov ved startfôring av kveitelarver. *Havforskningsnytt* Nr 1-1996, 2 pp.
- van der Meeren T. 1995. Feed consumption and gut evacuation in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) larvae. Pp. 381-384 In: Lavens, P., Jaspers, E., Roelants, I. (eds) *Larvi'95, Fish & Shellfish Larviculture Symposium*, Gent, Belgium, Sept. 1995. EAS Special Publication no. 24.
- Øiestad V., Berg L. 1989. Growth and survival studies of halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) from hatching to beyond metamorphosis carried out in mesocosms. Pp. 233-240 In: De Pauw, N., Jaspers, E., Ackefors, H., Wilkins, N. (eds) *Aquaculture - A Biotechnology in Progress* (Vol. 1). Bredene: European Aquaculture Society.

Sammendrag

Metamorfose er overgangsfasen fra larve til yngel og er ferdig når fisken får sin endelige form. Det er mange innvendige og utvendige endringer som påvirkes av endogen tyroidhormonaktivitet samt diett og miljø. Dette kapitlet skal gjennomgå disse i lys av dagens kunnskap om hva som kan bestemme at kveiten fullfører metamorfose og blir til salgbar yngel.

I naturen

I naturen er det funnet kun 4 atlantiske kveitelarver med plommesekk og omtrent 60 kveiter under metamorfose i hele det nordlige Atlanterhavet. Mesteparten av disse ble tatt i diagonale tråltrekk, så fangstdybde kan ikke fastslås med sikkerhet. Dessuten manglet mage-tarm på de fleste av disse villfangede kveitelarvene, så man kunne heller ikke bestemme fødevalg. Derfor er det meste av det vi vet i dag om kveiten under metamorfose ny viten skapt gjennom oppdrett.

Likevel er det noen generelle trekk som er felles for flatfisk som gjennomgår metamorfose – de endrer på adferd, økologi, og energiallokering og fysiologi, samt inntar en ny økologisk nisje da de går fra pelagiske larver til bunnslåtte yngel. I oppdrett er det under metamorfose at antallet levedyktige yngel bestemmes.

I oppdrett

I oppdrett har man brukt begrepene ”fullstendig metamorfose” og ”ufullstendig metamorfose” på bunnslåtte kveiteyngel. Dette gjenspeiler realiteten – den bilateralt symmetriske, gjennomslåtte, pelagiske larven har enten gjennomgått en vellykket øyenvandring, fått asymmetrisk pigmentering, et normalt skjelett og standardlengde/myotomhøyde forhold og bunnslått (Pittman et al. 1998). Det er også mange innvendige endringer i form og funksjon som er blitt påvirket. Prosessene som regulerer og inngår i metamorfose skal beskrives i de følgende sider.

Om metamorfose

Metamorfose er en endring i de ikke-reproduktive organer og strukturer til kveiten i stadiet mellom larve og yngel. Hele metamorfosen styres av både interne (hormonell) og eksterne (miljø, ernæring) signaler, og kan sies å begynne allerede ved startfôring. På den tiden har larven egne hormonproduserende kjertler nær ventral aorta under tungebeinet og disse produserer tyroidhormon som er sentral for metamorfose hos kveite (de Roode 1997; Solbakken et al. 1999). Første indikasjon på hormonell kontroll av metamorfose hos marine fiskelarver ble observert for over 70 år siden ved en økt aktivitet i skjoldbruskevvet (Sclower 1930).

Tyroidhormonet (TH) tyroksin (T₄), som blir produsert i fiskens skjoldbruskkjertel, er med i metamorfosen hos kveite ved at det påvirker øyevandring, utvikling av pigmentering, nyre, bloddannende vev (nyre, tymus og milt) og røde blodceller. T₄ påvirker også utvikling av funksjonell magesekk (gastriske kjertler og pepsinogen), fordøyingsenzym, muskelvev og nevralt vev, og er derfor nødvendig for å få gjennomført metamorfose hos flatfisk (Inui & Miwa 1985, Evans & Fernald 1990, Inui et al. 1995, Huang et al. 1998, Screiber & Specker 1998, Solbakken et al. 1999a, Solbakken et al. 1999b). Virkningen av hormonet er svært stadiespesifikt. Nevrofysiologisk er dette underlagt stimulering av hypofyse-tyroid akselen (hjerneutvikling), og spiller sammen med andre endogene hormoner som f.eks. kortisol og veksthormon (Miwa & Inui 1987, de Jesus et al. 1993).

Tarmsystemet er i en dynamisk utvikling og endrer på sin evne til å ta opp næringsstoffer. Spesielt fettsyrer og aminosyrer er viktige. De brukes både som byggesteiner for utvikling av hjerne- og nervesystem, muskel og skjelett og som en del av melanin (pigment) og tyroid (styrehormonet). Disse påvirker så utviklingen av andre organer og det som trengs for å bygge opp disse. Det vil si at larvens evne til å ta opp

det som blir tilbudt via føret er avhengig av utviklingsstadiet. Man kan kalle dette for et ”vindu” da det må være en overlapp i tid og rom mellom opptaksevne, innholdet i førtilbudet og fiskens behov. Betydningen av stamfiskernæring for yngelkvalitet må heller ikke undervurderes. Morfiskens forsyner larven med bl.a. hormoner og essensielle næringsstoffer i plommesekken, slik at den primitive larven er i stand til å danne sine egne organer og ta til seg føde.

Innvendige forandringer

Fordøyelsessystemet er egentlig først ute og må gjennomgå en endring fra en udifferensiert tarm hos larver til en nesten voksen fordøyelse. Larver har ingen mage, men de har for-, midt- og baktarm. Næringsopptak foregår ved pino-cytose og det fins ingen fordøyelseskjertler som skiller ut enzymer. Fordøyelsesenzymeret trypsin kan dannes ved ca 160 døgngader etter klekking (lengde før ca. 230 døgngader, som er dagens praksis for startfóring). Under metamorfose blir tarmfoldene mer tydelige, tarmen snor seg og får acinare (sekretoriske) strukturer samt et økende opptak av lipider. Etter metamorfose har kveiten en ekte mage og fire blindsekker (pyloric caeca) der de acinare strukturerne er blitt til gastriske kjertler, som skiller ut et proteolytisk enzym, pepsin, og HCL for å kutte opp proteiner til mindre polypeptider. Det er også andre enzymendringer. Kveiten får en gradvis økning i lipidopptak. Konsekvensen er en økende forutnyttelse samt at gradvis flere næringssemner blir tilgjengelig for resten av kroppen for å kunne gjennomgå metamorfose.

Respirasjon hos kveitelarven er gjennom huden (kutant). Den har ikke gjeller eller røde blodlegemer (Pittman et al. 1990). Når kveitelarven begynner å gjennomgå metamorfose begynner produksjonen av røde blodceller samtidig som gjellene differensieres i forberedelse til brankial respirasjon. Hos enkelte arter er det en nedgang i oksygenopptak under metamorfose. Etter metamorfose finnes det en voksen type røde blodceller og gjellene er fullt

funksjonelle. Oksygenopptaket kan da øke igjen hos enkelte flatfiskarter. Med andre ord, larven var avhengig av god vannutskifting og stabile oksygenforhold for å vokse optimalt, mens den bunnslette kveiten kan binde oksygen effektivt i blodet. Dette betyr at den bunnslette fisken nå kan inneha en annen nisje enn den gjorde som larve. Dette kan være et miljø med mer variabelt oksygen uten at det påvirker veksten så mye som hos en larve.

Det som endres mest hos en fisk under metamorfose er sansesystemet (øyne, otolithene, laterallinjen og luktegroppen) og hvordan den kan oppfatte miljøet omkring seg. Det blir en endring fra generelle (larven) til spesifikke sensoriske inntrykk (yngelen).

Kveitelarvens øyne har bare tapper (cones) som visuelle celler (Kvenseth et al. 1996). Dette betyr at de ser under forholdsvis høye lysnivå og at de ser farger. Imidlertid har de ingen måte å fokusere på da linsen sitter rett på netthinnen på dette stadiet. Under metamorfose, etter at myotomhøden har begynt å øke, begynner staver (rods) å dannes samtidig som den tilfeldige organiseringen av stavene blir til en regelmessig mosaikk. Synet blir skarpere og fokus mulig da linsen separerer seg fra netthinnen og muskler som beveger øyne videreutvikles. Det venstre øye begynner å vandre mot toppen av hodet. Etter metamorfose, når myotomhøyde/standardlengde er størst, er øyenvandringen ferdig og det ”venstre” øyet skal befinne seg på samme side av hodet som høyre øyet. De to celletypene er godt etablerte, så fisken kan ha fargesyn, fokus, syn under svake lysforhold i tillegg en generell økning i lysfølsomhet. Den visuelle akuitet (hvor stort/lite et objekt må være for å synes) øker slik at små byttedyr kan oppdages lengre fra fisken.

Det hender at øyenvandring ikke følger dette mønsteret. Det venstre øyet forblir på den ”abokulare” siden og bidrar ikke så mye til byttejakt (Pittman et al. 1998). Dette forekommer ofte i forbindelse med utvikling av en såkalte ”hanekam” (se avsnittet om skjelettdannelsen) og påvirkes kort etter startfóring.

En kveitelarves balansesans (otolithene og

labyrintene, også kalt det vestibulo-okular komplekset) er bilateralt symmetrisk, indikerer opp-ned og sender relativt få nerver til hjernen. Under metamorfose får disse nervene en omkobling fra otolittene til øyemuskulaturen når øyenvandringen tar til og fisken begynner å svømme med en tilting mot venstre. Imidlertid beholder otolittene den opprinnelige orienteringen til kroppsaksen og følger ikke med øyenvandring. Det vil si at den orientering i fisken som før betydde opp-ned nå betyr venstre-høyre og det er følgelig en omkobling til hjernen både under og etter metamorfose. Det er mange nerver som går fra begge sider av den vestibulo-okular komplekset til musklene rundt det vandrede øyet. Hjernen er midlertidig asymmetrisk.

Kveitelarven har et lite antall frie neuromaster, mesteparten på hodet og noen få langs kroppen. Da disse er eksponerte til miljøet er de ikke så retningsspesifikke. Under metamorfose øker antallet neuromaster og et kanalsystem blir dannet. Etter metamorfose er kanalene sunket inn og stimuli som vannbevegelser og lyd når neuromastene gjennom porer. Dette kalles sidelinjen og er svært retningsfølsom både på hodet og langs kroppen. Hos kveite er det flere neuromaster på den øyde (okulare) enn den ikke-øyde (abokular) siden og reagerer mer spesifikk på stimuli etter bunnslåing.

Kveitelarven har ikke luktegrøp før den begynner å søke mot bunnen. Lukteorganet er et flatt lukteepitel som er eksponert mot vannet (retning vanskelig å bestemme). Under metamorfose begynner dette sensoriske vevet å synke innover, mens det vokser ut to hudlapper på hver side. Etter metamorfose møtes hudlappene og danner et tak over gropen (Solbakken & Pittman upubl.). Dette gjør at vannstrømmen som når de sensoriske cellene er mer retningsbestemt. Luktegrøpene vandrer i takt med øyenvandring. Det er mulig at sansescellene også endrer på sin kjemiske følsomhet.

Hjernen gjennomgår under alt dette en rekke endringer, noe som understreker behovet

for fettsyrer. Det er også midlertidig asymmetri i flere hjernedeler sånn som optisk tektum og telecefalon.

Larver har "hvit muskel" innerst langs ryggsoylen, "rød muskel" i et tynt lag utenfor og alle fibrene er tynne. Larven er forholdsvis slank og myotomhøyden liten. Under metamorfose øker myotomhøyden og myomerformen - svømmehastigheten øker samtidig med en økning i fiberdiameter og en endring i muskelproteiner. Etter metamorfose er myotomhøyden gjerne 20-30% av total lengden, de "røde" fibrene er samlet langs midtlinjen. Konsekvensen er en økning i svømmehastighet og -bevegelse i vannet. Denne endringen er delvis styrt av tyroidhormon, andre hormoner samt temperatur og diett.

Utvendige forandringer

Pigmenteringen er det man oftest legger merke til hos en flatfisk i oppdrett. Normalt skal fisken være mørk på oversiden og hvit på undersiden men flatfisk i oppdrett kan ha mange varianter av dette. Utvikling av pigmentering er underlagt en fysiologisk kontroll som er litt forskjellig fra det som styrer resten av metamorfose, nemlig cholinergisk. Derfor kan man ha feilpigmenterte fisk som ellers er normale og omvendt, eller en uforutsigbar blanding. Metabolsk inngår aminosyren tyrosin i både utviklingen av pigmenteringen og i de metamorfiske endringer, mens det er godt bevis for at fettsyresammensetningen av dietten i tillegg til tid i utviklingen denne er tilbudt larven, påvirker den endelige pigmenteringen (Næss & Lie 1998).

Før metamorfose er larven svakt og symmetrisk pigmentert, men får gradvis flere celler med rødt, gult og svart pigment. Under metamorfosen øker antallet kromatoforer på den prospektivt okular siden og destrueres på den prospektivt abokular siden. Vandring av disse pigmentcellene til et mønster er under adrenergisk kontroll og er fleksibel selv etter metamorfose. At det er en diett komponent i utvikling av pigment er helt klart – forsøk har vist

at naturlig dyreplankton gir hele spekteret av rød, gul og svarte celler tidlig under metamorfose, mens kveitelarver føret på anriket *Artemia* utviklet bare svarte pigmentceller på samme stadiet. Dessverre er det ennå ikke klart hvilke komponenter i et ”naturlig diett” som er nødvendig for normal pigmentering. Det anbefales å føre med naturlig dyreplankton tidlig i metamorfosevinduet for å få normal pigmentering (Næss & Lie op. cit., Seikai et al. 1987). Den kritiske periode for introduksjon av naturlig dyreplankton er en kort interval innen larven har nådd en standardlengde på 16 mm.

Fiskens svømmeevne er bestemt av finner, muskler og kroppsform. Det er de dorsale og ventrale finnene som er mest utslagsgivende, da de erstatter den primordiale finnen som omslutter larvekroppen og bestemmer den endelige formen på fisken. Like før metamorfose bøyes ryggstrengen i haleenden (flexion) og urostylen og hypurale stråler dannes. Under metamorfose øker forbeiningen på halen og kraniet, kranieplatene beveger på seg for å tilpasses til øyenvandringen og virvelsøylen dannes med neurale og hemale pigger. Mellom neuralpiggen og finnestrålene kommer et uparet benapparat, pterygioforer. Disse danner knokler eller ledd med finnestrålene slik at det er et en-til-en forhold mellom disse. Det er uklart hva som er utslagsgivende for om kveiten vil se normal ut eller få en såkalt ”hanekam” der den fremste delen av dorsalfinnen ligger separat fra kraniet. Personlige observasjoner tyder på at stadiet der dette bestemmes er kort etter startføring og blir karakterisert av økt forbeining fremst på neurokraniet (Pittman et al. 1998).

Brystfinnerne er utviklet på plommesecklarven men får ikke stråler før under metamorfose. Bukfinnerne dukker opp når bunnslåingen nærmer seg, under metamorfose. Sammen med muskelendringer påvirker dette fiskens hydrodynamiske evner. Det er en påvirkning av diett på skjelettdannelse, men andre faktorer kan også spille en rolle.

Endokrinologi

Når bidraget av hormoner fra morfisken har avtatt, må larven produsere hormonene sine selv, og studier fra andre flatfisk tyder på at de er i stand til det når øyet er pigmentert og når ca. 50% av plommeseckken gjenstår. Kapasiteten til å produsere høye konsentrasjoner oppnåes imidlertid ikke før begynnelsen av metamorfose (Takaka et al. 1995; Solbakken et al. 2000). T4 begynner normalt å øke i det øyet begynner å vandre, og har en topp i det øyet passerer dorsalmidtlinjen. T4 blir omdannet til T3 hovedsakelig i lever, og dette hormonet er mer potent for påvirkning av gjennomføring av metamorfose. Men det foreligger til gjengjeld i mye mindre konsentrasjon enn T4 gjennom metamorfose.

I tillegg til TH har også andre hormoner effekt på metamorfose, og noen har også samvirkende effekt med TH gjennom denne fasen. Kortisol (F) som sekreseres fra spesialiserte celler i hodenyren, virker akselererende på metamorfose sammen med TH, men alene har F ingen effekt på de ytre synlige forandringene. Denne effekten er fremtredende tidlig i metamorfosen, når øyet akkurat har startet å vandre. F er også et stresshormon som gir utslag på ulike stressorer. Det er usikkert hvilken effekt dette har på utviklingen av larven, men det har vist seg at F har en reduserende effekt på tymus som er sentral i dannelsen av hvite blodlegemer. Larven kan derfor være følsom ovenfor stress situasjoner, noe som kan ha sammenheng med den høye dødeligheten som er observert tidlig i metamorfose i norske kveiteklekkeri. Kjønnsteroidene testosteron og østradiol, som sekreseres fra spesialiserte celler i gonadene, har også et hevet nivå samtidig med TH. Sammen med TH, og alene, virker disse retarderende på metamorfose. De kan være involvert i kjønnsdifferensieringen, da metamorfose også er utviklingsfasen der gonadeanleggene utvikles til ovarium og testis (21-38 mm FL hos kveite) (de Jesus et al. 1993, Tanaka et al. 1995, Schreiber & Specker 1998, Hendry et al. 1999).

Det er flere eksempler på induksjon av organ og organfunksjoner som er ute av fase med den ytre synlige metamorfosen ved tilsetninger av T4 i karet. Dette inkluderer utvikling av funksjonell magesekk, bloddannende vev og røde blodceller med hemoglobin. Utnyttelsen av dette i marin yngelproduksjon kan være fordelaktig, da utvikling av en funksjonell magesekk kan forbedre fordøyelsen av proteiner, og tidlig utvikling av flere hemoglobintyper kan bedre oksygenopptak. Effekten på tilvenning til tørrfor, yngelkvalitet, vekst og overlevelse hos metamorfoserende larver og ferdig metamorfisert yngel, har til nå ikke gitt utslag (Huber et al. 1999, Solbakken et al. 1999b).

Redusert jod tilgang gjennom diett hos mor resulterer som oftest i deformiteter og psykisk tilbakestående hos fosteret. Jod er en viktig bestanddel i TH og ca. 80 % av alt jod i en vertebrat befinner seg i skjoldbruskkjertelen (Hetzel & Maberly 1986; Leatherland 1994; Eales 1995). I naturlig dyreplankton er det funnet 700 ganger høyere jodinnhold enn i *Artemia*, og kveitelarver som har spist naturlig dyreplankton har 2-3 ganger høyere jodinnhold og dobbelt så høyt TH nivå i begynnelsen av metamorfose enn de som har spist *Artemia* fra startfôring til bunnslåing (Solbakken et al. 2000). Dette tyder på at dietten har en klar innvirkning på endokrinologien som igjen påvirker fenotypen.

Betydningen av miljø

Det er en positiv sammenheng mellom alder og størrelse ved endt metamorfose, noe som illustreres ved at larver som vokser raskt vil metamorfosere ved en mindre størrelse enn de som vokser sent (Chambers & Leggett 1987). Økt temperatur i larvehabitatet nedsetter generelt alder, størrelse ved og varighet av metamorfose. I disse larvene er det funnet en bedre sammenheng mellom larvens innhold av T4 og utviklingsstadium enn mellom førstnevnte og størrelse (Tanangonan et al. 1989). Fra andre arter enn flatfisk, er det kjent at

pinealorganet i hjernen er sentral i overvåkingen av miljøsignal som temperatur, som stimulerer indre mekanismer (aktivitet i hjernen, hypofyse-tyroidaksen) som initierer metamorfose (se Youson 1988). Dette illustreres ved at kveite med høy vekstrate (utvikler seg fort) gjennomgår metamorfose tidligst (Gara et al. 1998).

En annen miljøfaktor som kan ha tilsvarende effekt er daglengde eller endring i denne. For flatfisk er det oppnådd bedre vekst og overlevelse ved kontinuerlig lys enn ved kortere daglengder (Huber et al. 1999). En stadiespesifikk reduksjon i daglengde i begynnelsen av metamorfose hos kveite kan akselerere metamorfose (Solbakken & Pittman unpubl.). Effekten av daglengde på metamorfose kan imidlertid bli redusert dersom larvene føres med *Artemia* i stedet for naturlig dyreplankton (Solbakken & Pittman unpubl.; Solbakken et al. 2000).

Redusert saltholdighet har vist seg å akselerere utviklingen og påvirke nivåer av visse hormoner gjennom metamorfose hos andre flatfiskarter (Hiroi et al. 1997, Specker et al. 1999). I tillegg til å være et mulig miljøsignal for metamorfose kan redusert saltholdighet være med på å redusere den osmotiske gradienten mellom mediet og larven, og kan medføre en energiallokering til andre funksjoner som utvikling og vekst.

Siden TH og F virker synergistisk på metamorfose, er det stilt spørsmål om det er mulig å indusere eller modulere metamorfose gjennom en såkalt "stress induisert metamorfose". Spørsmålet dukket opp i forbindelse med utsortering og overføring av premetamorf larver til grunne lengdestrømsrenner (7mm vannstand), der larven ikke har annen mulighet enn til å ligge på bunn (Klokseth & Øiestad 1999). Dette har resultert i økt overlevelse. Et forsøk med premetamorf larver i vannstand på 1,5 cm gjennom første halvdel av metamorfose induerte et økt larveinnhold av kortisol, men dette gav ingen utslag i den ytre synlige metamorfose (Solbakken et al. 1999a).

I utviklingen av en ny oppdrettsart vil en etter en tid ha tilpasset et produksjonskonsept der kriterier er valgt delvis på bakgrunn av forskningsresultater, men også på bakgrunn av erfaringskriterier som gir best vekst og lignende. Imidlertid kan valgte kriterier undertrykke indre rytmer hos larven som igjen kontrollerer utvikling. I overgangsfaser som metamorfose, bør en derfor tenke igjennom hvilke miljøendringer larvene er utsatt for i naturen, og implementere disse via forsøk til produksjonslinjen i klekkeriet.

Praktiske kriterier

Det er klart at behandlingen under larvestadiet har konsekvenser for yngelstadiet, og at det er gjennom metamorfose prosessen at mange av de viktigste konsekvensene kommer til uttrykk. Det er også klart fra andre flatfiskarter at metamorfose egentlig består av en rekke endringer som finner sted på ulike tidspunkt inne i fisken og at enkelte endringer kan påvirke de påfølgende som f.eks. tarmendring.

Men når begynner metamorfose egentlig? Vi mener at metamorfose må betraktes som påbegynt kort etter startfóring hos kveite når myotomhøyden begynner å øke og øyenvandring normalt tar til. Øyenvandring er et upålitelig tegn hos kveite da dette ofte ikke blir gjennomført til tross for andre endringer. Hos andre arter er prosessen begynt når finnestrålene dannes. Det har ikke vært mulig å kontrollere om fisken skal gjennom metamorfose hverken ved å bruke graden av øyenvandring ved en gitt alder eller forholdet standardlengde/myotomhøyde.

Metamorfose kan sies å være ferdig eller fullstendig når fisken har gjennomgått de ovenstående endringer og ser ut som en voksen kveite. Mesteparten av endringene som fisken er i stand til å gjennomføre er unnagjort ved bunnslåing. Ufullstendig metamorfose ved dette tidspunkt er lett å identifisere, men vanskelig å gjøre noe med.

Hos kveite er det foreslått et metamorfosevindu for fenotypebestemmelse, som åpner

ved 16mm og begynner å lukke ved 22-23mm standardlengde. I begynnelsen av dette vinduet har kortisol en topp, mens tyroksin øker kraftig mot slutten, samtidig som øyet normalt er i ferd med å passere dorsalmidtlinjen (Solbakken et al. 1999a). Innen dette vinduet kan tilstrekkelige mengder av bestemte ernæringsfaktorer være en forutsetning for gjennomføring av en normal metamorfose (Solbakken et al. 2000).

Konklusjon

Tyroid hormoner er en sentral faktor i de morfologiske, fysiologiske, biokjemiske og atferdsmessige tilpasninger av en flatfisk larve til det voksne habitatet. Hormontilsetninger er imidlertid utelukket fra norsk akvakultur. Derfor er det viktig å etablere kunnskap om betydningen av stamfiskens bidrag til larvens hormonnivå, om hvilke miljø og ernæringsfaktorer som påvirker metamorfose, og hvordan disse virker i samspill med kveitelarvens hormoner.

Referanser

- Chambers, R.C. & Leggett W.C., 1987. Size and age at metamorphosis in marine fish: an analysis of laboratory-reared winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) with a review of variation in other species. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 1936-1947.
- De Rhode, D. 1997. Metamorphosis in Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus*: effects of light regime, thyroid hormones and disease. Second Thesis Report for Environmental Biology at Utrrecht University. 54pp (mimeo).
- de Jesus, E.G., T. Hirano & Inui Y., 1993. Flounder metamorphosis: Its regulation by various hormones. *Fish Physiology and Biochemistry* 11: 323-328.
- Eales, J.G. 1995. Regulation and measurements of thyroidal status in fish. *Netherlands Journal of Zoology* 45: 175-180.
- Evans, B. & R.D. Fernald. 1990. Metamorphosis and fish vision. *Journal of Neurobiology* 21: 1037-1052.
- Gara, B., Shields, R.J. & McEvoy, L. 1998. Feeding strategies to achieve correct metamorphosis of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.), using enriched *Artemia*. *Aquaculture Research* 29: 935-948.
- Hendry, C.I., Martin-Robichaud, D.J. & Benfey, T.J. 1999. Histological determination of sexual differentiation in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). In: *Proceedings of the 6th International Symposium on the Reproductive Physiology of Fish*, Institute of Marine Research and University of Bergen, 4-9 July.
- Hetzel, B.S. & Maberly, G.F. 1986. Iodine. In: *Trace elements in human nutrition*, vol. 2. Academic Press, Inc.
- Hiroi, J., Kaneko, T., Seikai, T. & Tanaka, M. 1998. Developmental sequence of chloride cells in the body skin and gills of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) larvae. *Zoological Science* 15: 445.
- Huber, M., Moore, E., Marcaccio, N., Katersky, R. and Bengtson, D., 1999. Effects of photoperiod on survival, growth and pigmentation of summer flounder (*Paralichthys dentatus*) larvae in laboratory culture. *Journal of Shellfish Research* 18: 268 (Abstract).
- Inui, Y. & Miwa, S. 1985. Thyroid hormone induces metamorphosis of flounder larvae. *General and Comparative Endocrinology* 60: 450-454.
- Inui, Y., K. Yamano & Miwa, S. 1995. The role of thyroid hormone in tissue development in metamorphosing flounder. *Aquaculture* 135: 87-98.
- Kloksleth V. & Øiestad, V., 1999. Forced settlement of metamorphosing halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) in shallow raceways: growth pattern, survival, and behaviour. *Aquaculture* 176: 117-133.
- Kvenseth, A.M., Pittman, K. & Helvik, J.V. 1996. Eye development in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*): differentiation and development of retina from yolk sac stages through metamorphosis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 2524-2532.
- Miwa, S. & Inui, Y. 1987. Histological changes in the pituitary-thyroid axis during spontaneous and artificially induced metamorphosis of larvae of the flounder *Paralichthys olivaceus*. *Cell and Tissue Research* 249: 117-123.
- Pittman, K., Skiftesvik, A.B. & Berg, L. 1990. Morphological and behavioral development of halibut *Hippoglossus hippoglossus* (L.), larvae. *Journal of Fish Biology* 37: 455-472.
- Pittman, K., Jelmert, A., Næss, Harboe, T. & Watanabe, K. 1998. Plasticity of viable postmetamorphic forms of farmed Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Aquaculture Research* 29: 949-954.

- Schreiber, A.M. & Specker, J.L. 1998. Metamorphosis in the Summer flounder (*Paralichthys dentatus*): stage-specific developmental response to altered thyroid status. *General and Comparative Endocrinology* 111: 156-166.
- Slower, A. 1930. Die bedeutung der schilddrüse für die metamorphose des aales und der plattfische (The involvement of the thyroid in the metamorphosis of eels and flatfishes). *Forsch. Fortschr. Deutsch. Wiss.* 6: 435-436.
- Seikai, T., Shimozaki, M. & Watanabe, T. 1987. Estimation of larval stage determining the appearance of albinism in hatchery reared juvenile flounder *Paralichthys olivaceus*. *Nippon Suissan Gakkaishi* 53: 1107-1114.
- Solbakken, J.S., Norberg, B., Watanabe, K. & Pittman, K. 1999a. Thyroxine as a mediator of metamorphosis of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Environmental Biology of Fishes* 56: 53-65.
- Solbakken, J.S., Mangor Jensen, A, Norberg, B. & Pittman, K. 1999b. Metamorphosis in Atlantic halibut: Stage responses to exogenous thyroxine. *European Aquaculture Society, Trondheim 1999, Special publication No 27.*
- Solbakken, J.S., Hamre, K., Berentsen, M., Opstad, I., Norberg, B. & Pittman, K. 2000. Nutritional effects on whole body thyroid hormone levels, larval development and juvenile quality in Atlantic halibut. *Conference of European Comparative Endocrinologists, 5-9 th September, Faro, Portugal (Abstract)*
- Specker, J.L., Schreiber, A.M., McArdle, M.E., Poholek, A., Henderson, J. & Bengtson, D.A. 1999. Metamorphosis in summer flounder; effects of acclimation to high and low salinities. *Aquaculture* 176: 145-154.
- Tanaka, M., J.B. Tanangonan, M. Tagawa, E.G. de Jesus, H. Nishida, M. Isaka, R. Kimura, & T. Hirano. 1995. Development of the pituitary, thyroid and interrenal glands and applications of endocrinology to the improved rearing of marine fish larvae. *Aquaculture* 135: 111-126.
- Tanangonan, J.B., Tagawa, M., Tanaka, M. & Hirano, T. 1989. Changes in tissue thyroxine level of metamorphosing Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) reared at different temperatures. *Nippon Suissan Gakkaishi* 55: 485-490.
- Youson, J. 1988. First metamorphosis. pp. 135-196. In: Hoar, W.S. & D.J. Randall (ed.) *Fish Physiology*, Volume 11B. Academic Press Inc., San Diego.

Sammendrag

Kveiteyngel metamorfoserer ved 30–40 mm og innleder dermed sitt bunnlevende livsstadium. Kveite tilpasser seg lett et samliv med annen kveiteyngel. Den vil i løpet av to til tre måneder passere 5 gram og vil da være utenfor rekkevidde av alvorlige barnesykdommer som ellers kan utradere hele årsklasser. Forutsetningen er at den gies gode livsbetingelser med hensyn på hygiene, førtilgang og temperatur. Yngelen er lærenem, men samtidig nervøs og oppdrett lykkes best om en tar hensyn til fiskens krav til lav belysning og minimal forstyrrelse. Det er utviklet flere alternative oppdrettssystemer, men trenden går i retning av å bruke den grunne lengdestrømsrennen. Den er selvrensende og plassbesparende. Om kort tid vil det foreligge et godt egnet flytefôr til bruk like fra metamorfosen og da vil det være enda mer fristende å satse på den grunne rennen. For kveite som senere i livet skal vokse opp i lengdestrømsrenner, må en utnytte lære-vinduet på yngelstadiet så de kan vende seg til den lave vannstanden og til flytefôr.

Innledning

Kveiteyngelen er en svært vakker og velformet skapning med en mørkebrun grunnfarge dekkert med et kremhvitt belte på tvers av kroppen rett bak hodet og for øvrig oversådd med kremhvite dotter langs begge finnebremmene bakover mot den kraftige halefinnen (Fig.).



Øynene på det forvriddet hodet stikker vakt-somme opp og kan uavhengig av hverandre overvåke den nære verden i en avstand på 4–6 kroppslengder. Disse vakre skapninger er så godt som aldri påtruffet i norske farvann til tross for stor innsats for å finne dem (Haug 1989). En har imidlertid funnet yngel av kveite både på Island og Færøyene, men i beskjedne mengder og på relativt dypt vann (rundt 50 m).

Livet på bunnen har gitt fisken et bedre ”fotfeste” og et fastere grep om tilværelsen. Den kan nå grave seg ned i sand og grus for å jakte bedre eller for å unngå fiender, og den kan endre farge og gli nærmest umerkelig inn i omgivelsene. Den blir mer opptatt av sine artsfrender som nå lett oppfattes som konkurrenter, men som i andre sammenhenger fungerer som ”en hånd å holde i”.

I oppdrett vil yngelen tilbys en beskyttet tilværelse uten predatorer og med rikelig tilgang på mat. De vil riktignok være i en konkurransesituasjon, og under visse forhold, fører dette til aggresjon og utvikling av vinnere og tapere. Men samtidig kan forholdene legges til rette slik at så godt som all fisken havner i en vinn-vinn-situasjon, noe oppdretteren vil profitere på. I denne tidlige fasen av bunnlivet er fisken lærenem og formbar, og en kan snakke om et åpent ”lærevidu”. Dette må utnyttes for å skape samarbeidsvillige og livsbejaende fisker som ”skjønner sitt eget beste”. Systematisk utnytting av dette læreviduet, er fortsatt i sin spede begynnelse.

Veksthastigheten styres av temperaturen

Kveiteyngel tåler temperaturer fra nær nullpunktet til i overkant av 20°C.

Trivselstemperaturen er imidlertid innenfor et langt snevrere område og best vekst er observert ved 13–16°C (Hallaråker et al. 1995; Hole & Pittman 1995; Traustason 1995).

Daglig tilvekst vil da kunne være på opp mot 4% når den tilbys rikelig med fôr den liker.

Den vil således kun bruke ca. 60 dager på å tidoble vekten fra 0,5 gram til 5 gram. Lar en temperaturen synke under 10°C, vil den svært raskt redusere tilveksten. Ved 8-10°C vil den bruke 120 dager på å tidoble vekten fra 0,5 gram med en daglig tilvekst på under 2%. Det er hovedgrunnen til at en har valgt å tilby yngelen temperaturer over 10°C gjennom denne fasen selv om en da øker sykdomsrisikoen.

Overlevelse truet av sykdomsproblemer

Kveiteyngel som har vært gjennom den vidløftige overgangen fra larve til yngel, det vi kaller metaforfosen og har blitt tørrførtilvendt, har normalt svært høy overlevelse gjennom resten av livet.

Imidlertid har kveiteyngel i oppdrett gjennom 90-årene vært rammet av to alvorlige "barnesykdommer" som har gitt næringen alvorlige tilbakeslag. Først ut var IPN-virus (infeksiøs pankreas-nekrosevirus; det angriper bukspyttkjertelen) som tidlig i 90-årene ga høy dødelighet hos yngel i anlegg på Vestlandet. Dessverre var et forestående IPN-utbrudd ikke påvisbart på undersøkt yngel. Vanligvis var det bare yngel holdt ved temperaturer over 10°C, som ble rammet og dødeligheten kunne være opp mot 95%. Når yngelen passerte en kroppsvekt på 5 gram, var den utenfor faresonen (Biering et al. 1994).

Nodavirus (viral nerve-nekrose forkortet til VNN), er et virus som gir hulrom i hjernevevet og skader netthinnen (retina) i øynene hos kveiteyngel. Dette rammet med full tyngde flere anlegg i 1995 og i påfølgende år. De bestandene som ble rammet, opplevde rundt 90% dødelighet. Igjen var det yngel på under 5 gram som ble utradert. Bekreftende påvisning er også her uråd i forkant av utbruddet (Grotmol et al. 1997).

IPN har vært påvist gjentatte ganger på yngel i Nord-Norge like fra 1994 mens nodavirus bare har brutt ut ved anlegg i Sør-Norge.

En mangler fortsatt en protokoll for anbefalte forebyggende tiltak for de to virussyk-

dommene. Det en tilstreber, er stabile oppdrettsbetingelser særlig med hensyn på temperatur og oksygenmetning. Flere steder er en også opptatt av å dempe belysningen og holde denne godt under 50 lux.

Atferden er fiskens språk

Kveiteyngel er en nølende predator. Den vil kunne observere og følge fødeorganismer med øynene på 3-4 kroppslengders avstand, både når disse driver inn i synsfeltet og ut av det (Klokseth & Øiestad 1999). Selv ligger de i ro. Yngelen vil brått kunne gjøre en raskt framrykning og snappe partikkelen. Frykt for dominante kveiter i nærområdet kan føre til at yngelen lar være å ta partikler som passerer i synsfeltet. Når to yngel er alene i et kammer, vil de raskt møtes og foreta et eiendommelig rituale der de måler hvem som er lengst. Dette foregår på den måten at de møtes snute mot snute, deretter reise de seg opp med forkroppene klebet mot hverandre. I denne prosessen avgjøres det hvem som er dominant. Dermed er det avgjort hvem som har førsteretten i matfatet, i det minste for en periode framover (Børge Damsgård, Fiskeriforskning, Tromsø; pers. medd.). I et kar som er fylt med yngel, blir slike ritualer vanskeligere å observere og de er kanskje av mindre betydning. Vi vet fra arbeid med annen fisk at i kar med høy fisketetthet, brytes ofte medfødte atferdsmønstre ned og særlig dem som er grunnlaget for oppbygging av hierarki.

Om en sammenligner den nølende kveiteyngelen med yngel av piggvar ved samme størrelse, så har piggvar et 3-4 ganger så raskt matinntak. Det kan delvis forklare hvorfor piggvar i denne fasen har to ganger høyere vekstrate enn kveiteyngel når begge føres ved deres optimale temperatur for vekst, med henholdsvis 8% og 4% (Klokseth 1996).

Kveiteyngel foretrekker å være sammen med andre kveiter og de kan uten synlig ubehag danne to til tre lag med fisk; selv fire til fem lag observeres ofte uten at det synes å skape problemer. Fisk veier lite i sjøvann så gjellebevegelsene vil neppe hemmes nevneverdig av de fiskene som ligger over de underste.

Krav til ytre miljø på fiskens premisser

Temperatur er det viktigste styringsverktøyet oppdretteren har for å bestemme den daglige vekstraten. En må i tillegg passe på å gi yngelen rikelig med oksygen og tilstrebe lave verdier for alle typer metabolitter og partikulært materiale. Etterhvert som en starter helårlig produksjon av yngel, blir det viktig å tilby yngelen temperert vann hele året (12-15°C). En strategi vil være å bruke resirkulert sjøvann som går via biofilter eller andre former for rehabilitering av vannkvaliteten.

Kveiteyngel blir lett stresset av fluktusjoner i de ytre forholdene. En må derfor sørge for at den bare opplever små og gradvise endringer av egenskaper ved sjøvannet. Slike endringer gjelder særlig for temperatur, saltholdighet, oksygenivå, ammoniakknivå og for mengden av karbondioksid. Normalt utsettes fisk i oppdrett for temmelig sterkt lys sammenlignet med det de ville ha opplevd i naturen. Dette fører lett til at yngelen blir nervøs bl. a. fordi røkteren blir synlig og ved at han kaster skygge i karet. Nervøs kveiteyngel vil endre sin normale atferd og presse seg mot bunnen og bli passiv. I mange tilfeller når den blir særlig stresset, vil den vise dette ved å bli mer aktiv. Et særlig velkjent atferdsmønster er ”bjeffing”, der yngelen jager fram og opp, bryter gjennom overflaten og gjentar så det samme mønsteret flere ganger. Atferden smitter lett over på annen yngel slik at en stor andel samtidig driver og ”bjeffer”. Trolig vil en på sikt i kommersielle anlegg benytte svært lave lysnivåer (1-10 lux), noe som synes å redusere hyppigheten av ”bjeffing” betydelig. En vil også kunne gå over til å benytte rødt lys ved røkting. En vil i tillegg utvikle oppdrettssystemer der fisken så godt som aldri utsettes for ytre forstyrrelser fra røkter.

Avveining av trivsel og økonomi ved valg av oppdrettssystemer

Hovedtyngden av den produserte kveiteyngelen overføres fra startfôringsenhetene til relativt dype kar som ofte er 2 x 2 m med 10-40

cm vanddyb. Dette skjer på et tidspunkt da majoriteten av fisken har bunnslått og er i ferd med å avslutte overgangen fra larve til yngel, det vi kaller metamorfosen. Under tørrfôrtilvenningen (”weaning”) som vil starte straks etter overføring til karet, vil en oppleve at en variabel andel av yngelen holder seg ved og nær vannoverflaten mens hovedtyngden er på bunnen i ett eller flere lag. Yngelen vil normalt gå i det samme karet til lenge etter at den har passert 5 gram. Etter et par uker vil all fisken være bunnslått og de som tidligere svirret i overflaten, vil ha dødd eller vokst såpass at de har sluttet seg til dem på bunnen.

En økende andel av den kveiteyngelen som produseres i Norge, bli nå overført direkte til grunne lengdestrømsrenner. Dette kan i praksis skje allerede når kveiten er rundt 15-20 mm eller 50-100 mg, altså mens kveiten er i en tidlig fase av metamorfosen. En må i så fall passe på å tilby kveiten den nesten utrolig lave vannstanden av 7-10 mm vanddyb. De vil da raskt foreta hva vi har valgt å kalle ”tvungen bunnslåing”. Disse kveitene må føres på levende fôr til de minste har passert 200 mg (Klokseth & Øiestad 1999).

Det beste systemet i denne tidlige fasen etter metamorfose (fra omlag 35 mm og 300 mg) og mens de venter seg til tørrfôr, vil være et system som er selvrensende. Det stiller krav til føret som nyttes, til strømningsbildet og til karutformingene. Den viktigste grunnen til å bruke den grunne lengdestrømsrennen i denne fasen, er nettopp at en med letthet kan få til selvrensing. Det har dessuten vist seg at den yngelen som tross alt dør i rennen, vil havne ved utløpsristen, noe som gjør den lett å fjerne. Alt i alt sparer dette systemet røkterne for mye arbeid og framfor alt, det sparer yngelen for det daglige stresset rengjøring i selve karet ellers påfører fisken. En annen fordel er at en kan operere med høyere fisketettheter enn vanlig og plassere rennene i flere nivåer i en reol. Anlegget blir dermed langt mindre plasskrevende med langt færre karenheter og færre fôrautomater. Renner for fisk som har passert

1 gram, kan gjerne være 1m x 10 m uten at det representerer en øvre grense for karstørrelse. Vanndybden vil være 3-5 cm til fisken er 5 gram og den trives godt ved strømhastighet på 1-2 cm/sek. Flytefôr bør en lære fisken opp til å spise like fra den overføres til rennen. Det er nå under utvikling en ny fôrtype ved Fiskeriforskning i Tromsø der en har lyktes med å få et genuint flytefôr ("duppfôr") like fra granulattørrelse (0,5 mm fôrstørrelse og oppover). Nærmere omtale av dette arbeidet i boksen.

Den grunne lengdestrømsrennen vil av flere grunner tilby yngelen svært gode oppvekstbetingelser. Vannstanden er så lav at en får god vannstrøm ved bunnen der fisken befinner seg. Pluggstrømmen i karet gjør at vannkvaliteten kan måles i utløpet av rennen og denne ene målingen vil avdekke forholdene for den fisken som har lavest vannkvalitet (Sparboe 1995). I rennen finnes det ingen kamparena for fisken; den ligger stort sett rolig og venter på at fôrpartikler skal drive inn i synsfeltet. Strømmen kommer alltid fra én retning og yngelen kan svømme motstrøms eller medstrøms om den ønsker en avveksling fra "stillesitting" på bunnen. Strømmen brukes effektivt til å spre ut fôrpartiklene som vil drive forbi yngelen og dette vil gi den tallrike sjanser til å snappe fôr. Rennen har svært høy grad av selvrensning slik at det er lave partikkelverdier i sjøvannet og flytefôret bidrar aldri til å forringe karmiljøet. Død fisk ender opp i bakkant, noe som har positiv betydning for fiskehelse og smittepress. Oppholdstiden for innkommende sjøvann er lav sammenlignet med i et rundt kar der det innkommende sjøvannet gradvis vasker ut gammelt sjøvann. I rennen er det små muligheter for bakterier til å dele seg på grunn av den korte oppholdstiden. Behandling lettes også ved at en kan sende en pluggstrøm av behandlingsremediet gjennom rennen. Alt dette reduserer behovet for forstyrrende inngrep da det aller meste kan foregå i enden av rennen utenfor fiskens domene (Øiestad 1999).

Et anlegg for 200.000 kveiteyngel som vokser fra 0,5 til 5 gram, vil etter denne modellen, kunne bestå av åtte renner fordelt på fire renner hver på 1 m x 10 m som settes i to reoler i et rom på 15 m x 5 m. Anlegget vil kunne utstyres med åtte fôrautomater, det vil være selvrensende og en kan legge opp til at vannet brukes på nytt fra ett nivå til neste. Daglig stell vil normalt være gjort på under én time. Anlegget vil kreve omlag 200 liter vann/min om en forutsetter 140% metning i innløpet til hver renne og at nivået ut er 80-90% metning. Med 5 cm vanndybde vil vannhastigheten være på ca 3 cm/sek.

Det nye flytefôret til kveiteyngel

Kveiteyngel ble høsten 1999 tilbudt to fôrtyper der det ene var et flytefôr delvis basert på to avfallsprodukter fra fiskeindustrien, levergraks og gelatin som er tilvirket fra fiskeskinn. En spesiell justering under fôrproduksjonen bestemmer fôrets flyteevne. Kveiteyngel med startvekt 0,4 gram ble tilbudt de to fôrene i overskudd i 27 dager i triplikater ved 11,5°C. Kveite som ble tilbudt det nye spesialfôret, hadde ved slutten av forsøket oppnådd en vekt på 1,6 gram noe som gir en daglig tilvekst på 4,8% og 98% av yngelen overlevde. De hadde alle sterke, klare fargetegninger som er typisk for fisk som ikke er stresset. Enhetene var selvrensende. Kveite på det kommersielle fôret hadde bare oppnådd en vekt på 0,8 gram noe som gir en daglig tilvekst på 2,6% og 90% overlevde. Disse hadde noe mer variabel fargetegning, noe som kan være et stress-tegn. Disse enhetene var i mindre grad selvrensende. Det nye fôret vil kunne skape en sterkt forbedret situasjon for både kveiteyngel og oppdretter.

Stikkord:

Lengdestrømsrenne: vannet tilføres i den ene enden av rennen, passerer gjennom rennen og ut i andre enden; vannet må introduseres slik at det er uten energi for å sikre homogen strømningsbilde (uten ”jetstrøm”); rennen monteres absolutt vannrett og kan ha innvendig nivåør eller utvendig munk; den grunne rennen er spesiell ved det at den har så lav vannstand at en oppnår turbulent strømningsbilde skapt av den ujevne bunnen pga. fisken; dette gir en tilnærmet pluggstrøm med god transportevne for flytefôr og avfall.

Tvungen bunnslåing: et begrep som nyttes for å beskrive det som skjer med yngel av piggvar og kveite som oppholder seg pelagisk, men som når vann-nivået senkes til omlag én cm, legger seg ned på bunnen lenge før de normalt ville ha bunnslått; motivet er å gi yngelen et bedre utgangspunkt for å snappe fôr og dessuten

hindre at de blir angrepet av annen fisk under fra mens de svømmer pelagisk nær overflaten.

Flytefôr: i den grunne lengdestrømsrennen brukes vannstrømmen til å bringe fôret fram til all fisken i rennen som kan være opptil 50 m lang og derfor må fôret ha gode flyteegenskaper; et synkefôr vil ikke spres nedstrøms og vil lett havne under fiskene og forurense i rennen; flytefôr er ikke et standardprodukt fra fôrprodusenter i Norge.

Duppfôr: et flytefôr som selv om det slås under overflaten, vil flyte opp igjen og holde seg flytende i timevis.

Pluggstrøm: et strømningsbilde i en renne der fronten ikke deformeres mens den passerer gjennom rennen; ved laminær strøm vil fronten deformeres og en tilstreber derfor turbulent strøm for å bevare fronten.

Referanser

- Biering, E., F. Nilsen, O.M. Rødseth & J. Glette 1994. Susceptibility of Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus* to infectious pancreatic necrosis virus. *Diseases of Aquatic Organisms* 20, 183-190.
- Grotmol, S., G.K. Totland, K. Thorud & B. Hjeltne 1997. Vacuolating encephalopathy and retinopathy associated with a nodavirus-like agent: a probable cause of mass mortality of cultured juvenile Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus*. *Diseases of Aquatic Organisms* 29:85-97.
- Hallaråker, H., A. Folkvord, K. Pittman, & S.O. Stefansson 1995. Growth of *Hippoglossus hippoglossus* L. related to temperature, light period, and feeding regime, *ICES mar. Sci. Symp.*, 201: 196.
- Haug, T. 1989. A contribution to the natural history of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*), with special emphasis on domestication, Dr.philos.-thesis at Dep. of Mar. Biol., Tromsø Museum, Uni. i Tromsø.
- Hole, G. & K. Pittman 1995. Effects of light and temperature on growth in juvenile halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.), *ICES mar. Sci. Symp.*, 201: 197.
- Klokseth, V.H. 1996. Adferd, vekst og overlevelse hos premetamorfosert kveite og piggvar i grunne lengdestrømsrenner, Cand.scient.-oppgave i havbruk ved NFH, Univ. i Tromsø, 74 s.
- Klokseth, V.H. & V. Øiestad 1999. Forced settlement of metamorphosing halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) in shallow raceways: growth pattern, survival, and behaviour, *Aquaculture* 176: 117-133.
- Sparboe, L.O. 1995. Matfiskoppdrett av kveite i lengdestrømsrenner – en flerfaglig belysning, Fiskerikandidatoppgave ved NFH, Univ. i Tromsø, 160 s.
- Traustason, B.H. 1995. Vekst hos kveiteyngel (*Hippoglossus hippoglossus* L.) i grunne lengdestrømsrenner, relatert til fôrtype, tetthet og adferd, Fiskerikandidatoppgave ved NFH, Univ. i Tromsø, 75 s.
- Øiestad, V. 1999. Shallow raceway as a compact, resource-maximising farming procedure for marine fish species, *Aquaculture Research* 30:1-10

Lønnsomt oppdrett av kveite er avhengig av å kunne utnytte fiskens vekstpotensiale optimalt gjennom å optimalisere miljøforhold som har betydning for vekstregulering, samt ved utvalg av fisk med de beste genetiske forutsetningene for rask vekst i oppdrett. Kveite har en relativt kort historie som oppdrettsart, og det er derfor fortsatt begrenset hvor mye en kjenner i detalj om vekstregulering hos denne arten. I de følgende avsnitt har vi forsøkt å oppsummere viktige erfaringer og resultater en kjenner idag, med vekt på betydningen av temperatur, lysperiode og fiskestørrelse. Slik kunnskap kan danne grunnlag for en rasjonell produksjon av ung kveite i en landbasert kontrollerbar 'settefisk' fase, og er en forutsetning for lønnsom matfiskproduksjon av kveite. Videre forskning må søke å kartlegge langsiktige konsekvenser av slik behandling med hensyn på endringer i vekstmønster og alder ved kjønnsmodning. Videre er identifisering av populasjoner med de beste genetiske forutsetningene for rask vekst i oppdrett en forutsetning for videre avlsarbeid. Arbeid med disse problemstillingene vil skape et fundament for lønnsom oppdrett av kveite.

Veksten hos kveite er, som for de aller fleste fiskearter på våre breddegrader, styrt av et komplekst samspill av ytre og indre faktorer (Brett 1979, Woiwode & Adelman 1991, Jobling 1994). En rekke ytre (miljø) faktorer har betydning for veksten hos kveite i settefiskfasen, bl.a. temperatur, lysperiode (daglengde), saltholdighet, oksygen m.fl. Det er videre kjent at vekstpotensialet hos flere marine arter variere med geografisk utbredelse. I en produksjonssammenheng vil det være viktig å kartlegge i hvilken grad de sesongmessige endringene i vekst hos ung kveite er styrt av endringer i lysperiode, hvordan temperatur regulerer vekst og vekstpotensialet hos kveiteyngel, hvordan temperatur virker i samspill

med lysperiode, spesielt hvorvidt det er mulig å opprettholde veksten gjennom vinteren ved å regulere lysperiode og temperatur. I tillegg til virkningen av fysiske miljøfaktorer vil forhold som bl.a. førtilgang, førkvalitet, fôringsregime, sosiale interaksjoner mfl. ha stor betydning. Fôr og fôring er behandlet spesielt i kapittel 15. Også fiskens størrelse og utviklingsstadium er avgjørende for tilveksten. Vekstpotensialet er større hos liten fisk enn stor fisk, og det er derfor mest økonomisk å optimalisere vekst på unge stadier. Tapt vekst på dette stadiet (settefisk) vil ikke kunne tas igjen seinere i produksjonen.

Temperatur, lys, fiskestørrelse og vekst hos fisk

Temperatur er den viktigste vekstregulerende miljøfaktor for alle vekselvarme dyr, også fisk. Litt forenklet kan en si at temperaturen i omgivelsene setter rammer for hastigheten til sentrale biokjemiske prosesser. Generelt vil hastigheten til biologiske prosesser, herunder også veksthastigheten, øke ved en økning i temperatur opp til et temperaturoptimum (Topt). Over Topt vil vekstraten falle med en ytterligere økning i temperatur. For å forstå bakgrunnen for en slik sammenheng mellom temperatur og veksthastighet er det nødvendig å betrakte fiskens energibudsjett ved ulike temperaturer. Ved lave temperaturer vil den delen av det totale energi-inntaket (rasjon, R) som går til vedlikehold (Rmaint, se Brett, 1979) være svært lav, samtidig som den maksimale energi fisken tar inn (Rmax), også er lav. Differansen $R_{max} - R_{maint}$, kalt 'Scope for Growth' (Gscope) eller vekstpotensiale, vil følgelig være forholdsvis lav. Med økende temperatur vil Rmax øke, mens Rmaint ennå vil være forholdsvis lav. Gscope vil altså nå sitt maksimale nivå ved den temperatur (Topt) som gir den maksimale energidifferanse mellom inntak

og vedlikehold. Over T_{opt} vil R_{max} fortsette å øke noe, men økningen vil etterhvert flate ut, og når temperaturen nærmer seg øvre toleransegrense vil R_{max} falle raskt. Parallelt med endringene i R_{max} vil R_{maint} øke eksponensielt med temperaturen, og ved en gitt øvre temperatur vil all energi fisken tar inn gå til vedlikehold ($R_{max} = R_{maint}$, $G_{scope} = 0$). Ved høyere temperaturer vil fiskens energibudsjett bli negativt, dvs. at fisken taper vekt. Førutnyttelsen hos fisk varierer med temperatur på tilsvarende måte som for vekst, men optimal temperatur for førutnyttelse ligger gjerne lavere enn for vekst. I tillegg til dette varierer også optimal temperatur for vekst og førutnyttelse med fiskestørrelsen. Dette kan ha betydning for valg av oppdrettstemperatur når vekstøkningen er økonomisk marginal i forhold til førforkonsumet.

Lys i naturen har en rekke egenskaper med betydning for vekst hos fisk. Lys kan variere i kvantitet (intensitet), kvalitet (farge) og periode (lengde dag:natt). Selv om intensitet og farge i ekstreme tilfeller kan påvirke veksten, er det lysperioden (daglengden) som er vist å ha størst betydning for fisk på våre breddegrader. Forståelsen omkring reguleringen av vekst knytter seg til fenomenet endogene biologiske rytmer. Biologiske rytmer kan være av varierende lengde, der de vanligste er knyttet til døgn (circadiane, 'ca. et døgn') og året (circannuale, 'ca. et år'), men også rytmer knyttet til månefasene (circalunare) er beskrevet. I forbindelse med vekst er det de circannuale rytmer som er av størst betydning. Circannuale endogene biologiske rytmer ytrer seg som svingninger i viktige prosesser og egenskaper i dyret, selv under konstante betingelser, dvs. i fravær av 'styrende' signaler i omgivelsene. Slik kan sentrale begivenheter og egenskaper som bl.a. smoltifisering, kjønnsmodning, metamorfose, osmoregulering, vekstpotensialet mm. inntreffe eller variere i styrke gjennom året, styrt av en endogen kraft. Mot en slik bakgrunn av endogene rytmer vil lysperiodens rolle som vekstregulerende faktor virke indirekte heller enn direkte. Endringer i forholdet dag:natt vil mao.

virke som en tidsangiver (zeitgeber) for fiskens indre rytmer, som igjen regulerer vekst og utvikling. Av dette følger også at bruk av lysperiodemanipulering for å styre veksten hos fisk vil være av begrenset varighet. Økning i daglengde fra naturlig til kontinuerlig lys (ofte forkortet LD24:0 eller LL) vil initielt virke vekststimulerende, spesielt gitt om høsten og vinteren når daglengden naturlig er avtagende og kort. Varigheten av denne vekststimuleringen har imidlertid vist seg å være begrenset, siden noen ytterligere økning i daglengde ikke kan finne sted, og de indre rytmerne etterhvert vil 'tikke' mot høst. Det er således endringene i lysperiode som er det mest stimulerende, og ikke nødvendigvis den absolutte daglengden.

Fiskens størrelse er av sentral betydning for de fleste biologiske prosesser. Generelt er sprang i utvikling, som f.eks. metamorfose og kjønnsmodning, ofte i større grad knyttet til størrelse enn reell alder. Størrelsen setter også rammer for veksten til fisk, med en generell reduksjon i veksthastighet med økende størrelse. Det er framsatt ulike teorier for å forklare dette generelle fenomenet. Uten å gå dypere inn i teorien bak sammenhengen størrelse-veksthastighet kan en oppsummere med at fiskens vekt-spesifikke førintak reduseres med økende størrelse, samtidig som den spesifikke metabolismen (stoffskiftet) også synker. Generelt gjelder at for fisk som blir føret i overskudd, vil den relative vekst versus vekt kurven følge en potens kurve. Selv om det ikke finnes noen klar matematisk relasjon mellom kroppsvekt og vekstrate, basert på akseptert biologisk grunnlag, vil en kurvetilpassning av formen:

- $Vekst(\% \text{ d}^{-1}) = a \cdot Vekstb$, eller
- $\log(e)Vekst(\% \text{ d}^{-1}) = \log(e)a + b \cdot \log(e)Vekt$

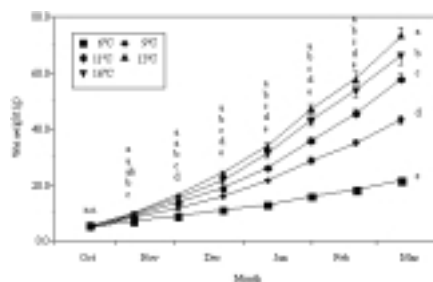
gi en relativt god tilpassning til størrelsesavhengig vekst. Generelt avtar vekst hos fisk med økende størrelse og derfor er stigningskoeffisienten (b) i formelen ovenfor vanligvis negativ. Dette forløpet vil imidlertid variere med alder

(vekt) og oppdrettsforhold. Det finnes tilfeller der b kan være positiv, f. eks. når fisk blir oppdrettet under suboptimal temperatur, i perioder etter at fisken har blitt sultet, etter gyting og under larvefasen. Størrelsesuavhengig vekst (b tilnærmet lik 0) er også rapportert hos fisk (Imslund m. fl. 1996) under lave temperaturer. Hvis $b = +1$ vil den absolutte vekstraten (dvs. vektøkning i g d-1) ikke endres med fiskens vekt. Slikt vekstforløp er rapportert hos voksne kveite (2-12 kg, Björnsson, 1995, Tabell X). Hos yngre fisk, derimot, vil b verdien være noe høyere og typisk ligge mellom ± 0.3 og ± 0.5 . Dette innebærer at samtidig som fisken vil vokse bra under yngelfasen, vil veksten også avta relativt hurtig. Dette bremses imidlertid opp etter som fisken blir eldre, dvs. fiskens veksthastighet avtar relativt sett mindre etterhvert som den vokser langsommere.

Størrelsesavhengig temperatur-optimum for vekst hos ung kveite i oppdrett

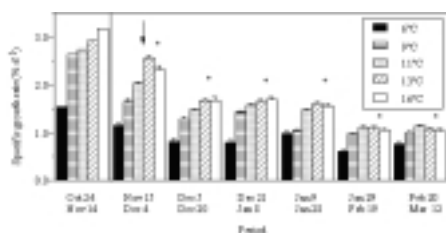
Generelt har fisk en optimal temperatur for vekst og overlevelse (Brett 1979, Gadomski & Caddell 1991). Denne kan variere med alder og størrelse, og unge stadier foretrekker ofte høyere temperaturer enn eldre fisk (McCauley & Huggins 1979). Denne kombinerte effekten av størrelse og temperatur som medfører at optimal temperatur for vekst går ned med økende fiskestørrelse er vist på en rekke arter, blant annet torsk (Pedersen & Jobling 1989), rødspette (Fonds m. fl. 1992) og piggar (Imslund m. fl. 1996). Forsøk med småkveite indikerer at optimal temperatur for vekst varierer med størrelse (Hallaråker m. fl. 1995, Björnsson & Tryggvadóttir 1996). For å kartlegge optimal temperatur for vekst innen forskjellige størrelsesintervaller for ung individmerket kveite (5-70 g) ble det etablert 5 forskjellige temperaturgrupper (6, 9, 11, 13 og 16°C) med kveite som ble oppdrettet under ellers identiske betingelser og lysperioden LD20:4 (Jonassen m. fl. 1999).

En klar forskjell i vekst ble observert fra slutten av desember (Fig. 1). Veksten for hele perioden var høyest ved 13°C (1.62% d-1), men ved 9 og 11°C var veksten lik eller ubetydelig lavere siste del av forsøksperioden. Veksten var signifikant lavest ved 6°C (0.87% d-1).



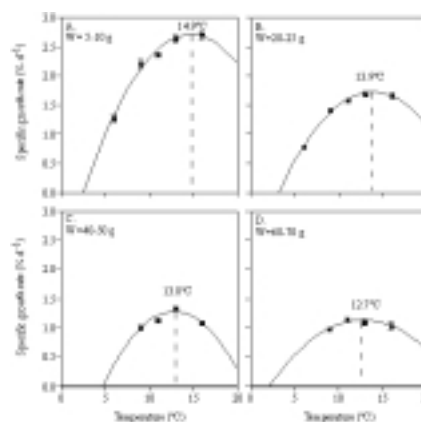
Figur 1. Gjennomsnittsvekt (standard feil) for ung kveite ved fem forskjellige temperaturer. Forskjellig bokstav indikerer statistisk forskjell mellom gruppene (To-veis nøstet ANOVA, $P < 0.05$). n.s. = ingen signifikante forskjeller. Data for replikate kar er slått sammen ($n = 49-90$ for hver gjennomsnittsverdi). Fra Jonassen m. fl. 1999. The interaction of temperature and fish size on growth of juvenile halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *J. Fish Biol.* 54, 556-572.

Da fisken var minst ved begynnelsen av forsøket var vekstraten høyest ved 16°C (3.2% d-1, Fig. 2), men veksten ble raskt redusert ved denne temperaturen ettersom fisken ble større, og gav til slutt en gjennomsnittlig vekstrate på 1.55 % per dag, litt lavere enn ved 13°C. En tilsvarende temperatureffekt på vekst er tidligere funnet på kveite (Hallaråker m. fl. 1995, Björnsson m. fl. 1996, Aune m. fl. 1997). Björnsson & Tryggvadóttir (1996) fant maksimal vekst ved 14.2°C for kveite på 8-60 g, Aune m. fl. (1997) viste at fisk som først gikk en periode på 14°C og siden på 11°C totalt sett for hele perioden hadde bedre vekst enn kveite som gikk på konstant 14 eller 11°C. Dette er i overensstemmelse med resultatene fra dette forsøket som viser redusert optimal temperatur for vekst ettersom fisken blir større (Fig. 3).



Figur 2. Spesifikk daglig vekstrate (standard feil) gjennom forsøksperioden. Data til venstre for vertikal linje (fisk før merking) ble ikke benyttet i denne vekstanalysen. Pilen viser første gang temperaturgruppene varierte i vekstrate (GCM MANOVA). Stjerne indikerer signifikant forskjell i vekst (merket fisk). Se forøvrig Fig. 1.

Den kombinerte effekten av fiskestørrelse og optimal temperatur for vekst resulterer i at optimal temperatur for vekst hos kveite i størrelsesintervallet 5 - 70 g går ned fra 14.9°C for 5-10 g fisk til 12.7°C for 60-70 g fisk (Fig. 3). Dette forholdet mellom optimal temperatur og størrelse gjelder generelt for fisk (Cuenco m.fl. 1985), bl. a. rødspette (Fonds m.fl. 1992) og piggvar (Imslund m.fl. 1996), men unntak er funnet for sockeye laks (1-190 g, Brett 1979) og brunørret (10-300 g, Elliot 1975). Andre forsøk med kveite samsvarer med våre data. Björnsson & Tryggvadóttir (1996) fant optimal temperatur for 8-60 g kveite på 14.2°C, mens Hallaråker m.fl. (1995) fant optimal temperatur på 12.7°C for 20-90 g kveite.



Figur 3. Forandring i vekstrate med endring i temperatur for fire størrelsesklasser av ung kveite. Kurvene representerer tilpasning med minste kvadraters 2. orden polynomfordeling til dataene: $G = aT^2 + bT + c$ hvor G = spesifikk vekstrate, T = temperatur, og a , b og c er konstanter bestemt ved regresjonen. Vertikale linjer indikerer standard feil. Prikket linje indikerer optimal temperatur for vekst hos de ulike størrelsesklassene. Se forøvrig Fig. 1.

- A. 5-10 g;
 $G = -0.018T^2 + 0.535T - 1.259$, $n = 60-70$ for hvert punkt
- B. 20-25 g;
 $G = -0.015T^2 + 0.416T - 1.169$, $n = 52-70$ for hvert punkt
- C. 40-50 g;
 $G = -0.019T^2 + 0.495T - 1.929$, $n = 50-70$ for hvert punkt
- D. 60-70 g;
 $G = -0.010T^2 + 0.254T - 0.504$, $n = 12-40$ for hvert punkt

Kveite er en temperaturtolerant (euryterm) art, som er gjenspeilt i en høy vekstrate over et relativt vidt temperaturområde (Hokanson 1977), og kan ha sammenheng med de store temperaturforskjellene i utbredelsesområdet for kveite i Nord-atlanteren (Haug 1990). Denne temperatur følsomheten ser også ut til å være størrelsesavhengig siden den paraboliske tilpassingslinjen for forholdet mellom vekstrate og temperatur flater ut med økende fiskestørrelse

(Fig. 3), og indikerer økt temperaturtoleranse med økende størrelse. Dette er i overensstemmelse med andre studier på kveite (Björnsson & Tryggvadóttir 1996) og andre fiskearter (Brett m.fl. 1969, Elliott 1975, Imsland m.fl. 1996). Data fra Björnsson & Tryggvadóttir (1996) viste en reduksjon i optimal temperatur på 4°C når fisken vokste fra 10 g til 5 kg. Cuenco m.fl. (1985) antydte at fisk generelt får redusert optimal temperaturen for vekst med 1-2°C ved en økning i størrelse fra 10-500 g. Disse rapporterte at de størrelsesavhengige endringene i optimal temperatur for vekst var mindre enn observert i dette forsøket hvor optimal temperatur endret seg med 2°C ved en vektøkning fra 5 - 70 g. Denne uoverensstemmelsen med andre studier kan forkla-

res med at fisken i dette forsøket var mindre, og dette og andre studier (Imsland m.fl. 1996) viser at optimal temperatur for vekst reduseres raskest fra 5 til 50 g.

Dette studiet viser klare ontogenetiske forandringer i optimal temperatur for vekst hos kveite, med redusert optimal temperatur etter som fisken vokser. Samtidig vider temperaturintervallet for maksimal vekst seg ut ettersom fisken vokser og temperaturtoleransen øker. Intensiv kveiteproduksjon kan dermed optimaliseres og rasjonaliseres ved å effektivt utnytte det store vekstpotensialet hos ung kveite ved nøye temperatur-regulering, og senere sette ut en stor settefisk med høyere temperatur toleranse i matfiskanlegg på land eller i sjø hvor temperaturregulering ikke er mulig.

I kontrollerte forsøk med kveiteyngel ble det størrelsesavhengig vekstforløpet hos kveite beskrevet som:

- $\log(e)\text{Vekst (\% d-1)} = \log(e)9.31 \div 0.46 * \log(e)\text{Vekt}$ (Björnsson og Tryggvadóttir 1996) og
- $\log(e)\text{Vekst (\% d-1)} = \log(e)4.21 \div 0.34 * \log(e)\text{Vekt}$ (Jonassen m. fl. 1999).

I det lange løp vil begge disse tilpasningene gi relativt like resultater. Björnsson og Tryggvadóttir sin formel vil oppgi litt høyere vekstrater for 5-100 g kveite mens Jonassen m. fl. sin formel gir høyere vekst for fisk større en 200 g. Begge disse uttrykkene vil derfor kunne brukes for å kalkulere forventet vekst under hele yngelfasen hos kveite.

Størrelsesområde (g)	Temperatur(°C)	Skjæring-punkt (a)	Stigningstall (b)	Kilde
10-1000	11.0-14.0	4.21	-0.34	Jonassen m. fl. (1999)
10-5000	2.4-15.1	9.30	-0.46	Björnsson og Tryggvadóttir (1996)
2000-12000	7.0	Ikke oppgitt	-1.0	Björnsson (1995)

Tabell X. Størrelsesavhengig vekst hos kveite. Tabellen oppgir parameterverdiene i formelen $\log(e)\text{Vekst} = \log(e)a + b * \log(e)\text{Vekt}$. I tillegg viser den temperaturer brukt i forsøk og de størrelsesområdene der en har undersøkt og prøvt å formulere størrelsesavhengig vekst hos kveite.

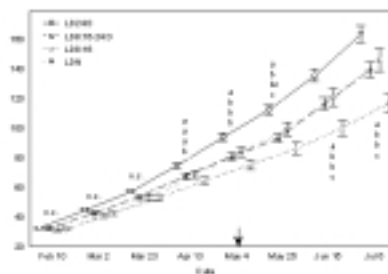
Regulering av vekst hos kveite ved manipulering av lysperiode

Sesongmessige endringer i vekstmønsteret til umoden laks både i ferskvann og sjøvann er i stor grad styrt av daglengde (se f.eks. Stefansson m. fl. 1989, 1991, Handeland & Stefansson 2000), og de marine fiskearter som har vært studert har vist lignende, om enn ikke like kraftige endringer i tilvekst ved lysmanipulering (Fonds 1979, Boehlert 1981, Folkvord & Otterå 1993, Imsland m. fl. 1995, 1997). Innledende forsøk (Hallaråker m. fl. 1995) antydte at vekstraten fulgte endringene i daglengde gjennom vinteren, men viste ingen tydelig respons på en økning i daglengde, slik en har sett hos laksefisk (se f.eks. Stefansson m. fl. 1991). Sesongmessige variasjoner i vekst hos ville populasjoner av kveite er velkjent (Sigurðsson 1956), men det er usikkert om disse variasjonene er et resultat av lysperioden per se siden de er vanskelige å isolere fra sesongmessige variasjoner i temperatur og fødetilgang.

For å kartlegge om vekst hos ung kveite kan reguleres ved manipulering av lysperiode ble grupper med fire forskjellige lysregimer ved konstant temperatur (11°C) etablert: Kontinuerlig lys (LD24:0), naturlig lysperiode (LDN), konstant 8 timer lys og 16 timer mørke (LD8:16), samt en gruppe som ble satt over fra LD8:16 til kontinuerlig lys (LD8:16-24:0) 4. mai. Alle andre forsøksbetingelser ble optimalisert og holdt like mellom gruppene. Gjennomsnittsvekten for den individ merkede fisken var 31.1 g ved forsøksstart (se forøvrig Simensen m. fl. 2000).

Total dødelighet i forsøket var 11.9 %. Dødeligheten var høyere i gruppene som ble utsatt for økende lysperiode (LDN og LD8:16-24:0). Denne dødeligheten sammenfalt med en periode med lav vekst etter at LD8:16-24:0 ble satt over på kontinuerlig lys 3. mai. Akklimatisering til disse forandringene i lysperiode kan ha gjort fisken mer mottakelig for stress og dermed mer utsatt for dødelighet.

Størrelsesavhengig dødelighet ble observert i LD8:16-24:0 i periodene fra 4. mai til 6. juli og i LDN fra 25. mai til 15. juni. I alle tilfellene var dødeligheten høyest blant den minste fisken. Den størrelsesavhengige dødeligheten påvirket ikke vekstresultatene siden kun individmerket fisk som overlevde hele forsøksperioden ble brukt i vekstanalysene.



Figur 4. Gjennomsnittsvekt (standard feil) for småkveite i oppdrett under kontinuerlig lys (LD24:0), kort lysperiode (LD8:16), endring fra kort til lang lysperiode (LD8:16-24:0) og simulert naturlig lys (LDN). Pilen indikerer økning i daglengde for LD8:16-24:0. Forskjellig bokstav indikerer statistisk forskjell mellom gruppene (to-veis nøstet ANOVA, $P < 0.05$). n.s. = ingen signifikante forskjeller. Fra Simensen m. fl. 2000. Growth of juvenile halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) under different photoperiods. *Aquaculture* 190, 119-128.

Veksten var allerede fra første periode høyest i LD24:0, og 2. mars var gjennomsnittsvekten i denne gruppen signifikant størst (Fig. 4). LD8:16 hadde dårligst vekst, og fra 15. juni og ut forsøksperioden var gjennomsnittsvekten lavest av alle gruppene. Forut for forsøket hadde fisken gått under kontinuerlig lys, og alle gruppene bortsett fra LD24:0 ble derfor ved forsøksstart utsatt for en plutselig reduksjon i lysperiode. Slik reduksjon i daglengde er kjent for å gi redusert vekst hos laks (Björnsson m. fl. 1995), og årsaken til de observerte forskjellene i vekstrate den første perioden kan derfor være et resultat av redusert vekstrate hos grupper som fikk redusert lysperiode ved forsøksstart (Fig. 5). Men

LD24:0 opprettholdt den bedre veksten gjennom hele forsøket, samtidig som den positive effekten av økt lysperiode også ble demonstrert ved den kraftige økningen i vekst etter at LD8:16-24:0 ble satt over fra kort dag (8 timer) til kontinuerlig lys (Fig. 5). Den observerte økningen i vekst som respons på den økende lysperioden er i overensstemmelse med tilsvarende observasjoner hos andre marine arter i oppdrett, f.eks. piggvar (Imsland m. fl. 1995, 1997), rødspette og tunge (Fonds 1979). Til tross for denne positive vekstresponsen på økende lysperiode observert i vårt forsøk var denne responsen i LD8:16-24:0 forsinket med en periode (3 uker) i forhold til tidspunktet hvor lysperioden ble økt. En slik forsinket vekstrespons på lys er tidligere observert hos laks i merd med tilleggslys (Kråkenes m. fl. 1991, Hansen m. fl. 1992), og tyder på at fisk trenger tid til å respondere og tilpasse seg forandringer i lysperiode.

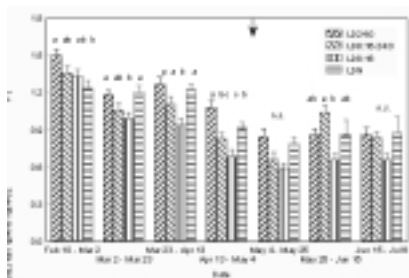


Fig. 5. Spesifikk daglig vekstrate (standard feil) for småkveite ved fire forskjellige lysperioder. Pilen indikerer forandring i lysregime for LD8:16-24:0. Forskjellig bokstav indikerer statistisk forskjell mellom gruppene (to-veis nøstet ANOVA, $P < 0.05$). n.s. = ingen signifikante forskjeller. Se forøvrig Fig. 4.

Til tross for varigheten av forsøket (5 mnd) ble det ikke observert forandringer i vekstrate hos de to gruppene med statisk lysperiode (LD24:0 og LD8:16) som kunne tillegges potensielle endogene (indre) rytmer (Fig. 4). I motsetning til tidligere studier på laks

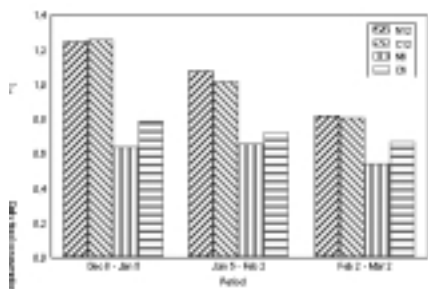
(Stefansson m. fl. 1989, 1991) og piggvar (Imsland m. fl. 1995) hvor vekstresponsen på kontinuerlig lys er forbigående, ser det ut til at den høye vekstraten under kontinuerlig lys vedvarte gjennom hele forsøket. På samme måte holdes den seinere veksten i LD8:16 vedlike uten noen økning mot slutten av forsøket, tilsvarende det observert på lakseparr (Stefansson m. fl. 1989, Duston & Saunders 1990). Resultatene fra dette forsøket viser derfor at kveite responderer på økt lysperiode ved å øke vekstraten, selv om responsen ikke er like kraftig som den observert på laks (Stefansson m. fl. 1991, Solbakken m. fl. 1994), og at den underliggende endogene komponenten observert hos andre arter ikke er like framtrædende i vekstmønsteret til ung kveite i oppdrett. Selv om utslagene i vekst ikke er like tydelige som for laksefisk, gir denne kunnskapen muligheter for å styre veksten til småkveite i oppdrett.

Effekt av samspill mellom lysperiode og temperatur på vekst og fôrutnyttelse hos ung kveite i oppdrett

Det er vist bl. a. på laks (Solbakken m. fl. 1994) og piggvar (Imsland m. fl. 1995) at temperaturen setter grenser for hvor fort og i hvor stor grad de sesongmessige lysstyrte endringene i vekst finner sted. Observasjoner gjort på ferskvannsfisk tyder også på at optimal temperatur for vekst kan variere med endring i lysperiode (sesong, Sullivan & Fisher 1953, Coutant m. fl. 1984, Woiwod & Adelman 1991), mens marin fisk (Zahn 1963, DeVlamig 1971, Boehlert 1981, Hallaråker 1994) ikke ser ut til å få endret temperatur optimum ved endring i lysperiode. Det er likevel usikkert om det er samspill mellom lysperiode og temperatur hos kveite, og om kveite for eksempel responderer på lys på samme måte ved lav (vinter situasjon) som ved høy (optimal) temperatur. For kveite vil det være avgjørende for å bruke lysperiodekontroll av veksten at en kan oppnå en vekststimulering også under lave temperaturer om

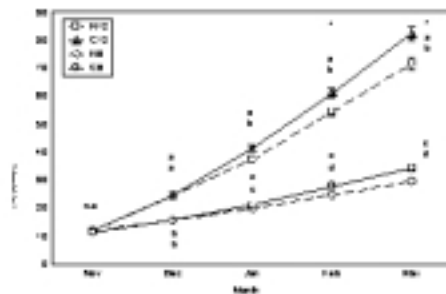
vinteren. Et kontrollert forsøk hvor lysperiode og temperatur ble variert samtidig ble etablert for å undersøke om temperatur hadde betydning for hvordan ung kveite responderer på lysperiode. Ung kveite (11.6 g) ble fordelt på totalt fire forsøksgrupper som fikk henholdsvis lysperiode LDN og LD24:0 ved både konstant lav (6°C) og konstant høy (12°C) temperatur. Vekt, fôrinntak (F%) og fôrutnyttelse (FCE = Biomasseøkning/Fôrinntak) ble registrert regelmessig.

Daglig fôrinntak (F%) økte med økende temperatur, men var ikke påvirket av lysperiode (Fig. 6). På 6°C var det likevel en tendens til høyere F% ved kontinuerlig lys enn ved naturlig lysperiode, og F% var henholdsvis 0.6 og 0.7 % per dag. Ved 12°C var F% 1.0 % per dag ved begge lysperiodene. Tendensen til høyere F% for fisk på 6°C og kontinuerlig lys kan tyde på at fisken kompenserer for en høyere metabolisme under disse betingelsene. En slik effekt av lysperiode er også observert på laks (Jobling 1994).

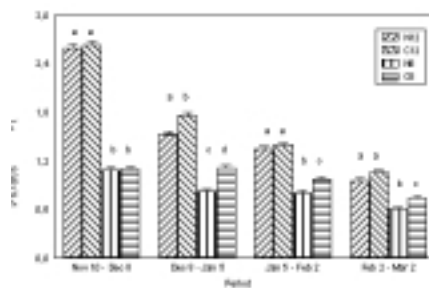


Figur 6. Daglig fôropptak (F%) hos ung kveite under kombinasjoner av to temperaturer og to lysperioder. Hver søyle representerer gruppegjennomsnitt. N = naturlig lysregime, C = kontinuerlig lys. Tallene 6 og 12 indikerer temperaturbetingelsene. Fra Jonassen m. fl., 2000a. Interaction of temperature and photoperiod on growth of Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus* L.. *Aquaculture Research* 31, 219-227.

Veksten var høyest ved den høyeste temperaturen, og kontinuerlig lys stimulerte til økt vekst uavhengig av temperatur (Fig. 7). Gjennomsnittlig daglig vekstrate for hele forsøksperioden var 0.83 og 0.99 % på 6°C, og 1.61 og 1.71% på 12°C ved henholdsvis naturlig og kontinuerlig lys (Fig. 8). Mot slutten av forsøksperioden ble det funnet en signifikant interaksjon mellom lys og temperatur for gjennomsnittsvekt. Dette indikerer en relativt sterkere vekst stimulerende effekt av kontinuerlig lys ved lav temperatur sammenlignet med høy temperatur.



Figur 7. Økning i gjennomsnittsvekt (standard feil) hos kveite som funksjon av lysperiode og temperatur. N = naturlig lysperiode, C = kontinuerlig lys, 6 og 12 er vann-temperatur i °C. Se forøvrig Fig. 6.



Figur 8. Spesifikk vekstrate (standard feil) hos ung kveite under kombinasjoner av to temperaturer og to lysperioder. Replikater er slått sammen, n = 70 - 72. Forskjellige bokstaver indikerer statistiske forskjeller. N = naturlig lysperiode, C = kontinuerlig lys. Se forøvrig Fig. 6.

Den raske veksten ved kontinuerlig lys sammenfalt med bedre fôrutnyttelse (høyere FCE) for fisk under disse betingelsene (Figur 9).

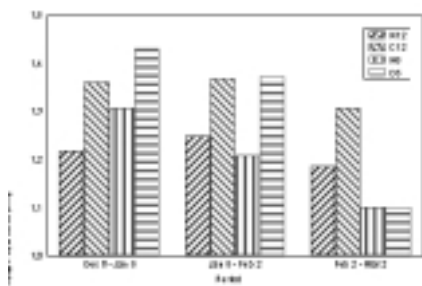


Fig. 9. Fôrutnyttelse (FCE) hos ung kveite under kombinasjoner av to temperaturer og to lysperioder. Hver søyle representerer gruppegjennomsnitt. N = naturlig lysregime, C = kontinuerlig lys. Tallene 6 og 12 indikerer temperaturbetingelsene. Se forøvrig Fig. 6.

Den relative betydningen av kontinuerlig lys for veksten var større og mer langvarig ved lav temperatur. I motsetning til det vi har sett hos laks synes lysstimulering av vekst hos kveite å komme som en konsekvens av bedre fôrutnyttelse og ikke økt fôrinntak. En relativt høyere vekstrespons av kontinuerlig lys på 6°C kan skyldes den relativt lavere grunnmetabolismen ved lavere temperatur. Best fôrutnyttelse på rasktvoksende fisk er en vanlig observasjon (Cui & Liu 1990). Det var ikke signifikant forskjell i FCE mellom temperaturgruppene for hele perioden under ett, men i den siste perioden var FCE lavere på 6°C. FCE for de tre periodene var 1.22 og 1.30 på 6°C, og 1.21 og 1.35 på 12°C for henholdsvis naturlig og kontinuerlig lys.

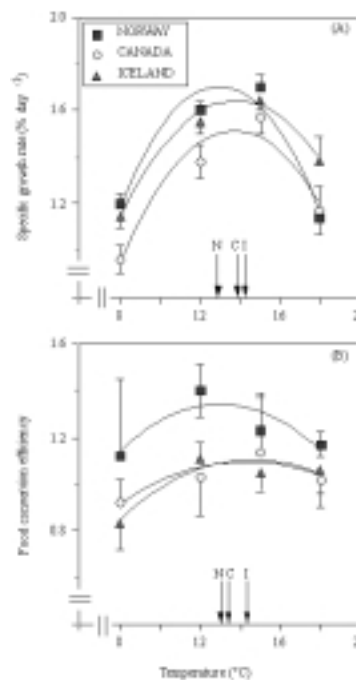
Populasjons spesifikke variasjoner i vekst og fôrutnyttelse for ung kveite i oppdrett

Daglengde og temperatur er blant de faktorer som setter begrensninger på vekstsesongen for fisk i sitt naturlige miljø. Vekstsesongen vil derfor være lengre ved lave breddegrader enn ved høye breddegrader. Noen arter med en vid nord-sør utbredelse, tilsvarende den for kveite, viser et motsatt forhold mellom lengden på vekstsesongen og vekstpotensialet, slik at nordlige populasjoner har høyere vekstpotensiale sammenlignet med populasjoner nærmere ekvator (Conover & Present 1990, Conover 1992, Conover m. fl. 1997). En antar at denne variasjonen blir drevet av naturlig seleksjon, og at dette relaterer seg til størrelsesavhengig vinterdødlighet hos 0+ yngel. Kort fortalt vil en slik vinterdødlighet føre til at yngel fra høyere breddegrader må vokse fortere det første året for å oppnå en viss artsspesifikk kritisk størrelse for å unngå å dø den første vinteren. Slik størrelsesavhengig vinterdødlighet resulterer derfor i et seleksjonstrykk i retning av hurtigvoksende fisk ved høyere breddegrader. For flere arter i oppdrett har en funnet forskjeller i vekstpotensiale mellom forskjellige populasjoner, også uten at det nødvendigvis er påvist noen sammenheng med geografisk utbredelse. Dette har en dratt nytte av i seleksjon og avlsarbeid for å øke produksjonen i oppdrett. Det er påvist at den atlantiske bestanden av kveite består av to eller flere panmiktiske populasjoner (Foss m. fl. 1998), samtidig som arten er spredt over en stor nord-sør gradient. Dette åpner for muligheten til å kartlegge forskjeller i vekstpotensiale mellom populasjoner av kveite, og eventuelt om det finnes en sammenheng mellom vekstpotensiale og geografisk utbredelse. Dette er viktig for utvalg av populasjon som skal danne utgangspunkt for videre avlsarbeid med kveite.

Tre forskjellige populasjoner av kveite (kanadisk, islandsk og norsk) ble derfor merket og oppdrettet sammen under kontrollerte betingelser for å kartlegge eventuelle forskjeller i vekstpotensiale. Populasjonene ble fordelt på fire konstante temperaturer (8, 12, 15 og 18°C) under konstant lysperiode LD20:4. Fôropptaket ble registrert for å beregne forskjeller i fôrutnyttelsen (FCE).

Gjennomsnittsvekt (SD) ved forsøksstart 29. desember 1997 var 16,5 (2,4)g, og var lik for alle temperaturgruppene og populasjonene.

Uavhengig av temperatur var vekstraten høyest for den norske og islandske populasjonen (Fig. 10). Vekstraten var lavest for den kanadiske populasjonen på 8 og 12°C, mens den var høyest for den norske populasjonen. På 18°C derimot, hadde den norske populasjonen seinest vekst og den islandske raskest. Som en konsekvens varierte optimal temperatur for vekst mellom populasjonene (Fig. 10), med lavest optimum for den norske populasjonen (12.9°C), mens den kanadiske og islandske populasjonen hadde optimal temperatur for vekst i størrelsesintervallet på henholdsvis 13.9 og 14.2°C. De observerte forskjellene i vekst mellom populasjoner av forskjellig geografisk utbredelse kan vær forårsaket tilpasning til forskjellig temperatur, som gir seg utslag i forskjellig optimal temperatur for vekst, eller tilpasning til forskjellig lengde på vekstsesongen, uttrykt ved en høyere vekstrate uavhengig av temperatur (Conover 1992). I dette forsøket har vi klare indikasjoner på en kombinert temperaturtilpasning og geografisk (lengde på vekstsesong) tilpasning for de forskjellige populasjonene av kveite, best illustrert ved at den nordligste (norske) populasjonen både har lavest optimal temperatur for vekst og høyest vekstrate (sammen med den islandske) uavhengig av temperatur.



Figur 10. Gjennomsnittlige spesifikke vekstrater (a) og fôrutnyttelse (b) for tre populasjoner av kveite (N = norsk, C = kanadisk, I = islandsk) plottet mot temperatur. Linjene representerer least squares andre ordens polynom tilpasning til dataene. Vertikale linjer viser standard feil. Piler i bunnen av figurene indikerer optimale temperaturer for vekst (ToptG) og fôrutnyttelse (ToptFCE) funnet hos de tre populasjonene undersøkt. N=Norge, C=Kanada, I=Island. Fra Jonassen m. fl., 2000b. Geographic variation in growth and food conversion efficiency of juvenile Atlantic halibut related to latitude. *J. Fish Biol.* 56, 279-294.

Også fôrutnyttelsen (FCE) varierte mellom populasjonene og temperaturgruppene (Fig. 10). FCE var høyest for den norske populasjonen uavhengig av temperatur (1.23), og henholdsvis 1.01 og 1.03 for den kanadiske og islandske populasjonen. Optimal temperatur for FCE varierte med henholdsvis 13.0, 13.2 og 14.3°C for den norske, kanadiske og islandske populasjonen (Fig. 10). Denne variasjonen i FCR mellom populasjoner viser tilsvarende kombinasjon av temperaturtilpasning og geografisk tilpasning som for vekstrate (Fig. 10), og indikerer at i tillegg til en viss temperatur adaptering kompenserer kveite med nordlig utbredelse for kort vekstsesong hovedsakelig ved hjelp av en høyere vekstkapasitet og veksteffektivitet. Fôropptak, metabolisme, ammoniakk ekskresjon, proteinutnyttelse og energiallokering ble målt for å undersøke de underliggende fysiologiske mekanismene for de observerte interspesifikke vekstforskjellene.

Variasjonen i disse parametrene fulgte samme mønster som for vekstrate og fôrutnyttelse, og tyder på at seleksjonspresstet for energiutnyttelse og energiallokering kan variere på artsnivå som respons på forskjell i miljøet (se forøvrig Imsland m.fl. 2000). Disse funnene støtter derfor hypotesen om variasjoner i vekst og fôrutnyttelse hos kveite. Det er imidlertid viktig å presisere at slike forsøk bare kan gi begrenset innsyn i denne variasjonen.

Resultatene kan påvirkes av mange forhold som f. eks. ulik alder, ulike oppdrettsforhold under larvefasen, seleksjon av foreldrefisk osv. Resultater bør derfor ikke brukes som rettesnor, men mer som en pekepinn om forhold i naturen.

Sammenfatning

Ung kveite i oppdrett viste en klar positive lysrespons, uavhengig av temperatur, hvor vekstraten øker med økende lysperiode og er høyest ved kontinuerlig lys. Indikasjoner på samspill mellom lysperiode og temperatur ble observert, hvor den positive vekstresponsen på kontinuerlig lys var relativt høyere ved lav temperatur (6°C) sammenlignet med høy (12°C) temperatur. Optimal temperatur for vekst varierte med fiskestørrelse, og var høyere for liten fisk enn for stor fisk. Optimal temperatur for 5-70 g fisk lå mellom 12 og 15°C. Sammenligning av vekst mellom tre populasjoner av kveite, kanadisk, islandsk og norsk, indikerer at det er variasjon i vekstpotensialet mellom populasjoner, hvor norsk og islandsk kveite hadde bedre vekstegenskaper enn kanadisk kveite. Dette indikerer også en generell sammenheng mellom geografisk utbredelse og vekst, hvor populasjoner av nordlig utbredelse (islandsk og norsk) har bedre vekstegenskaper enn populasjoner av kveite med en sørligere utbredelse (kanadisk). Bevisst bruk av lys og temperaturregulering ved produksjon av kveite har sammen med avlsarbeid, der en tar utgangspunkt i populasjoner med den bestvoksende fisken, potensiale til å redusere produksjonstiden for kveite i oppdrett betydelig.

Referanser

- Aune, A., Imsland, A.K. & Pittman, K. (1997). Growth of juvenile halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) under a constant and switched temperature regime. *Aquaculture Research* 28, 931-939.
- Björnsson B. & Tryggvadóttir S.V. (1996) Effect of size on optimal temperature for growth and growth efficiency of immature Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Aquaculture* 142, 33-42.
- Björnsson B. Th. (1997) The biology of salmon growth hormone: from daylight to dominance. *Fish Physiology and Biochemistry* 17, 9-24.
- Björnsson, B. 1995. The growth pattern and sexual maturation of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) reared in large tanks for 3 years. *Aquaculture* 138: 281-296.
- Boehlert G.W. (1981) The effects of photoperiod and temperature on laboratory growth of juvenile *Sebastes diploproa* and a comparison with growth in the field. *Fisheries Bulletin* 79(4), 789-794.
- Brett, J.R, Shelbourn, J.E. & Shoop, C.T. (1969). Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 26, 2363-2394.
- Brett, J.R., 1979. Environmental factors and growth. In: W.S. Hoar, D.J. Randall and J.R. Brett (Editors), *Fish Physiology*, vol. VIII, Bioenergetics and growth, Academic Press, New York, pp. 599-677.
- Conover, D.O. 1992. Seasonality and the scheduling of life history at different latitudes. *J. Fish Biol.* 41 (Suppl. B): 161-178.
- Conover, D.O., and Present, T.M.C. 1990. Countergradient variation in growth rate: compensation for length of the growing season among Atlantic silversides from different latitudes. *Oecologia*, 83: 316-324.
- Conover, D.O., Brown, J.J., and Ehtisham, A. 1997. Countergradient variation in growth of young striped bass (*Morone saxatilis*) from different latitudes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 2401-2409.
- Coutant, C.C., Zachmann, K.L., Cox, D.K. & Pearman, B.L. (1984). Temperature selection by juvenile striped bass in laboratory and field. *Transaction of the American Fisheries Society* 113, 666-671.
- Cuenco, M.L., Stickney, R.R. & Grant, W.E. (1985). Fish bioenergetics and growth in aquaculture ponds: II. Effects of interactions among size, temperature, dissolved oxygen, unionized ammonia and food on growth of individual fish. *Ecological Modelling* 27, 191-206.
- Duston, J. and Saunders, R.L., 1990. The entrainment role of photoperiod on hypohormonal and growth-related aspects of smolting in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Zool.*, 68: 707-715.
- Elliot J.M. & Davison W. (1975) Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. *Oecologia* (Berlin) 19, 195-201.
- Folkvord A. & Otterå H. (1993) Effects of initial size distribution, day length, and feeding frequency on growth, survival, and cannibalism in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Aquaculture* 114, 243-260.
- Fonds M., Cronie R., Vethaak A.D. & Van Der Puly P. (1992) Metabolism, food consumption and growth of plaice (*Pleuronectes platessa*) and flounder (*Platichthys flesus*) in relation to fish size and temperature. *Netherlands Journal of Sea Research* 29(1-3), 127-143.

- Fonds, M. (1979). Laboratory observations on the influence of temperature and salinity on development of the eggs and growth of the larvae of *Solea solea* (Pisces). *Marine Ecology Progress Series* 1, 91-99.
- Foss, A., Imsland, A.K., and Nævdal, G. 1998. Population genetics of Atlantic halibut in the North Atlantic ocean. *J. Fish Biol.* 52: 901-905.
- Gadomski, D.M. & Caddell, S.M. (1991). Effects of temperature on early-life-history stages of California halibut *Paralichthys californicus*. *Fishery Bulletin* 89, 567-576.
- Hallaråker H. (1994) Vekst hos juvenil kveite (*Hippoglossus hippoglossus*) relatert til temperatur, lysperiode og fôringsregime. Cand. Scient. Thesis, Department of Fisheries and Marine Biology, University of Bergen, Norway.
- Hallaråker H., Folkvord A. & Stefansson S.O. (1995) Growth of juvenile halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) related to temperature, day length and feeding regime *Netherlands Journal of Sea Research* 34, 139-147.
- Hoar W.S. (1988) The physiology of smolting salmonids. In: *Fish Physiology* (ed. by W.S. Hoar & D.J. Randall), Vol. XIB, pp. 275-343. Academic Press, New York.
- Hokanson, K.E.F. (1977). Temperature requirements of some percids and adaptation to the seasonal temperature cycle. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34, 1524-1550.
- Imsland A.K., Folkvord A. & Stefansson S.O. (1995) Growth, oxygen consumption and activity of juvenile turbot (*Scophthalmus maximus* L.) reared under different temperatures and photoperiods. *Netherlands Journal of Sea Research* 34, 149-159.
- Imsland A.K., Sunde L.M., Folkvord A. & Stefansson S.O. (1996) The interaction between temperature and size on growth of juvenile turbot (*Scophthalmus maximus* Rafinesque). *Journal of Fish Biology* 49, 926-940.
- Imsland, A.K., Jonassen, T.M., Kadowaki, S., Berntssen, M. & Stefansson, S.O. (2000). Intraspecific differences in physiological efficiency of juvenile Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Journal of the World Aquaculture Society* 31, 285-296.
- Jobling, M., 1994. *Fish Bioenergetics*. Chapman and Hall, London, 309 pp.
- Jonassen, T. M., A. K. Imsland and S. O. Stefansson, 1999. The interaction of temperature and fish size on growth of juvenile halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *J. Fish Biol.* 54, 556-572.
- Jonassen, T. M., A. K. Imsland, S. Kadowaki and S. O. Stefansson, 2000a. Interaction of temperature and photoperiod on growth of Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus* L. *Aquaculture Research* 31, 219-227.
- Jonassen, T. M., A. K. Imsland, R. FitzGerald, S. W. Bonga, E. V. Ham, G. Nævdal M. Ö. Stefansson and S. O. Stefansson, 2000b. Geographic variation in growth and food conversion efficiency of juvenile Atlantic halibut related to latitude. *J. Fish Biol.* 56, 279-294.
- Kråkenes, R., Hansen, T., Stefansson, S.O. and Taranger, G.L., 1991. Continuous light increases growth rate of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) postsmolts in sea cages. *Aquaculture*, 95: 281-287.
- McCauley, R.W. & Huggins, N.W. (1979). Ontogenetic and non-thermal seasonal effects on thermal preferenda of fish. *American Zoologist* 19, 267-271.
- Sigurðsson A. (1956) Contribution to the life history of the halibut at the west of Iceland in recent years (1936-1950). *Meddelelser fra Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser*, Ny Serie 1(16), 1-24.
- Simensen, L., T. M. Jonassen, A. K. Imsland and S. O. Stefansson, 2000. Growth of juvenile halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) under different photoperiods. *Aquaculture* 190, 119-128.

- Solbakken, V.A., Hansen T. and Stefansson S.O., 1994. Effects of photoperiod and temperature on growth and parr-smolt transformation in Atlantic salmon (*Salmo salar*) and subsequent performance in seawater. *Aquaculture*, 121: 13-27.
- Stefansson, S.O., Björnsson, B.Th., Hansen, T., Haux, C., Taranger, G.L. and Saunders, R.L., 1991. Growth, parr-smolt transformation, and changes in growth hormone of Atlantic salmon (*Salmo salar*) reared under different photoperiods. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 2100-2108.
- Stefansson, S.O., Nævdal, G. and Hansen, T., 1989. The influence of three unchanging photoperiods on growth and parr-smolt transformation in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *J. Fish Biol.*, 35: 237-247.
- Sullivan, C.M. & Fisher, K.C. (1953). Seasonal fluctuation in the selected temperature of speckled trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 10, 187-195.
- Woiwode, J.G. and Adelman, I.R., 1991. Effects of temperature, photoperiod, and ration size on growth of hybrid striped bass X white bass. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 120: 217-229.

Med påvekstfasen menes fasen fra kveiten kjøpes fra yngelprodusent og settes ut i anlegg hvor den skal gå frem til slakt. Størrelsen varierer alt etter type anlegg, merder eller kar på land, og hvilke karstørrelser og vannkvaliteter en har tilgjengelig. Per i dag er produksjonen av kveite liten, og det ble slaktet omlag 300 tonn kveite i 1998. At produksjonen er betydelig lavere enn tidligere prognoser, skyldes både det begrensede antall settefisk tilgjengelig, ca. 300.000 i 1998, og dårligere vekst enn ønsket med tilsvarende lengre produksjonstid, og påfølgende usikkerhet knyttet til matfiskproduksjonen. Selv om en har erfaring fra oppdrett av laks, torsk og andre rundfisk, er driften på enkelte områder vesensforskjellig fra kveite. Da kveite er en flatfisk som ligger på bunnen og utnytter areal i en merd eller tank, mens rundfisk utnytter volum, gjør dette at anleggskonstruksjonen, overvåking og drift er litt ulik fra de andre artene.

Naturlig biologi

Atlantisk kveite er den største av flatfiskene, og kan bli nærmere 50 år gammel. Hunnfisken kan bli over 300 kilo, mens hannfisken sjelden blir mer enn 50 kilo, da veksten stagnerer etter at den er blitt kjønnsmoden. De fleste kveitene i naturen blir kjønnsmodne i en alder av 8-10 år. Kveite er utbredt i hele det nordlige Atlanterhavet, fra Biscaya og New York i sør, til Svalbard i nord. Kveite er en rovfisk, og mens liten kveite (< 30 cm) spiser hovedsakelig krepsdyr som reker og krabbe, øker innslaget av fisk som byttedyr, og dominerer som bytte for stor (> 80 cm) kveite (Kohler, 1967). Ungkveite er stasjonær i kystnære områder på dyp fra 20 til 100 m. Etter som den blir kjønnsmoden spres den til større områder og dyp. Dette innebærer at i naturen finner en kveite fra 2-3 °C til 8-9 °C, og under mange ulike fotoperioder, lysintensiteter og lysspektre.

Vekst

I vekstfasen fra fisken settes ut ved 50 - 500 gram og frem til slaktestørrelse på om lag 5

kilo, er det satt som mål å gjennomføre denne på 30 måneder. Utfra de erfaringer vi har i dag, kan dette bare oppnås ved å sette ut fisk på 500 gram. Basert på resultater, kan en foreløpig forvente en vekst (Figur 14.1) hvor umoden kveite i snitt når en størrelse på i overkant av 3 kg etter 3 år (Tuene et al., 1999).

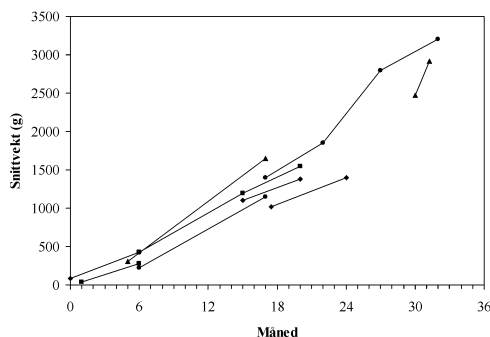


Fig. 14.1: Vekst til ulike grupper av kveite i merd (fra Tuene et al., 1999).

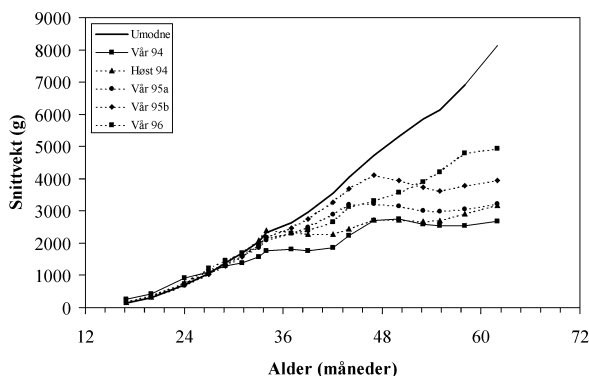
Disse estimatene er bare indikasjoner på veksten, små kortvarige forsøk har vist at veksten kan forbedres betydelig i forhold til det som er vist i figuren, og derfor forventes det at etter som erfaringsgrunnlaget øker, vil denne veksten kunne forbedres betydelig. Det er mange faktorer som kan optimaliseres for å forbedre veksten. Eksempelvis er det indikasjoner på at kontinuerlig tilleggsbelysning fremmer veksten (e.g. Holm et al., 1993), og dette vil trolig indirekte fremme veksten til hannfisk hvis det viser seg at kontinuerlig lys forhindrer tidlig kjønnsmodning. Et systematisk avlsarbeid vil ytterligere forbedre veksten. For nært beslektede arter er det funnet at avl kan forbedre veksten med 10 % i hver generasjon. Dette indikerer det potensialet en har for å optimalisere veksten til kveite. Det er ikke tilgjengelig tilstrekkelig datamateriale for å kunne sette opp presise tabeller over hvor godt en kan forvente at kveite vokser under ulike betingelser. I det følgende fokuseres det på noen av faktorene som påvirker veksten.

Valg av settefisk

I enhver produksjon er det viktig å ha best mulig utgangspunkt, og det må stilles krav til settefisken. Tre viktige kriterier for valg av settefisk er størrelse, utseende og skadefrekvens. Hvor stor settefisken bør være kan det ikke gis noe entydig svar på, da dette vil avhenge av om matfiskanlegget er land- eller merdbasert. Valg av settefisk er nærmere omtalt i kapittel 21.

Tidlig pubertet

I normal drift i et anlegg med god vekst, vil normalt en stor del av hannfisken nå pubertet i en alder av 2-3 år og under 2 kg, dvs. før den når slaktbar størrelse. Tidlig alder ved pubertet er bare et problem for hannfisk. I motsetning til laksefisk medfører ikke kjønnsmodningen en forringet kvalitet, og medfører heller ikke økt dødelighet. Hovedproblemet er at hannkveiten stagnerer i vekst (Figur 14.2), og derfor opptar plass i anleggene uten å produsere (Holm et al., 1996). Kjønnsmodne kveite spiser lite, og av det den spiser brukes mye for å produsere melke. Dette betyr at inntjeningen for modne hannfisk er lav i forhold til umoden fisk.



Figur 14.2: Vekst i 5m kar med middels tetthet for umoden fisk og for hanner som kjønnsmodnet vår 94, høst 94, tidlig vår 95, sen vår 95, eller vår 96 (fra Holm et al., 1996).

Årsaken til at kveite i oppdrett kjønnsmodner flere år tidligere enn i naturen skyldes trolig en langt bedre vekst og fødetilgang som kveite opplever i oppdrett i forhold til i naturen. Kveiten er en flergangsgyter, og ved å øke antall gyttede porsjoner gjennom en sesong, og ved å gyte i mange år, vil sannsynligheten for at noen av avkommet overlever øke. Det er trolig viktig for kveite både å gjennomføre denne gytesesongen, men også å overleve til neste sesong. Dette innebærer at om kveita "forventer" at den både kan gjennomføre denne gytingen, og samtidig ha rimelig høy sannsynlighet for å overleve til neste sesong, vil det svare seg for den å gjennomføre gytingen. I andre marine fisk som torsk og rødspette antas det at størrelsen på lageret av energi, eller tilgangen på energi vil avgjøre om fisken velger å kjønnsmodne førstkommande sesong eller ikke. Dette kan jo indikere at sult i en eller annen kritisk periode ("vindu") vil påvirke kveitens valg av om den vil kjønnsmodne eller ikke. Utsette alder ved pubertet ved sulting har ikke vært prøvd på kveite. Dette fordi sult i seg selv medfører både tap av tilvekst og tap av kroppsvekt, noe som klart er negativt, spesielt for hunnkveite som uansett ikke ville kjønnsmodne. Dessuten, trekker man paralleller til torsk, har det vist seg at selv opp til 9 ukers sult på høsten, eller sult annen hver uke gjennom et helt år ikke påvirket andelen av modne fisk, men bare reduserte veksten. Inntil forsøk skulle gi annet svar, er det derfor ikke å anbefale å benytte sult som metode for å utsette alder ved pubertet hos kveite.

Et annet alternativ er å sortere ut hannfisk før den når puberteten. I så fall er man avhengig av en metode for å skille kjønn, eller for å skille umoden fra modnende fisk raskt og effektivt. Dette bør da skje på høsten før pubertet for å unngå at føret brukes på melke. Kjønnsortering av kveite kan gjøres i hvertfall på to måter, enten ved en visuell bedømmelse av utseende på gattåpningen (Figur 14.3), eller ved å benytte ultralyd (Karlsen et al., 1998).



Umoden hunn



Umoden hann

Figur 14.3: Utseende av urogenitalpapillen og analåpning for umoden hunn og modnende hann. Legg merke til følgende forskjeller: Sett fra siden ligner papillen en planteknopp (liten, kón utstikker), og papillen peker bakover mot analfinnen hos hunnene. Også hos hannene er papillen kón, men enden virker avskåret, slik at den får et mer avstumpet utseende. I tillegg er åpningen orientert normalt (90°C) på kroppen, og selve åpningen er større enn hos hunnene (fra Karlsen et al., 1998).

Undersøkelser har vist at en kan skille hann fra hunnkveite når fisken er under 1 kilo, problemet med begge metodene er at de er tidkrevende, og forutsetter individuelle undersøkelser. For laks er det laget en sorteringsmaskin basert på ultralyd hvor fisken blir automatisk ført over en svinger, og deretter ledet inn i ulike avstengninger alt etter ønske. En tilsvarende prosedyre er ikke gjort for kveite, men i utgangspunktet er det vel så enkelt å kjønnsbestemme kveite som laks, helst enklere. Ved å sammenligne kroppsmorfologi (lengde, vekt, bredde) og forholdene mellom

disse ble det ikke funnet kriterier som kunne brukes for å skille verken kjønn eller modningsstatus (Holm et al., 1993).

Utsette alder ved pubertet ved bruk av kontinuerlig (tilleggs)lys er med stor helt benyttet i produksjonen av laks. Prinsippet med bruk av kontinuerlig lys er å forhindre den naturlige sekvensen av endringene i fysiologi som leder til kjønnsmodning. Som beskrevet i kapittel 16 starter dannelsen av eggemner året før gyting, når daglengden øker. Setter man på kontinuerlig lys om vinteren, fremskynder/eliminerer man våren med dens økende daglengde, og ett av to kan skje. Enten så forhindrer man at disse emnene utvikles, og man stanser modningsprosessen, eller man kan fremskynde utviklingen, og da også modningen. Vanligvis setter man derfor på kontinuerlig lys før vitellogenese igangsettes på sensommer-høst (jfr. kapittel kjønnsmodning). Man forlenger med andre ord sommeren, og prosessene som kan se ut som initieres av minkende daglengde arresteres, og kjønnsmodningen skal i prinsippet utsettes.

I kveiteoppdrett er det gjennomført flere forsøk for å avklare om bruk av kontinuerlig lys kan brukes for å stoppe eller utsette alder ved kjønnsmodning. Resultatene er foreløpig ikke like gode som for laks. Langvarig bruk av kontinuerlig lys i kar (fra fisken er ett år gammel) medførte at hannfiskens modningstidspunkt kom ut av fase, og en kunne finne kjønnsmoden fisk nær hele året (Holm et al., 1996). I flere forsøk med bruk av kontinuerlig tilleggslys både gjennom våren, gjennom høsten og begge deler stanset ikke kjønnsmodningen, men utsatte den med ca. 5 måneder (Holm et al. 1993; Norberg et al., 1999; 2001). Det regimet som hittil har gitt best effekt var bruk av kontinuerlig lys året før forventet modning, for deretter å sette fisken over på naturlig lysrytme fra slutten av desember (Norberg et al., 2001). Disse forsøkene er gjennomført med ”rimelig lave” lysintensiteter, hovedsakelig innendørs. Det pågår forsøk for å

avklare i hvilken grad de lysintensitetene og lysspektrene (fargene) som benyttes er virkningsfulle. Forholdene fra kar til merder er også ulike. I kar er det et ”rent” kontinuerlig lys, mens i merder så må tilleggslyset overstyre den naturlige lysrytmen, og trolig må en benytte langt høyere lysintensiteter enn i kar på land. For å redusere forskjellen mellom dag og natt bør en også dekke til merdene med lysreducerende dekknot.

Flere forsøk har dokumentert en økt vekst med bruk av tilleggslys i forhold til simulert naturlig lys, også på stor fisk (Holm et al., 1993; Tuene et al., 1998; Norberg et al., 1999; Jonassen et al., 2000; Simensen et al., 2000; Norberg et al., 2001). Disse forsøkene har vist at veksten blir forbedret med bruk av tilleggslys. På stor fisk var effekten langt tydeligere for hunnfisk enn for hannfisk. Da kjønnsmodning påvirker veksten, er det mulig at det er kjønnsmodningen som gjør at effekten av kontinuerlig lys på vekst uteble.

Sortering

Velger man å sortere kveite, er det for liten fisk viktig at man beholder fisk med lik vekst, slik at behovet for senere sorteringer avtar. Kveiten vokser meget ulikt, og spesielt i de tidligste fasene vil spredningen i størrelse øke. Størrelsen på føret er hele tiden begrenset av den minste fisken, og såfremt man ikke fører med flere pelletstørrelser samtidig, må man sortere fisken. Dog skal det nevnes at i et forsøk med 2,5 kg kveite vokste den best (0,32 %/dag ved 12,2 °C) når den ble tilbudt flere pelletstørrelser samtidig (Helland et al., 1997). Ved utslaktning er det en fordel å ha fisken sortert i ulike størrelsesgrupper, da dette gjør at man med liten innsats kan levere fisk av ønsket størrelse. For stor kveite vil den minste og sentvoksende sorteringen stort sett omfatte kjønnsmodne hanner. I hvilken grad sortering har betydning for vekst, aggressivitet og overlevelse er ikke avklart. Ofte antar man at fisk

med lik størrelse trives best i lag, med mindre konflikter fisken imellom, men dette trenger ikke være tilfelle. Både i forsøk og hos oppdrettere ga ikke sortering etter størrelse forbedret vekst (Stefansson et al., 2000), eller mindre andel av fisk med bitt og øyenskader, men overlevelsen til de minste fiskene (< 20 gram) var høyere i grupper uten stor fisk til stede (pers. obs.). I forsøk er det vist at hovedtyngden av aggressiv atferd rettet mot annen fisk forekom i forbindelse med føring, spesielt i starten av føringen, samt at antall angrep på annen fisk synker kraftig med størrelse på fisken (Greaves & Tuene, 2001). Det kan virke som kveiten blir urolig hvis det er fisk som svømmer i overflaten, og det kan lønne seg å sortere ut slik fisk. Setter man dem over i andre kar, kan de endre atferd.

Temperatur

Fiskeartene i de nordlige farvannene har dårligere vekst om vinteren, og best vekst sommer og høst. Årsaken til disse sesongmessige svingningene skyldes flere forhold, slik som daglengde, temperatur og byttedyrtilgjengelighet. Veksten er avhengig av en rekke forhold, både de som påvirker fiskens fysiologiske prosesser (temperatur, ernæring, fordøyelse, appetitt, metabolisme, årstid), og de som påvirker fiskens trivsel (bunnareal, bunnsubstrat, lysforhold, sosiale interaksjoner). Måler en vekst som prosent vektøkning (SGR), øker denne mot en optimal temperatur hvor summen av faktorer som føroptak, fordøyelse, metabolisme, appetitt gir en best mulig vekst. Denne optimale temperaturen endres med fiskestørrelsen, og den påvirkes av andre forhold som daglengde. Fra slutten av november til midten av mai vokste kveite som i utgangspunktet var 8 gram til 150 gram ved 13°C, 50 og 100 gram mer enn de som gikk på 10 og 7°C, henholdsvis. Vekstraten ved 13°C var 2,1 %/dag. For større fisk, utgangsstørrelse 140 g, var resultatene ikke så entydige, men fra mai

til desember vokste fisken best ved 9°C (til 502 g). Dette tilsvarer en vekstrate på 0,6 %/dag (Björnsson, 1993). Optimal temperatur for vekst til kveite synker med økende fiskestørrelse (Hallaråker et al., 1995; Kvalsund, 1995; Björnsson & Tryggvadottir, 1996). Det er også en økende temperaturløselighet med økende fiskestørrelse, slik at veksten til stor fisk ikke er like influert av temperaturen som for liten fisk. Det er for tidlig å si hva som er optimal temperatur, da den vekstfremmende effekten av kontinuerlig lys var sterkere ved 6 enn ved 12°C på liten (< 100 g) kveite (Jonassen et al., 2000). Uansett viser data at liten fisk (< 100 g) vokste best på temperaturer over 12°C, mens større fisk bør ha lavere temperaturer (10-12°C). Stor matfisk bør ha enda litt lavere temperatur. Ved temperaturer under 5°C stagnerer fisk av alle størrelser mer eller mindre i vekst.

Toleransen for temperatur varierer med fiskestørrelsen. Liten kveite tåler dårligere lave temperaturer (< 5°C) enn større kveite, og utsett ved slike temperaturer kan medføre forhøyet dødelighet. I et vekstforsøk med villfanget kveite døde all fisken når temperaturen krøp ned under 1°C (Haug et al., 1989). Tilsvarende opplevde en på vestlandet stor dødelighet når temperaturen holdt seg over 19°C i en 3 ukers periode. I andre tilfeller med nesten like høye temperaturer døde ingen stor kveite. Nå skal en også være oppmerksom på at temperaturer påvirker sykdomsforløp, og det er oppdrettere som søker å holde temperaturen rundt 10°C også på liten fisk for å unngå sykdomsutbrudd.

Endring i temperatur fra 7,5°C opp eller ned med 3°C ga bare en kortvarig effekt ved nedsatt appetitt, appetitten var ikke ulik kontrollgrupper på respektive temperaturer 2 døgn etter temperatursjokket (Holm et al., 1993). Dette indikerer at hurtige endringer i temperatur ikke har langvarig virkning, men viser også at en bør unngå slike endringer. Det ble ikke

undersøkt om denne appetittendringen også ville vært der om fisken hadde opplevd slike temperaturendringer ofte. Men er det tilfelle, betyr dette at bunnen/hyllene i merdene må være under overflatelaget, hvor endringer i temperatur oftest er mer markante enn dypere nede.

Tetthet og karstørrelse

Kveite ser ut til å foretrekke tettheter som tilsvarer mellom 100 og 200 % dekning av effektivt bunnareal. For 2 kg kveite vil dette si mellom 25 - 50 kg/m², mens for 10 kg kveite ligger mellom 50 - 100 kg/m² (Björnsson, 1994). For yngel og småkveite anbefales ikke en dekningsgrad utover 100 % (Kvalsund, 1995). Resultater så langt tilsier at tettheter over 200 % i merder reduserer veksten også i merder (Tuene et al., 1999). Både tetthet og størrelse på oppdrettskar påvirker veksten. Erfaringene tilsier at jo større jo bedre. I sammenlignende vekstforsøk vokste fisk bedre i 5 meters kar enn i 3 meters kar, selv om tettheten i karene var lik (Holm et al., 1996).

Arv

Avlsarbeidet med kveite har startet. Hunnfisk blir ikke moden før ved 6-8 års alderen, og det vil derfor enda ta mange år før en har avklart arvbarheten av mål som økt vekst, redusert andel av, eller utsatt modning av hannfisk. Stamfisken består stort sett av villfanget kveite, men andelen av egenprodusert kveite øker etterhvert. Et av problemene med avlsarbeidet har naturlig nok vært den varierende yngelproduksjonen, med lave og usikre overlevelseshverdi, uten at man alltid kjenner årsaken til dette. Ofte skyldes derfor effekten man observerer (vekst, dødelighet) kareffekter, og ikke arv. Nyere molekylærbiologiske metoder blir i større grad benyttet for å kunne finne igjen familiene i sammenslått materiale, slik at kareffekten skal kunne minimeres.

Referanser

- Björnsson, B. & Tryggvadóttir S.V. 1996. Effects of size on optimal temperature for growth and growth efficiency of immature Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Aquaculture*, 142: 33-42.
- Björnsson, B. 1993. Optimal temperature of immature halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.): Effects of size. *ICES C.M.*, F:37: 16 pp.
- Björnsson, B. 1994. Effects of stocking density on growth rate of halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) reared in large circular tanks for three years. *Aquaculture*, 123: 259-270.
- Greaves, K. & Tuene, S. 2001. The form and context of aggressive behaviour in farmed Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Aquaculture*, 193: 139-147.
- Hallaråker, H., Folkvord, A. & Stefansson, S.O. 1995. Growth of juvenile halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) related to temperature, day length and feeding regime. *Netherlands Journal of Sea Research*, 34: 139-147.
- Haug, T., Kjorsvik, E. & Huse, I. 1989. Vekst hos kveite i frihet og fangenskap. *Norsk Fiskeoppdrett*, 1: 26-28.
- Helland, S.J., Grisdale-Helland, B. & Berge, G.M. 1997. Feed intake and growth of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) fed combinations of pellet sizes. *Aquaculture*, 156: 1-8.
- Holm, J.C., Hennø, J.S., Karlsen, Ø., Skiftesvik, A.B. & Huse, I.J. 1993. Matfiskoppdrett av kveite. Faglig sluttrapport til oppdragsgiver Stolt Sea Farm fra delaktiviteter utført i regi av Havforskningsinstituttet, Austevoll havbruksstasjon, 21 s.
- Holm, J.C., Karlsen, Ø. & Norberg, B. 1996. Vekst og kjønnsmodning hos kveite og torsk. Sluttrapport til Norges forskningsråd, prosjekt 104835/110 og 107225/100, 27 s.
- Jonassen, T. M., Imsland, A.K. & Stefansson, S.O. 1999. The interaction of temperature and fish size on growth of juvenile halibut. *Journal of Fish Biology*, 54: 556-572.
- Jonassen, T. M., Imsland, A.K., Kadowaki, S. & Stefansson, S.O. 2000. Interaction of temperature and photoperiod on growth of Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus* L. *Aquaculture Research* 31: 219-227
- Karlsen, Ø., Tuene, S.A. & Norberg, B. 1998. Kjønnbestemmelse av kveite. Sluttrapport til Norges forskningsråd, prosjektnr. 115 686/122, 8 s.
- Kohler, A.C. 1967. Size at maturity, spawning season and food of Atlantic halibut. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 24: 53-66.
- Kvalsund, R. 1995. Vekst, tetthet og kjønnsmodning av oppdrettskveite. In: Pittman, K., Kjørrefjord, A.G., Berg, L. & Engelsen, R. (Eds.), *Kveite - fra forskning til næring*. s. 53-60.
- Norberg, B., Karlsen, Ø., Weltzien, F.A. & Holm, J.C. 1999. Lysstyrt kjønnsmodning hos kveite. Sluttrapport til Norges forskningsråd, prosjektnr. 110992/110, 10 s.
- Norberg, B., Weltzien, F.A., Karlsen, Ø. & Holm, J.C. 2001. Effects of photoperiod on sexual maturation and somatic growth in male Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Comparative Biochemistry and Physiology B*, 129: 357-365.
- Simensen, L.M., Jonassen, T.M., Imsland, A.K. & Stefansson, S.O. 2000. Photoperiod regulation of growth of juvenile Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Aquaculture*, 190: 119-128.
- Stefansson, M.O., Imsland, A.K., Jenssen, M.D., Jonassen, T.M., Stefansson, S.O. & Fitzgerald, R. 2000. The effect of different initial size distributions on the growth of Atlantic halibut. *Journal of Fish Biology*, 56: 826-836.

Saltreken *Artemia* sp. er den levendefôr-organismen som er mest brukt i forbindelse med intensiv produksjon av kveiteyngel. Fra en praktisk synsvinkel er *Artemia* en nærmest ideell fôrorganisme. Det er imidlertid vist at *Artemias* ernæringsmessige sammensetning ikke er optimal for marine fiskelarver, og da særlig larver av kaldtvannsfisk, som kveite. Det er vist at ekstrakt-skudd av vitaminer under anrikning av *Artemia* kan gi bedre vekst hos kveitelarver. *Artemia* er størrelsesmessig bra tilpasset kveitelarver fra startfôring, men larvenes fôrbehov vokser eksponentielt (figur 15.3), slik at man på slutten av startfôringsstadiet må fôre ut mer enn 3000 *Artemia* per larve per dag for å dekke larvenes energibehov. Når kveiten går over til formulert fôr, vil krav til forholdet mellom makronæringsstoff endre seg med fiskens størrelse. For yngel på 0,5 g, ser det ut til at det er en øvre grense på 5 % karbohydrat og 25 % lipid i diettens tørrstoff, og at proteinbehovet er minst 63 %. For større fisk (inntil 250 g) er proteinbehovet estimert til å være 51 % av diettens tørrstoffsammensetning. Etter hvert som kveiten oppnår matfiskstørrelse, vil man kunne oppnå en såkalt proteinsparende effekt ved å tilsette mer fett i fôret. Fôrsammensetning til stor kveite er enda ikke optimalisert, men sett fra en sjømat synsvinkel med fokus på smak, kan det anbefales at kveiten fôres med økende fett/protein-forhold ved økende fiskestørrelse. Fôrets fysiske egenskaper er også viktig for å oppnå god respons fra fisken. Måten kveiten blir tilbudt fôr-partiklene på, kan ha mye å si for tilveksten og for å unngå øyeskader. Optimaltemperaturen (10 – 13 °C) med hensyn til utnyttelse av fôret er lavest for stor kveite.

Fôr og fôring av liten kveite

Artemia som startfôr

Saltreken *Artemia* sp. er den levendefôr-organismen som er mest brukt i forbindelse med intensiv produksjon av kveiteyngel. *Artemia*

brukes også som tilleggsfôr til larver produsert ved hjelp av semi-intensive metoder, der copepoder er den viktigste gruppen av fôrorganismer. Selv om larver fra startfôringsstadiet ennå ikke er blitt funnet i naturen, antar man at copepoder er kveitelarvens viktigste naturlige byttedyr.

Artemia lever i saltsjøer. I disse sjøene vil perioder med sterk fordampning føre til økt saltholdighet. *Artemia* overlever ved å danne cyster som kan klekke når forholdene igjen blir mer fordelaktige. *Artemia* cyster høstes fra verdens saltsjøer og er kommersielt tilgjengelig som fôr til akvatiske organismer. I intensiv produksjon av kveiteyngel, brukes *Artemia* som fôr til larver fra startfôring til larvene kan tilvennes formulert fôr et stykke ut i metamorfosen. *Artemia* klekkes i laboratoriet, anrikes med fett av marin opprinnelse og fôres ut til larvene.

Fra en praktisk synsvinkel er *Artemia* en nærmest ideell fôrorganisme. Det er imidlertid vist at *Artemias* ernæringsmessige sammensetning ikke er optimal for marine fiskelarver, og da særlig larver av kaldtvannsfisk, som kveite. Det har særlig vært fokusert på fettsyre-sammensetningen; *Artemia* mangler de langkjedete omega-3 fettsyrene, DHA (22:6n-3) og delvis EPA (20:5n-3). Forskning rettet mot å finne behovet for ulike næringsstoff hos en organisme vil ofte basere seg på fôringsforsøk med graderte mengder av det aktuelle næringsstoffet i fôret. Mulighetene for å manipulere den ernæringsmessige sammensetningen av levendefôr er svært begrenset, og ernæringsbehov hos kveitelarver er derfor lite undersøkt. En alternativ strategi er å bruke ernærings-sammensetningen hos copepoder og ernæringsbehov hos større fisk som referanse. I de senere år er det vist at sammensetningen av *Artemia* skiller seg fra copepoder på en rekke områder (tabell 15.1), der i alle fall noen kan ha konsekvenser for vekst og utvikling av kveitelarvene.

Næringsstoff	Artemia	Copepoder	NRC*
Protein (% av tørrvekt)	33-41	55-58	32-38
Frie aminosyrer (% av prot)	10	20	
Ess AA (% av FAA)	10-20	45	
Fett (% av tørrvekt)	24-32	9-10	
Polart fett (% av fett)	36	66**	
Nøytralt fett (% av fett)	63	35**	
DHA (% av fettsyrer)	11-12	38-45	0,5-2% n-3
Vitaminer (mg/g tørrvekt)			
Tiamin	6-12	13-20	0,5-1
Folinsyre	6-10	3-5	1-1,5
Pantotensyre	60-180	20-40	10-30
Niacin	180-250	100-150	10-28
Pyridoxin	2-13	2-6	3-6
Cobalamin	2-5	1-2	0,01
Biotin	2-5	0,6-0,9	0,15-1
Riboflavin	30-60	14-27	4-9
Vitamin C	400-500	600-1000	25-50
Vitamin E	100-800	50-200	50-100

Tabell 15.1 Næringsinnhold i Artemia sammenlignet med naturlig plankton (hovedsakelig copepoder). Artemia var anrikt med DHA Selco i 24 timer. Rotatoriene var dyrket på gjær og DHA Selco eller Super Selco. Copepodene var høstet fra poll.

*National Research Council (1993) Nutrient requirements of fish, National Academic Press, Washington D.C. (gjelder generelt for alle fiskestørrelser) **Unge individer.

Referanser: Evjemo & Olsen, Aquaculture Trondheim '97; McEvoy et al. (1998) Aquaculture 163, 237-250; Rønnestad et al., (1995) Statusrapport NFR-prosjekt "Helårlig storskalaproduksjon av kveiteyngel", Helland, C. Scient thesis, UoB 1995. Fyhn et al., (1995) Fish Farming technology.

Et viktig karakteristika for fôr er forholdet mellom protein- og energiinnhold. Siden fett inneholder omtrent dobbelt så mye energi per vektighet som protein og karbohydrat, vil fettinnholdet i stor grad bestemme fôret's energiinnhold. I Artemia anrikt med marint fett vil fettinnholdet øke på bekostning av proteininnholdet. Tabell 15.1 viser at Artemia anrikt med en kommersiell emulsjon inneholdt vesentlig mindre protein og mer fett enn copepoder (yngre stadier). Proteinnivå lå dessuten på nivå med minimumsbehovet i større fisk. Man regner vanligvis at små og hurtigvoksene organismer, som larver, har et høyt proteinbehov. For lakseyngel regner man at protein bør utgjøre ca 60% av tørrstoffet i dietten, og man kan anta at Artemia ligger noe lavt i protein i forhold hva som er optimalt for kveitelarver. Det er dessu-

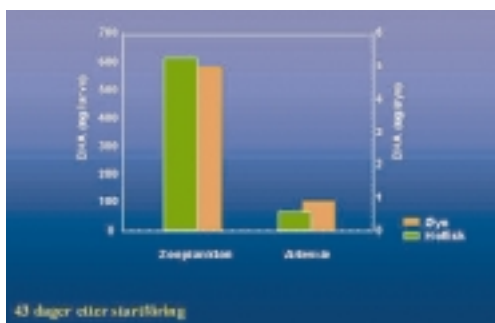
ten viktig at fôrproteinene har en riktig aminosyresammensetning, og Artemia skiller seg også på dette området noe fra copepoder.

I tillegg til aminosyresammensetning og mengde av proteinene, er også formen proteinene i av betydning for vekst og utvikling av larvene. Kveitelarver har, i likhet med andre marine fiskelarver, begrenset evne til å fordøye intakt protein. Copepoder bruker frie aminosyrer (FAA) i osmoreguleringen. Ca 20% av aminosyrene vil foreligge som FAA i copepoder, mens tilsvarende for Artemia er ca 10%. I tillegg inneholder levende byttedyr fordøyelsesenzymene som bidrar til fordøyelsen av byttedyrene i larven's tarm. Protein fra levende fôrorganismer er derfor stort sett bedre tilgjengelig for larvene enn protein fra formulerte fôr.

Når det gjelder sammensetning av fettene i

fôr til marine larver, er det to forhold som har vært fokusert, nemlig fettsyresammensetningen og forholdet mellom polart og nøytralt fett. Det er særlig mangelen på DHA i levende fôrorganismer brukt i akvakultur som har ført til den store interessen for fettsyrer. DHA finnes så godt som ikke i uanrikt Artemia, i Artemia anrikt med kommersielle emulsjoner kan DHA øke til mellom 5 og 15 % av fettsyrene, mens man i copepoder finner vesentlig høyere innhold (ca 40% i tabell 15-1). Behovet for DHA i er spesielt høyt hos marine fiskelarver, inkludert kveitelarver. Dette har bl.a. sammenheng med at utvikling av øyne og nervesystem hos larvene krever store mengder DHA, som er en viktig bestanddel i nervecellemembraner og myelinskjeder.

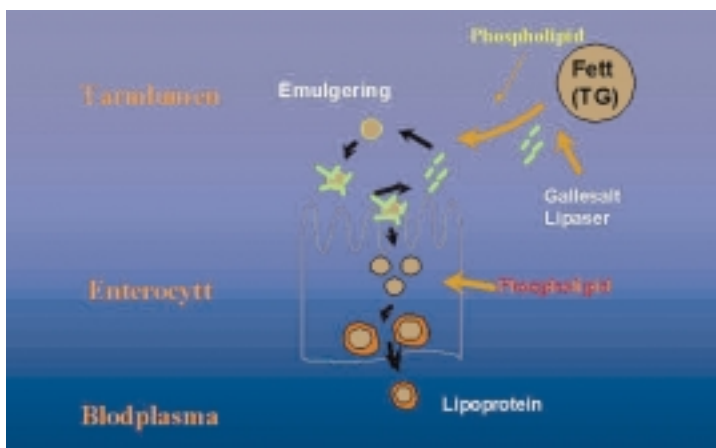
Figur 15-1.a viser at innholdet av DHA i hel kropp og øyne hos kveiteyngel fôret med anrikt Artemia er vesentlig lavere enn i larver fôret med copepoder (McEvoy et al., 1998). I et annet studie (Shields et al., 1999, Fig. 15-1.b) ble det vist øyne fra kveitelarver som ble fôret med Artemia hadde færre staver i forhold til tapper enn kveitelarver som ble fôret med copepoder. Dette viser at ernæring kan påvirke larvenes syn, og det er nærliggende å tro at DHA innholdet i fôrorganismene kan ha hatt betydning for denne effekten.



Figur 15-1 Kveitelarver fôret med Artemia og zooplankton. a) Innhold av DHA i hel kropp og øye (McEvoy et al., 1998) b) Forholdet mellom tapper og staver i larvenes retina (Shields et al., 1999).

Anrikingsemulsjoner for Artemia er i hovedsak basert på fiskeoljer som stor sett består av triacylglycerol (TAG) og emulgatorer, den største komponenten i nøytralt fett. TAG

er bygget opp av tre fettsyrer forestret (bundet sammen) med glyserol. Det er fullstendig upolart (ikke blandbart med vann) og benyttes som lagringsfett hos dyr. Biologiske membraner er bygget opp av polart fett som har en fettløselig og en vannløselig "ende", og som lar seg emulgere i vann. Det viser seg at marine fiskelarver som tilføres hoveddelen av fettene som nøytralt fett får problemer med fettabsorpsjon og akkumulerer store mengder fett i tarmcellene. Tilsetning av polart fett i fôret har en gunstig effekt, både på fettabsorpsjonen og på vekst hos larvene (figur 15-2).



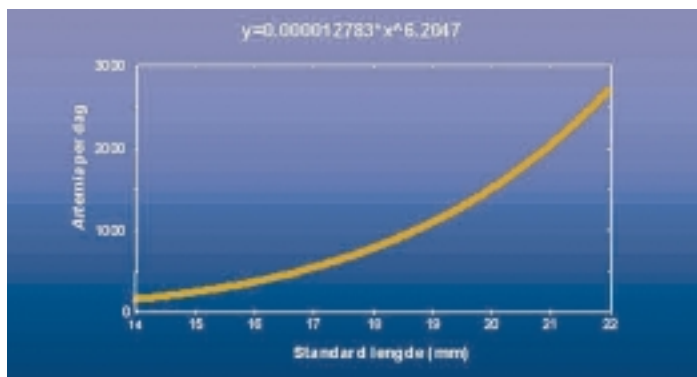
Figur 15-2 a) Absorpsjon av fett. b) Vekst hos kveiteyngel fôret med ulike nivå av polart lipid.

Det er vist at ekstratilskudd av vitaminer under anrikning av Artemia kan gi bedre vekst hos kveitelarver. Siden man i dette forsøket benyttet seg av en multivitaminblanding, er det vanskelig å si hvilke(t) vitaminer som eventuelt er for lave i Artemia. Bruker man copepoder som referanse (tabell 15-1), er det imidlertid to vitaminer som peker seg ut som lave i Artemia; pyridoxin og thiamin.

Uanrikt Artemia ser altså ut til å ha en rekke begrensninger som fôr til kveitelarver. Noen av disse manglene kan rettes helt eller delvis ved å anrike med marint fett, vitaminer og utvalgte aminosyrer. Man skal da være oppmerksom på at anrikede næringsstoffer kan forsvinne med tiden, når Artemia oppholder seg i larvekaret uten tilgang på næring. Dette er særlig aktuelt for DHA. Det er derfor viktig å tilpasse utfôringsmengde til antall larver som skal fôres, slik at Artemia ikke

får en for lang oppholdstid i karet.

Videre er *Artemia* størrelsesmessig bra tilpasset kveitelarver fra startfôring, men larvenes fôrbehov vokser eksponensielt (figur 15-3), slik at man på slutten av startfôringsstadiet må føre ut mer enn 3000 *Artemia* per larve per dag for å dekke larvenes energibehov (Van der Meeren 1995). Dette får konsekvenser for dekning av larvenes energibehov og det blir vanskelig å opprettholde et godt miljø i karene. Blant annet derfor er det svært aktuelt å utvikle formulert fôr som kan brukes relativt tidlig på larvestadiet.



Figur 15.3 Konsum versus størrelse (van der Meeren et al., 1995).

Fôring basert på formulert fôr

Også for kveite som tilbys formulert fôr er vår kunnskap mangelfull vedrørende fiskens krav til ernæring og optimal fôrsammensetning. Mange eksterne faktorer spiller inn, eksempelvis fiskes-tørrelse og temperatur, på både næringsopptak og muskelvekst. Ellers er forholdet mellom fett, protein og karbohydrat i dietten av stor betydning for maksimal vekst. Systematiske studier av makro-næringsstoffenes betydning for tilvekst og fôrfaktor startet på begynnelsen av 1990-tallet (Hjertnes og Opstvedt 1990, Berge og Storebakken 1991, Hjertnes m.flere 1991). Etter hvert opparbeidet man erfaring med fôr og fôringsrutiner.

For yngel på 0,5 g, ser det ut til at det er en øvre grense på 5 % karbohydrat og 25 % lipid i diettenes tørrstoff, og at proteinbehovet er minst 63 % (Hamre m.fl. 2003). For større fisk (inntil 250 g) er proteinbehovet estimert til å være 51 % av diettenes tørrstoffsammensetning (Helland og Grisdale-Helland 1998). Rosenlund (1996)

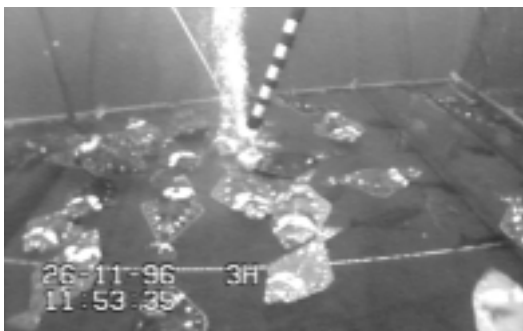
viste at variasjon i protein / energi – forholdet mellom 20,5 – 23,1 g/MJ i fôr til 100 g kveite ikke hadde effekter på tilvekst. En ytterligere økning i dette protein / energi – forholdet til 25,0 g/MJ (ved 51 % protein og 18 % fett), resulterte i lavere tilvekst og økt fôrfaktor. For stor marin fisk er det vanlig å tilby 5-10 % karbohydrat i dietten, men sikre verdier finnes enda ikke for kveite, og må stå i forhold til fettforbrenningen. Man må optimalisere kombinasjonen av både fett, protein og karbohydrat samtidig og sammen med fôrets fysiske egenskaper. Denne optimaliseringen vil være forskjellig og være avhengig av om man ønsker å optimalisere for fôrets fysiske egenskaper, smakelighet og inntak, fordøyelse, vekst, fettdeponering eller pris.

Kveiten blir feitere etterhvert som den vokser til relevant slaktestørrelse, og dette reflekteres i utnyttelsen av fett i dietten. Men kveitas behov for fett og protein er relatert til vanntemperaturen. Optimumstemperaturen for tilvekst hos kveite har vist seg å ligge rundt 10-13 °C (Björnsson og Tryggvadóttir 1996, Hallaráker m.flere 1995), men minsker med økende fiskes-tørrelse. Björnsson og Tryggvadóttir (1996) foreslo en optimal temperatur for maksimal tilvekst på 13 °C for 26 g fisk, 11,4 °C for 280 g fisk og 9,7 °C for 3,4 kg fisk. Ved økende temperaturer opp mot optimaltemperatur, vil kveiten bedre kunne utnytte høyere andeler av fett i fôret.

Kveitens appetitt påvirkes av fôrets utseende, synkeevne, bevegelse, lukt og smak. Kveiten har en større munnåpning enn laks og kan svelge større partikler. Pelletstørrelse har imidlertid mest betydning for liten fisk, der 8-9 mm blir for stor for liten kveite < 55 g (Nortvedt og Tuene 1995). Det er registrert en svak positiv effekt på fettdeponering i filet ved å øke pelletstørrelse på myk-fôr fra 12 til 27 mm for kveite > 1.4 kg (Nortvedt og Tuene 1998). Det er vanlig å føre med pellets, hel fisk eller avskjær av lodde, makrell og sild. God respons blir oppnådd med hel fisk eller avskjær (Björnsson m.flere 1992), men dette gir ikke tilstrekkelig med vitaminer. Kveiten blir dessuten kresen, og det blir således vanskelig å få respons på eksempelvis pellet etterpå. Men når kveita først er tilvendt pellet, spiser den dette uten videre. Fôrets smakelighet er ikke tilstrekkelig undersøkt til å danne grunnlag for anbefalinger, men i en

undersøkelse ved Austevoll Havbruksstasjon og NIFES (Nortvedt, Holm, Sandnes og Tuene, upubl. data) ble det funnet at en systematisk diettveksling (3 mnd. sildeavskjærsfôr, 3 mnd. sildefôr og 3 mnd. hestemakrellfôr) over ni måneder ikke gav tilvekstgevinst i forhold til kveite som fikk et kontinuerlig fôringsregime.

Kveite foretrekker fôr som er i bevegelse. Derfor vil synkehastigheten til fôret bety mye. Ekstrudert fôr (kommersielt tørrfôr) har en tendens til å synke for fort til bunnen, hvor det blir liggende i ro før det forsvinner ut i avløp. Mykfôr har som regel mindre egenvekt, og holder seg i vannsøylen over en lengre periode. Dette ser ut til å vekke "jaktinstinktet" hos kveita: responsen er større, og fôrøppetaket øker. Da kveiten ikke har svømmeblære, vil det være energikrevende for den å svømme over lengre avstander for å finne mat. Ved lav fisketetthet vil den derfor gjerne ta fôret ved bunn, men ved økende fisketetthet vil den søke oppover for å sikre seg fôr, som ellers vil forsvinne på bunnen mellom andre individer (Kvalsund 1995). Man har også hatt suksess ved å introdusere flytefôr fra bunnen av merder (Nortvedt, Haugen, Holm, Sandnes og Tuene, upublisert). Da fôret ble introdusert gjennom en vannslange ved bunn, viste kveiten som lå rolig på notbunnen, umiddelbar respons og fulgte eventuelt fôret oppover i vannsøylen (Figur 15.4). Overskuddsfôr som fløt i vannflaten kunne samles inn og eventuelt reintrodueres. Dette gav intet forspill til omkringliggende vannmasser.



Figur 15.4. Fôring av kveite i merd med flytefôr i vannstrøm gjennom nedsenket rør. a) fôr fôring, b) spiseaktivitet.

Mykfôr har vært under utvikling de siste årene, og ved NIFES i Bergen kan man skreddersy forsøksfôr med hensyn på næringsinnhold, synkeegen-

skaper og pelletstørrelse. Ved Austevoll havbruksstasjon har en tatt i bruk 45 mm pellets som stamfiskfôr, og responsen fra kveita har hittil sett bra ut. Over et bredt størrelsespekter fra liten til stor kveite ser det ut til at den individuelle appetitten er svært varierende (Tuene og Nortvedt 1995, Bøgevik 2003). Man kan derfor sannsynligvis oppnå en produksjonsgevinst ved å optimalisere fôringsrutinene.

Håndfôring er mest brukt som metode ved utfôring. Det er selvfølgelig ønskelig å automatisere dette, men det har vist seg vanskelig på basis av tidsstyrt fôring, siden appetitten hos kveite svinger i større grad enn hos laks. Hos Stolt Sea farm, Norge A/S, Sunnmøre, har en prøvd ut forskjellige typer fôrautoma-ter. En har her kun brukt tidsstyrte typer, og det har blitt prøvd ut alt fra 1-3 fôringer per dag, til nesten kontinuerlig utfôring (hyppige men små porsjoner). Dette har fungert bra, men gir foreløpig ikke god nok vekst (Kvalsund, pers. komm.). En har her i stor grad gått tilbake til håndfôring, i påvente av at automatisk utfôring kommer nærmere optima-lisering. Ved Austevoll havbruksstasjon har en prøvd appetittstyrt fôring, der ekkolodd har overvåket kveitas respons ved begynnelsen av fôring (som er tidsstyrt). Hvis responsen er god, så fortsetter utfôringen til en nedre terskelverdi for antall kveite i aktivitet er nådd. Ved sjelden fôring vil de største individene kunne angripe de minste individene under utfôring, med påfølgende fysiske øyeskader og tap av både synet og ytterligere vekst hos de minste fiskene i en gruppe. Høyreblindhet (det mest utstående øyet) er derfor vanligst forekommende (Nortvedt og Tuene 1995).

Det er registrert en viss interesse for opp-drett av kveite i åpent merdssystem. Her vil kveiten bli utsatt for sesongvarisjoner i vann-temperatur. Dette vil ha innvirkning på omdannelsen av fôr til vekst. Det vil derfor være nødvendig med utvidet kunnskap om kveitens krav til førsammensetning ved for-skjellige temperaturer, ved bruk av alternative fôr-kilder og for forskjellige fiskestørrelser. Det er også viktig at en får klarlagt sammen-hengen mellom ernæring og produktkvalitet hos kveite.

Referanser

- Berge, G. M. and Storebakken, T. 1991. Effect of dietary fat level on weight gain, digestibility, and fillet composition of Atlantic halibut. *Aquaculture*, 99: 331-338.
- Björnsson, B., Sigurthorsson, G., Hemre, G.- I. and Lie, Ø., 1992. Growth rate and feed conversion factor of young halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) fed six different diets. *Fiskeridir. Skr. Ser. Ernæring*, 5: 25-35.
- Björnsson, B. and Tryggvadóttir, S.V., 1996. Effects of size on optimal temperature for growth and growth efficiency of immature Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Aquaculture*, 142: 33-42.
- Bøgevik, A.S., 2003. Effekter av energi og fetttsyresammensetning i stamfiskdietter på eggkvalitet hos atlantisk kveite (*Hippoglossus hippoglossus*). Cand.scient.-oppgave ved NIFES og Institutt for fiskeri- og marinbiologi, UiB, 104 sider.
- Evjemo & Olsen, *Aquaculture Trondheim '97*.
- Fyhn et al., 1995. *Fish Farming technology*.
- Hallaråker, H., Folkvord, A. & Stefansson, S.O., 1995. Growth of juvenile halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) related to temperature, day length and feeding regime. *Netherlands Journal of Sea Research*, 34: 139-147.
- Hamre, K., Øfsti, A., Næss, T., Nortvedt, R., and Holm, J.C., 2003. Macronutrient composition of formulated diets for Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) juveniles. *Aquaculture*, 227: 233-244.
- Helland, S. 1995. C. Scient-oppgave, UiB.
- Helland, S.J. and Grisdale-Helland, B., 1998. Growth, feed utilization and body composition of juvenile Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) fed diets differing in the ratio between macronutrients. *Aquaculture*, 166: 49-56.
- Hjertnes, T. and Opstvedt, J., 1990. Effects of dietary protein levels on growth in juvenile halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). In: M. Takeda and T. Watanabe (eds.). *The Current Status Of Fish Nutrition In Aquaculture. Proceedings of the third international symposium on feeding and nutrition in fish. August 28 - September 1, 1989, Toba, Japan.* pp. 189-193.
- Hjertnes, T., Gulbrandsen, K.E., Johnsen, F., Opstvedt, J., 1991. Effect of dietary protein, carbohydrate, and fat levels in dry feed for juvenile halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). In: S. J. Kaushic & P. Luquet (eds.) *Fish nutrition in practise*, France. INRA, pp. 493-496.
- Kvalsund, R., 1995. Vekst, tetthet og kjønnsmodning av oppdrettskveite. I: Pittman, K.; Kjørrefjord, A.G.; Berg, L. og Engelsen, R. (red.). *Kveite - Fra forskning til næring*. Kystnæringen, Bergen, s. 53-60.
- McEvoy et al. (1998) *Aquaculture* 163, 237-250.
- National Research Council, 1993. *Nutrient requirements of fish*, National Academic Press, Washington D.C, USA, 114 p.
- Nortvedt, R. and Tuene, S., 1995. Multivariate evaluation of feed for Atlantic halibut. *Chemom. & Intell. Lab. Syst.*, 29: 271-282.
- Nortvedt, R. and Tuene, S., 1998. Body composition and sensory assessment of three weight groups of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) fed three pellet sizes and three dietary fat levels. *Aquaculture*, 161: 295-313
- Rosenlund, G., 1996. Manufactured feeds for flatfish. *Fish Farmer*, September – October, p. 31.
- Rønnestad, I. et al., 1995. Statusrapport for NFR-prosjektet Helårlig storskalaproduksjon av kveiteyngel.
- Tuene, S. and Nortvedt, R., 1995. Feed intake, growth and feed conversion efficiency of individual Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) fed a commercial fish feed. *Aquaculture Nutrition*, 1: 27-35.

Kveite er en porsjonsgyter som kan gyte inntil et par millioner egg fordelt på 10-15 porsjoner. Hannkveite blir kjønnsmoden ved vesentlig lavere alder og størrelse enn hunnkveite. Dette kan være et problem i oppdrett, siden kjønnsmodning innebærer at mye energi blir investert i vekst og modning av gonadene og kroppsveksten dermed stopper opp. Forståelse av hvordan kjønnsmodning og gyting blir regulert er nødvendig for at disse prosessene skal kunne kontrolleres. Hormonelt blir kjønnsmodningen styrt via hjerne-hypofyse-gonadeaksen, og det er nylig vist at kveite har to gonadotropiner, FSH og LH, som tilsvarer de som finnes i laksefisk og i høyere vertebrater. FSH og LH kontrollerer produksjon av kjønnssteroider i gonadene, i ulike deler av kjønnsmodningsprosessen. Steroidene er ansvarlige både for utvikling av sekundære kjønnskarakterer og for vekst og modning av oocytter og spermacytter til egg respektive spermier. Kjønnsmodningen kan påvirkes av forandringer i miljøet, både vanntemperatur og lys. Lysstyring blir brukt både for å få helårlig gyting og for å utsette kjønnsmodning i hannfisk. Koblingene mellom lyspåvirkning, vekst, energistatus og kjønnsmodning er imidlertid ikke godt kjente hos kveite og forsøk på å utsette kjønnsmodning vha lys har ikke gitt entydige resultater .

Introduksjon

Det finnes over 23000 arter benfisk, eller teleoster, i verdens hav og ferskvann. Blant alle disse artene finner vi mange forskjellige strategier for reproduksjon; fra gyting av noen tusen store egg en gang i livet hos stillehavslaks til gyting av millioner av små egg gjentatte ganger i løpet av sesongen år etter år hos torsk. Kveite er en iteropar teleost, noe som betyr at når den først har blitt kjønnsmoden gyter den år etter år. I gytesesongen som normalt varer fra desember til april, gyter hunnkveiten fra

flere hundre tusen til et par millioner egg fordelt på 8 til 15 porsjoner (Jakubsstovu and Haug, 1988). Gyteperioden for en hunnkveite varer i 3 til 4 uker og eggporsjonene blir gytt med omtrent 72-80 timers mellomrom ved en vanntemperatur på 6°C (Norberg et al, 1991). Hannfisken vil normalt være kjønnsmoden i hele perioden hvor det er moden hunnfisk til stede. For å produsere en slik mengde gyteprodukter, må fisken investere mye energi i vekst og modning av gonadene (se Haug and Gulliksen, 1988a og 1988b). Dette er også et problem innenfor oppdrett. Særlig hannfisk vil få en sterkt redusert kroppsvekst når den blir kjønnsmoden. Den investerer all energi i gonadene mens veksten i resten av kroppen nærmest stopper. I oppdrett blir kveitehannen kjønnsmoden ved 2-3 års alder og 1-3 kg, mens hunnene modner i en alder av 5-7 år. Hvordan gyting foregår i naturen vet man lite om, og i oppdrett benytter man kunstig befruktning av egg. Kveite gyter frittflytende (pelagiske) egg, og de har ingen yngelpleie; så snart eggene er gytt og befruktet overlates de til seg selv og må overleve på den næring som finnes i plommesekken, inntil de ved egen hjelp kan skaffe seg mat. Rovdyr og ugunstige miljøforhold gir høy dødelighet av kveiteembryo og larver. Ved å gyte mange egg flere ganger i løpet av en sesong, kompenserer kveiten for dette. En annen mekanisme for å kompensere noe, er at eggene ved sluttmodning tar opp store mengder vann og blir gjennomsluktige. Dermed vil de også bli mindre synlige for rovdyr.

Det er viktig å huske på at til tross for dens viktighet i norsk kystkultur og historie, så vet man fortsatt svært lite om kveitens naturlige biologi og økologi, spesielt i tiden fra befruktning til den er 1-2 år gammel. Det er derfor viktig å få økt kunnskap om dette før man kan få i stand en optimal oppdrettsnæring

med denne arten. For eksempel vet vi nå noe om de miljøbetingelser som gir best vekst det første året, men er ikke sikre på hvordan den økte veksten vil påvirke innslag av tidlig kjønnsmodning, og dermed vekst etter første år.

Kjønnsmodningens fysiologi

Pubertet - forandringer

Hos kveite som hos annen fisk er tidspunktet for utviklingen av kjønnscellene og gyting bestemt av en indre biologisk klokke. En biologisk klokke er spesifikke nervesentra i hjernen som i dette tilfellet regulerer produksjon og utskillelse av et overordnet kjønns hormon, gonadotropin-frisettende hormon (GnRH), fra hypothalamus (se neste avsnitt og Figur 1). Det eksakte tidspunkt for når utvikling av kjønnscellene starter og gytetidspunkt ser imidlertid ut til å bli bestemt av ytre faktorer som daglengde, temperatur og tilgang på føde. Kveiten gyter på dypt vann med små variasjoner i daglengde og temperatur. Mellom gytesesongene vandrer kveiten ut på fødesøk og blir da regelmessig observert nær overflaten. Før den blir kjønnsmoden lever kveiten på relativt grunt vann. Sesongavhengige endringer både i daglengde og temperatur er derfor sannsynligvis viktige ytre stimuli for igangsettning av utviklingen av kjønnsceller og for kontroll av gytetidspunkt. I øyets netthinne og i hjernens pinealorgan finnes lysfølsomme celler som oppfatter forandringer i daglengden. Disse cellene produserer hormonet melatonin. Plasmainnhold av melatonin varierer i løpet av døgnet og er høyest når det er mørkt, noe som også er vist i marine arter som torsk (Porter et al., 2000). Dette vil være med på og fortelle fisken hvilken tid det er på døgnet og også hvilken årstid det er. Det er imidlertid usikkert hvilken kobling melatonin har til de prosesser som styrer kjønnsmodningen. En fordel ved at gytetidspunktet reguleres av ytre faktorer er at kjønnsmodningen hos alle individer innenfor en populasjon blir noenlunde synkronisert. Dette sikrer at gytingen skjer under gunstige miljøforhold. I økonomisk viktige arter som

laks, kveite, torsk og piggvar kan gytetidspunktet fremskyndes eller forsinkes med opptil flere måneder ved hjelp av kunstig endring av daglengden. En slik manipulasjon av gytetidspunktet er med på å sikre oppdrettsnæringen tilgang på yngel gjennom store deler av året (review: Bromage et al., 2001).

Hypothalamus-Hypofyse-Gonade-aksen

Dette avsnittet omhandler et felt hvor kunnskapet til største del er basert på forskning på andre arter enn kveite. De mest grunnleggende prosesser har imidlertid vist seg å være nokså like i ulike arter (se f. eks. review av Nagahama, 2000). Informasjonen fra hjernens biologiske klokke og fra omgivelsene integreres i hypothalamus. GnRH fra hypothalamus transporteres til hypofysen hvor det stimulerer aktiviteten i gonadotropin-produserende celler. Dermed stimuleres produksjon og utskillelse av de to gonadotropinene folikkelstimulerende hormon (FSH) og luteiniserende hormon (LH). FSH og LH transporteres med blodet fra hypofysen til gonadene (testikler i hannfisk og ovarier i hunnfisk), hvor de stimulerer produksjon av kjønnssteroider som regulerer kjønnsceutviklingen. Hele systemet kalles hypothalamus-hypofyse-gonade-aksen, og er en sentral hormonakse i forbindelse med kjønnsmodning (Figur 1). Produksjon og utskillelse av FSH og LH er regulert slik at nivået av FSH i blodet er høyest gjennom puberteten og siden i første del av den årlige modningsprosessen, og desstuen rett etter sluttmodning og ovulasjon av egg. Nivået av LH ligger lavt helt til kort tid før modning når nivået øker kraftig. FSH stimulerer dermed vekst av gonader inkludert kjønnsceller, mens LH stimulerer sluttmodningen av kjønnscellene. Tilgjengelig informasjon bygger fremst på data fra laksefisk, mens porsjonsgytere som kveite er langt mindre studert. Nylig er både FSH og LH isolert fra kveitehypofyser, de celler som produserer disse hormonene er identifisert, og genene som uttrykker FSH og LH er klonet (Weltzien, 2002). Vi har derfor nå

muligheten å utvikle analyseverktøy for å kunne skaffe nøyaktig informasjon om hvordan disse prosessene reguleres i kveite.

Gonadeutvikling

Hunfisk

En hunnkveite begynner forberedelsene til den kommende gytesesongen god tid i forkant. Allerede ett år før kveiten blir kjønnsmoden, finner vi de første tegn til gyteforberedelser i gonaden (ovariat). Her ligger eggenmer i tidlige utviklingsstadier tilfeldig organisert og forbundet til lameller (bindevev) som strekker seg fra ovarieveggen ut i et hulrom i ovariet. Cellenes reduksjonsdeling (meiose) har tilfeldig stoppet opp. De første tegn til kjønnsmodning er ikke synlige utenpå kveiten, men gjennom mikroskop kan vi se at de største av eggcellene har fått dannet små, væskefylte korn (kortikale granula) (Riple 2000). Disse har viktige funksjoner under befruktning og svelling av egg. Omtrent et halvt år innen hunnfisken er gytemoden starter eggcellen en rask vekstfase, vitellogenese. Vitellogenese er navnet på den prosess hvor næringsstoffer blir produsert i leveren, transportert til og tatt opp i ovariene, for senere å være tilgjengelige for det voksende embryo. (Methven et al., 1992, Hyllner et al., 1994). Under påvirkning av FSH vil det hunnlige kjønnssteroidet estradiol bli produsert i follikelcellene som omgir hver eggcelle. Estradiol fraktes med blodbanen til leveren hvor den stimulerer produksjon av eggeplommeprotein (vitellogenin, VTG) og eggeskallsproteiner, som i sin tur frigis til blodbanen og tas opp av de modnende eggcellene. VTG har stor molekylmasse og inneholder blant annet fett, karbohydrater, fosfater og sporstoffer og eggene inneholder dermed all ernæring den nyklekkede larven trenger for å utvikles frem til at den selv kan spise. Vitellogenese er en meget energikrevende prosess, foran gyting kan gonadene utgjøre så mye som 15-20% av kroppsvekten hos en voksen kveitehunn. I det befruktede egg vil plommeproteinene som herstammer fra VTG

utgjøre omtrent 95% av plommemassen. Nivået av estradiol og dermed produksjon av VTG synker rett før gyting, men innleiring av VTG og eggeskallsproteiner fortsetter sansynligvis i de eggceller som ikke blir rekrutert i den porsjonen som blir gytt.

Henimot sluttmodningen skifter follikelcellene fra å produsere estradiol til å produsere et modningsinduserende hormon (MIS) som påvirker eggcellen slik at meiosen starter på ny fra sin dvale. I begynnelsen av denne fasen smelter plommekornene sammen til en homogen masse, mens cellekjernen vandrer ut mot eggskallet og brytes ned (Riple, 2000). I tillegg vil eggcellene gå gjennom en massiv volumøkning ved osmotisk vannopptak som en følge av at spesifikke plomme proteiner nedbrytes til frie aminosyrer. Vannopptaket er nødvendig for at eggene skal få oppdrift i vannmassene etter gyting. Ferdig hydrerte marine pelagiske egg er gjennomsiktige, inneholder ca. 92 % vann, og er fire til fem ganger større enn før hydrering (Craik & Harvey 1984; 1987). Siste fase i eggmodningen er ovulasjonen, hvor eggcellen presses ut av follikelcellene og blir liggende fritt i ovariets hulrom inntil gyting. Et nygytt kveiteegg er relativt stort, med en diameter omkring 3 mm og en våtvekt omkring 15 mg (Grung, 1992).

I tillegg til sin rolle i modningen av egget, vil MIS som slippes ut i urinen antakelig oppfattes av hannfisken som dermed gjennomgår sluttmodning av sine spermier. Man sier da at MIS virker som et feromon. Dette synkroniserer modningen av kjønnscellene hos hunner og hanner.

Hannfisk

Vekst og utvikling fra spermatogonier til modne spermier i hannfisken er i hovedsak felles for alle beinfisk, og er nylig blitt beskrevet i kveite (Weltzien et al., 2002). Spermatogonier, som er første stadium i spermutviklingen, gjennomgår flere delinger og utvikles til primære spermatozyter i en prosess som kalles spermatogenese. I overgangen fra spermatogonium til primær

spermatocyt starter første meiotiske celledeling som imidlertid stopper opp når de primære spermatocytene går over i en fase som kalles den primære vekstfase.

Testikkelen er bygget opp av tre celletyper: leydigceller, sertoliceller og interstitialceller. Hos hannfisk stimulerer FSH produksjon av de mannlige kjønnsteroidene testosteron og 11-ketotestosteron i leydigcellene. Begge hormonene, men særlig 11-ketotestosteron, er nødvendig for utviklingen av spermcellene og de mannlige kjønns karakterene. Hvert spermatogonium vil fra starten være omgitt av en sertolicelle som ernærer og stimulerer kjønns cellene. En slik samling av spermatogonium og sertolicelle kalles en spermatocyst. Spermatogoniet inne i en sertolicelle gjennomgår flere delinger og etterhvert utvikler spermatogoniene seg til spermceller. Etter å ha gjennomgått første del av en meiotisk deling utvikles spermcellene til spermatider. På dette stadiet kan man for første gang se konturene av den ferdige spermens flagell. Spermatidene sluttmodnes etterhvert til funksjonelle spermier blant annet ved at meiosen avsluttes. Etter sluttmodning åpnes spermatocystene og spermene tømmes ut i sædkanalens indre hulrom der de blandes med spermvæske til melke (Weltzien et al., 2002).

Selv om testikkelen utgjør en forholdsvis mindre del av kroppsvekten hos en hannfisk, enn det ovariet gjør hos en hunnfisk, vil en hannkveite legge mye energi i oppbygging av gonadene og kroppsveksten vil stoppe opp nesten helt. Frem til hannene blir kjønnsmodne er kroppsveksten i hun- og hannkveite lik. Siden hannkveite i oppdrett modner ved en alder av 2-3 år og en størrelse av 1-3 kg vil de få et meget stort veksttap i forhold til hunnene, som først modner ved 5-7 års alder og en betydelig større størrelse (Norberg et al., 2001).

Oppdrettsmiljø

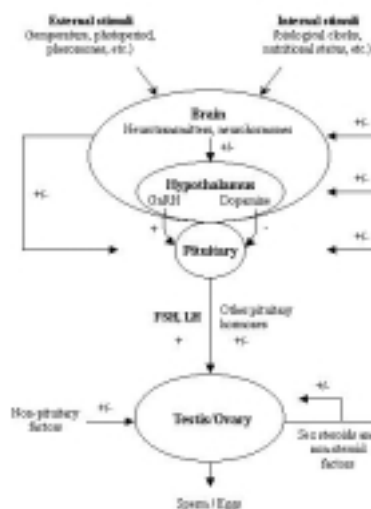
Når vi etter hvert kartlegger de grunnleggende fysiologiske forandringene hos kveiten når den blir kjønnsmoden, kan vi også begynne og forstå hvordan kveitens kjønnsmodning påvirkes av oppdrettsmiljøet. I begrepet «oppdrettsmiljø» inkluderer vi blant annet karmiljø, temperatur, lysforhold og førtilgang.

Hvordan karmiljøet arter seg for fisken avhenger av mange faktorer slik som størrelsen på karet, vannkvalitet, tetthet og sosiale interaksjoner mellom individer. Hvis en eller flere av disse faktorene er ugunstig, kan fisken oppfatte det som stressende. I de fiskearter som er undersøkt, har stress vist seg å ha negative effekter på forplantingen (Pickering et al., 1987; Campbell et al., 1992; Pankhurst, 2001). En stresst fisk har også nedsatt appetitt og vil dermed vokse dårlig.

Temperatur og lys har til dels dramatiske effekter på kjønnsmodning hos fisk. Både høye og lave temperaturer kan føre til at kjønnsmodningen stopper. Dette gjenspeiler en finstilt mekanisme for at egg og larver skal få best mulige betingelser for å overleve. Ved temperaturer lavere enn 3°C vil kjønnsmodningen bli kraftig forsinket eller stoppe helt. Også kroppsveksten stopper da opp, slik at man ikke har noe å hente på å utsette kjønnsmodningen med lav temperatur. På den andre siden har studier i laksefisk vist at høye temperaturer i kritiske faser av kjønnsutviklingen vil forsinke eller stoppe ovulasjonen i hunnfisk, samtidig som antall egg og overlevelsen på eggene kan bli redusert (Jobling et al., 1995; Taranger and Hansen, 1993). Vanntemperatur over 8°C i gyteperioden gir også uregelmessig ovulasjon, redusert antall egg og lav eggoverlevelse hos kveite.

Den miljøfaktor som har størst betydning for kjønnsmodning er lys. Man har til nå stort

sett undersøkt effekt av årstidsvariasjoner i dagslengde (fotoperiode) og av døgkontinuerlig lys. Effekt av fotoperiode på gyttedispunkt er nærmere omtalt i kapittel (helårlig produksjon). Når det gjelder effekten av kontinuerlig lys på kjønnsmodning, er det gjort varierende funn. I noen tilfeller kan det virke som at lys vil utsette kjønnsmodning. I forsøk på kveite som fått naturlig lys og hatt meget god vekst det første leveåret, ga kontinuerlig lys et forholdsvis stort innslag av tidlig kjønnsmodning i hannfisken og lysbehandlingen stimulerte også veksten hos fisken (Norberg et al., 2001). Videre undersøkelser er nødvendige for å avdekke hva som gjorde at lys stimulerte tidlig kjønnsmodning i dette forsøket: behandlingen fisken fikk det første året kan ha vært avgjørende, særlig med tanke på at fisken hadde bedre vekst enn hva som oftest blir oppnådd første leveår.



Figur 1. En oversikt over hjerne-hypofyse-gonadeaksen (fra Weltzien, 2002)

Referanser

- Bromage N. R., Porter, M. and Randall, C. 2001. The environmental regulation of maturation in farmed finfish with special reference to the role of photoperiod and melatonin. *Aquaculture* 197: 63-98.
- Craik, J.C.A. and Harvey, S.M. (1984). Egg quality in rainbow trout: The relation between egg viability, selected aspects of egg composition, and time of stripping. *Aquaculture*, 40, 115 - 134.
- Craik, J.C.A. and Harvey, S.M. (1987). The causes of buoyancy in eggs of marine teleosts. *Journal of the Marine Biology Association, United Kingdom*, 67, 169-182.
- Grung, G. 1992. Biokjemiske- og fysiologiske parametre i kveite-egg (*Hippoglossus hippoglossus* L.)- og deres betydning for eggkvalitet. Cand.scient. oppgave ved Institutt for Fiskeri-og marinbiologi, Universitetet i Bergen. 84 sider.
- Haug, T. & Gulliksen, B. (1988a). Fecundity and oocyte sizes in ovaries of female Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus* (L.). *Sarsia* 73, 259-261.
- Haug, T. & Gulliksen, B. (1988b). Variations in liver and body condition during gonad development of Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus* (L.). *Fiskeridirektoratets Skrifter, Serie Havundersøkelser*, 18, 351-363.
- Hyllner, S.J., Norberg, B. & Haux, C. (1994). Isolation, partial characterization, induction and the occurrence in plasma of the major vitelline envelope proteins in the Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) during sexual maturation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51:1700-1707.

- Jakupsstovu, S. H. I. & Haug, T. (1988). Growth, sexual maturation and spawning season of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* in Faroese waters. *Fisheries Research* 6, 201-215.
- Jobling, M. Johnsen, H. K., Pettersen, G. W. and Henderson, R. J. 1995. Effect of temperature on reproductive development in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) *Thermal Biol.*, 20 (1-2): 157-164
- Methven, D.A., Crim, L.W., Norberg, B., Brown, J., Goff, G.P. & Huse, I. 1992. Seasonal reproduction and plasma levels of sex steroids and vitellogenin in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49(4): 754-759.
- Nagahama, Y (2000) Gonadal steroid hormones: major regulators of gonadal sex differentiation and gametogenesis in fish. In: Norberg B, O S Kjesbu, G L Taranger; E Andersson and S O Stefansson (Eds.): *Reproductive Physiology of Fish*. John Grieg Forlag A/S, pp 328-330
- Norberg B, Valkner V, Huse J, Karlsen I and Lerøy Grung G (1991) Ovulatory rhythms and egg viability in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Aquaculture* 97(4): 365-371.
- Norberg B, Weltzien, F-A, Karlsen Ø and Holm, J C (2001) Effects of photoperiod on sexual maturation and somatic growth in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Comp Biochem Physiol* 129B (2-3): 357-366
- Pankhurst, N. W. 2001. Stress inhibition of reproductive endocrine processes in a natural population of the spiny damselfish *Acanthochromis polyacanthus*. *Marine and Freshwater Research* 52 (5): 753-761
- Porter M J R, Stefansson S O, Nyhammer G, Karlson Ø, Norberg B and Bromage N R (2000) Environmental influences on melatonin secretion in Atlantic cod (*Gadus morhua*) and their relevance to commercial culture. *Fish Physiol. Biochem.* 23(3):191-200
- Pickering, A. D., Pottinger, T. G., Carragher, J. and Sumpter, J. P. 1987. The effects of acute and chronic stress on the levels of reproductive hormones in the plasma of mature male brown trout, *Salmo trutta* L. *Gen. Comp. Endocrinol.* 68 (2): 249-259
- Riple, G. L. 2000. Ovarian development and egg viability aspects in turbot and Atlantic halibut. Dr. Scient-thesis, Institutt for Fiskeri-og Marinbiologi, Universitetet i Bergen.
- Taranger, G. L. and Hansen, T. 1993 Ovulation and egg survival following exposure of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., broodstock to different water temperature. *Broodstock Management And Egg And Larval Quality, Aquacult. Fish. Manage.*, vol. 24 (2): 151-156
- Weltzien, F-A. 2002. Gonadotropins, pituitary cell types and spermatogenesis in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). Dr. Scient. Thesis, Department of Zoology, University of Bergen.
- Weltzien F-A, Taranger G L, Karlsen Ø and Norberg B (2002) Testis development and plasma androgen levels in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Comp. Biochem. Physiol. A*. In press

Som mange andre fiskearter produserer kveita mange avkom per foreldreindivid, og har høy dødelighet på tidlige livsstadier. I naturen vet man at predasjon og sult spiller viktige bestandsregulerende roller. Det er sannsynlig at sykdom også spiller en viktig rolle i bestandsreguleringen hos marine fiskepopulasjoner, men det finnes svært lite data som underbygger dette. Vannlevende organismer må tåle omkring 1 million bakterier per milliliter vann i sitt naturlige miljø, og viruskonsentrasjoner 10-100 ganger over dette. Imidlertid vil de fleste bakterier og virus som kveita vanligvis er eksponert for i naturen være harmløse. En del bakterier og virus overføres imidlertid fra foreldrene, og disse kan ha avgjørende betydning på potensialet for overlevelse, m.a.o. på eggkvaliteten.

Kveite i oppdrett er utsatt for høy dødelighet i rogn- og/eller larvefasene. Dette skyldes dels at disse primitive livsstadier har et mangelfullt utviklet immunsystem, dels at eksisterende oppdrettsteknologi tilbyr ugunstige miljøbetingelser. Den høye vertstettheten, som er nødvendig i oppdrett av larver, bidrar også til å gi parasittiske organismer en økologisk fordel. Bakterie- og viruspopulasjonene som finnes i oppdrettssystemer vil derfor være forskjellig fra hva som finnes i det naturlige pelagiske miljøet, siden forskjellen i vertstetthet gir så ulikt seleksjonspress. Det er beskrevet flere bakterielle og virale sykdomsframkallende organismer fra tidlige livsstadier av kveite, og det finnes også sykdomstilstander med andre eller ukjente årsaker. Døden er et biologisk fenomen som alltid har en årsak, og det at vi ikke kjenner årsakssammenhengen vil ikke si at årsaker ikke finnes. Oppdrettssystemer for kveite kan sannsynligvis forbedres i betydelig grad, og et bedret oppdrettsmiljø vil vanligvis resultere i mindre sykdom – avhengig av hvor "tøffe" de sykdomsframkallende organismene er.

I denne artikkelen gis en kort oversikt over de viktigste parasittiske og sykdomsframkallende organismene som er funnet på kveite i oppdrett hittil. En mer omfattende oversikt er gitt av Bergh m. fl. (2001).

Bakterier på rogn

Fiskeegg har normalt ved gyting en overflate med svært lave eller ikke målbare tall av kolonidannende bakterier. Etterhvert i eggets utvikling vil overflaten koloniseres av bakterier som kan formere seg der. De fleste av disse bakteriene er normalt harmløse og har ikke evnen til å trenge gjennom eggeskallet. En bakterie som er kjent som kan trenge gjennom eggeskall kan være et problem i kveiteoppdrett, *Tenacibaculum ovolyticum* (tidligere navn: *Flexibacter ovolyticus*). Hittil er denne bakterien kun isolert fra egg og larver av kveite, og ikke fra noen andre arter. Spesielt for bakterien er evnen til å trenge gjennom eggeskallet hos fisk, noe som ellers ser ut til å være en lite utbredt egenskap blant bakterier.

Tenacibaculum ovolyticum kan akkumulere på overflaten underveis i kveiteeggets utvikling. Den kan forårsake betydelig dødelighet før og etter klekking, dersom ikke eggene desinfiseres før skadene er blitt for store. Hvis bakterien klarer å komme inn til innsiden av eggeskallet, støter den på store ressurser, og kan rakst formere seg.

En annen bakterie som bør nevnes selv om den ikke er så vanlig på kveiteegg, er *Leucothrix mucor*, som kan være vanlig på torskkeegg og eggballer av steinbit. Den er karakterisert med lange hyfeliknende tråder, og kan lett forveksles med sopp.

Det har vært spekulert i at sterk påvekst av bakterier kan forårsake oksygenmangel hos egg, men det er lite trolig at dette er tilfelle for kveite. Derimot vil egget i en oppdrettsinku-

bator klekke i en “suppe” av bakteriene som har akkumulert på overflaten gjennom eggenes utvikling. Noen av disse bakteriene vil kunne forårsake problemer videre i larvefasen. God hygiene i eggfasen, og i forbindelse med klekking, er derfor sentralt for å sikre at larvene klekker i et så gunstig mikrobielt miljø som mulig. Når bakterier gis anledning til å vokse ved hjelp av ressursene fra døde fiskeegg eller -larver vil de raskt øke i antall. Daglig utrøking av døde individer bidrar derfor til å sikre et mest mulig gunstig mikrobielt miljø. Desinfeksjon av inkubatorer før bruk er også å anbefale, siden en kan hindre at sykdomsframkallende bakterier fra forrige batch blir med til den neste.

Vanligvis vil fiskeegg ha minimal overflatevekst de første dagene etter befruktning, og det kan sjelden observeres problemer før på slutten av eggfasen. Da vil det ofte være for seint å desinfisere. *Tenacibaculum ovolyticum*-infeksjoner vil da kunne forårsake overflateskader på egget. Dersom perivitellinmembranen skades vil eggets flyteevne bli påvirket. Påvekst av tråder med *Leucothrix mucor* på rogn er neppe dødelig i seg selv, men ved klekking vil larvene lett sette seg fast i de hyfeliknende trådene.

Bakterier på rogn – diagnostikk

Tenacibaculum ovolyticum på kveiterogn er karakterisert av sin evne til å trenge gjennom eggeskall. Dette er synlig som flekker på eggoverflaten. Disse flekkene er lett synlig i lupe og noen ganger også med det blotte øye.

Bakterien vokser ikke på næringsrike medier som blodagar, men kan dyrkes på Difco 2216 Marine Agar (Difco, Detroit, USA) ved dyrkingstemperaturer på 10-15°C. Den er kjennelig som lange bøyelige stavbakterier med en kremgul pigmentering (Hansen m. fl. 1992). Den lange bøyelige formen er typisk for *Tenacibaculum*-gruppen. *Leucothrix mucor* ses som til dels lange hyfeliknende tråder, som vokser i rosetter, noe som er svært karakteristisk for denne gruppen av bakterier. Rosettene kan observeres i mikroskop ved 400x. forstørrelse.

Desinfeksjon av rogn

Til forebygging av bakterielle problemer i rognfasen anbefales desinfeksjon i 400 ppm glutaraldehyd i 3 minutter. Rognen samles ved overføring fra egginkubator. Etter desinfeksjon siles rognen og inkuberes umiddelbart i et stort vannvolum (Harboe m. fl. 1994). Rognens toleranse for desinfeksjon er sterkt varierende gjennom eggets utvikling. Generelt bør ikke desinfeksjon av marin rogn utføres de første dagene i rognens utvikling (før epiboli), og heller ikke siste døgnet før klekking (Bergh og Jelmert 1996). Siden det ikke kan anbefales å desinfisere marine rogn rett etter gyting/stryking kan det heller ikke etableres noen effektiv hygienebarriere mellom stamfisk og klekkeri.

Desinfeksjon med glutardialdehyd er dokumentert å ha høy virkningsgrad mot bakterier, men det mangler dokumentasjon på effekt mot fiskepatogene virus. Det er indikasjon på at hverken aldehyder eller jodoforbaserede desinfeksjonsmidler har god effekt mot virus. Det er derfor sannsynlig at ozon-desinfeksjon etterhvert vil bli å foretrekke framfor aldehyd-desinfeksjon, men slike prosedyrer er ennå ikke ferdig utviklet. Kveiteegg kan bli tunge og synke ned i inkubatorene ved desinfeksjon. Glutardialdehyd er flyktig og giftig for mennesker, og bruk av denne prosedyren krever meget god ventilasjon. Desinfeksjon av egg er en effektiv hygienebarriere som kan hindre at bakterier som akkumuleres på eggoverflaten overføres til larvene etter klekking. Det er også en god måte å forebygge problemer med *Tenacibaculum ovolyticum* på egg og larver. Desinfeksjon kan imidlertid ikke hjelpe mot bakterier eller virus inne i eggene (intra-ovulære bakterier eller virus). Foreløpig er det ikke beskrevet bakterielle sykdommer på marine arter som kan overføres vertikalt, men det er høyst sannsynlig at slike finnes også hos marin fisk, slik tilfellet er med BKD hos laks.

Det må nevnes at desinfeksjon med aldehyder har liten eller ingen virkning mot virus. Nye metoder, basert på ozonering blir derfor nå utviklet. Disse er dokumentert å ha bra “drapseffekt” mot både virus og bakterier.

Etterhvert vil forhåpentligvis slike metoder vil bli etablert som standard smitteforebyggende tiltak i yngelproduksjon av marin fisk.

Bakterier på larver og yngel

Normalt er fiskelarver ikke eksponert for bakterier før klekking. Ved klekking vil plommesekk-larvens overflater bli kolonisert av bakterier. En tarmflora blir etablert i denne perioden, altså før føropptaket begynner. Tarmfloraen endres ganske mye i forbindelse med startfôring (Bergh m. fl. 1994, Bergh 1995), dels fordi tarmen utvikles og blir mer komplisert, dels fordi det kommer betydelige mengder bakterier inn med fôret og dels fordi tarmens funksjoner endres på en slik måte at det oppstår oksygenfrie "lommer" i den. Fra startfôringen settes i gang vil det være vanlig med anaerobe bakterier i tarmen. Før startfôring vil tarmfloraen være dominert av aerobe bakterier

Plommesekkfasen kan ofte ha høy dødelighet, og årsaksforholdene kan være mangelfullt dokumentert. Bakterielle infeksjoner er imidlertid vanlig i plommesekkfasen. *Vibrio anguillarum*, *Vibrio salmonicida* og *Tenacibaculum ovolyticum* er isolert fra kveite. I tilfellene *V. anguillarum* og *T. ovolyticum* er det bekreftet ved smitteforsøk at bakteriene er den primære årsak til sykdom. Også atypiske stammer av furunkulosebakterien, *Aeromonas salmonicida*, er isolert fra kveite, men det er ukjent hvorvidt disse er primær årsak til sykdom. Typiske furunkulosebakterier, *A. salmonicida* subsp. *salmonicida* er neppe sykdomsframkallende hos kveite (Hjeltnes m. fl. 1994), men toksiner fra bakterien kan være dødelig for plommesekkklarver (Bergh m. fl. 1997).

Tarm er vanligste innfallspurt for bakterielle patogener i plommesekk-, startfôrings- og weaningfasene. Tarmen vil være tilgjengelig for bakterier fra utsiden via pseudobranchene kort tid etter klekking og lenge før munnen dannes. *Vibrio anguillarum* transporteres over tarmepitelet via endocytose, frigjøres i lamina propria og transporteres i blodbanen til de forskjellige

organer, og kan gi septikemi, i likhet med atypiske *Aeromonas salmonicida*. *Tenacibaculum* spp. kan observeres som lange bøyelige stavbakterier på overflater i forbindelse med hudskader.

Gjennom plommesekkfasen lever larven av plommemassen, noe som medfører at infiserte larver kan leve relativt lenge, i praksis til plommemassen er nær oppbrukt. Disse vil imidlertid ha små muligheter til å overleve i en startfôrings-situasjon. Startfôringsfasen og weaningfasen er kritiske faser av larveutviklingen, og kan ofte være preget av høy dødelighet. Begge disse fasene innebærer tilpasning til et nytt miljø og et nytt fôr. *Vibrio*-bakteriene er utpregede opportunistisk patogener, d.v.s. at de kan overleve på andre måter enn å parasitere fisk, men dersom fisken svekkes vil de raskt kunne forårsake infeksjoner som gir opphav til stor dødelighet.

Behandling og vaksinasjon

Ved bakterielle infeksjoner i startfôrings- og weaningfasene vil behandling med antibakterielle midler være aktuelt. Badbehandling med 150 mg/l flumekvin i tre dager er vist å gi terapeutiske muskelkonsentrasjoner i 6.5 dager for kveite. Praktisk gjennomføring av behandlingen vil vanligvis kunne skje i små vannvolumer som luftes med akvariepumpe. For mer detaljerte beskrivelser av behandling av kveite henvises til Samuelsen og Lunestad (1996), Samuelsen (1997), Samuelsen m. fl. (1997) og Samuelsen og Ervik (1997, 1999). En oversikt finnes hos Bergh m. fl. (2001).

Det finnes kommersielt tilgjengelige vaksiner mot klassisk vibriose og atypisk furunkulose på markedet. Rutinemessig bruk av slike vaksiner på hele populasjonen anbefales på det sterkeste. Tidspunkt for når vaksinasjon er hensiktsmessig vil variere mellom ulike arter. For tidlig vaksinasjon vil forårsake toleranse heller enn beskyttelse mot et antigen, og må derfor unngås. Generelt vil det være hensiktsmessig å vaksinere kveite med dyppvaksinasjon etter avsluttet weaning.

Bakterieinfeksjoner – diagnostikk

Tentativ diagnose kan baseres på atferdsendringer. Plommesekkklarver som er infisert med bakterier vil typisk ha en “slapp” atferd. Svømmeaktiviteten er lav og flyteevnen dårligere enn hos normale larver (Skiftesvik og Bergh 1993). Redusert appetitt etter startføring og redusert svømmeaktivitet er de tidligste tegnene som kan observeres. Redusert fôropptak observeres lettest ved observasjon av tarmen, som da vil være tom. Verfisering av bakterieinfeksjoner på plommesekkklarver kan enklest gjøres med immunhistokjemisk analyse, forutsatt at egnede antisera er tilgjengelig. Bakteriedyrking kan gjøres fra homogeniserte plommesekkklarver. Etterhvert som yngelen blir større blir det praktisk enklere å blottlegge nyren for å ta nyreyutstryk. Bakteriedyrking kan gjøres på blodagarskål (*Vibrio anguillarum*, *V. salmonicida* og *A. salmonicida*) For dyrking av *Tenacibaculum ovolyticum* henvises til avsnittet om rogn.

Bakterieinfeksjoner på større kveite

For større kveite er det rapportert systemiske infeksjoner med *Vibrio anguillarum* og atypiske *Aeromonas salmonicida*. Foreløpig er det tale om mer tilfeldige isoleringer fra døde enkeltindivider, og det er ennå ikke mulig å snakke om epidemiologi i forbindelse med matfiskoppdrett av kveite. *Tenacibaculum*-liknende bakterier har vært observert i forbindelse med solbrenthet. Ubekreftede rapporter tyder på at dette dreier seg om kuldekjære stammer av arten *Tenacibaculum maritimum*. Denne bakterien er ellers kjent fra overflatesår hos flere marine arter i mer tempererte strøk. I disse tilfellene er det sannsynlig at det er solbrentheten som er primære årsak til dødelighet, og at bakterieinfeksjonen er av mer sekundær natur. Kveita er følsom for intenst sollys. Særlig på feilpigmenterte individer kan dette forårsake betydelig dødelighet. I sårene som oppstår vil sekundære bakterieinfeksjoner være vanlige, og ofte alvorlige.

Virussykdommer hos kveite

To virussykdommer, infeksjøs pankreas nekrose virus (IPNV) og nodavirus er kjent fra kveite i Norge, og begge er dokumentert å ha forårsaket betydelig dødelighet. For begge disse virusene er det utviklet smitte modeller som påviser at viruset er primær årsak til dødelighet. I motsetning til bakterier er virus avhengig av vertsceller for å kunne formere seg, og bør derfor alltid betraktes som obligat sykdomsframkallende organismer. Det er imidlertid vel dokumentert at det finnes bærertilstander, der fisken er infisert, og kan skille ut viruspartikler, men forøvrig ikke viser tegn på sykdom. Når slik fisk gyter, kan virus overføres vertikalt til avkommet via kjønnsproduktene, noe som er dokumentert for IPNV og nodavirus fra andre arter enn kveite.

Vi må regne med at det vil komme flere virussykdommer i kveiteoppdrett enn de to som er kjent til nå. To aktuelle virusgrupper er rhabdovirus og herpesvirus, som begge er kjent fra flatfisk. Rhabdovirusinfeksjoner (viral hemoragisk septikemi, VHS) er rapportert fra piggvar i Skottland og Irland, og et liknende virus er rapportert fra den japanske flatfisken hirame. Herpesvirusinfeksjoner er også rapportert fra piggvar i Skottland og Wales.

Seleksjon av smittefri stamfisk, overvåkning av epidemiologi og hygienerutiner som kan hindre horisontal sykdomsspredning vil være de eneste tilgjengelige mottiltak. Foreløpig finnes det ingen vaksiner som kan forebygge virusinfeksjoner hos kveite. Utviklingen av nye vaksiner basert på rekombinant DNA-teknologi går stadig raskere, og disse vil forhåpentligvis vil kunne tas i bruk etterhvert.

Infeksjoner med infeksjøs pankreas nekrose virus (IPNV)

IPNV er vel dokumentert fra laks, og er i dag, ved siden av lakselus, en av de økonomisk viktigste sykdommene i laksenæringen. Infeksjoner med IPNV eller beslektede virus er dokumentert fra fisk fra minst 32 ulike familier samt ulike evertrebrater (Biering 1997). Navnet

Infeksiøs pankreas nekrose virus er egentlig et misvisende navn for mange av fiskeartene som blir affisert, siden nekroser i pankreas, som er karakteristisk hos laks, ikke alltid forekommer.

IPNV hører til de såkalte birnavirus, og er dobbeltrådede RNA-virus. Inndelingen av denne virusgruppen er basert på deres immunologiske egenskaper. Ett av proteinene i viruset, VP2 inneholder de epitopene på virusets overflate som bestemmer virusets serotype. Den vanligste serotypen i Norge er serotype Sp, som er kjent både fra laks, kveite og piggvar. IPNV isolert fra kveite likner svært på de tilsvarende isolatene fra laks

IPNV-infeksjoner hos kveite er hittil registrert i Norge og Skottland. Dødelighet i oppdrettsanlegg kan overstige 90 %. I felt er det kun registrert dødelighet på yngel i størrelsesorden 0,1–4 gram, mens smittforsøk viser at også plommeseckklarver er mottakelige for smitte (Biering og Bergh 1997). Syk fisk viser rotasjon rundt lengdeaksen. Hvite tråder av faeces og tarmvev kan henge fra gattet. I lever, nyre og milt kan nekrose ses på histologiske prøver, og en kan se avstøting av tarmvev. Nekrose i pankreas er bare observert etter naturlige utbrudd, og ikke etter eksperimentelt påført smitte. I smittforsøk har en sett en tendens til at mottakeligheten for infeksjon stiger ved høyere temperatur, og avtar med økt størrelse på fisken (Biering m. fl. 1994)

Nodavirusinfeksjoner

Nodavirus er en gruppe enkelttrådede RNA-virus som angriper nervesystemet hos ulike arter. Slike virus er hittil beskrevet fra 22 ulike marine beinfiskarte over store deler av verden (Grotmol m. fl. 1997, 1999). Opprinnelig er nodavirusene kjent og beskrevet fra en del insektarter. Nodavirus forårsaker sykdom hos larver og yngel, og i sjeldnere grad hos større fisk. Nodavirusinfeksjoner forårsaker skade i nervevev, hovedsaklig netthinne, hjernen og ryggmarg. Siden sentralnervesystemet blir skadet, gir infeksjonene opphav til vesentlige

atferdsendringer. Vanligvis er det disse som først blir lagt merke til. Kveitelarverne slutter å spise, og blir raskt avmagret. Unormal svømmeatferd som rotasjon rundt lengdeaksen og sirkulære bevegelser er vanlig. Døende kveiter blir ofte liggende med buksiden opp.

Nodavirusene er ganske enkle RNA-virus med to segmenter av arvestoffet. Det ene koder for det strukturelle proteinet som omgir viruset (kapsidet), mens det andre er en RNA-polymerase som har med virusets formering i vertscellen å gjøre. Som tentativ diagnose vil atferdsendringene være et viktig kriterium. Viruset kan påvises ved hjelp av en protokoll for revers transkriptase polymerase kjedereaksjon (RT-PCR) eller i vev hos infisert fisk ved hjelp av immunhistokjemisk metodikk. Det har hittil ikke latt seg gjøre å dyrke det norske nodavirusisolatet fra kveite. Tilsvarende nodavirusisolater fra enkelte andre arter foreligger nå i cellekultur.

I smittforsøk med plommeseckklarver av kveite ble viruset først påvist i den forlengede marg, og spredte seg deretter bakover i ryggmargen og forover til hjernen (Grotmol m. fl. 1999). Netthinnen var det siste organet som ble affisert. Nodavirus er påvist i celler utenfor nervevev. Det er ikke kjent hvilke faktorer som påvirker virusets evne til å infisere nerveceller. Mye tyder på at målcellene må nå et visst utviklingsstadium før infeksjon er mulig. Dette stadiet nås i løpet av plommeseckfasen, og dødelighet inntreer i fjerde uke etter klekking ved 6°C. Observasjoner av nodavirusinfeksjoner på kveite i oppdrettsanlegg er i alt vesentlig knyttet til startfôringsfasen, men det er mulig at selve infeksjonen kan finne sted allerede i plommeseckfasen. Smittforsøkene viser at dersom virus introduseres i tilstrekkelige mengder må en regne med rask smittespredning og høy dødelighet. Faktorene som styrer oppformering av viruset vet vi lite om, og ingen kan i dag gi noe sikkert svar på hvorfor viruset plutselig bryter ut i en tank men ikke i en annen.

Nodavirusinfeksjoner er assosiert med karakteristiske patologiske forandringer. På histologiske preparater kan en lett se degenarasjon av nervevev med tilhørende vakuolisering i cellene. I slike celler er det lett å påvise viruset med immunhistokjemisk metodikk. I transmisjonselektronmikroskopet kan en se viruspartiklene enkeltvis eller som tettpakkede aggregater med betydelige mengder av viruset i semikrystallinske strukturer (Grotmol m. fl. 1997).

Nodavirusinfeksjoner har gitt opphav til betydelig dødelighet i flere kommersielle kveiteyngelproduksjonsanlegg i Norge, i hvert fall fra 1995. Det er godt dokumentert at nodavirusinfeksjoner hittil har representert en vesentlig produksjonsbegrensende faktor i norsk kveiteæring (Bergh m. fl. 2001).

Parasitter på kveite

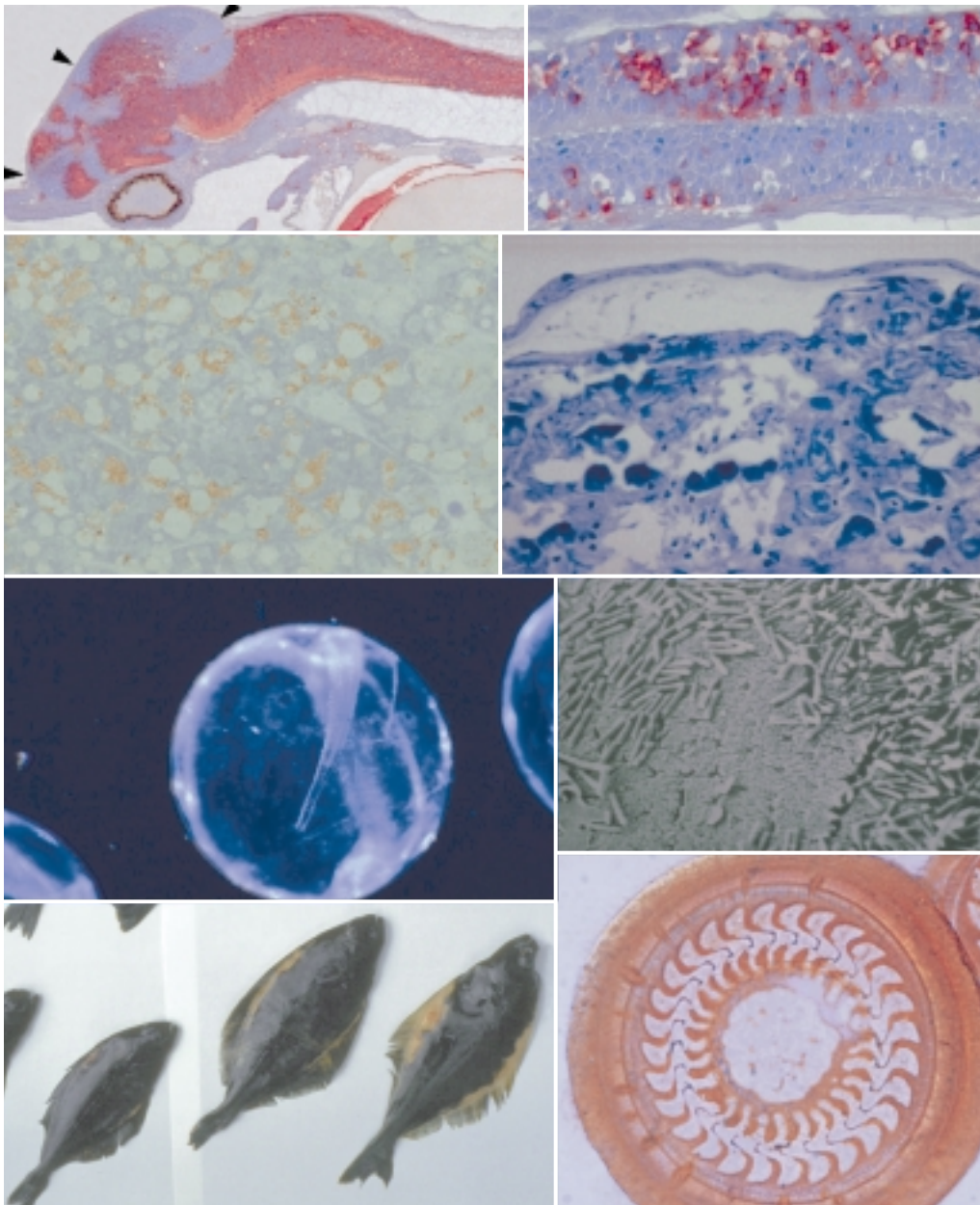
I tillegg til bakterier og virus er det beskrevet en rekke parasittiske organismer som kan utgjøre problemer i kveiteoppdrett. Felles for dem er at de sjelden forårsaker dødelighet alene. I kombinasjon med andre sykdomsframkallende organismer, et dårlig oppdrettsmiljø eller dårlig ernæringstilstand kan de imidlertid redusere allmenntilstanden i fatal grad. I denne sammenhengen skal kun nevnes kort de artene som kan forårsake problemer i kveiteoppdrett. En noe mer omfattende oversikt over parasittene på kveite er gitt av Appleby m. fl. (1998), og Bergh m. fl. (2001).

En mikrosporidieart i slekten *Nucleospora* er funnet i oppdrettskveite med kraftig oppsvulmet milt og baknyre (Nilsen m. fl. 1995, Nilsen 2000). I nyren ble det påvist degenerasjon av ekskretorisk og hematopoetisk vev. Mikrosporidiene er obligate intracellulære parasitter med svært resistente sporestadier. Sannsynligvis smitter de fra fisk til fisk via sporene. Mellomverter er ikke kjent, men det har vært spekulert i smitte via zooplankton. Mikrosporidiene kan forårsake redusert immunforsvar hos verten.

Trichodina sp., som er en gruppe tallerkenformete ciliater, er vanlig hos mange fiskearter. Fra kveite kjenner vi *Trichodina hippoglossi* (Nilsen 1995). Dette er en relativt stor art, ca. 80micro-meter i diameter. Kraftige infeksjoner kan opptre ved temperaturer over 15°C. *Trichodinose* er mest utbredt på yngel. Såvidt vi vet smitter *Trichodina* sp. direkte. Fisken får et gråblått skjær i huden, ofte med punktblødninger. Under slike betingelser kan *Trichodina* sp. opptre som ektoparasitter og ernære seg av avslitt epitel. Ved høy tetthet av *Trichodina hippoglossi* kan dødeligheten være betydelig. Fisken får osmoreguleringsproblemer og redusert allmenntilstand som følge av blødninger, med økt fare for bakterielle eller virale infeksjoner som følge.

En del tarmparasitter infiserer kveita via føring med naturlig zooplankton. Dette gjelder iktene *Derogenes varicus* og *Hemiurus* sp., bendelmarken *Bothicephalus scorpii* og rundmarken *Hysterothylacium aduncum*. Bortsett fra *B. scorpi* er de vanlige også i vill kveite. De er ufarlige for større kveiter, men for små yngel kan selv infeksjon med noen få individer by på problemer. (Appleby m. fl. 1998). Smittekjeden for disse parasittene vil kunne brytes ved at man slutter å bruke naturlig zooplankton som for.

Haptormarken *Entobdella hippoglossi* er vanlig på større kveite, både i oppdrett og i naturen (Schram og Haug 1988). Det er en opptil to centimeter stor ektoparasitt som lever av slim og epitel hos verten (Appleby m. fl. 1998). En annen parasitt på stor kveite, både i oppdrett og i vill tilstand, er kveitelus, *Lepeoptheirus hippoglossi* (Schram og Haug 1988). Full lengde medregnet eggstrenger er ca. 2 cm. Dette er en vertsspesifikk ektoparasitt som kan finnes på hele fiskens overflate. Den er en nær slektning av den viktigste parasitten i norsk oppdrettsnæring så langt, lakselusa *L. salmonis*. Disse parasittene er neppe dødelige i seg selv, men de kan, som andre ektoparasitter, forårsake redusert allmenntilstand.



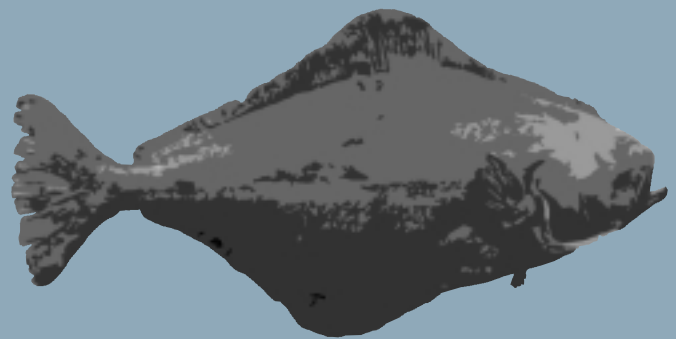
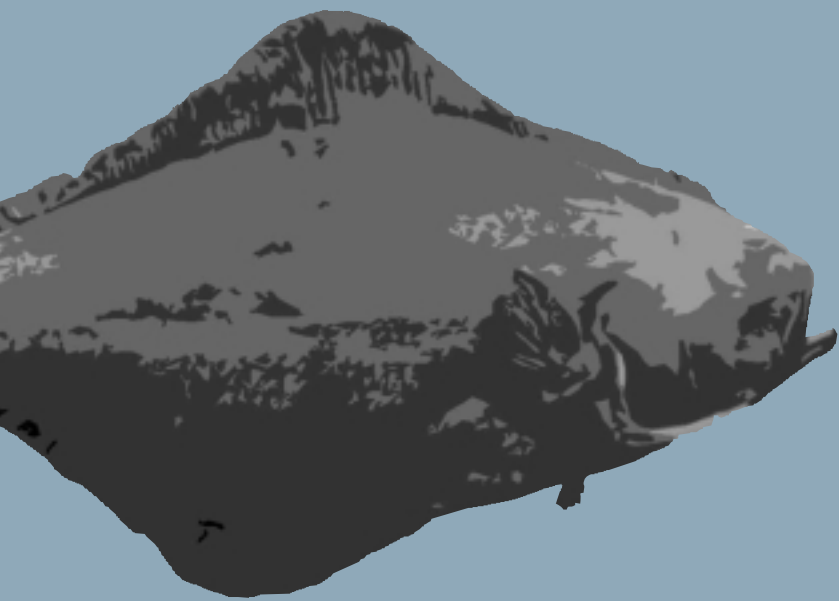
Sykdomsfigur. Immunohistokjemisk farging av snitt av nodavirusinfisert plommesekklarve (øverst t.v.). Øverst t.h. vises detalj fra ryggmargen. Rød farge demonstrerer tilstedeværelse av nodavirus. Legg også merke til de karakteristiske vakuolene (blæredannelsene) i nodavirus-infisert nervevev (Foto: Sindre Grotmol). Bildet i andre rad til venstre viser levervev fra IPNV-infisert kveiteyngel. Rød farge demonstrerer tilstedeværelse av viruset (Foto: Eirik Biering). Bildet i annen rad til høyre viser muskelvev med typiske skader hos kveitelarver infisert med *Vibrio*

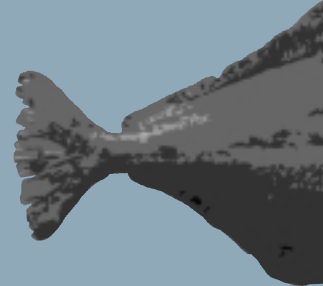
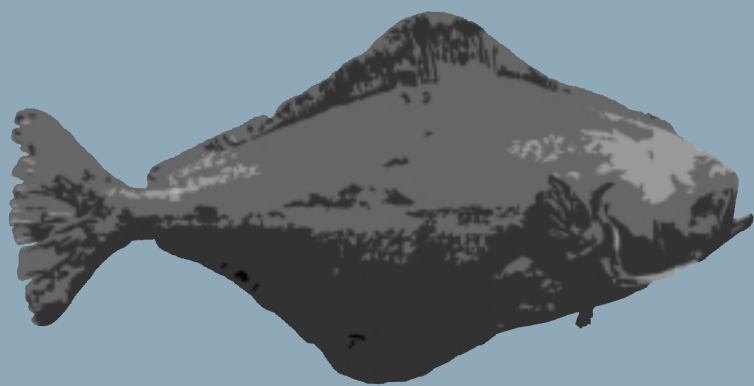
anguillarum (Foto: Ingrid Uglenes). Bildene i tredje rad viser kveiteegg med vekst av *Tenacibaculum ovolyticum* på overflaten i lupe (bilde til venstre, foto: Jon Vidar Helvik) og i scanning elektronmikroskop (bildet til høyre, foto: Øivind Bergh/Geir Høvik Hansen). Nederst til høyre vises kvete yngel med typiske skader som følge av solbrenthet, legg merke til den gulaktige raden langs finnebremmene (foto: Stig A. Tuene). Nederst til høyre vises *Trichodina hippoglossi*, en vanlig ektoparasitt hos kveite (Foto: Frank Nilsen).

Referanser

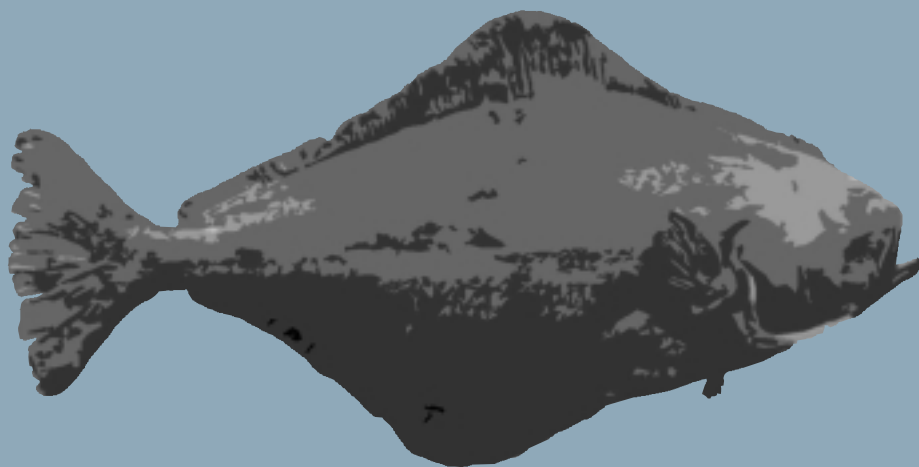
- Appleby, C., Bergh Ø. og Grotmol S. 1998. Kveite - helse og hygiene. Havbruksrapport. Fisken og havet særnummer 3/1998: ISSN 0802 0620 s. 39-44.
- Bergh, Ø., Hansen, G.H. and Taxt, R.E. 1992. Experimental infection of eggs and yolk sac larvae of halibut, *Hippoglossus hippoglossus* L. *Journal of Fish Diseases* 15:379-391.
- Bergh, Ø., Naas, K.E. and Harboe, T. 1994. Shift in the intestinal microflora of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) larvae during first feeding. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51(8):1899-1903.
- Bergh, Ø. 1995. Bacteria associated with early life stages of halibut, *Hippoglossus hippoglossus* L., inhibit growth of a pathogenic *Vibrio* sp. *Journal of Fish Diseases* 18: 31-40.
- Bergh, Ø. and Jelmert A. 1996. Iodophor disinfection of eggs of Atlantic halibut. *Journal of Aquatic Animal Health* 8:135-145.
- Bergh Ø., B. Hjeltnes and A.B. Skiftesvik 1997. Experimental infection of turbot, *Scophthalmus maximus* and halibut *Hippoglossus hippoglossus* yolk sac larvae with *Aeromonas salmonicida* subsp. *salmonicida*. *Diseases of Aquatic Organisms* 29:13-20.
- Bergh, Ø., Nilsen, F. and Samuelsen, O.B. (2001) Diseases, prophylaxis and treatment of the Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus*: a review. *Diseases of Aquatic Organisms* 48:57-74.
- Biering, E., Nilsen, F., Rødseth, O.M., Glette, J. (1994) Susceptibility of Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus* to infectious pancreatic necrosis virus. *Diseases of Aquatic Organisms* 20:183-190.
- Biering, E. and Bergh Ø. 1997. Experimental infection of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* L., yolk-sac larvae with infectious pancreatic necrosis virus: detection of virus by immunohistochemistry and in situ hybridization. *Journal of Fish Diseases* 19:405-413.
- Biering E (1997) Immune response of the Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) to infectious pancreatic necrosis virus (IPNV). *Fish and Shellfish Immunology* 7:137-149.
- Grotmol S., Totland G.K., Thorud K., and Hjeltnes BK (1997) Vacuolating encephalopathy and retinopathy associated with a nodavirus-like agent: a probable cause of mass mortality of cultured larval and juvenile Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus*. *Diseases of Aquatic Organisms* 29:85-97.
- Grotmol, S., Bergh, Ø. and Totland, G.K. 1999. Transmission of viral encephalopathy and retinopathy (VER) to yolk sac larvae of the Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus*: occurrence of nodavirus in various organs and a possible route of infection. *Diseases of Aquatic Organisms* 36: 95-106.
- Hansen, G.H., Bergh, Ø., Michaelsen, J., and Knappskog, D. 1992. *Flexibacter ovolyticus* sp. nov., a pathogen of eggs and larvae of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* L. *International Journal of Systematic Bacteriology* 42(3):451-458.
- Hjeltnes, B., Bergh, Ø., Wergeland, H. and Holm, J.C. 1995. Susceptibility of Atlantic cod *Gadus morhua*, halibut, *Hippoglossus hippoglossus* and wrasse (Labridae) to *Aeromonas salmonicida* subsp. *salmonicida* and the possibility of transmission of furunculosis from farmed salmon *Salmo salar* to marine fish. *Diseases of Aquatic Organisms* 23:25-31.
- Nilsen F (1995) Description of *Trichodina hippoglossi* n. sp. from farmed Atlantic halibut larvae (*Hippoglossus hippoglossus* (L.)). *Diseases of Aquatic Organisms* 21:209-214.

- Nilsen F, Ness A, and Nylund A (1995) Observations on an intranuclear microsporidian in lymphoblasts from farmed halibut larvae (*Hippoglossus hippoglossus* L.) *Journal of Eukaryotic Microbiology* 42(2): 131-135.
- Nilsen F (2000) Small subunit ribosomal DNA phylogeny of microsporidia with reference to genera which infect fish. *Journal of Parasitology* 86:128-133.
- Samuelsen O.B., and Lunestad BT (1996) Bath treatment, an alternative method for administration of the quinolones flumequine and oxolinic acid to halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) and in-vitro antibacterial activity of the drugs against some *Vibrio* sp. *Diseases of Aquatic Organisms* 27:13-18.
- Samuelsen OB (1997) Efficacy of bath administered flumequine and oxolinic acid in the treatment of vibriosis in halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) *Journal of Aquatic Animal Health* 9:127-131.
- Samuelsen OB, Lunestad BT, Jelmert A (1997) Pharmacokinetic and efficacy studies on bath administering potentiated sulphonamides in Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* L. *Journal of Fish Diseases* 20, 287-296
- Samuelsen O.B., and Ervik A. (1997) Single dose pharmacokinetic study of flumequine after intravenous, intraperitoneal and oral administration to Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) held in seawater at 9 C. *Aquaculture*, 158 215-227
- Samuelsen O.B., and Ervik A. (1999) A single-dose pharmacokinetic study of oxolinic acid and vetoquinol, an oxolinic acid ester, in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) held in seawater at 9°C. *Journal of Fish Diseases* 22, 13-23.
- Schram T.A., and Haug T. (1988) Ectoparasites on the Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L.) from northern Norway - potential pests in halibut aquaculture. *Sarsia* 73:213-227.
- Skiftesvik, A.B. and Bergh, Ø. 1993. Changes in behaviour of halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) and turbot (*Scophthalmus maximus*) yolk sac larvae induced by bacterial infections. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50(12):2552-2557.





Spesielle tilpasninger i oppdrett



Begrepet “Ekstensiv yngelproduksjon” har vært knyttet til bruk av poll- og bassengsystemer for produksjon av marin yngel. Motsetningen er “Intensiv yngelproduksjon” som tradisjonelt har blitt sett på som innendørs anlegg i karsystemer med kontrollert produksjon i alle ledd (alger, byttedyr og fiskelarver). Den ekstensive metoden assosieres med store vannvolum hvor tettheten av byttedyr og larver (biomassen) er lav, for eksempel ved produksjon av torskeyngel direkte i en poll hvor det produseres 1-2 yngel pr. m³ vannvolum. Til sammenligning er tettheten av biomassen i intensiv produksjon høy, og et utbytte i størrelsesorden mer enn 2 yngel pr. liter vannvolum regnes som et akseptabelt resultat. Innføring av “Posemetoden” i marin yngelproduksjon har imidlertid ført til en del begrepsforvirring både i forskermiljøet, forvaltningen og næringen. Begreper som “ekstensiv”, “semi-ekstensiv” og “semi-intensiv” produksjon har versert om hverandre. Posemetoden karakteriseres ved

bruk av en innhegning (store plastposer i poll eller sjø) som aktivt må tilføres byttedyr fordi larvenes behov er større en egenproduksjonen av plankton i systemet. En annen variant er at det benyttes store kar på land istedet for poser (Fig. 1). Fôrorganismene som brukes ved denne metoden er ulike stadier av hoppekreps (copepoder) som samles inn fra et pollsystem eller fra sjøen. I tillegg har betydelige mengder Artemia blitt benyttet når det er mangel på copepoder. Når det gjelder biomassetetthet regnes en poseproduksjon på 0,2-0,3 yngel pr. liter vannvolum som et godt resultat. Inntil nå er posemetoden benyttet for det aller meste ved yngelproduksjon av kveite i Norge, men dette er i ferd med å endre seg da intensiv produksjon stadig øker (Fig. 2).

Koblingen til naturlig plankton har ført til at posemetoden ofte kalles ekstensiv produksjon. Samtidig kan den ses på som en oppskalering av intensiv produksjon. Ut fra en klassifisering av de ulike metodene defineres pose-



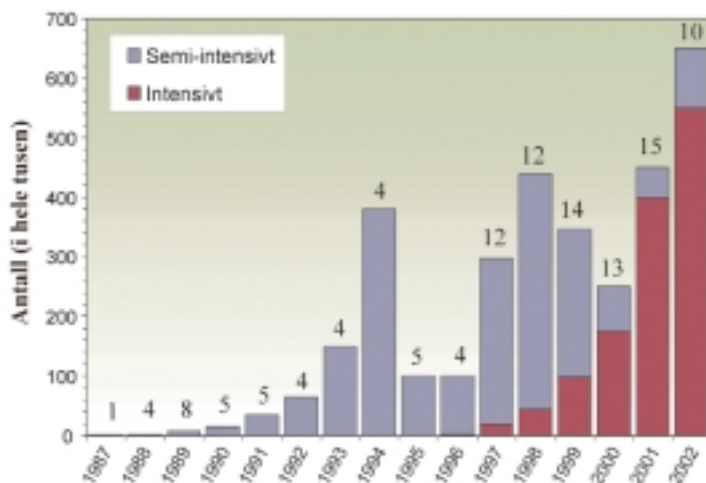
Figur 1. Skjematisk fremstilling av semi-intensiv startfôring av kveitelarver

metoden som en semi-intensiv produksjon (van der Meeren & Naas 1997). Ekstensiv produksjon defineres her som en produksjon hvor byttedyr ikke trenger å tilføres. I intensiv produksjon må fôrorganismene tilføres fordi matbehovet til larvene er større enn reproduksjonen av byttedyr i systemet. Posemetoden med sin karvariant er derfor intensiv, og begrepet "semi" som betyr "halv", antyder bruk av innsamlede copepoder fra sjøen eller fra ekstensiv planktonproduksjon i poll.

Historikk

Yngelproduksjon av marin fisk i store sjøvannsbassenger har en historie som går tilbake til slutten av forrige århundrede. Våren 1986 satte kaptein G.M. Dannevig ut nyklekte torskelarver i et 2500 m³ stort sjøvannsbasseng ved Flødevigen Biologiske Stasjon (Rognerud 1887). Larvene overlevde på plankton i bassenget og flere tusen yngel ble produsert. Basseng-metoden fikk ingen vid utbredelse innen produksjon av marin yngel, men ble gjennom første halvdel av 1900-tallet også prøvd for andre arter som rødspette og skrubbe (Rollesfsen 1940, 1946). Først i 1970-årene fikk idéen med bruk av store sjøvannsbasseng og naturlig zooplankton sin fornyelse, og da både som metode for yngelproduksjon i akvakultur og forskning på rekrutteringsmekanismer i naturen (Øiestad et al. 1976, Øiestad 1982, Øiestad 1985). En rekke arter ble forsøkt oppdrettet i bassenget som Dannevig benyttet i Flødevigen, samt i et mindre 20 m³ basseng og i 2 m³ plastposer. I årene 1976 til 1979 ble det gjennomført forsøk med rødspette, torsk, sild, lodde og en hybrid mellom rødspette og skrubbe i disse pose- og bassengsystemene. Det ble rapportert om god overlevelse både for sild, lodde og torsk. De lovende resultatene fra bassengforsøkene førte til at larver av andre arter ble prøvd. I 1980 ble de første forsøkene med piggvar og kveite gjennomført i Flødevigen (Danielssen et al. 1990, Blaxter et al. 1983).

Fra 1980 ble mye av aktiviteten flyttet til Havforskningsinstituttets akvakulturstasjon i Austevoll. Det var her gjennombruddet for



Figur 2. Produksjon av kveiteyngel totalt i Norge. Tallene er basert på opplysninger direkte fra oppdrettere og forskningsinstitusjoner (van der Meeren 2000).

metoden i akvakultur kom i 1983 med produksjon av ca 60 000 torskeyngel i den 60 000 m³ store Hyltropolten (Kvenseth & Øiestad 1984). Inspirert av suksessen med torsk ble også tunge og piggvar satt direkte ut i Svartatjernet, et 20 000 m³ tjern hvor ferskvannet i 1984 ble erstattet med sjøvann (Naas et al. 1991). Resultatet var imidlertid dårlig, og larvene overlevde kun når de ble satt ut i en pose som var plassert i tjernet (van der Meeren 1991b). Med bakgrunn i erfaringene fra posesystemene ble omfattende forsøk med oppdrett av flatfiskyngel (tunge, piggvar og kveite) i poser gjennomført innen poll- og bassengforsøkene ved akvakulturstasjonen i Austevoll i 1985 og 1986 (Berg et al. 1985, Berg 1987). De tre første kveiteyngelene ble produsert i 1985. To av disse overlevde videre og fikk navnene "Hallstein" og "Viggo Jan" etter daværende fiskeridirektør Hallstein Rasmussen og assisterende fiskeridirektør Viggo Jan Olsen. Ytterligere 200 kveiteyngel ble produsert i 1986 (Berg & Øiestad 1986, Øiestad 1999).

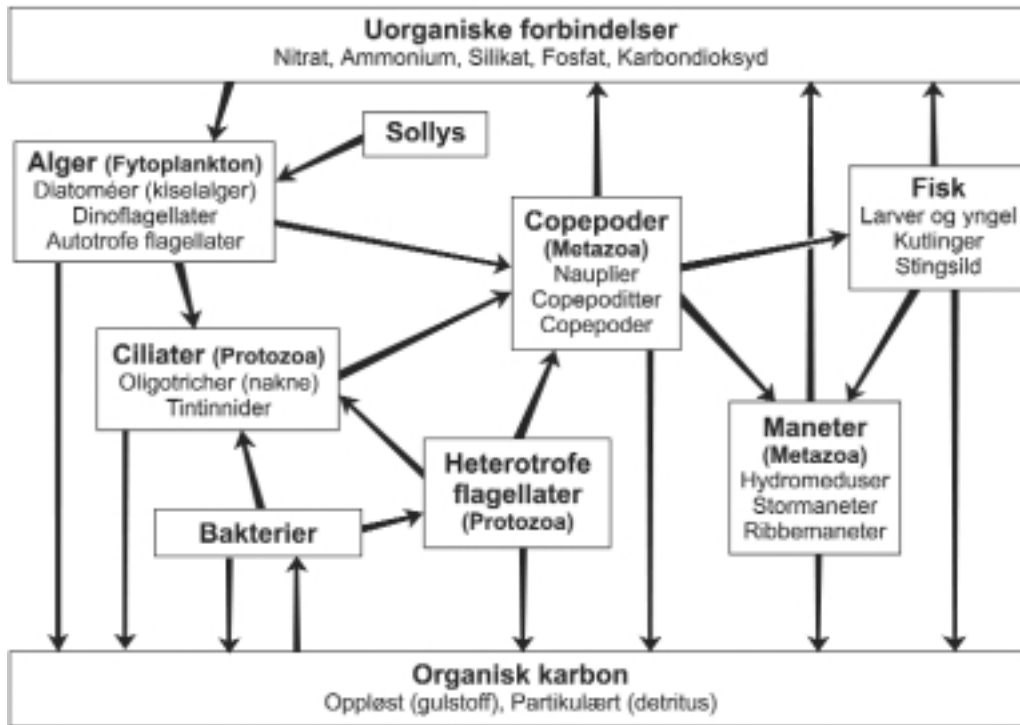
Forsøkene i posesystemene viste at larvene krevde stor tilgang på egnede byttedyr. Innsamling av zooplankton til posene var basert på en strømsetter koblet til et håvsystem av planktonduk. Systemet var lite effektivt og krevde ofte og manuell reingjøring. I 1987 kom hjulfilteret på markedet. Hjulfilteret var

selvrensende og kunne konsentrere planktonet i to ulike størrelsesfraksjoner (van der Meeren 1991a, van der Meeren & Naas 1997). Gjennom sin effektivitet og kapasitet åpnet hjulfilteret veien for kommersiell produksjon av marin yngel i posesystemer. Mowi AS (eid av Norsk Hydro), LMC og Stolt Sea Farm AS var de tidlige kommersielle pionerene som utviklet posemetoden i storskalaproduksjon av kveiteyngel. Av disse er kun sistnevnte fremdeles aktiv som yngelprodusent av kveite. I 1990 ble mer enn 10000 kveiteyngel produsert totalt i Norge (Fig. 2), og i 1994 hadde produksjonen økt til nesten 400 000. Mesteparten av denne yngelen ble produsert av Stolt Sea Farm AS (Berg 1997). Reduksjonen i antall kveiteyngel i årene 1995 og 1996 hadde sin årsak i utbrudd av viruset VER (Viral Encephalopathy and Retinopathy). Dette viruset begrenser fremdeles yngelproduksjonen i betydelig grad (Øiestad 1999). Frem til 1995 var semi-intensiv yngelproduksjon i poser og store landbaserte kar enerådende som produksjonsmetode. Imidlertid har andelen av intensivt produserte kveiteyngel økt jevnt siden 1995 og utgjorde i 2000 ca 50% av den totale produksjonen.

Siden den kommersielle utviklingen av posemetoden har skjedd innenfor næringen, finnes det en rekke forskjellige utforminger og praktiske løsninger på posesystem, posedrift og polldrift. Dokumentering av metoden slik den anvendes i dag er derfor vanskelig fordi tilgang til tekniske og biologiske data samt driftsprosedyrer hos de ulike oppdrettere er begrenset. I tillegg har utvikling og raffinering av metoden i kommersiell skala innenfor de offentlige forskningsinstitusjonene stor sett vært fraværende. Det er derfor vanskelig å snakke om poseproduksjon som en enhetlig metode. Den videre beskrivelse av planktonproduksjon i poll og yngelproduksjon i poser vil derfor være basert på kommunikasjon med oppdrettere samt erfaringer gjort med ulike marine arter ved Havforskningsinstituttet, Austevoll havbruksstasjon, både i pilot og kommersiell skala.

Produksjon av byttedyr

Copepoder vil være det primære byttedyret for fiskelarver i forbindelse med polloppdrett. Næss (1996) gir en oversikt over en del poller som har vært eller er i bruk til dette formålet. Styring av pollene er en viktig faktor for å øke og kontrollere sekundærproduksjonen (copepoder). Redskaper for slik styring er tilførsel av næringssalt (gjødsling) og omrøring av vannmassene (turbulens) (Naas et al. 1991). Til omrøring benyttes strømsettere, mens både fullgjødsel og natriummetasilikat (vannglass) har vært brukt for å tilføre nitrat (NO₃-), fosfat (PO₄-) og silikat (SiO₄-). Silikat brukes for å stimulere produksjon av kiselalger (diatoméer) som fører til copepodene. Mulighetene for å kontrollere produksjonen byttedyrt i pollene er likevel langt dårligere enn i forhold til rein intensiv produksjon av levendefôr (f. eks. Artemia). Dette skyldes blant annet at pollene er små økosystemer som kan karakteriseres med forholdsvis korte men komplekse næringskjeder eller næringsnett (Fig. 3). Primærproduksjonen (alger) beites stort sett av encellede organismer (ciliater) og ulike stadier av copepoder (Gaudy 1974, Capriulo & Carpenter 1983, Turner 1984, Andersen & Sørensen 1986, Berggreen et al. 1988, Kiørboe & Nielsen 1994, Nejtgaard et al. 1997, Båmstedt et al. 1999). Copepodene vil også kunne beite på mikrozooplankton som ciliater, heterotrofe flagellater, copepodegg og copepodnauplier (Landry 1978, Turner & Granéli 1992, Hada & Uye 1991, Lazzaretto & Salvato 1992, Kleppel 1993, Heerkloss et al. 1993, Hansen et al. 1994, Nielsen & Kiørboe 1994, Peterson & Kimmerer 1994, Saiz & Kiørboe 1995, Gismervik et al. 1996, Uye & Liang 1998). Ulike typer maneter (hydromeduser, stormaneter og ribbemaneter) kan blomstre opp i pollen og beite på copepodene (Grice et al. 1980, Øiestad et al. 1985, Daan 1989, Næss 1997). Maneter vil kunne følge med til larveposene sammen med copepoder samlet inn i planktonfraksjonene i hjulfilteret. Dette er lite ønskelig fordi manetene vil spise både kveitelarver og førorganismer i posene. Mindre fisk i pollen som kutlinger, stingsild og larver eller yngel av ulike arter vil også beite på copepoder.



Figur 3. Skjematisk fremstilling av de viktigste ledd og energistrømmer i næringsnettet i en marin poll (modifisert fra Gismervik et al. 1996). Bidrag til uorganiske forbindelser fra bakterier, alger, ciliater og heterotrofe flagelleater er ikke vist.

Fra et oppdrettssynspunkt er det ønskelig at copepoder og ikke maneter eller fisk utgjør toppnivået av næringskjeden i pollen. Imidlertid mangler det kunnskap om å kontrollere oppblomstring av maneter. Ulike metoder har vært benyttet for å fjerne uønskede organismer fra pollen. De fleste organismer i sjøen har forskjellige stadier i livssykluser knyttet til årstidene. Ved å bryte disse syklusene kan etablering og oppblomstring av slike arter hindres. Mindre poller (< 60 000 m³) kan tømmes, og dette vil hindre etablering av ulike fiskearter, rur, rørbyggende børstemakk og hydroider som alle lever av blant annet copepoder. Hydroider, som hører til gruppen nesledyr, er forøvrig det fastsittende stadiet for en del manetarter (hydromeduser). Tømming av pollen vil også fjerne strandsnegl som er mellomvert for digene ikter (blant annet *Cryptocotyle lingua* som parasitterer ulike fiskearter og gir svartprikkesyke) (Möller & Anders 1986). Andre parasitter (ikter, bendelorm, nematoder

og microsporider) har copepoder som mellomvert og er funnet i kveitelarver fra poseanlegg (Bristow 1990, Appelby 1996). I pollsystemer er det trolig vanskelig å bryte syklusene for parasitter med copepoder som mellomvert, og ytterligere kunnskap om parasitenes livssyklus er nødvendig. En del poller er for store til å kunne tømmes (> 60 000 m³), og andre metoder for å fjerne uønskede organismer må vurderes. Dette kan være bruk av plantegiften rotenon eller stagnerende forhold om vinteren med dannelse av hydrogensulfid (H₂S). Rotenon tar livet av fisk og en god del plankton (Næss 1991b, Næss et al. 1991), men er i dag miljøpolitisk svært omstridt og trolig lite aktuelt. H₂S vil være en bedre løsning, men vil ikke dannes i øverste del av vannsøylen. Senking av vannstanden ved utpumping av dette overflatevannet vil derfor være aktuelt. Hvis nedslagsfeltet er stort nok kan det legges et 1 til 3m "lokk" med ferskvann i pollen. Ferskvannet vil hindre etablering av marine

arter i de grunne delene av pollen, mens H₂S fjerner uønskede organismer i resten av pollen. Denne metoden kan også anvendes for mindre poller i kombinasjon med utpumping. H₂S fjernes ved utskifting og omrøring av pollvannet. For å hindre ny introduksjon av uønskede organismer ved utskiftingen bør innpumpet vann filtreres (f.eks. ned til 80µm). Forøvrig kan det tenkes at enkelte poller vil være så store eller utsatt for vindeksponering at omrøring om vinteren vil hindre effektiv bruk av H₂S-metoden med ferskvannsløkk.

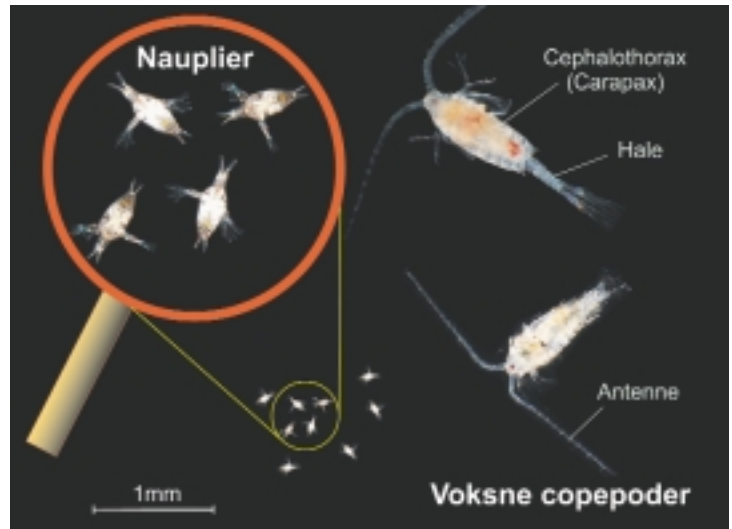
Undersøkelser fra ulike poller viser at arts-sammensetning av copepoder kan være høyst forskjellig fra poll til poll (Næss 1996). I nordatlantiske farvann domineres copepodene i sjøen stort sett av en stor art (raudåte: *Calanus finmarchicus*), mens i norske pollene er mindre arter som *Eurytemora affinis*, *Temora longicornis*, *Centropages hamatus*, *Acartia* spp., *Oithona similis*, *Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus elongatus* og *Tisbe* sp. vanlige (Næss 1996, van der Meeren & Naas 1997). I de store og litt dypere pollene vil nok også raudåta finnes i rikelige mengder. Informasjon fra oppdrettere og erfaringer fra Austevoll havbruksstasjon viser at også produksjonen av copepoder i poller er svært variabel med hensyn til tidspunkt og mengde. Produksjonen foregår i perioder, og dette resulterer i uforutsigbare og store forskjeller i copepodtetthet gjennom sesongen og fra sesong til sesong. Kunnskapen for å styre produksjonen av copepoder er ufullstendig, og en oppdretter er på mange måter prisgitt den naturlige variasjonen i systemet. Det er gjort flere forsøk på å utvikle intensive produksjonslinjer for ulike copepoder (Kahan et al. 1982, Støttrup et al. 1986, Støttrup & Norsker 1997, Støttrup et al. 1998). Den viktigste hindringen for å kunne utnytte dette i kommersiell produksjon er lav produksjonskapasitet på grunn av lang generasjonstid og lav copepodtetthet i oppdrettssystemet. For å kompensere for dette må produksjonen av copepoder derfor skje i større volum, noe som har vært prøvd ut tildels med hell i store tanksystemer (Nellen et al. 1981, Urup 1994, Ohno & Okamura 1988, Støttrup et al.

1998). Mengde copepoder som kan høstes fra intensiv produksjon og store tanksystemer er rapportert til mellom 10 og 30% av produksjonen i systemet for å holde populasjonen i likevekt (Nellen et al. 1981, Ohno et al. 1990). Likevel vil oppdrett basert på denne type forproduksjon måtte benytte *Artemia* i tillegg som byttedyr fordi copepoder fremdeles ikke kan produseres i store nok mengder til å dekke matbehovet hos fiskelarvene i et anlegg i kommersiell skala (van der Meeren & Naas 1997).

For å forstå dynamikken i produksjonen av copepoder i poller kan det være nyttig å se litt på copepodenes biologi. Copepodene består av tre hovedgrupper: calanoide, cyclopoide og harpacticoide copepoder. Siden copepodene er krepsdyr foregår reproduksjonen som hos mer kjente tiftokreps som hummer og krabbe. Den modne hunnen får overført en spermpakke fra hannen, og denne brukes til å befrukte mange egg. Utviklingen fra egg til voksen skjer gjennom en rekke stadier (Fig. 4). Dette omfatter seks larvestadier (nauplier), fem juvenille stadier (copepoditter) og ett voksenstadium (copepod). Varigheten for denne utviklingen (generasjonstiden) er i størrelsesorden 2,5-10 uker avhengig av temperatur og art (Katona 1970, Uye 1982, Støttrup et al. 1986, Næss 1991a, Ianora 1998). Harpacticoide copepoder har svært korte antenner og er knyttet til et substrat (bunn og andre faste overflater), mens naupliene er i stor grad pelagiske (oppe i vannmassen). Både cyclopoide og calanoide copepoder er stort sett pelagiske og har lengre antenner, men skilles blant annet på om eggene bæres i ytre eggsekker (cyclopoide) eller gytes direkte ut i vannmassen (calanoide). Professor G.O. Sars, en av pionerene i norsk havforskning, har tegnet og beskrevet copepoder funnet i norske farvann (Sars 1903, 1911, 1918). Av nyere litteratur for å bestemme copepoder kan Enckell (1980) anbefales.

Copepodenes diet er høyst variert og spenner fra en rekke typer alger til ciliater og heterotrofe flagellater (Fig. 3). Byttet kan fanges på to måter: 1) copepoden skaper en vannstrøm forbi antennene med munnapparatet og selektivt fanger algeceller eller annet bytte som

den oppdager med et fint sanseapparat langs antennene (Alcaraz et al. 1980, Strickler 1985), og 2) copepoden lar seg synke langsomt gjennom vannet og angriper bevegelige byttedyr som oppdages ved hjelp av sansehår på de utslåtte antennene (Jonsson & Tiselius 1990). Det har vist seg at byttedyrtype og turbulens i vannmassen påvirker copepodenes spiseatferd, og at økende grad av turbulens er mest fordelaktig for den sistnevnte fangstmetoden (Hwang et al. 1994, Kiørboe & Saiz 1995, Saiz & Kiørboe 1995, Alcaraz 1997, Kiørboe 1997). Det har vist seg at en del copepodarter foretrekker å beite på ciliater (Wiadnyana & Rassoulzadegan 1989, Stoecker & Eglhoff 1987, Turner & Granéli 1992, Nejtgaard et al. 1997). Ved lave tettheter av alger kan inntak av ciliater være betydelig og bidra i stor grad til eggproduksjon (Gifford & Dagg 1988, Ohman & Runge 1994). Videre ser det ut til at copepoder har en optimal størrelse relativ til sin egen størrelse (Hansen et al. 1994), men at de også i betydelig grad kan nyttiggjøre seg små alger med cellediameter ned mot $5\mu\text{m}$ (Støttrup & Jensen 1990, Harris 1994, Nejtgaard et al. 1997, Båmstedt et al. 1999). Mange copepodarter er altså omnivore (spiser både vegetabilsk og animalsk kost), og denne diversiteten i dietten antas å være viktig for reproduksjon og vekst (Kleppel 1993). Blant ulike algetyper som før har det eksistert en forestilling om at diatoméer generelt er spesielt egnet for copepoder (Runge 1988). I den seinere tid har det blitt stilt spørsmål om dette er tilfelle (Kleppel et al. 1991, Uye 1996). I fra feltobservasjoner og i laboratorieforsøk med en rekke copepodarter er det påvist at fekunditet (eggproduksjon), eggutvikling og klekking har blitt negativt påvirket av enkelte diatoméer, og at dette skyldes kjemiske forbindelser i algene (Poulet et al. 1994, Ianora et al. 1995, Miralto et al. 1995, Chaudron et al. 1996, Ianora et al. 1996, Ban et al. 1997, Miralto et al. 1999). I motsetning til dette fant Kiørboe & Nielsen (1994) i en studie fra sørlige Kattegat at produksjon av egg hos copepoder samsvarte med mengde av klorofyll for partikler større enn $11\mu\text{m}$, og at



Figur 4. Calanoide copepoder og nauplier fra Svartatjern, Austevoll havbruksstasjon

denne planktonfraksjonen stort sett bestod av diatoméer og andre store algerarter. Forøvrig har eggproduksjon og klekking også vist seg å variere med algenes størrelse, tetthet og ernæringsmessige kvalitet i form av innhold av nitrogen (protein og aminosyrer) eller fettsyrer (Berggreen et al. 1988, Kiørboe 1989, Støttrup & Jensen 1990, Norsker & Støttrup 1994, Jonasdottir & Kiørboe 1996, Pond et al. 1996, Calbet & Alcaraz 1997, Kleppel et al. 1998, Båmstedt et al. 1999). Ulike algetyper kan ha svært forskjellig innhold av fett (lipider og fettsyrer), og oppblomstring av enkelte algerarter med ugunstig fettprofil (f.eks. ulike diatoméer) kan derfor påvirke reproduksjonen hos copepodene negativt (Fraser & Sargent 1989, Graeve et al. 1994, Kleppel & Burkart 1995, Pond & Harris 1996, Nejtgaard et al. 1997). En annen faktor som kan redusere copepodproduksjonen er kannibalisme eller beiting fra andre copepodarter. Dette går særlig ut over egg og tidlige naupliestadier. Fenomenet er rapportert for en rekke arter og kan utgjøre en betydelig reduksjon av bestandsveksten ved de tettheter av voksne copepoder som observeres i pollene (Landry 1978, Heerkloss et al. 1993, Hada & Uye 1991, Lazzaretto & Salvato 1992). Kannibalisme ser ut til å være en mekanisme for å regulere

populasjonsstørrelse og fjerne svake individer i populasjonen (Uchima & Hirano 1986, Heerkloss et al. 1993, Uye & Liang 1998). Høy tetthet av voksne individer ser imidlertid ikke ut til å påvirke selve eggproduksjonen i nevneverdig grad (Miralto et al. 1996).

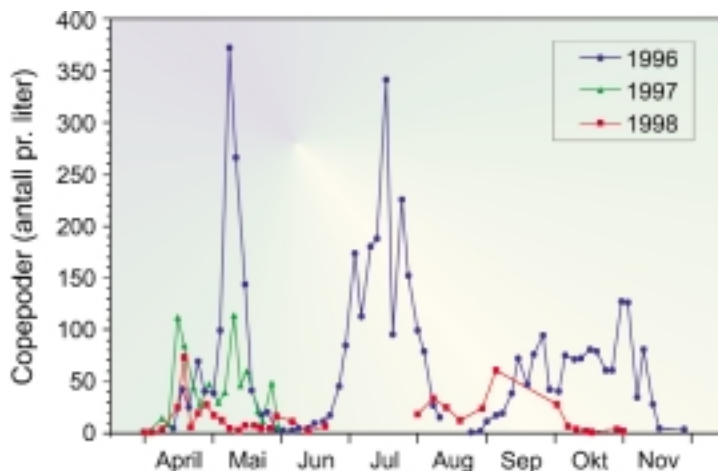
Ved ugunstige forhold vil en rekke copepodarter legge hvileegg i pollene (Næss 1991a, 1994, 1996). Disse synker til bunns og overlever til forholdene igjen blir optimale (Grice & Marcus 1981). I norske poller vil flere arter overvintre som hvileegg. Mekanismene som bestemmer klekking av hvileegg er ikke fullt forstått, men daglengde (lysforhold), endring av miljøforhold (oksygenmetning) og temperatur er mulige nøkkelfaktorer (Uye & Fleminger 1976, Uye 1980, Dahms 1995). Høye nok tettheter av alger (næringstilgang) er en annen mulig faktor. Hvileeggene for de ulike artene vil klekke til forskjellige tider på året og resultere i en bestemt rekkefølge i oppblomstring av artene (suksesjon). Imidlertid vil mengden egg fra år til år kunne variere mye og føre til store årlige svingninger i tettheten av copepoder i pollen (Næss 1996). Hvileegg er svært motstandsdyktige og enkelte arter vil kunne overleve både desinfeksjon, H₂S og rotenonbehandling (Næss 1991c, 1996, Næss & Bergh 1994). Det kan faktisk se ut til at dårlige miljøforhold i en periode er nødvendig for å få god klekking. Upubliserte data fra Austevoll havbruksstasjon viser at kort eksponering med H₂S ved lav temperatur i ett tilfelle var nødvendig for å klekke hvileegg fra arten *Centropages hamatus*. Videre vil hvileegg tåle rotenon, mens uttørking og nedfrysing ser ut til å føre til total dødelighet (Næss 1991c). Høy temperatur i kombinasjon med H₂S ser imidlertid ut til å være skadelig for hvileeggene. Slike forhold var trolig årsak til fullstendig utryddelse av en av copepodartene (*Acartia teclae*) fra Svartatjern ved Austevoll havbruksstasjon. Det er derfor ikke likegyldig hvordan pollen behandles om høsten og vinteren. Driftsrutiner for Svartatjern basert på 15 års erfaringer vil bli gitt i avsnitt nedenfor. Fordelen med hvileegg i poller er at klekkingen ved starten av produksjonssesongen kan

synkroniseres. Uttak av plankton til bruk i posesystemer om våren kan derfor til en viss grad planlegges.

Erfaringer fra Svartatjern viser at produksjonstoppene av copepoder er relativt forutsigbare i tid, men at mengde copepoder i toppene kan variere mye fra år til år (Fig. 5). Et av hovedproblemene har vært at copepodproduksjonen årevis synker kraftig og endrer artsammensetning midt i mai når kveitelarvene trenger planktonet mest. Styling av pollene for å unngå slike endringer er derfor ønskelig. Pollene som brukes til poseoppdrett, er forskjellige i både temperatur, saltholdighet, vannutskifting, lysregime (breddegrad), dyp, volum, overflate, vindeksponering og nedslagsfelt for nedbør. Disse faktorene vil være bestemmende for naturlig omrøring av pollvannet (turbulens), tilførsel av næringssalt og lysforhold som igjen vil påvirke hvilke algearter som blomstrer i pollen. Spørsmålet er da om algenes sammensetning og produksjon i pollen er av betydning for produksjonen av copepoder? Fra gjennomgangen av copepodenes biologi ovenfor synes det klart at algesamfunnet vil ha effekt på vekst, overlevelse og reproduksjon. Bruk av kunstgjødning i kombinasjon med omrøring ved hjelp av strømsetter har vist seg å øke algproduksjonen og endre ciliatsamfunnet i poller (Naas et al. 1991, Strand 1996). Økt produksjon av copepod-nauplier er også antydning, blant annet ved bruk av selektiv gjødning (Naas et al. 1991, Nejtgaard et al. 1997). Selektiv gjødning har vist seg å påvirke hvilke algetyper og arter som blomstrer opp, samt varigheten av oppblomstringen (Harrison & Davis 1979, Lane & Collins 1985, Egge & Aksnes 1992, Egge & Heimdal 1994, Egge & Jackobsen 1997, Egge 1998). Selektiv gjødning har også hindret sammenbrudd i en algooppblomstring ved å begrense tilgang på fosfat som er nødvendig for vekst av virus som ødelegger algeceller (Egge 1993, Bratbak et al. 1993). Ut fra litteraturen nevnt i avsnittet ovenfor om copepodenes diett skulle omrøring og moderat gjødning være gunstig for økt produksjon. Det kan imidlertid stilles spørsmål om gjødning

med silikat for å fremme vekst av diatoméer er gunstig med hensyn til copepodenes reproduksjon. Mekanisk omrøring av vannmassene ved hjelp av strømsetter vil imidlertid kunne være fordelaktig for alger uten egenbevegelse som for eksempel diatoméer. Synking av algeceller har blitt foreslått som en viktig mekanisme for å regulere algeoppblomstringer i lukkede vannvolumer (Eppley et al. 1978). Forøvrig vil omrøring sikre gode miljøforhold og hindre dannelse av H_2S i bunnvannet, mens gjødsling vil kunne sikre høy algeproduksjon og gode oksygenforhold i hele pollen.

Som eksempel på styring av poll kan det være av interesse å se nærmere på årsyklusen for produksjon av copepoder i Svartatjern ved Austevoll havbruksstasjon. Svartatjønn ble i 1984 omdannet fra et ferskvannstjern til et sjøvannsbasseng som er 3,5 m dypt og har et volum på ca. 20 000 m³. Årsyklusen starter med tømning av tjernet tidlig i februar. Dette fører til at organismer som enten konkurrerer med fiskelarver om planktonet eller selv spiser fiskelarver, fjernes fra systemet. I bunnslammet ligger hvileegg fra copepoder som overlever nedtappingen. Nedtappingen velges slik at hvileeggene ikke utsettes for frost eller uttørring. Når så bassenget fylles med næringsrikt vann fra 39 m dyp sent i februar, skjer våroppblomstringen av alger innen en til to ukers tid. Omtrent samtidig vil store mengder nauplier klekkes fra hvileeggene. Naupliene trenger planktonalger som føde, og algeproduksjonen økes ved å tilføre næringssalter (kunstgjødsel). Gjødslingen foregår et par ganger i uken og blandes i egen tank før spredning i pollen via en strømsetter. Strømsetteren holder vannmassene i bevegelse akkurat nok til at oksygenforholdene er tilfredstillende like over bunn. Innen tre til seks uker er første generasjon av nauplier blitt voksne copepoder som fortløpende produserer nye nauplier. Denne første produksjonssyklusen består nesten utelukkende av copepoden *Eurytemora affinis*, og kan gi svært høye tettheter (opp til 1600 nauplier pr. liter er observert). Noen få år har også copepoden *Temora longicornis* blomstret opp i vårsyklusen. De høye tetthetene kan illustreres



Figur 5. Tetthet av umodne og voksne stadier av copepoder i Svartatjern, Austevoll havbruksstasjon.

ved at det i 1998 med filtreringsgrad på 8% av Svartatjern sitt volum ble samlet inn over 70 kg (våtvekt) copepoder i løpet av 20 dager. Dette tilsvarer nok føde til å drette opp ca 60 000 kveitelarver i 30 dager etter overføring til startfôring. I midten av mai skjer en overgang til andre arter (blant annet *Centropages hamatus*) og copepodtettheten reduseres kraftig (Fig. 5). Dette er ugunstig med hensyn til tidspunkt for startfôring av kveitelarver. Utover i juni og juli vil copepodene få påvekst av klokkeedyr, en encellet ektoparasitt som vokser utenpå copepodskallet tilsynelatende uten å gjøre noen skade. Svartatjern tømmes da på nytt og fylles umiddelbart opp igjen for å hindre uttørring av sedimentet og hvileeggene. Dette vil fjerne klokkeedyrene og eventuelle maneter som har etablert seg gjennom vårsesongen i tjernet. Etter denne andre oppfyllingen klekker hvileegg av en ny og mer varmekjær art (*Acartia grani*), men også *Centropages* og *Eurytemora* kan dukke opp utover høsten. Tettheten av copepoder i høstsesongen kan bli høy og vare helt ut til oktober (Fig. 5). Ny forekomst av klokkeedyr kan skje seint på høsten. Om høsten kjøres Svartatjern med omrøring og gjødsling som i vårsesongen. I løpet av de to produksjonssyklusene vil de ulike copepodartene i bassenget legge nye hvileegg. Det er derfor viktig å sikre overlevelsen av

disse gjennom vinteren. Første steg er nedkjøling av vannmassen under gode oksygenforhold. Strømsetteren går til seint i desember, og ferskvannslag fra nedbør presses ut med innpumping av vann for å hindre drivhuseffekt og oppvarming. Alternativt kan omrøring økes slik at ferskvannslaget blandes ned i vannsøylen. Når temperaturen er under fire til fem grader ved årsskiftet stoppes strømsetteren. Ferskvannslag eller islegging vil hindre omrøring og H_2S dannes i bunnvannet i løpet av januar. I første halvdel av februar tømmes tjer-net og en ny sesong settes i gang.

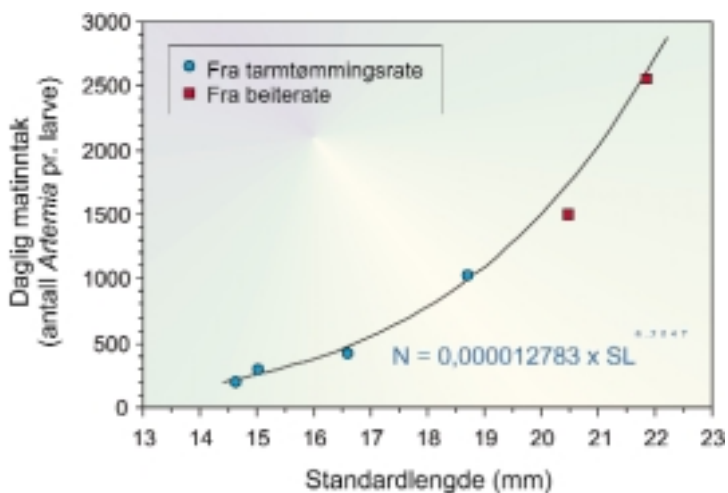
Innsamling av byttedyr

Produksjonslinjen i poser er vist skjematisk i figur 1. Hjulfilteret er en svært sentral del av føringssystemet, og er ofte plassert på et flåtesystem i selve pollen. Sammen med innendørs produksjon av *Artemia* skal hjulfilteret sikre mattilgangen som kan anta betydelige mengder når larvene vokser til (Fig. 6). For eksempel er en 21,8mm lang kveitelarve (125mg våtvekt) i stand til å spise ca 2500 byttedyr, målt som *Artemia* (van der Meeren 1995, van der Meeren 1996). I forhold til rein intensiv produksjon med utelukkende bruk av *Artemia* som byttedyr, har helt eller delvis bruk av

copepoder ført til yngel av god kvalitet.

Kvalitet i denne sammenheng måles da først og fremst som andel av yngel med naturlig pigmentering og fullstendig øyevandring. Det er ikke avklart hva som fører til bedre pigmentering og øyevandring, men byttedyrenes innhold av essensielle næringsstoffer som ulike vitaminer, lipider og fettsyrer (særlig DHA og EPA) ser ut til å spille en viktig rolle (Venizelos & Benetti 1999). Erfaringer fra Austevoll havbruksstasjon med piggviryngel drettet opp i 5 m^3 poser viser at copepoder som fôr gir nær sagt 100% normal pigmentering. Svært høy grad av pigmentering oppnås også for kveite hvis copepoder benyttes i perioder av larvefasen (vindusføring: Næss & Skår 1996, Næss et al. 1995). Omfattende analyser av biokjemisk innhold i copepoder fra poller gjennom hele produksjonssesongen fra april til november er i gang (van der Meeren et al. 2001), og en del biokjemiske data fra copepoder både i pollene og fra sjøen generelt er publisert (Gatten et al. 1983, Watanabe et al. 1983, Witt et al. 1984, Sargent & Henderson 1986, Fraser & Sargent 1989, Klungsøyr et al. 1989, Olsen et al. 1991, van der Meeren et al. 1993, Norsker & Støttrup 1994, Fyhn et al. 1995, Næss et al. 1995, Evjemo & Olsen 1997). Det er vist at ulike alger kan gi betydelige forskjeller i innhold av essensielle fettsyrer hos copepoder (Wang-Andersen 1995, Graeve et al. 1994).

Bruk av *Artemia* er en omfattende og arbeidskrevende prosess. *Artemia* kjøpes som tørre cyster på boks, og før de kan brukes som fôr til larvene må dehydreres, dekapuleres, klekkes og anrikes (se kapitlet om startføring for detaljer). Innsamling av plankton kan høres enklere ut, men i praksis er det mange feil som også kan gjøres i denne prosessen. Filtersystemet for innsamling av plankton består av en tilførselspumpe koblet til et hjulfilter. Pumpen henges på ønsket dyp som vil være avhengig av vertikal fordeling av de organismer som filteret skal samle. For copepoder betyr dette vanligvis en grunn posisjonering hvis det er ønskelig å samle eldre copepodstadier, mens nauplier ofte finnes i større mengder nærmere bunn. De eldre stadiene

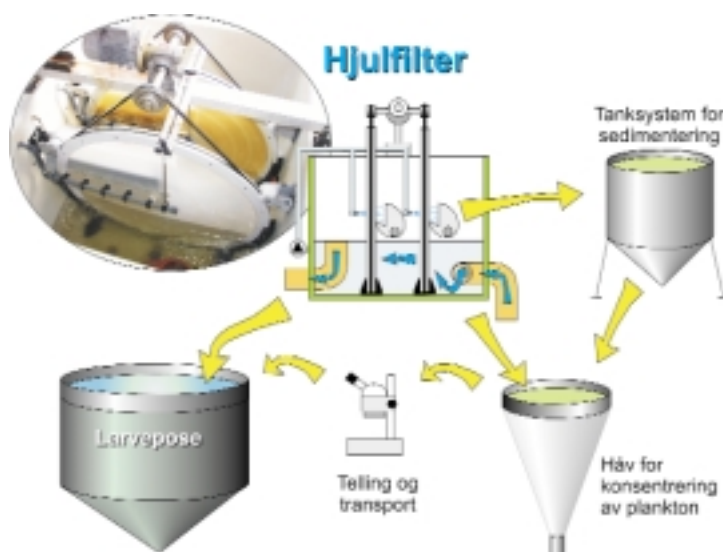


Figur 6. Daglig matinntak hos kveitelarver bestemt fra tarmtømmingsrate (Elliot & Persson 1978) og fra beiterate (van der Meeren 1995). Matinntaket er beregnet med *Artemia* som byttedyr. *Artemia* ble gitt i overflod og kurven viser derfor maksimalt mulig matinntak (N) som en funksjon av larvestørrelse (SL : standardlengde).

med rimelig egenbevegelse kan trolig for en del arters vedkommende konsentreres ved bruk av lys om natten (Szczerbowski & Mamcarz 1984). Foruten lys (døgnsyklus) vil også temperatur kunne påvirke vertikal fordeling av copepoder (Berg 1997).

Selve hjulfilteret består av en beholder av glassfiber med to utskiftbare hjul trukket med planktonduk (Fig. 7). Hjulene roteres av remmer som er koblet til en motor med gir på toppen av filteret. Planktonet presses mot hjulduken, løftes ut av vannet, og spyles av duken inn i en samlekasse som fører planktonfiltratet ut av filteret. Filtratet er konsentrert ca. 1000 ganger i forhold til det opprinnelige vannet som pumpes inn i filteret. To hjul vil gi tre kammerer i filteret (Fig. 7), og hjulet nærmest vanninntaket har større maskevidde enn hjulet nærmest avløpet. Vannet pumpes inn i filteret (ca 1m³ pr. min. for et UNIK 900 filter) til det første kammeret hvor partikler større enn maskevidden på det første hjulet oppkonsentreres. I kammeret mellom hjulene oppkonsentreres partikler som avgrenses av maskevidden i begge hjulene. I det siste kammeret skjer ingen oppkonsentrering, og vannet er her filtrert i samsvar med maskevidden i det andre hjulet. Det filtrerte vannet fra siste kammeret brukes til å spyle plankton av hjulene og inn i samleklassene som ligger inntil hjulene (Fig. 7). Ved utsetting av startføingsklare kveitelarver i posene vil det være aktuelt å benytte mellom 250 og 350µm maskevidde i duken til det første hjulet, mens mellom 80 og 150µm maskevidde vil være tilstrekkelig i duken til det siste hjulet. Akkurat hvilke dukstørrelser som skal brukes vil være avhengig av størrelsen på det aktuelle planktonet i pollen. Dukstørrelsen er et tverrsnittsmål som vil slippe gjennom byttedyr med større lengde enn maskevidden skulle tilsi. En 350µm duk vil for eksempel slippe igjennom copepoder som har ryggskjold (cephalothorax, se Fig. 4) med lengde opp til 700µm. Startføingsklare kveitelarver vil faktisk være i stand til å spise så store byttedyr etter få dager. Vanligvis er det filtratet fra det midterste kammeret som blir brukt fordi dette vil gi en forfiltrering med fjerning av stort og

uønsket plankton (f.eks. maneter som vil kunne spise kveitelarver i posene). Filtratet fra det første kammeret må kun benyttes hvis slike store uønskede organismer ikke finnes i pollen. Hjulene i filteret må skiftes i henhold til larvenes behov for større byttedyr etter hvert som larvestørrelsen øker. For kveite kan for eksempel 80 og 250µm benyttes de første 5 dagene etter overføring til posene. De neste 10 dagene kan 150 og 350µm brukes mens 200 og 500µm kan være passelig fra dag 15. Avhengig av larvenes vekst vil det første hjulet kunne byttes med 600 eller 750µm fra dag 25.



Figur 7. Innsamling av copepoder med hjulfilter. Tverrsnitt av hjulfilter med vannstrøm (blå piler) er vist skjematisk med ulike alternativer for behandling og kontroll av planktonfiltrat (gule piler).

Filtreringen er en belastning for planktonet, og det må påregnes en viss dødelighet. Et problem vil derfor være å unngå at dødt plankton og annet dødt organisk materiale blir overført til posene med kveitelarver. Dødt materiale vil kunne være substrat for uønsket bakterievekst i posene. Utforming og drift av filtersystemet vil kunne ha stor betydning for planktonets levedyktighet frem til det gis som fôr i larveposene. Mengde spylevann som brukes på hjulene vil i stor grad bestemme tettheten av copepoder i planktonkonsentratet. For

høy tetthet vil gi økt dødelighet hvis det ikke brukes oksygen i oppsamlingssystemet etter filteret. Samtidig vil for mye spylevann føre til sprut som korroderer motor og gir. Videre bør det holdes kontroll med hvor mye fôr som tilføres posene. Det er viktig at larvenes matbehov blir dekket, og kontroll med tilført fôr og larvenes beiting er nødvendig for å avgjøre når *Artemia* må tas i bruk som tilleggsfôr. *Artemia* bør tilføres sakte over tid gjennom en tynn slange helt i overflaten slik at de blir godt spredt og larvene rekker å spise byttedyrene etter hvert som de tilføres. Tilføring av masse *Artemia* på en gang vil føre til at mesteparten synker til bunns uten å bli spist fordi lav temperatur i posen vil passivere byttedyrene. Her vil *Artemia* dø og føre til økt organisk belastning i posene.

Etter at planktonet er filtrert kan det føres direkte til posene med et rørsystem (Fig. 7) (Berg 1997). Denne metoden vil gjøre det vanskelig å fjerne dødt plankton og andre små organiske partikler i filtratet. Direkte tilførsel gir også liten kontroll på tilført mengde fôrorganismer til poseanlegget, og daglig telling av byttedyrtetthet i de enkelte posene eller hyppige tellinger fra tilførselsrørene vil da bli nødvendig. Et alternativ til kontinuerlig tilførsel vil være å bestemme hva som totalt tilføres hver pose i separate utføringer. Dette kan gjøres med et oppsamlingssystem for planktonfiltratet som kommer ut av filteret. Etter oppsamling konsentreres planktonet ytterligere før telling og transport til larveposene. To typer oppsamling kan benyttes: 1) tanker med kon bunn på dekket av flåtesystemet, 2) håv av planktonduk som henger ned i pollvannet (Fig. 7). I begge tilfeller har målinger vist at oppsamlingssystemet må oksygeneres for å opprettholde god overlevelse av planktonet. Uten bruk av oksygen vil oksygenmetningen synke til under 20% med stor planktondødelighet som resultat. Bruk av tanker med kon bunn gjør det mulig å sedimentere ut dødt materiale etter at disse er fylt opp. Fjerning av slikt sediment er vanskeligere fra en håv med planktonduk. Pumping av vann fra bunnen av

håven er en mulighet. Konsentrering før telling og transport er imidlertid enklere og hurtigere hvis oppsamlingen foregår i en planktonhåv. Selv med bruk av sedimenteringstanker må filtratet konsentreres i en håv av planktonduk før telling og transport (Fig. 7). Dette medfører ekstra håndtering av planktonet. Det er verd å merke seg at copepoder som trenges tett sammen i høye konsentrasjoner blir passivisert og stopper å svømme. Dette fører til at alt copepodene etter få minutter havner på bunn av transportkaret hvis det ikke er noen form for luft- eller oksygentilførsel. De er imidlertid ikke døde, og vil kunne lives opp innen kort tid hvis de overføres til kar med luft- eller oksygenbobling. Copepodene kan holdes i live uten problemer i minst 5 timer ved svært høye tettheter (300-400 individer pr. ml). Uten luft og oksygenbobling vil de imidlertid dø svært fort.

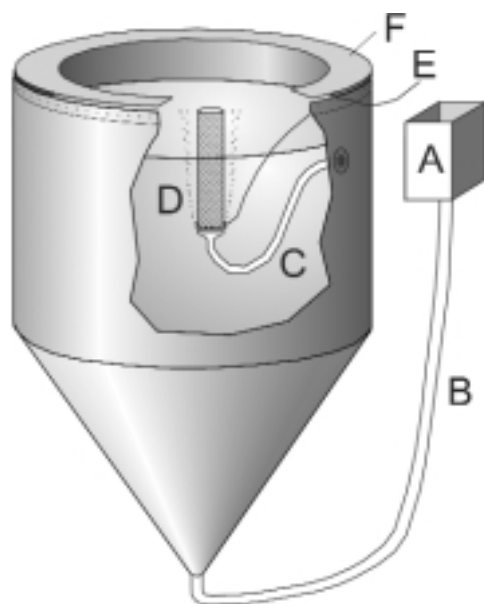
Til sist må det nevnes at det filtrerte vannet fra hjulfilterene vanligvis går tilbake til pollen. I denne sammenheng er det i forsøk med copepoddyrking i 27m³ tanker observert at filtrering kun med planktonduk gav en negativ effekt på produksjonen sammenlignet med å ta ut tilsvarende filtrert volum og bytte dette med nytt vann (Nellen et al. 1981).

Yngelproduksjon i poser

Poseanlegget består vanligvis av et sjøanlegg med poseoppfang og system for vanntilførsel og røkting. Posen er typisk sylinderformet med kon bunn (Fig. 8), men også poser med mer eller mindre flat bunn har vært benyttet. Øverst er det sydd inn tau og maljer for å feste posen i opphenget. Som i intensive startfôringskar har også krage (skyggekant) av poseduk vært benyttet for å trekke kveitelarvene bort fra poseveggen. Kragen vil i tillegg hindre begroing av poseveggen, men også redusere lyset slik at vekst av planktonalger i posene vil kunne holdes litt tilbake. Duken i posene er svart og laget av tre-lags vevet polyetylen (PEL). Denne duken er meget lett å håndtere og svært slitesterk mot revning. Imidlertid tåler den mindre når det gjelder spisse gjenstander. Duken lar seg ikke sveise eller lime og

må sys. Posestørrelsen i de ulike anleggene varierer fra 15 til 120 m³. Tilførsel av vann skjer enten i overflaten eller fra bunn gjennom en fleksibel miljøslange. Avløpet er vanligvis i øvre del av posen gjennom en sil kledd med planktonduk (Fig. 8). Maskevidden i planktonduken kan variere mellom 350 og 1000 µm. Luftbobling rundt silen vil redusere sannsynligheten for at larver kommer for nær avløpet. Data på vannutskifting er ikke uten videre tilgjengelig og vil være avhengig av biomassen (vekt av larver og plankton) som er i systemet. Store poser vil kreve mindre vannutskifting fordi biomassen her vanligvis er mindre pr. liter vannvolum enn i små poser. Vannutskiftingen må være tilstrekkelig til at det ikke bygges opp ammonium eller skjer en reduksjon i oksygenmetning noen steder i posen.

Poser til bruk for produksjon av kveiteyngel må betraktes som små økosystemer på samme måte som pollsystemet. Forskjellen blir at



Figur 8. Sjematisk illustrasjon av pose for produksjon av kveiteyngel. A) Røttestrømer, B) Fleksibel bunnslange, C) Fleksibel avløpslunge, D) Avløpsil med luftbobling, E) Lufttilførsel, F) Skyggekant (krage). Se tekst for videre forklaring.

posene hele tiden må tilføres byttedyr for at økosystemet ikke skal "bryte sammen" for kveitelarvenes del. I posene er det bakterier, alger, ciliater, heterotrofe flagellater og copepoder (Fig. 3). Kveitelarven er på toppen av næringskjeden men finnes i så store mengder at økosystemet ikke klarer å produsere nok copepoder. Resultatet vil bli hurtig nedbeiting med påfølgende vekststopp, sult og dødelighet. Kveitelarvene og copepodene som tilføres posene forbruker oksygen (O₂) og produserer store mengder ammonium (NH₄⁺) og karbondioksid (CO₂). Alger i posevannet utfører den motsatte prosessen, med lys tilstede forbruker de CO₂ og NH₄⁺, og produserer O₂ (Fig. 3). Ammonium løst i vann er i likevekt med ammoniakk (NH₃) som er svært giftig. Denne likevekten er avhengig av saltholdighet, temperatur og pH. Lite er undersøkt når det gjelder fiskelarvers toleranse for NH₃, men larvene tåler trolig langt mindre enn juvenile og voksne individer (Guillén et al. 1993, 1994). Observasjoner ved Austevoll havbruksstasjon kan tyde på at dødeligheten øker ved konsentrasjoner av NH₄⁺ på over 15 µM. Løst i vann er CO₂ en svak syre og vil kunne påvirke vannets pH. Sjøvann har imidlertid stor bufferkapasitet for CO₂, og dette vil vanligvis ikke være noe problem. I en pose som kjøres på riktig måte er det nok alger og lys til at overskudd av NH₄⁺ og CO₂ forbrukes. På denne måten resirkuleres avfallsstoffene slik at skadelige nivåer for kveitelarvene unngås. Avfallsstoffene i posen fjernes også ved vannutskifting. Gitt gjennomblending av posevannet og en daglig utskiftingsrate på 50% av posevolumet vil det ta 5,7 døgn før 90% av opprinnelige NH₄⁺ molekyler er vasket ut. Halveringstiden (50% av opprinnelig NH₄⁺ fjernet) vil være 1,7 døgn. Med daglig vannutskifting på 30% vil halveringstiden være ca 2,6 døgn. Det er verd å merke seg at vannutskifting har størst betydning for miljøforholdene mot slutten av posefasen i tilfeller med god overlevelse.

For å få økosystemet i posen i gang kan det være lurt å "kondisjonere" posen. Kondisjonering betyr at et algesamfunn får lov

til å etablere seg med alle ledd i næringskjeden på plass før larvene settes ut. Dette betyr at et systemet for biologisk fjerning av NH_4^+ og CO_2 etableres i god tid. Det kan også være nødvendig å gjødle forsiktig for å få algesamfunnet hurtig i gang, men kraftig oppblomstring bør unngås fordi dette bare fører til produksjon av organisk materiale som må brytes ned bakterielt. Copepoder må inder kondisjoneringen tilsettes med forsiktighet, og tettheten av byttedyr bør være moderat og tilsvarende pollsystemet. Oppkonsentrering av nauplier og copepoditter bør skje like før kveitelarvene settes ut i posen. Kondisjoneringen må vare lenge nok til at algene vil kunne omsette ammonium som produseres fra byttedyrene. I et forsøk i 1999 med utsetting av kveitelarver i 110 m³ poser ved Austevoll havbruksstasjon ble posene kondisjonert i ca en uke. Overskyet vær gav lite algevekst, og når larvene ble satt ut i posene førte det til kraftig økning i NH_4^+ og reduksjon av O_2 -metning. Først 14 dager etter utsetting av larvene stabiliserte NH_4^+ seg på et lavt nivå. Et alternativ til kondisjonering er å bruke pollvann som i utgangspunktet er et kondisjonert vann. Algene i pollen kan imidlertid være tilpasset mer lys enn hva som vil finnes i posen, særlig hvis posen dekkes til med krage eller skyggenot for å beskytte kveitelarvene mot direkte sollys. Det kan derfor ta tid før algene fra pollen tilpasser seg poseforholdene.

Etter utsetting i posen vil kveitelarvene på dagtid fordele seg nedover i vannmassen. Seint i skumringen vil de igjen være å finne i posens øvre vannlag. Denne døgnvandringen er til en viss grad motsatt av copepoder som kan observeres i overflaten på dagtid (Berg 1997). En bedre fordeling av byttedyr i forhold til larvenes posisjon vil være ønskelig, og omrøring av vannmassen har vært benyttet både til å oppnå jevne miljøforhold og bedre byttedyrfordeling. Dannelse av oksygenfattige lommer noe sted i posen bør absolutt unngås. Luftbobling i midten av posen kan anvendes til å

skape omrøring og turbulens, men dette kan overmette vannet med nitrogen (Colt & Westers 1982). Tilførselspunktet er derfor anbefalt å være grunnere enn 1 meter (Fig. 8). Effekten av nitrogenovermetning på kveitelarver er ikke kjent, men larver og yngel av ulike fisk har vist betydelig dødelighet selv ved lav overmetning (Cornacchia et al. 1984, Colt et al. 1987, Otterlei et al. 1999). Bruk av svak oksygenbobling fra bunnen av posen kan derfor være et alternativ. Utformingen av vanntilførselssystemet og temperatursvingninger vil også påvirke omrøring av vannet i posen. Når det gjelder vanntilførsel og temperatur er det viktig å merke seg at oppvarming også kan lede til nitrogenovermetning. Larvene kan uten videre startføres innen temperaturområdet 6 til 14°C, og temperaturen i pollen er i liten grad kontrollerbar og vil gradvis øke og svinge i takt med innstråling og lufttemperatur. Tilførsel av betydelige mengder kaldt dypvann inn i poll eller poser med høyere temperatur er trolig lite gunstig. Selv lufting av det kalde vannet før tilførsel til posen kan være utilstrekkelig hvis temperaturforskjellen er stor. Bruk av luftet dypvann i poser ved Austevoll havbruksstasjon har vist økt dødelighet og redusert vekst hos kveitelarver i perioder hvor tilførselsvannet var kaldere enn posevannet. En mulig måte å styre temperaturen på er at oppdrettsposene ligger i vannbad i en større pose som gjennomstrømmes av vann med ønsket temperatur.

Larvenes vekst og overlevelse i posen vil være avhengig av byttedyrtilgang og miljøforhold i posen. Vekst og overlevelse fra et kommersielt anlegg i en "god" posesesong (1994) er gitt av Berg (1997). I dette arbeidet ble det pekt på at størrelsesvariasjon grunnet individuelle vekstforskjeller var et stort problem, og at dette trolig hadde sin årsak i fordeling mellom larver og byttedyr. Forøvrig er det ut fra miljøforhold og forventet førtilgang viktig å balansere forventet biomasse i posene. Selv om *Artemia* benyttes bør en betydelig andel av

fåret utgjøres av copepoder gjennom hele larvefasen. Med rikelig tilgang på fôr er det ikke urealistisk å forvente overlevelse på opp til 50% de første 30 dagene etter igangsetting av startfôring. Larvetetthet ved start bør ikke overstige 1,0 pr liter, og ved godt tilslag kan selv dette være for mye mot slutten av posefasen. Berg (1997) rapporterte om starttettheter på 0,3 til 0,7 larver pr. liter. Et godt utgangspunkt kan være at tettheten ved poseavslutning bør være i størrelsesorden maksimum 0,3 pr. liter i store poser og noe høyere (f. eks. 0,5 pr. liter) i mindre poser. Denne forskjellen mellom store og små poser har sin forklaring i at vannutskiftingen i små poser relativt sett kan være større enn i store poser. Blant annet skyldes dette at avløpsystemet i posene foruten å være begrenset av en avløpsil, er passivt og drevet kun av en liten høydeforskjell i vannivå innenfor og utenfor posen. For stor larvetetthet mot slutten av posefasen vil føre til massiv organisk belastning i posen i form av fekalier fra larvene og dødt fôr. Særlig ved bruk av *Artemia* vil døde byttedyr akkumuleres i posebunnen. Dette stiller store krav til reingjøring og røkting. Røkting foregår vanligvis ved at bunnvann pumpes ut gjennom bunnslangen ved å pumpe ut vann fra røtekassen (Fig. 8), eller ved at bunnen støvsuges med en egen røkestang koblet til en pumpe. Effektivitet og frekvens for røkting vil være avhengig av posens utforming, vannsirkulasjon (sedimenteringsoner), biomasse og røkteteknologi. Ut fra larvenes fordeling er sein skumring et egnet tidspunkt for røkting, men røktingen bør da automatiseres ut fra hensyn til arbeidsmiljø.

Godt posemiljø og lav organisk belastning vil være viktig under innsamling av kveiteyngelen. Innsamling kan foregå på flere måter. Yngelen kan fanges med håv i den grad den er i overflaten. Hvis yngelen har bunnslått må posen pumpes tom etter hvert som den løftes ut av vannet. Utpumpingen skjer for eksempel i en nedsenket kasse kledd med finmasket not, og kveiteyngel fanges forsiktig inn med håv

underveis. Hvis posebunnen ikke er godt røktet vil gjenværende yngelen i tillegg til stress fra håndteringen utsettes for et betydelig mikrobielt stress når posen nesten er tom. Perioden med bunnslåing og innsamling i posene er den mest kritiske fasen for poseproduksjon. Larvene er store og trenger mye mat. Den organiske belastningen størst og larvene søker i tillegg ned mot bunn av posen hvor bakteriell nedbrytning av sediment foregår. Utvikling av poseteknologi som tilfredstiller krav til godt reinhold og larvenes behov for bunnslåing er kanskje en mulighet, men det er klart at dette er enklere å imøtekomme i karsystemer med flat bunn. Pollsystemet har derfor trolig størst fremtid som produksjon av et ernæringsmessig godt tilleggsfôr i mer intensivt yngeloppdrett av kveite hvor temperaturkontroll og middels store kar med renseteknologi (van der Meeren et al. 1998) er sentrale elementer. Karsystemer med renseteknologi vil gjøre det mulig å holde kveita i en og samme enhet både gjennom startfôringsfasen og fasen for tilvennings til formulert fôr ("weaning"). Pollenes plass i denne intensive linjen vil være å forsyne oppdretteren med copepoder fra april til oktober. Copepodene som produseres i pollene er en verdifull og fornybar ressurs som så langt er et overlegent fôr når det gjelder å produsere yngel av god kvalitet.

Referanser:

- Alcaraz, M. 1997. Copepods under turbulence: grazing, behavior and metabolic rates. In Marrasé, C., Saiz, E., and Redondo, J. M. (eds). Lectures on plankton and turbulence. Scientia Marina 61 (Suppl. 1): 177-195.
- Alcaraz, M., Paffenhoefer, G.A., & Strickler, J.R. 1980. Catching the algae: A first account of visual observation of filter-feeding calanoids. Am. Soc. Limnol. Oceanogr. Spec. Symp. 3: 241-248.
- Andersen, P. & Sørensen, H.M. 1986. Population dynamics and trophic coupling in pelagic microorganisms in eutrophic coastal waters. Marine Ecology Progress Series 33: 99-109.
- Appelby, C. 1996. Mulige parasittproblem i kveiteoppdrett. Norsk Fiskeoppdrett 21 (20A): 44-45.
- Ban, S.H., Burns, C., Castel, J., Chaudron, Y., Christou, E., Escribano, R., Umani, S.F., Gasparini, S., Ruiz, F.G., Hoffmeyer, M., Ianora, A., Kang, H.K., Laabir, M., Lacoste, A., Miralto, A., Ning, X.R., Poulet, S., Rodriguez, V., Runge, J., Shi, J.X., Starr, M., Uye, S., & Wang, Y.J. 1997. The paradox of diatom-copepod interactions. Marine Ecology Progress Series 157: 287-293.
- Berg, L. 1987. Produksjon av kveiteyngel - en statusrapport. Norsk fiskeoppdrett 12 (1): 21-23.
- Berg, L. 1997. Commercial feasibility of semi-intensive larviculture of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). Aquaculture 155: 333-340.
- Berg, L., Baarøy, V., Danielssen, D.S., Meeren, T.v.d., Naas, K.E., Senstad, K., & Øiestad, V. 1985. Production of juvenile flatfish species in different sized mesocosms. ICES C.M. F:65: 23pp (in mimeo).
- Berg, L. & Øiestad, V. 1986. Growth and survival studies of halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) from hatching to beyond metamorphosis carried out in mesocosms. ICES C.M. F:16: 19pp (in mimeo).
- Berggreen, U., Hansen, B., & Kiørboe, T. 1988. Food size spectra, ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa* during development: implications for determination of copepod production. Marine Biology 99: 341-352.
- Blaxter, J.H.S., Danielssen, D., Moksness, E., & Øiestad, V. 1983. Description of the early development of the halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) and attempts to rear the larvae past first feeding. Marine Biology 73: 99-107.
- Bratbak, G., Egge, J.K., & Heldal, M. 1993. Viral mortality of the marine alga *Emiliania huxleyi* (Haptophyceae) and termination of algal blooms. Marine ecology Progress Series 93: 39-48.
- Bristow, G.A. 1990. Dødelighet hos kveitelarver og yngel i startfôringsfasen. Norsk Fiskeoppdrett 15 (15): 40-43.
- Båmstedt, U., Nejtgaard, J.C., & Solberg, P.T. 1999. Utilisation of small-sized food algae by *Calanus finmarchicus* (Copepoda, Calanoida) and the significance of feeding history. Sarsia 84: 19-38.
- Calbert, A. & Alcaraz, M. 1997. Growth and survival rates of early developmental stages of *Acartia grani* (Copepoda: Calanoida) in relation to food concentration and fluctuations in food supply. Marine Ecology Progress Series 147: 181-186.
- Capriulo, G.M. & Carpenter, E.J. 1983. Abundance, species composition and feeding impact of tintinnid microzooplankton in central Long Island Sound. Marine Ecology Progress Series 10: 277-288.
- Chaudron, Y., Poulet, S.A., Laabir, M., Ianora, A., & Miralto, A. 1996. Is hatching success of copepod eggs diatom density-dependent? Marine Ecology Progress Series 144: 185-193.
- Colt, J., Bouck, G., Fidler, L.C.A. 1987. Review of current literature and research on gas supersaturation and gas bubble trauma. Special publication number 1. Fish Factory, Davis, CA (USA) DOE/BP-808, 53 pp.

- Colt, J & Westers, H. 1982. Production of gas supersaturation by aeration. Transactions of the American Fisheries 111 (3): 342-360.
- Cornacchia, J.W. & Colt, J.E. 1984. The effects of dissolved gas supersaturation on larval striped bass, *Morone saxatilis* (Walbaum). Journal of fish diseases 7 (1): 15-27.
- Daan, R. 1989. Factors controlling the summer development of copepod populations in the southern Bight of the North Sea. Netherlands Journal of Sea Research 23 (3): 305-322.
- Dahms, H-V. 1995. Dormancy in the copepoda - an overview. Hydrobiologia 306: 199-211.
- Danielssen, D.S., Haugen, A.S., & Øiestad, V. 1990. Survival and growth of turbot (*Scophthalmus maximus* L.) in a land-situated mesocosm. Flødevigen rapportser. 2: 11-45.
- Egge, J.K. 1993. Nutrient control of phytoplankton growth: Effects of macronutrient composition (N, P, Si) on species succession. Dr.Scient thesis, Universitetet i Bergen, 104 pp.
- Egge, J.K. 1998. Are diatoms poor competitors at low phosphate concentrations? Journal of Marine Systems 16: 191-198.
- Egge, J.K. & Aksnes, D.L. 1992. Silicate as regulation nutrient in phytoplankton competition. Marine ecology Progress Series 83: 281-289.
- Egge, J.K. & Heimdal, B.R. 1994. Blooms of phytoplankton including *Emiliania huxleyi* (Haptophyta). Effects of nutrient supply in different N:P ratios. Sarsia 79: 333-348.
- Egge, J.K. & Jacobsen, A. 1997. Influence of silicate on particulate carbon production in phytoplankton. Marine Ecology Progress Series 147: 219-230.
- Elliott, J.M. & Persson, L. 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. Journal of Animal Ecology 47: 977-991.
- Enckell, P.H. 1980. Kräfdjur. Bokförlaget Signum i Lund, Sverige
- Eppley, R.W., Koeller, P., & Wallace Jr., G.T. 1978. Stirring influences the phytoplankton species composition within enclosed columns of coastal sea water. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 32: 219-239.
- Evjemo, J.O. & Olsen, Y. 1997. Lipid and fatty acid content in cultivated live feed organisms compared to marine copepods. Hydrobiologia 358 (1-3): 159-162.
- Fraser, A.J. & Sargent J.R. 1989. Formation and transfer of fatty acids in an enclosed marine food chain comprising phytoplankton, zooplankton and herring (*Clupea harengus* L.) larvae. Marine Chemistry 27: 1-18.
- Fyhn, H.J., Rønnestad, I., & Berg, L. 1995. Variation in free and proteinic amino acids of marine copepods during the spring bloom. In Lavens, P., Jaspers, E., and Roelants, I. (eds). Larvi'95 - Fish & shellfish larviculture symposium. Gent, Belgium, September 3-7. European Aquaculture Society, Special publication No., 24: 321-324.
- Gatten, R.R., Sargent, J.R., & Gamble, J.C. 1983. Diet-induced changes in fatty acid composition of herring larvae reared in enclosed ecosystem. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 63: 575-584.
- Gaudy, R. 1974. Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. Marine Biology 25: 125-141.
- Gifford, D.J. & Dagg, M.J. 1988. Feeding of the estuarine copepod *Acartia tonsa* Dana: Carnivory vs. herbivory in natural microplankton assemblages. Bulletin of Marine Science 43 (3): 458-468.
- Gismervik, I., Andersen, T., & Vadstein, O. 1996. Pelagic food webs and eutrophication of coastal waters: impact of grazers on algal communities. Marine Pollution Bulletin 33 (1-6): 22-35.
- Graeve, M., Kattner, G., & Hagen, W. 1994. Diet-induced changes in the fatty-acid composition of arctic herbivorous copepods - experimental-evidence of trophic markers. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 182 (1): 97-110.

- Grice, G.D., Harris, R.P., Reeve, M.R., Heinbokel, J.F., & Davis, C.O. 1980. Large-scale enclosed water-column ecosystems. Av overview of Foodweb I, the final CEPEX eperiment. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 60: 401-414.
- Grice, G.D. & Marcus, N.H. 1981. Dormant eggs of marine copepods. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 19: 125-140.
- Guillén, J.L., Endo, M., Turnbull, J.F., Kawatsu, H., Richards, R.H., & Aoki, T. 1993. Depressed growth rate and damage to the cartilage of red sea bream larvae associated with exposure to ammonia. *Nippon Suisan Gakkaishi* 59 (7): 1231-1234.
- Guillén, J.L., Endo, M., Turnbull, J.F., Kawatsu, H., Richards, R.H., & Aoki, T. 1994. Skin Responses and mortalities in the larvae of Japanese croaker exposed to ammonia. *Fisheries Science* 60 (5): 547-550.
- Hada, A. & Uye, S-i. 1991. Cannibalistic feeding behaviour of the brackish-water copepod *Sinocalanus tenellus*. *Journal of Plankton Research* 13 (1): 155-166.
- Hansen, B., Bjørnsen, P.K., & Hansen, P.J. 1994. The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnology and Oceanography* 39: 395-403.
- Harris, R.P. 1994. Zooplankton grazing on the coccolithophore *Emiliania huxleyi* and its role in inorganic carbon flux. *Marine Biology* 119 (3): 431-439.
- Harrison, P.J. & Davis, C.O. 1979. The use of outdoor phytoplankton continous cultures to analyse factors influencing species selection. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 41: 9-23.
- Heerkloss, R., Schiewer, U., Wasmund, N., & Kühner, E. 1993. A long-term study of zooplankton succession in enclosures with special reference to *Eurytemora affinis* (Poppe), Calanoida, Copepoda. *Rostocker Meeresbiologische Beitrage* 1: 25-35.
- Hwang, J.-S., Costello, J.H., & Stricler, J.R. 1994. Copepod grazing in turbulent flow: elevated foraging behavior and habituation of escape responses. *Journal of Plankton Research* 16 (5): 421-431.
- Ianora, A. 1998. Copepod life history traits in subtemperate regions. *Journal of Marine Systems* 15: 337-349.
- Ianora, A., Poulet, S.A., & Miralto, A. 1995. A comparative study of the inhibitory effect of diatoms on the reproductive biology of the copepod *Temora stylifera*. *Marine Biology* 121: 533-539.
- Ianora, A., Poulet, S.A., Miralto, A., & Grottoli, R. 1996. The diatom *Thalassiosira rotula* affects reproductive success in the copepod *Acartia clausi*. *Marine Biology* 125: 279-286.
- Jonasdottir, S.H. & Kiørboe, T. 1996. Copepod recruitment and food composition: Do diatoms affect hatching success? *Marine Biology* 125: 743-750.
- Jonsson, P.R. & Tiselius, P. 1990. Feeding behaviour, prey detection and capture efficiency of the copepod *Acartia tonsa* feeding on planktonic ciliates. *Marine Ecology Progress Series* 60: 35-44.
- Kahan, D., Uhlig, G., Schwenzer, D., & Horowitz, L. 1982. A simple method for cultivating harpacticoid copepods and offering them to fish larvae. *Aquaculture* 26: 303-310.
- Katona, S.K. 1970. growth characteristics of the copepods *Eurytemora affinis* and *E. herdmani* in laboratory cultures. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 20: 373-384.
- Kiørboe, T. 1989. Phytoplankton growth rate and nitrogen content: implications for feeding and fecundity in a herbivorous copepod. *Marine Ecology Progress Series* 55: 229-234.
- Kiørboe, T. 1997. Small-scale turbulence, marine snow formation, and planktivorous feeding. In Marrasé, C., Saiz, E., and Redondo, J. M. (eds). *Lectures on plankton and turbulence*. *Scientia Marina* 61 (Suppl. 1): 141-158.
- Kiørboe, T. & Nielsen, T.G. 1994. Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. 1. Copepods. *Limnology and Oceanography* 39 (3): 493-507.

- Kiørboe, T. & Saiz, E. 1995. Planktivorous feeding in calm and turbulent environments, with emphasis on copepods. *Marine Ecology Progress Series* 122: 135-145.
- Kleppel, G.S. 1993. On the diets of calanoid copepods. *Marine Ecology Progress Series* 99: 183-195.
- Kleppel, G.S. & Burkart, C.A. 1995. Egg production and the nutritional environment of *Acartia tonsa*: The role of food quality in copepod nutrition. *ICES Journal of Marine Science* 52: 297-304.
- Kleppel, G.S., Burkart, C.A., & Houchin, L. 1998. Nutrition and the regulation of egg production in the calanoid copepod *Acartia tonsa*. *Limnology and Oceanography* 43 (5): 1000-1007.
- Kleppel, G.S., Holliday, D.V., & Pieper, R.E. 1991. Trophic interaction between copepods and microplankton: A question about the role of diatoms. *Limnology and Oceanography* 36: 172-178.
- Klungsoyr, J., Tilseth, S., Wilhelmsen, S., Falk-Petersen, S., & Sargent, J.R. 1989. Fatty acid composition as an indicator of food intake in cod larvae *Gadus morhua* from Lofoten, Northern Norway. *Marine Biology* 102: 183-188.
- Kvenseseth, P.G. & V. Øiestad. 1984. Large-scale rearing of cod fry on the natural food production in an enclosed pond. In Dahl, E., D.S. Danielssen & E. Moksness, (eds). *The propagation of cod Gadus morhua L. Flødevigen rapportser. 1: 645-656.*
- Landry, R.L. 1978. Predatory feeding behaviour of a marine copepod, *Labidocera Trispinosa*. *Limnology and Oceanography* 23 (6): 1103-1113.
- Lane, P.A. & Collins, T.M. 1985. Food web models of a marine plankton community network: an experimental mesocosm approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 94: 41-70.
- Lazzaretto I. & Salvato, B. 1992. Cannibalistic behaviour in the harpacticoid copepod *Tigriopus fulvus*. *Marine Biology* 113: 579-582.
- Miralto, A., Ianora, A., & Poulet, S.A. 1995. Food type induces different reproductive responses in the copepod *Centropages typicus*. *Journal of Plankton Research* 17 (7): 1521-1534.
- Miralto, A., Ianora, A., Poulet, S.A., Romano, G., & Laabir, M. 1996. Is fecundity modified by crowding in the copepod *Centropages typicus*? *Journal of Plankton Research* 18 (6): 1033-1040.
- Miralto, A., Barone, G., Romano, G., Poulet, S.A., Ianora, A., Russo, G.L., Buttino, I., Mazzarella, G., Laabir, M., Carbini, M., & Giacobbe, M.G. 1999. The insidious effect of diatoms on copepod reproduction. *Nature* 402: 173-176.
- Möller, H. & Anders, K. 1986. *Diseases and parasites of marine fishes.* Verlag Möller, Kiel. 365 pp.
- Naas, K.E., van der Meer, T., & Aksnes, D.L. 1991. Plankton succession and responses to manipulations in a marine basin for larval fish rearing. *Marine Ecology Progress Series* 74: 161-173.
- Nejtgaard, J.C., Gismervik, I., & Solberg, P.T. 1997. Feeding and reproduction by *Calanus finmarchicus* and microzooplankton grazing during mesocosm blooms of diatoms and the coccolithophore *Emiliania huxleyi*. *Marine Ecology Progress Series* 147: 197-217.
- Nellen, W., Quantz, G., Witt, U., Kuhlmann, D., & Koske, P.H. 1981. Marine fish rearing on the base of an artificial food chain. *European Mariculture Society Spec. Publ.* 6: 133-147.
- Nielsen, T.G. & Kiørboe, T. 1994. Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. 2. Ciliates. *Limnology and Oceanography* 39 (3): 508-519.
- Norsker, N.-H. & Støttrup, J.G. 1994. The importance of dietary HUFAs for fecundity and HUFA content in the harpacticoid, *Tisbe holothuriae* Humes. *Aquaculture* 125: 155-166.
- Næss, T. 1991a. Marine calanoid resting egg in Norway: abundance and distribution of two copepod species in the sediment of an enclosed marine basin. *Marine Biology* 110: 261-266.
- Næss, T. 1991b. Ontogenic and sex dependent rotenone tolerance of a marine copepod, *Acartia clausi* Gilbrecht. *Sarsia* 76: 29-32.
- Næss, T. 1991c. Tolerance of marine calanoid resting eggs: effects of freezing, desiccation and rotenone exposure - a field and laboratory study. *Marine Biology* 111: 455-459.

- Næss, T. 1994. Hvillegg av hoppekreps i poller. Havforskningsinstituttet, Havforskningsnytt Nr.4: 2 pp.
- Næss, T. 1996. Benthic resting eggs of calanoid copepods in Norwegian enclosures used in mariculture: abundance, species composition and hatching. *Hydrobiologia* 320: 161-168.
- Næss, T. 1997. Den norske "Artemia": Bruk av copepoders hvileegg for å øke sesonguavhengigheten i yngelproduksjon av kveite. Sluttrapport, Norges Forskningsråd, NFR-prosjekt nr. 110969/120. 16 pp. (in mimeo).
- Næss, T. & Bergh, Ø. 1994. Calanoid copepod resting eggs can be surface-disinfected. *Aquacultural Engineering* 13: 1-9.
- Næss, T., Germain-Henry, M., & Naas, K.E. 1995. First feeding of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) using different combinations of Artemia or wild zooplankton. *Aquaculture* 130: 235-250.
- Næss, T., Naas, K.E., & Samuelsen, O.B. 1991. Toxicity of rotenone to some potential predators on marine fish larvae- An experimental study. *Aquacultural Engineering* 10: 149-159.
- Næss, T. & Skår, S.Å. 1996. Feilpigmentering - effekt av fôrtype. *Norsk Fiskeoppdrett* 21 (22): 34-37.
- Ohno, A. & Okamura, Y. 1988. Propagation of the calanoid copepod *Acartia tsuensis*, in outdoor tanks. *Aquaculture* 70: 39-51.
- Ohno, A., Takahashi, T., & Taki, Y. 1990. Dynamics of exploited populations of the calanoid copepod, *Acartia tsuensis*. *Aquaculture* 84: 27-39.
- Olsen, R.E., Henderson, R.J., & Pedersen, T. 1991. The influence of dietary lipid classes on the fatty acid composition of small cod *Gadus morhua* L. juveniles reared in an enclosure in northern Norway. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 148: 59-76.
- Ohman, M.D. & Runge, J.A. 1994. Sustained fecundity when phytoplankton resources are in short supply: Omnivory by *Calanus finmarchicus* in the Gulf of St. Lawrence. *Limnology and Oceanography* 39: 21-36.
- Otterlei, E., Nyhammer, G., Folkvord, A. & Stefanson, S.O. (1999). Temperature- and size-dependent growth of larval and early juvenile cod (*Gadus morhua* L.): a comparative study of Norwegian coastal cod and northeast Arctic cod. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 2099-2111.
- Peterson, W.T. & Kimmerer, W.J. 1994. Processes controlling recruitment of the marine calanoid copepod *Temora longicornis* in the Long Island Sound: Egg production, egg mortality and cohort survival rates. *Limnology and Oceanography* 39 (7): 1594-1605.
- Pond, D.W. & Harris, R.P. 1996. The lipid composition of the coccolithophore *Emiliania huxleyi* and its possible ecophysiological significance. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 76 (3): 579-594.
- Pond, D., Harris, R., Head, R., & Harbour, D. 1996. Environmental and nutritional factors determining seasonal variability in the fecundity and egg viability of *Calanus helgolandicus* in coastal waters off Plymouth, UK. *Marine Ecology Progress Series* 143: 45-63.
- Poulet, S.A., Ianora, A., Miralto, A., & Meijer, L. 1994. Do diatoms arrest embryonic development in copepods? *Marine Ecology Progress Series* 111: 79-86.
- Rognerud, C. 1987. Hatching cod in Norway. *Bulletin of the United States Fish Commission* 7 (8): 113-119. (Oversettelse fra Dannevig, G.M. 1986. Aarsberetning for Arendal og Omegns Filial. Årsberetn. Selsk. norske Fisk. Frem.: 37-44.)
- Rollefson, G. 1940. Utklekking og oppdretting av saltvannsfisk. *Naturen* 6-7: 197-217.
- Rollefson, G. 1946. Kunstig oppdrett av flyndreyngel. In Godske, C.L. (red.). *Forskning og framsteg*. J.W. Eides forlag, Bergen. pp 91-112.

- Runge, J.A. 1988. Should we expect a relationship between primary production and fisheries? The role of copepod dynamics as a filter of trophic variability. *Biology of copepods*. *Hydrobiologia* 167-168: 61-71.
- Saiz, E. & Kiørboe, T. 1995. Predatory and suspension feeding of the copepod *Acartia tonsa* in turbulent environments. *Marine Ecology Progress Series* 122: 147-158.
- Sargent, J.R. & Henderson, R.J. 1986. Lipids. In Corner, E. D. S. & O'Hara, S. C. M. (eds). *The biological chemistry of marine copepods*. Oxford University Press, Oxford.: 59-108.
- Sars, G.O. 1903. An account of the crustacea of Norway. Vol .4. Copepoda calanoida. Bergen Museum, Bergen Norway. 171pp and 108 autographic plates.
- Sars, G.O. 1911. An account of the crustacea of Norway. Vol .5. Copepoda harpacticoida. Bergen Museum, Bergen Norway. 449pp and 284 autographic plates.
- Sars, G.O. 1918. An account of the crustacea of Norway. Vol .6. Copepoda cyclopoida. Bergen Museum, Bergen Norway. 225pp and 108 autographic plates.
- Stoecker, D.K. & Egloff, D.A. 1987. Predation by *Acartia tonsa* Dana on planktonic ciliates and rotifers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 110: 53-68.
- Strand, Ø. 1996. Enhancement of bivalve production capacity in a landlocked heliothermic marine basin. *Aquaculture Research* 27: 355-373.
- Strickler, J.R. 1985. Feeding currents in calanoid copepods: two new hypothesis. In: Laverack, M.S. (ed.): *Physiological adaptations of marine animals*. Symp. Soc. Exp. Biol. 89: 459-485.
- Støttrup, J.G., Richardson, K., Kirkegaard, E., & Pihl, N.J. 1986. The cultivation of *Acartia tonsa* Dana for use as a live food source for marine fish larvae. *Aquaculture* 52: 87-96.
- Støttrup, J.G. & Jensen, J. 1990. Influence of algal diet on feeding and egg-production of the calanoid copepod *Acartia tonsa* Dana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 141: 87-105.
- Støttrup, J.G. & Norsker, N.H. 1997. Production and use of copepods in marine fish larviculture. *Aquaculture* 155: 231-247.
- Støttrup, J.G., Shields, R., Gillespie, M., Gara, M.B., Sargent, J.R., Bell, J.G., Henderson, R.J., Tocher, D.R., Sutherland, R., Næss, T., Mangor-Jensen, A., Naas, K., van der Meeren, T., Harboe, T., Sanchez, F.J., Sorgeloos, P., Dhert, P., & Fitzgerald, R. 1998. The production and use of copepods in larval rearing of halibut, turbot and cod. *Bulletin of the Aquaculture Association of Canada* 4: 41-45.
- Szczerbowski, J.A. & Mamcarz, A. 1984. Rearing of coregonid fishes (Coregonidae) in illuminated lake cages. 2. Environmental conditions during fish rearing. *Aquaculture* 40: 147-161.
- Turner, J.T. 1984. Zooplankton feeding ecology: contents of fecal pellets of the copepods *Eucalanus pileatus* and *Paracalanus quasimodo* from the Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series* 15: 27-46.
- Turner, J.T. & Granéli, E. 1992. Zooplankton feeding ecology: Grazing during enclosure studies of phytoplankton blooms from the west coast of Sweden. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 157: 19-31.
- Urup, B. 1994. Methods for the production of turbot fry using copepods as food. In Lavens, P. & Remmerswaal, R.A.M. (eds). *Turbot culture: problems and prospects*. European Aquaculture Society, Special publication 22: 47-53.
- Uchima, M. & Hirano, R. 1986. Predation and cannibalism in neritic copepods. *Bull. Plankton Soc. Japan / Nihon Purankuton Gakkaiho* 33 (2): 147-149.
- Uye, S-i. 1980. Development of neritic copepods *Acartia clausi* and *A. steuri*, I. Some environmental factors affecting egg development and nature of resting eggs. *Bull. Plankton Soc. Japan* 27 (1): 1-9.

- Uye, S-i. 1982. Population dynamics and production of *Acartia clausi* Giesbrecht (Copepoda: Calanoida) in inlet waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 57: 55-83.
- Uye, S-i. 1996. Induction of reproductive failure in the planktonic copepod *Calanus pacificus* by diatoms. *Marine Ecology Progress Series* 133: 89-97.
- Uye, S-i. & Fleminger, A. 1976. Effects of various environmental factors on egg development of several species *Acartia* in southern California. *Marine Biology* 38: 253-262.
- Uye, S-i. & Liang, D. 1998. Copepods attain high abundance, biomass and production in the absence of large predators but suffer cannibalistic loss. *Journal of Marine Systems* 15: 495-501.
- van der Meeren, T. 1991a. Production of marine fish in Norway. *World Aquaculture* 22 (2): 37-40.
- van der Meeren, T. 1991b. Selective feeding and prediction of food consumption in turbot larvae (*Scophthalmus maximus* L.) reared on the rotifer *Brachionus plicatilis* and natural zooplankton. *Aquaculture* 93: 35-55.
- van der Meeren, T. 1995. Feed consumption and gut evacuation in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) larvae. In Lavens, P., Jaspers, E., and Roelants, I. (eds). *Larvi'95 - Fish & shellfish larviculture symposium*. Gent, Belgium, September 3-7. European Aquaculture Society, Special publication No. 24: 381-384.
- van der Meeren, T. 1996. Matbehov ved startfring av kveitelarver. *Havforskningsinstituttet, Havforskningsnytt Nr.1: 2 pp.*
- van der Meeren, T. (2001). Intensiv produksjon av torskeyngel. In Olsen, R.E., Hansen, T. (Red). *Havbruksrapporten 2000. Fisken og Havet srnummer 3: 72-73.*
- van der Meeren, T., Harboe, T., Holm, J.C., & Solbakken, R. 1998. A new cleaning system for rearing tanks in larval fish culture. *ICES C.M. L:13: 11 pp.* (in mimeo).
- van der Meeren, T. & Naas, K.E.. 1997. Development of rearing techniques using large enclosed ecosystems in the mass production of marine fish fry. *Reviews in Fisheries Science* 5 (4): 367-390.
- van der Meeren, T., Klungsyr, J., Wilhelmsen, S., & Kvenseth, P.G. 1993. Fatty acid composition of unfed cod larvae *Gadus morhua* L. and cod larvae feeding on natural plankton in large enclosures. *Journal of the World Aquaculture Society* 24 (2): 167-185.
- van der Meeren, T., Fyhn, H.J., Pickova, J., Hamre, K., Olsen, R.E., Evjen, M.S. & Lignell, M. 2001. Biochemical composition of copepods: seasonal variation in lagoon-reared zooplankton. In Sorgeloos, P., Olsen, Y., & Ollevier, F. (Eds). *Larvi 2001 - Fish & shellfish larviculture symposium*. Gent, Belgium, September 3-6. European Aquaculture Society Special Publication (in press).
- Venizelos, A. & Benetti, D.D. 1999. Pigmentation abnormalities in flatfish. *Aquaculture* 176: 181-188.

- Wang-Andersen, J. 1995. Fettsyre- og fettalkoholsammensetningen i marine copepoder. Hovedfagsoppgave (Upublisert), Kjemisk Institutt, Universitetet i Bergen. 105 pp.
- Watanabe, T., Kitajima, C., & Fujita, S. 1983. Nutritional values of live organisms used in Japan for mass propagation of fish : A review. *Aquaculture* 34: 115-143.
- Wiadnyana, N.N. & Rassoulzadegan, F. 1989. Selective feeding of *Acartia clausi* and *Centropages typicus* on microzooplankton. *Marine Ecology Progress Series* 53: 37-45.
- Witt, U., Quantz, G., Kuhlmann, D., & Kattner, G. 1984. Survival and growth of turbot larvae *Scophthalmus maximus* L. reared on different food organisms with special regard to long-chain polyunsaturated fatty acids. *Aquacultural engineering* 3: 177-190.
- Øiestad, V. 1982. Application of enclosures to studies on the early life history of fishes. In Grice, G.D. & M.R.Reeve, (eds). *Marine mesocosms. Biological and chemical research in experimental ecosystems*. Springer-Verlag, New York. pp 49-62.
- Øiestad, V. 1985. Predation on fish larvae as a regulatory force, illustrated in mesocosm studies with large groups of larva. *NAFO Scientific Council Studies* 8: 25-32.
- Øiestad, V. 1999. 25 years of Norwegian halibut research. *Fish farmer* 22 (1): 18-19.
- Øiestad, V., Ellertsen, B., Solemdal, P., & Tilseth, S. 1976. Rearing of different species of marine fish fry in a constructed basin. In Persoone, G. & Jaspers, E. (eds). *Proceedings of the 10th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgia Sept. 17-23, 1975* . Universa Press, Wetteren, Belgium. Vol. 1. pp 303-329.
- Øiestad, V., Kvenseth, P.G. & Folkvord, A. 1985. Mass production of atlantic cod juveniles *Gadus morhua* in a Norwegian saltwater pond. *Trans. Am. Fish. Soc* 114: 590-595.

Tilgang på yngel er den største hindringen for utviklingen av kveiteoppdrett som lønnsom næring i Norge. På tross av den lovende utviklingen man så i 93 og 94, har yngelproduksjonen i Norge stagnert og var i 1999 kun ca 350 000 yngel. En liten del av disse vil bli tilbudt markedet, fordi yngelprodusentene i stor grad produserer til eget bruk. Det er fortsatt ulike biologiske og sykdomsmessige problemer som gjenstår før man har en fullgod og holdbar produksjonslinje for kveiteyngel.

Kunnskapsmangelen er i første rekke knyttet til de tidligste stadiene fra klekking til metamorfose. Det har likevel vært en positiv utvikling innenfor det man kaller intensiv produksjon, der miljøparametre som temperatur, lys og salinitet kontrolleres, og hvor førtilførsel til enhver tid kan tilpasses larvenes behov. Det er ved utvikling av en intensiv produksjonslinje at muligheter for helårlig produksjon åpnes. Denne metoden ble benyttet da det ved Austevoll Havbruksstasjon i 1995 for første gang ble gjennomført yngelproduksjon fra gytetidsmanipulert stamfisk (Næss et al, 1996)

Hvorfor ønsker man helårlig produksjon

Sammenlignet med laks har kveita en relativt rask syklus fra egg til settefisk. Noe av grunnen til dette er at kveita kan settes i påvekstanlegg allerede fra ca 5 grams størrelse. Dessuten har den sammenlignet med laks en kort egg- og plommesekkfase. En syklus fra egg til ferdig tørrfortilvendt yngel tar ca 3 mndr. hvilket vil si at man ved tradisjonell en sesongs drift har ledighet i produksjonsfasilitetene i minst 9 av 12 måneder. I yngelproduksjon av kveite benytter man seg av høyt spesialiserte produksjonsheter til de ulike fasene i utviklingen. Klekkeriet eller egginkunbatorene benyttes kun i de første 10 dagene etter at eggene er befruktet. Siloene benyttes i plommesekkfasen som varer ca 35 dager. Etter dette er ikke silo-

ene hensiktsmessige til andre faser av produksjonen. Dette medfører at man i løpet av en normal gytessesong klarer én, høyst to gjennomkjøringer av siloene. For å kunne øke produksjonsantallet finnes det ulike virkemidler. Man kan øke tettheten i produksjonskarene, for derved å få økt utbytte pr. gjennomkjøring, eller man kan øke kapasiteten i form av flere/større oppdrettskar. Begge disse punktene vil være aktuelle i rasjonalisering og optimalisering. I tillegg kan man øke kapasiteten til et anlegg ved å ha kontinuerlig årstidsuavhengig drift, og på denne måten oppnå en langt bedre utnyttelse av produksjonsmidlene, og dermed bedre inntjening.

Av ulike årsaker skjer det dessverre at en produksjon blir mislykket. Dette ligger både i biologiske og tekniske forhold. Med dagens teknologi, er man svært sårbare for variasjoner i naturlige forhold som vanntemperatur og salinitet. Til en viss grad kan dette kompenseres for ved hjelp av varmepumper og salteanlegg, men fortsatt opplever man at miljøforhold under hovedsesongen kan gi dramatiske effekter på totalproduksjonen. Muligheter for å kunne legge inn på nytt vil derfor redusere risikoen for den enkelte oppdretteren.

På grunn av utnyttelseeffektivitet samt redusert risiko er det forbundet med store fordeler å være sesonguavhengig. Det viktigste forholdet er imidlertid at yngelkostnadene kan reduseres på grunn av økt produksjon. Hoveddelen av kostnadene ved å drive et anlegg er faste, og vil mer eller mindre være uavhengig av produksjon. Dette er utgifter forbundet med leie, lønninger, avskrivninger, avgifter etc. Variable kostnader er knyttet til produksjonsvolumet, og er i et kveiteyngelanlegg hovedsakelig knyttet til førkostnader. Dagens yngelpriser som ligger på ca 50 kr/ind for 5 gams yngel er et resultat av høye faste kostnader fordelt på en svært lav produksjon.

Hva skiller helårlig produksjon fra sesongproduksjon

I morsetning til sesongproduksjon som for kveitas vedkommende er avhengig av dens naturlige syklus, er helårlig produksjon uavhengig av naturlige rytmer. I sesongproduksjonen legges produksjonen opp etter stamfiskens biologiske rytme, og også delvis etter variasjoner i forekomster av naturlig dyreplankton. Man er med andre ord prisgitt de naturlige forutsetningene og variasjonene som naturen til enhver tid gir. I den semi-ekstensive produksjonsformen er timing et nøkkelord. Dersom gyting tidsmessig stemmer overens med forekomster og oppblomstringer av naturlig dyreplankton, kan resultatet bli meget godt, slik man så i 1994. I situasjoner der de ulike elementene varierer i takt, kan semi-ekstensiv produksjon være meget verdi-full. Dessverre har man altfor ofte opplevd at de naturgitte betingelsene ikke spiller på lag med oppdretteren. Den helårlige produksjonen er ikke bare helintensiv, d.v.s. at man er uavhengig av naturgitte forhold, men den er også i stor grad fristilt med hensyn til produksjonssesonger.

Krav til sesonguavhengighet

For at kveiteyngel skal kunne produseres uavhengig av normal gytesesong kreves en rekke tiltak. Tilgang på egg fra årstidsmanipulert stamfisk er en selvfølge. I tillegg kreves kontroll over miljøparametre som temperatur, lys, salinitet. Dessuten må det være tilgang på levendefôr for startfôringsfasen.

I forhold til dette er det ikke sannsynlig at semi-ekstensive, eller semi-intensive metoder kan benyttes. Kun ved bruk av hel-intensive metoder kan man oppnå stabile og årstidsuavhengige miljøforhold i oppdrettskarene. Selve oppdrettsteknologien vil derfor tilsvare det som er beskrevet i de andre kapitlene i denne boken.

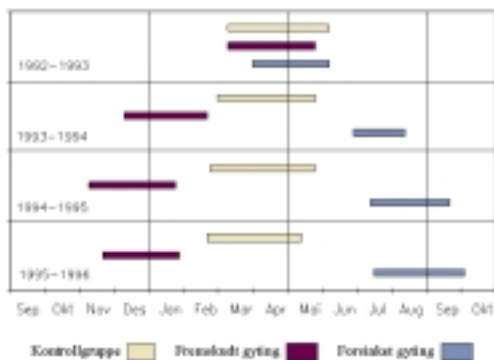
Helårlig eggproduksjon

For å oppnå sesonguavhengig eggproduksjon må stamfisken manipuleres med hensyn til miljøstimuli. Det er kjent fra en rekke arter at man ved å forskyve de naturlige lysrytmene kan oppnå modning og ovulasjon til andre tider enn normal gytetid (Bromage et al. 1993). For å oppnå gyteforskyvning må stamfisken gjennomgå en lengre akklimeringsperiode hvor lysrytmen gradvis endres til de nye verdiene som gir forskjøvet gyting. Desto lengre nord man kommer desto større variasjon er det i årstidene med hensyn til lystimer pr. døgn. Endringer i daglengde er det viktigste miljøsingnalet for dyr og planter for ulike fysiologiske prosesser, selv om endringer i temperatur også har vist seg å være et viktig stimuli.

I praktisk sammenheng vil prosessen med å gytetidsmanipulering kveite være langvarig. Man må regne med at det tar flere år før en bestand er etablert med forskjøvet gytetidspunkt. I akklimeringsperioden kan man heller ikke forvente at stamfisken skal produsere egg av god kvalitet. Det er derfor ansett å være en god strategi å starte lysmanipuleringen på fisk som ikke er kjønnsmodne (juvenile) slik at fisken kjønnsmodner første gang etter forskjøvet rytme.

Gytetidsforskyving består av to faser der den første er en relativt kort justeringsfase hvor døgnet enten forlenges eller forkortes alt ettersom om man ønsker fremskutt eller forsinket gyting. Ved f.eks en fire mnds. fremskytning av gytetidspunkt forkortes døgnet slik at en full lys- årssyklus gjennomgås på 8 mnd. Etter dette justeres døgnlengden tilbake slik at lys-årssyklusen er tilbake til 12 mnd, men 4 mnd forskjøvet. Tilsvarende gjøres ved utsatt gytetidspunkt der døgnlengden økes slik at lys-årssyklusen blir 16 mnd, for deretter å tilbakejustere til 12 mnds lysperiode. Etter den første fasen der årstidene justeres i løpet av en årssyklus, vil fisken normalt bruke noen sesonger på akklimering før full lysmanipuleringseffekt oppnås. Ved Fiskeldi Ejařardar (Island) ble en stamfiskgruppe fordelt på tre

undergrupper hvor en ble 4 mnd fremskutt, en ble 4 mnd utsatt, og den siste gruppen fungerte som kontroll. Etter justeringsperioden ble de ulike gruppene satt over på individuelle 12-mndrs. sykluser. Denne fisken ble fulgt opp over en 3-års periode (Björnsson et al, 1998). Som det fremgår av figur 1 har man med denne metoden oppnådd svært gode resultater ved permanent gytetidsforskyvning. Tilsvarende lysmanipulering av stamfisk er med godt resultat gjennomført ved Austevoll Havbruksstasjon der man i flere år har forlenget sesongen ved å ha gyteing til ulike tider av året.



Figur 1. Varighet av gyting fra første til siste observerte egg-gruppe. Etter Björnsson et al. (1998)

I følge figuren oppnådde man allerede etter et år forskyvning i gytetidspunkt. Det var imidlertid ikke før etter tre år med forskjøvet årstid at et flertall av individene modnet.

Algeproduksjon

Det er gjennom flere undersøkelser vist at tilsetning av alger i startfôringstankene har en klar og forsterkende effekt på fôropptak hos larvene (Naas et al. 1992, se forøvrig kapitlet «startfôring») i intensive systemer. Siden alger uten problemer kan dyrkes i store intensive monokulturer, vil dette ikke representere noen begrensning for helårsdrift. De aktuelle artene for vanntilsetning er alle varmekjære og dyrkes

ved temperaturer over 20 °C. Intensivt dyrkede alger er imidlertid svært varierende i kjemisk sammensetning, slik at de ut fra ernæringsmessige hensyn ikke alltid er like velegnede som naturlige algepopulasjoner som vil forekomme i semi-ekstensive systemer. Hvorvidt alger representerer en ernæringsfaktor i produksjon av kveitelarver er imidlertid usikkert. Artemia livnærer seg ved å filtrere partikulært materiale, deriblandt alger, fra sjøvannet

Produksjon av levendefôr

Som hos de fleste marine arter har man ikke funnet et akseptabelt alternativ til levendefôr i startfôringsfasen. Dette medfører at man ved sesonguavhengighet må ha ubegrenset tilgang på et høykvalitet levendefôr. Naturlig dyreplankton viser sterke sesongvariasjoner med hensyn til forekomster, slik at denne kilden ikke kan brukes som helårlig fôr i levendefôringsfasen. Dyrket levendefôr som Artemia og Rotatorier vil derfor være det eneste sikre alternativet. Foreløpig har man imidlertid ikke funnet anrikningsmetoder som gjør disse dyrene til fullgode alternativer til naturlig dyreplankton.

Kvalitet

I produksjon av kveiteyngel har man lang erfaring med at en diett bestående av korttidsanrikket Artemia ikke er fullgodt for å oppnå god yngelkvalitet (Næss et al, 1995). Dette gir seg som oftest utslag i feilpigmentering, med større eller mindre grad av manglende pigmentering. Dette fenomenet har også vært kjent i oppdrett av piggvar. Ufullstendig eller manglende øyevandring er også et velkjent fenomen blant fisk fôret med artemia. Flere undersøkelser har vist at dette kan forbedres ved periodvis å fôre larvene med naturlig dyreplankton (hoppekreps) (Næss). Hvilke komponenter i hoppekrepsene som er virksomme i denne forbindelse er imidlertid ikke kjent, selv om innholdet av flerumettede fettsyter er mulig.

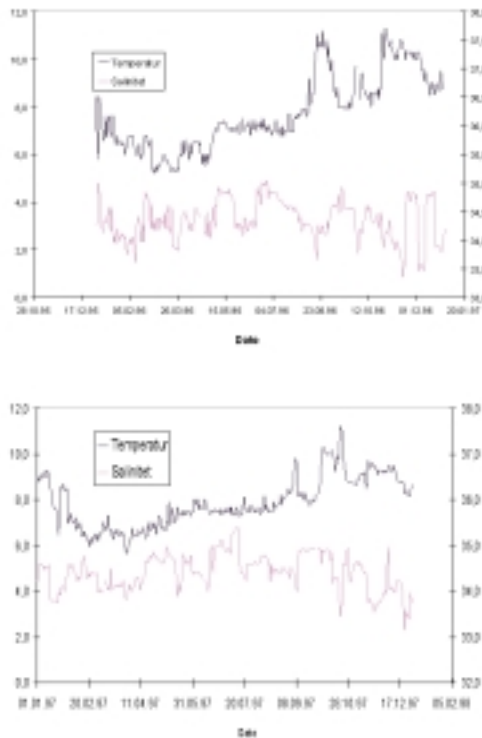
Forekomstene av naturlige hoppekreps følger oppblomstringen av alger om våren og

høsten, og er således en ressurs som er sterkt avhengig av årstid. Dette gjør at helårlig produksjon av kveiteyngel ikke kan baseres på tilskuddsfring med naturlig dyrep plankton.

Hvilke tekniske installasjoner trenger man for å drive årstidsuavhengig.

Ved yngelproduksjon til «normale tider» vil vannkvaliteten fra en dypvannskilde være relativt stabil både med hensyn til salinitet og temperatur. På etter-sommeren og utover høsten er det normalt langt større vertikalomveltninger i vannmassene, og derfor et mindre stabilt miljø med hensyn til både temperatur og salinitet. I figur 2 er temperatur og salinitet plottet mot dato for både 1996 og 1997. Som det går frem av figurene vil temperaturen og saliniteten på sen-vinteren ha mindre og færre utslag enn på siste halvdel av året. En normal produksjonssyklus starter gjerne med egg i februar, og ferdig yngel i juni. Dette bilde vil kunne forbedres noe ved å gå dypere ned med vanninntaket.

Yngelproduksjon av kveite foregår innenfor tildels snevre temperaturgrenser. I eggfasen har man en viss plastisitet med hensyn til temperatur, men siden man er avhengig av å vite utviklingsalderen (døgngrader) til eggene for å kunne overføre til silo like før klekking, er temperaturvariasjoner lite ønskelig. En inkuberingsstemperatur på konstant 6 °C er gjennomprøvd og har prediktabelt utfall. Videre er det viktig at temperaturen under plommesekkfasen holdes på et nær konstant nivå, delvis av samme grunn som i eggfasen, og delvis på grunn av at temperatursvigninger vil endre tettheten på vannet og dermed endre larvenes vertikalsposisjonering i siloene. For høye eller for lave temperaturer har også gitt indikasjoner på forhøyet andel deformerte larver. Under startføring hever man vanligvis temperaturen fra ca 6 °C i siloene, til ca 12 °C i startføringskarene. Dette har vist seg å gi et forbedret førtilslag blant larvene, og dermed



Figur 2. Salinitet og temperatur ved Austevoll Havbruksstasjon på 55 meters dyp i perioden 1996-1998

også bedre synkronitet i vekst. Den høyere temperaturen under startføring passer også godt med den økende temperaturen man ofte finner i midten/slutten av april.

Det er ikke påvist fysiologiske effekter på egg og larver som følge av naturlige endringer i salinitet. Derimot har salinitet en stor effekt på den passive flyteevnen til både egg og larver. Egg vil normalt flyte i vann med en salinitet på ca 33,5. For å holde eggene suspendert i klekkeri-inkubatorene har disse et vannsystem som gir oppstrøm (se kapittel om eggfasen). Denne oppstrømmen er vanligvis nøyaktig regulert for hver enkelt egg-gruppe for å hindre eggene i å synke til bunnen eller sette seg fast på overløpssilen. Ved endringer i saliniteten vil dette bilde forandre seg, og sannsynligvis resultere i økt dødelighet. På samme vis vil larver i plom-

mesekkefase kunne synke til bunnen av siloen ved hurtige reduksjoner i salinitet. Dette har i mange tilfeller hatt svært uheldig effekt.

For å kunne kompensere for de skiftende forholdene i temperatur og salinitet som normalt opptrer om høsten, er det nødvendig å installere apparatur for vannkvalitetsforbedring. Siden vanntemperaturen i mange tilfeller er for høy i forhold til anbefalt temperatur, er en varmepumpe i mange tilfeller nødvendig for å kunne drive helårlig. Varmepumpen kan brukes til både å kjøle vann til klekkeri og silo (6 °C), samt varme vann til startføring (12 °C). Dessuten er varmepumpen både rimelig i anskaffelse og energieffektiv.

For å kompensere for endringer i salinitet som følge av vertikale omveltninger, er det mulig å benytte automatiske salt doseringsanlegg. Et slikt system er basert på automatisk kontinuerlig måling av ledningsevnen (saliniteten) til råvannet. Ved avvik fra en forhåndsinstilt salinitet, aktiveres en doseringspumpe som tilsetter en konsentrert saltlake til vannstrømmen før målepunktet. For å sikre jevn salinitet er det viktig å sette forhåndsstillingen på et nivå som tilsvarer det maksimale nivået. En redusert salinitet vil kunne oppnås med tilsvarende inndosering av ferskvann. Slike systemer for salinitetsjustering er driftssikre og rimelige i innkjøp.

Referanser

- Björnsson B.T., Halldórsson Ó., Haux C., Norberg B. and Brown C.L. 1998. Photoperiod control of sexual maturation of the Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*): plasma thyroid hormone and calcium levels. *Aquaculture*, 166: 117-140
- Bromage N., Randall C., Davis B., Thrush M., Duston J., Carillo M. and Zanuy S. 1993. Photoperiodism and the control of reproduction and development in farmed fish. In: Lahlou B., Vitello P. (eds), *Aquaculture: Fundamental and applied research, Volume Coastal and Estuarine Studies 43*. American Geophysical Union, Washington, DC, pp. 81-102.
- Næss T., Germain-Henry M., Naas K.E. 1995. First feeding of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) using different combinations of *Artemia* or wild zooplankton. *Aquaculture*, 130: 235-250.
- Næss T., Harboe T., Mangor-Jensen A., Naas K.E., Norberg B. 1996. Successful first feeding of Atlantic halibut larvae from photoperiod-manipulated broodstock. *The Progressive Fish-Culturist*, 58: 212-214.
- Naas, K.E.; Næss, T.; Harboe, T. 1992. Enhanced first feeding of halibut larvae (*Hippoglossus hippoglossus* L.) in green water. *Aquaculture*, 105: 143-156.

Yngelproduksjon av kveite er i dag avhengig av levende fôr, Artemia, rotatorier og/eller innsamlet dyreplankton fra poll eller sjø. Kvantitet, kvalitet og regulariteten av pollprodusert dyreplankton eller byttedyr fra sjøen, som fôr til kveitelarver varierer enormt med temperatur og årstid. Videre er det vanskelig å produsere dyreplankton i poller i store nok mengder spesielt på tider av året hvor det ikke er en naturlig oppblomstring. I tillegg utsetter denne fôringsstrategien larvene for sykdom, parasitter og predasjon. Artemia er ernæringsmessig ikke tilfredsstillende som fôr. Den gir høyt innslag av feilpigmentering og ufullstendig øyevandring hos kveite.

En av nøkkelfaktorene for å lykkes i å få en lønnsom yngelproduksjon av kveite er å utvikle et høykvalitet formulert fôr som helt eller delvis kan erstatte levende plankton. Fôret må spises, fordøyes og imøtekomme larvenes næringsbehov og gi like god vekst og overlevelse som levende fôr. Det er i dag tre forsknings og utviklings strategier for tidspunkt/utviklingsstadium for overgang til formulert (ikke levende) fôr: 1. Formulert fôr fra starten, 2. Tidlig tilvenning og 3. Sein tilvenning.

Det er produsert formulert fôr som spises fra starten. Imidlertid har det ikke vært mulig å fremstille et formulert fôr som gir like god vekst og overlevelse som levende fôr fra starten. Det er en rekke pågående prosjekter som har som hovedmål å formulere et startfôr. Tidlig overgang til formulert fôr: Denne strategien går ut på å tilvenne larvene til formulert fôr før metamorfose (så tidlig som mulig). Etter hvert som larvene vokser og næringsbehovet øker, øker også behovet for antall byttedyr. En tidlig og problemfri overgang til formulert fôr er derfor viktig for å redusere kostnadene i yngelproduksjonen. Overgang til formulert fôr etter metamorfose, er den vanligste strategien som blir brukt i dag.



Fig. 1. Kveite før tørrfôrtilvenning, som er startfôret kun på zooplankton.

Praksis og problemer ved overgang til formulert fôr

Produksjonsresultater viser at det kan være stor dødelighet i tørrfôrtilvenningsfasen uten at det direkte skyldes sykdomsutbrudd.

Dødeligheten skyldes produksjonsrelaterte problemer slik som dårlig vannkvalitet og fôr som ikke er optimalt. Dårlige driftsrutiner kan føre til forurensing i karene dårlig vekst ved overgangen til tørrfôr, spredning i størrelsen og mobbing. Det er store variasjoner i dødelighet fra en gruppe fisk til en annen, noe som kan gjenspeile kvalitet på larvene under levendefôrfasen. Det er derfor viktig å se forholdene under hele larve- og yngelfase i sammenheng for å kunne evaluere behov i de senere faser.

Kveite er pelagisk i perioden fra klekking frem til en våtvekt på omtrent 0,14 g. Formulert fôr må ha andre egenskaper i den pelagiske fasen enn etter bunnslåing. Spesielt gjelder dette flyteegenskapene, men trolig også fôrsammensetningen.

Det pågår en rekke prosjekter med hovedmål å utvikle formulert fôr som gir vekst og overlevelse før metamorfose. Austevoll havbruksstasjon har i samarbeid med USA utviklet et fôrformulert fôr som kveitelarvene spiser fra første dag i startfôringsperioden (Fig.2).

Fôrinntakstudier viste at flyteegenskapene til

fôret hadde større betydning for fôrinntaket enn smakstilsetning. Forsøk har vist at kveitelarver kan overføres til formulert fôr etter tre uker med levende fôr (0,02 - 0,03 g våtvekt). Fôret gav vekst og overlevelse, men ikke like god våtvektsøkning som på Artemia. De samme forsøkene viste at det er vanskelig å få kveitelarvene til å spise formulert fôr, dersom de først har lært å spise Artemia (Opstad, upubliserte data)

Hos de fleste yngelprodusentene blir kveite tilvendt formulert fôr etter bunnslåing ved en våtvekt rundt 0,25 g. Noen oppdrettere venter til yngelen har blitt enda større. Ulike kartyper med flat bunn blir benyttet under tilvenning til formulert fôr. De kan være runde, firkantet med avrundet hjørner og lengdestrømsrenner. Det er viktig at karene fungerer selvrensende, slik at overskudd fôr og "feces" blir vasket ut. Vannstanden bør holdes så lav som mulig for å oppnå høyest mulig utskiftning. Best resultat oppnåes med en uke kombifôring under overgangen med levende fôr og formulert fôr. Det er viktigere dess tidligere overgangen til formulert fôr skjer. Overlevelse i perioden fra 0,2

g til 5 g er under optimale forhold over 90 %. Viktige faktorer for å oppnå best mulig vekst og overlevelse er å unngå stress slik som dunking mot karvegg og karstativ. Sortering av yngelen er også viktig. Optimal fôring for å unngå øyennapping, halenapping og tendenser til kanibalisme er avgjørende for et godt resultat.

Ett forsøk med kveitelarver/yngel viste at overlevelsen var høyere dersom de gradvis ble tilvendt formulert fôr (en uke overgangsfôring med både levende fôr og formulert fôr. Opstad 1995). Overlevelsen etter 30 dager i dette forsøket var opptil 90 % og høyest i gruppen fisk med høyest utgangsvekt (0,27 g våtvekt). I grupper med små fisk (0,08 g) var overlevelsen lav (34 og 2 %). Dette er larver før metamorfose. Veksten i de to gruppene med høyest utgangsvekt var lik både med direkte og gradvis overgang til formulert fôr.

Tilvenning i lengdestrømsrenner har blitt gjennomført med larver med en gjennomsnittlig våtvekt på 0,07 g med 81 % overlevelse. Den daglige tilveksten var 3,2, mens den var 5,3 i gruppen fôret med Artemia (Næss et al 2001).

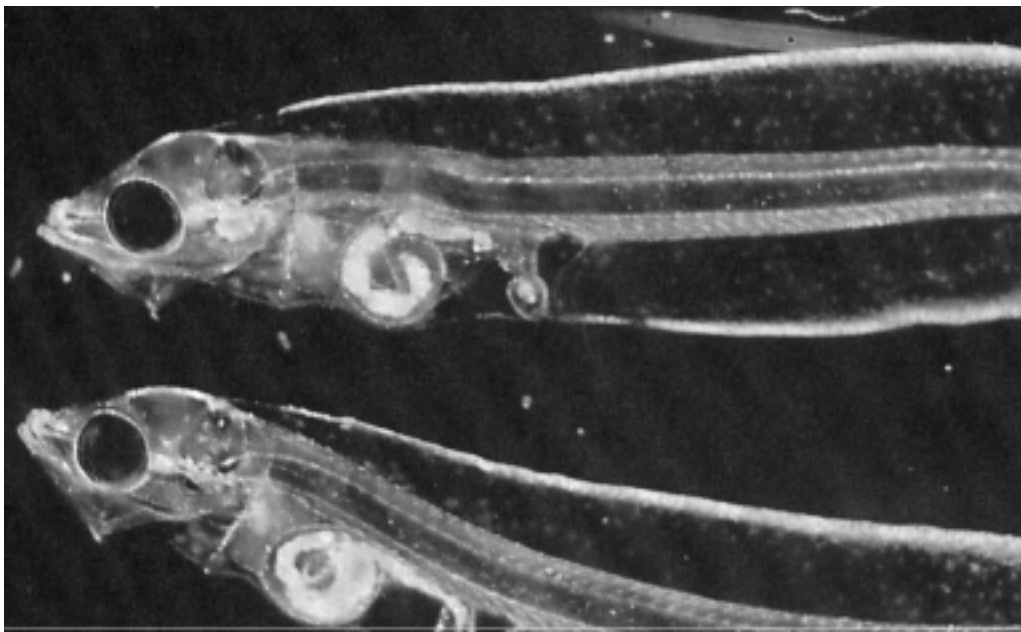


Fig.2. Kveitelarve som har spist formulert fôr fra dag 1.

År	Grupper	SGR	Kommentarer
1994	Vår	6,7	usortert
1996	Høst	4,0	usortert
1997	Høst	5,1	usortert
1997	Høst	8,0	sortert, lengdestømsrenner

Tabell 1. Spesifikk veksthastighet under tilvenning til tørrfôr (SSF) ved Austevoll havbruksstasjon i perioden 1994 - 1997. Tre av gruppene er kommet fra lysmanipulert stamfisk. Temperaturen var 12 °C.

Formulering og egenskaper av formulert fôr

Mikropartikulert fôr deles gjerne inn i tre ulike grupper, avhengig av prosess og binder/coatingstoff : 1. mikroinnkapsling, 2. mikrobinding og 3. mikrocoating

Størrelse/form

Partikkelstørrelse må tilpasses størrelse og utviklingstrinnet til fisken. Ut fra energimessige betraktninger bør fôrpartikkellene være så stor som mulig til ethvert stadium. En større partikkel vil tape relativt mindre vannløselige komponenter



Fig.3. Kveite som er tilvent formulert fôr i grønne 50 l kar.



Fig. 4. Lengdestomsrenne

enn en liten partikkel (Gaaratun-Tjeldstø 1993). Lekkasje fra fôrpartiklene er et stort problem.

Vanninnhold

Våtfôr (70 % vann) gav bedre vekst enn tørrfôr (Opstad, 1997)

Konsistens

Trolig har konsistens og utseende/farge betydning for fôrinntaket.

Bindemiddel/matrix

Ulike bindemidler benyttes for å holde partiklene sammen. Om mulig bør disse ha ernæringsmessig verdi. Gelatin gir en stabil, varig og myk partikkelstruktur, som tillater tørrstoff ned mot 2 % uten at partiklene går i oppløsning (Gaaratun-Tjeldstø 1993). Men «ucoatet» gelatin gir dårlig lekkasjehindring for små vannløselige molekyler (Gaaratun-Tjeldstø 1993).

Hydrolysegrad

Kveitelarver har et lavt nivå av fordøyelsesenzym. Forsøk med innblanding med hydrolysert protein i tilvenningsfôret, har vist at det gir en bedre vekst. (Opstad, upubliserte resultater)

Farge

Undersøkelser på større fisk (Jacobsen et al 1987) viser at blanding av fôrpartikler med ulik farge gir økt fôropptak. Dette er ikke undersøkt på fiskelarver. Farging av Artemia har gitt bedre fôropptak hos larver og yngel av tunge (Dendrinis et al.1984). Farging av fôret ga ikke signifikant bedre vekst hos torskeyngel (0,4 g) (Otterå pers.med.).

Attraktanter/smak

Fiskelarver er hovedsakelig visuelle predatorer, uansett hvilke fødevalg de har som voksne (Hunter 1981). Luktstimuli har betydning for fangstatferd (Døving & Knutsen 1993).

Lagringsegenskaper

Den lave partikkelstørrelse av formulert fôr (høyt areal/volumforhold) gjør at oksidasjon er et stort problem.

Lekkasjetetting

Lekkasje fører til redusert næringsverdi, samtidig som løste næringsstoffer gir opphav til mikrobiell vekst og dårlig hygiene i karene. I første rekke vil små vannløselige molekyler

som aminosyrer, peptider, vitaminer etc. vaskes ut. 50 % av de lekkbare stoffene går tapt de første minuttene (Garatun-Tjeldstø 1993). Lekkasjen er avhengig av partikkelstørrelse, og store partikler lekker mindre enn små partikler.

Den hurtige frisetting av materiale umiddelbart etter at fôret kommer i vann antyder en avvasking av lekkbart materiale fra partikkelen (Garatun-Tjeldstø 1993). Det er derimot ikke tilgjengelig data som viser næringsinnhold i slike fôr før og etter utvasking. De ulike fôrs næringsverdi er således ikke kjent i det fôret blir spist av larven.

Det kan imidlertid være positivt med en viss lekkasje av attraktanter for at fiskelarvene skal søke etter fôrpartiklen. Det er vist at noen frie aminosyrer utløser spiseatferd hos bl.a. kveite (Knutzen & Døving 1993).

Forurensing/hygiene

Forurensing/hygiene er et sentralt problem ved bruk av formulert fôr og skyldes både lekkasje og fôrspill. Grad av forurensing er en funksjon mellom fôrtype, foringsregimer, strøm, vannutskifning og bruk av rensearm. Problemene med forurensing kan grovt grupperes etter hvordan fôret fordeles i karet, stoffer som flyter, sedimenterbare stoffer og vannløselige forbindelser med nøytrale flyteegenskaper. Det er utviklet en rensearm ved Austevoll havbruksstasjon som effektivt rengjør startfôringskarene i den pelagiske fasen. Dette er viktig for å kunne holde god hygiene i karene.

Forurensing kan reduseres ved spesiell karde-sign. Det er oppnådd gode resultater ved å gjennomføre tilvenning til formulert fôr i lengdestrømsrenner der det benyttes vannstand på 1 - 2 cm (Øiestad, V.).

Flyte/synke-egenskaper

Synkehastigheten på fôret er en viktig egenskap som kan være bestemmende for om fôret blir spist av fiskelarven. Dersom fôret synker for raskt vil fiskelarven ikke få tak i det, og dersom fôret er for lett vil det flyte i overflaten og heller ikke være tilgjengelig for fiskelarvene.

Tilsetning av eksogene enzymer

Forsøk på å forbedre formulert fôr med tilsetninger av fordøyelsesenzymer var lite vellykkede (Dabrowski & Glowowski 1977).

Tilsetning av oppmalt pankreas til pelletert fôr er imidlertid vist å være vekstfremmende hos sea bass larver (Kolkovski 1993).

Kjemiske sammensetning

Protein og aminosyrer: (64 - 70 %)

Lipid: under 20 %

Karbohydrat: under 10 %

Vitaminer tilsettes i overskudd

Vanninnhold: tørrfôr har mindre enn 10 %

Inntak, fordøyelse og absorpsjon av formulert fôr

Kveite har lavere aktivitet av fordøyelses og absorberende enzymer ved startfôring enn andre flatfisker som piggvar og japansk flyndre (Gawlicka et al 2000, Segner et al 1993, Kurokawa and Suzuki 1996). Larvenes manglende evne til å fordøye fôr er trolig en viktig begrensende faktor i tidlig tilvenning og er vanskeligere å løse enn manglende forinntak (Person-Le Ruyet et al. 1993). Flere studier viser klare ontogenetiske endringer og endring av aktivitet til fordøyelsesenzym som respons på sammensetning av dietten, presentasjon og størrelsen på fôret (Stroband & Dabrowski 1981, Lauff & Hofer 1984, Govoni et al. 1986, Hjelmeland et al. 1988, Munilla Moran et al. 1990, Pedersen 1990, Kjorsvik et al. 1992). Målinger av aktiviteten til nøkkelenzymer har vist at mindre enn 10 % av enzymmengden kom fra Artemia, men levendefôr kan muligens stimulere produksjon av enzymer. Slinde et al. (upubliserte data), har vist at aktiviteten av chymotrypsin i tarmen på kveitelarver økte med en faktor på 10 fra startfôring til 23 dager etter startfôring. Det skjer også en anatomisk utvikling og modning av organer fra startfôring og gjennom metamorfosen (Pittman et al. 1990, Kjorsvik 1992).

Referanser

- Dabrowski, K. & Glowowski, J. 1977 (a). Studies on the role of exogenous proteolytic enzyme digestion processes in fish. *Hydrobiologia*. 45. 2: 129-143.
- Dabrowski, K. & Glowowski, J. 1977 (b). A study of the application of proteolytic enzymes to fish food. *Aquaculture*. 12: 333-344.
- Dendrinis, P., Dewan, S., Thorpe, J.P. 1984. Improvement in the feeding efficiency of larval, post larval and juvenile Dover sole (*Solea solea* L.) by the use of staining to improve the visibility of *Artemia* used as food. *Aquaculture*. 38:137-144. et al 1984
- Døving K.B., & Knutsen, J.A. 1993. Chemokinesis in marine fish larvae. In: Walther, B.T., Fyhn, H.J. (eds) *Fish larval physiology and biochemistry*. University of Bergen (139-145).
- Gawlicka, A., Parent, B., Horn, M.H., Ross, N., Opstad, I., Torrissen, O.J. 2000. Low activities of digestive and absorptive enzymes in yolk-sac larvae indicate limitations for early feeding of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Aquaculture* 184:303-314.
- Garatun-Tjeldstø, O., 1993. Våtfør til start og tilvenning av marine fiskelarver. Sluttrapport: (NFR V108.016/1501.125.001).
- Govoni, J.J., Boehlert, G.W., Watanabe, Y. 1986. The physiology of digestion in fish larvae. *Environmental Biology of Fishes*. 16.1-3: 59-77.
- Hamre, K., Næss, T., Espe, M., Holm, J.C. and Ø. Lie. A formulated diet for Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*, L.) larvae. *Aquaculture Nutrition* 2001; 123-132.
- Hjelmeland, K., Pedersen, B.H., Nilssen, E.M., 1988. Trypsin content in intestines of herring larvae, *Clupea harengus*, ingestion inert polystyrene spheres or live crustacea prey. *Marine Biology*. 98:331-335.
- Hunter, J. 1981. Feeding ecology/predation. In: Lasker R. (ed). *Marine fish larvae, Morphology, Ecology, and relation to Fisheries*. Washington Sea Grant Program, Seattle, p 33-77.
- Jacobsen, P., Johnsen, G. and Holm, J.C., 1987. Increased growth rate in Atlantic salmon parr (*Salmo salar*) by using a twocoloured diet. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 44:1079-1082.
- Kolkovski, S., Tandler, A., Kissil, G. Wm. 1993. The effect of dietary enzymes with age on protein and lipid assimilation and deposition in *Sparus aurata* larvae. In: Kaushik, S.J., Luquet, P. (eds.). *Fish nutrition in practice*. (Les Colloques, n° 61) INRA, Paris,; 569-578.
- Kjørsvik, E. and Reiersen, A.L. 1992. Histomorphology of the early yolk-sac larvae of the Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) - an indication of the timing of functionality. *J.Fish.Biol.* 41: 1-19.
- Lauff, M. and Hofer, R. 1984. Proteolytic enzymes in fish development and the importance of dietary enzymes. *Aquaculture*. 37: 335-346.
- Munilla-Moran, R., Stark, J.R., Barbour, A., 1990. The role of exogenous enzymes in digestion in cultured turbot larvae (*Scophthalmus maximus* L.). *Aquaculture*. 88: 337-350.
- Opstad, I., 1995. At what size and how should halibut be weaned to dry diets? LARVI'95. *Fish & Shellfish larviculture symposium*. P.Lavens, E.Jaspers and I.Roelants (Eds). European Aquaculture Society, Special Publication No.24, Gent, Belgium, 1995.
- Næss, T., Hamre, K., and Holm, J.C. Successful early weaning of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) in small shallow raceway systems. *Aquaculture Research*, 2001, 32, 163-168.
- Opstad, I. & Lie, Ø. 1997. Tilvenning av kveite til formulert fôr. Sluttrapport NFR nr. 104.8834/110.
- Pedersen, B.H., I. Ugelstad, K. Hjelmeland 1990. Effects of a transitory, low food supply in the early life of Larval herring (*Clupea harengus* L.) on mortality, growth and digestive capacity. *Marine Biology*. 107: 61-66.
- Person-LeRuyet, J., Alexandre, J.C., Thebaud, L., Mugnier, C., 1993. Marine fish larvae feeding: Formulated diets or live preys? *Journal of World Aquaculture Society*. 24, 2:211-224.
- Pittman, K., Skitesvik, A.B., Berg, L., 1990. Morphological and behavioural development of halibut larvae. *J.Fish Biol.* 37: 455-472.

Det er naturligvis både fordeler og ulemper med landbaserte og merdbaserte anlegg. Etableringskostnadene er høyere for landbaserte anlegg, og antagelig vil driftskostnadene være høyere på grunn av kostnadene ved vanntransport. Kostnadene kan reduseres ved å tilsette oksygen i vannet, eller ved å benytte resirkuleringsteknologi. Overvåking og interntransport av fisk er vanligvis mer oversiktlige i landbaserte anlegg, men det finnes enkelt utstyr som videokameraer og førsamlere som kan benyttes merdoppdrett. I landbaserte anlegg kan miljøet i stor grad kontrolleres, men dette koster.

Anleggskonstruksjoner

Det finnes ikke mange kveiteanlegg, og av de som finnes er vel knapt to anlegg like. Det er derfor ikke mulig å beskrive i detalj hvordan anlegg bør konstrueres, og derfor vil i stedet prinsippene for anleggene beskrives. Grovt kan anleggene deles inn i landbaserte og merdbaserte anlegg.

Merdanlegg er utviklet fra lakseoppdrett, og i begynnelsen bestod de i vanlige laksemerder, som etter hvert fikk en fast bunn hvor fisken kan ligge. For å skape denne faste bunnen blir det som regel laget en bunn med vanlig not eller annet egnet materialet spent ut over en ramme. Maskevidden i denne ekstra bunnen kan godt være mye større enn selve merdbunnen. Merden som fisken går i trekkes ut over denne bunnen. Dette gjøres for å unngå bevegelser i bunnen, og for å øke tilgjengelig areal. En skal være oppmerksom på at de to bunnene kan gro i sammen, spesielt ved blåskjellpåslag. Bunnen må være konstruert slik at rykninger og bølgebevegelser i anlegget ikke forplanter seg til bunnen. I tillegg må nøtene ha hoppgjerde, fuglenett og om sommeren lysreducerende dekknøter. Merdene kan styres med hyller for å øke areal. Hyllene kan i prinsippet være konstruert som den ekstra bunnen, men de må ikke dekke hele merden, og de må kunne tas ut.

Landbaserte anlegg er i prinsippet bygget opp tilsvarende som landbaserte lakseanlegg. Anleggene kan konstrueres som enkeltstående kar, som sammenhengende tanker med mulighet for å sette inn/ta vekk skillevegger, eller som lengdestrømsrenner. Vannforsyningen kan konstrueres slik at en kan ta inn vann fra flere dyp slik at det beste vannet m.h.p. temperatur kan benyttes. I tillegg kan en benytte varmepumper og varmevekslere for å oppnå gunstigst temperatur og derved bedre vekst. I matfiskanlegg vil kostnadene ved oppvarming av vann bli formidable, og en bør tilsette oksygen i vannet for å redusere vannbehovet. En annen og foreløpig lite utprøvd metode på kveite er bruk av resirkuleringsteknologi, hvor en bare bytter ut en liten del av vannet, mens hovedrensingen av vannet foregår gjennom filtre og biofiltre. På denne måten vil en kunne redusere behovet for vanntransport og oppvarming av vannet betydelig.

Valg av settefisk

I enhver produksjon er det viktig å ha best mulig utgangspunkt, og det må stilles krav til settefisken. Tre viktige kriterier for valg av settefisk er størrelse, utseende og skadefrekvens.

Hvor stor settefisken bør være vil avhenge av om matfiskanlegget er land- eller merdbasert, og kostnadene ved å holde fisken i anlegget versus pris på settefisken. Ved utsett i landbaserte anlegg er det egentlig ikke noen minste størrelse, mens ved utsett til merd bør fisken være over 50 g. Denne størrelsen har fisken på høsten-vinteren i en normal produksjonsyklus med vårgytere. Veksten til fisken gjennom vinteren med lave temperaturer er liten, men såfremt en ikke opplever veldig lave temperaturer, bør en ikke ha særlig dødelighet. I merdforsøk i troms var det en økende dødelighet for liten fisk ved temperaturer under 5 °C, dødeligheten var mindre for større fisk (Johnsen & Jonassen, 1999). En bør derfor vurdere kostnadene ved å vente til våren når temperaturen er økende. Flere har anbefalt at

fisken som settes ut i merd er 200 gram eller mer. Dette fordi en kan kutte ned på produksjonstiden i merd. Derneft fordi at det er i fasen før dette at problemene med øyenapping er størst, og disse problemene er lettere å oppdage og gjøre noe med i kar enn i merd. For det tredje er det lettere å sortere kveiten i kar enn i merd. Liten kveite virker mer bunntilknyttet enn større kveite, og det er derfor vanskelig å føre liten kveite riktig når de går i merd.

Størrelsen på settefisken er også viktig da denne gjenspeiler veksten til fisken. Det ser ut til at størrelsesrangeringen innen en gruppe i stor grad beholdes helt frem til slakt (Hallaråker et al., 1995). Nå skal det skytes inn at disse forsøkene ikke er basert på helsøkengrupper, slik at årsaken til vekstforskjellen ikke er kjent. Uansett innebærer dette at fisk som har vokst dårlig, vil fortsette med dette. Satt på spissen betyr dette at det er viktigere å benytte fisk som har vokst godt, framfor fisk som er stor. Man må ha i minne at gytetesen hos kveite strekker seg over måneder, og aldersforskjellen ved kjøp av settefisk kan være tilsvarende. Også størrelsesspredning til fisken vil ha betydning for videre drift, da det influerer behovet for senere sorteringer. Generelt blir arbeidsmengden senere redusert ved å bruke et homogent materiale med hensyn på størrelse, alder og vekst. Som nevnt ovenfor, bør fisk med lik veksthistorie holdes samlet, slik at en ikke blander materiale fra like store grupper, men hvor den ene gruppen vokser langt bedre enn den neste.

Feilpigmentering og ufullstendig metamorfose er to vanlige utseendemessige avvik i forhold til villfisk. I kveiteoppdrett er det enda en høy andel av fisken som er feilpigmentering, og/eller ikke har en fullstendig metamorfose. Feilpigmentering kan bestå i at deler av fiskens overside er hvit, eller at blandsiden er mørk, begge deler avvik i forhold til en forventet fargetegning for kveite. Vår erfaring er at den hvite fargen etter hvert erstattes med en grålig farge, mens den mørke blandsiden forblir

mørk. Betydningen av disse utseendemessige avvikene for senere vekst og overlevelse er ikke avklart. I utgangspunktet er dette visuelle avvik i forhold til normalen, og har man anledning til å unngå å bruke fisk med disse avvikene, bør man gjøre det. Andelen av fisk som er speilvendt i forhold til normalen (med øynene på venstre side) har så vidt vi vet ingen effekt på vekst eller overlevelse.

Øyeskader er et betydelig problem innen kveiteoppdrett. I forsøk i kar på land er det funnet at rundt 30 % av hannene har øyeskader. Gjennomgående har et flertall av disse mistet det høyre (øvre) øyet. Øyeskadene oppstår i det all vesentligste før fisken er 3 år. Øyeskader kan fremkomme enten fra aggressiv atferd (øyenapping), eller fra sår. Om dette har betydning for vekst er ikke endelig avklart, men data indikerer kveite med manglende øyne vokser dårligere enn uskadet fisk (Nortvedt & Tuene, 1995). En bør derfor unngå settefisk med stor andel av øyeskader. Ved HI Austevoll havbruksstasjon er det vist aggressiv atferd i form av jaging og biting i settefiskproduksjonen av kveite (Greaves & Tuene, 2001). Bittskader langs finnebremmene, på buk- eller brystfinnene kan også være utbredt. Disse sårene vil heles med tiden, og har trolig ingen langvarig effekt på vekst, men det blir åpne sår som kan bane vei for bakterieinfeksjoner, som vil påvirke vekst og overlevelse. Da dette også kan være et tegn på at fisken ikke trives, skal en være oppmerksom på dette problemet.

Temperaturkontroll

Som nevnt tidligere (kapittel 14) anbefales det en høyere temperatur for liten fisk fremfor stor. Stor fisk vokser også godt med temperaturer rundt 8 °C. I utgangspunktet bør en tilstrebe å holde temperaturen slik at fisken vokser best, samtidig som en unngår for høye og lave temperaturer. I sjøen er vanntemperaturen i de øvre vannlag gunstig om våren, sensommer og høst, men for høy om sommeren og

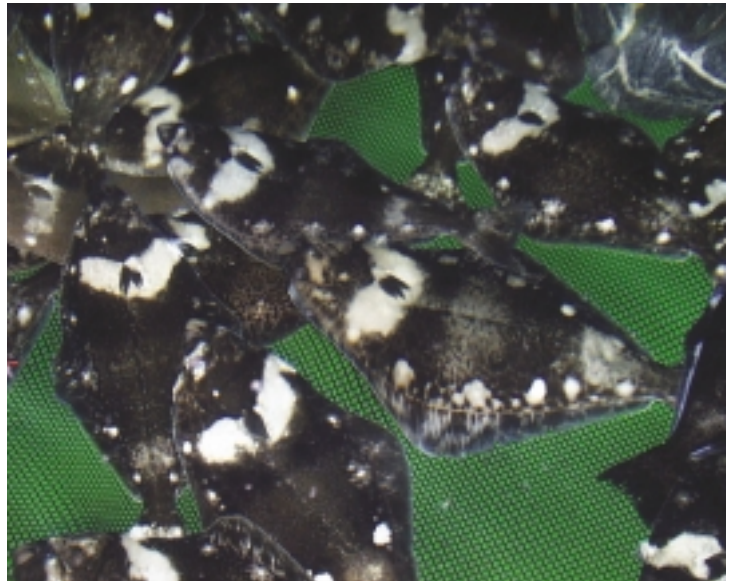
for lav om vinteren. I merdanlegg er man bundet av omgivelsestemperaturene, men man kan i noen grad senke og heve merden alt etter hvor temperaturen er gunstigst. Alternativt kan man ha en dyp merd, med hyller hvor fisken kan legge seg i det temperatursjiktet den ønsker. Om den da faktisk velger gunstigste temperatur vites ikke, og avhenger trolig av en rekke andre forhold i tillegg til temperatur. En bør kjenne til temperaturene før en velger plassering av anlegget, det kan ofte være lokale forskjeller.

Landbaserte anlegg har i langt større grad anledning til å regulere temperaturen. Den enkleste metoden er å ha tilgjengelig temperatur fra ulike dyp, hvor man kan blande overflatevannet med det langt mer stabile dypvannet. Erfaringer tilsier dog at dette er vanskelig, da temperaturen spesielt i høyere vannlag er ustabil. Med denne metoden er det måneder i syklusen hvor temperaturen uansett er for lav. Det er naturligvis en mulighet å varme opp vannet, men dette er meget kostnadskrevenende. Kostnadene kan reduseres med varmevekslere eller resirkuleringsteknologi. Man kan også oksygenere vannet for å spare på vannbehovet. Vannbehovet i karene kan beregnes ut i fra fisketetthet, fiskestørrelse og vanntemperatur. Oksygenforbruket er beregnet til ca. 140 mg O₂/kg fisk/time ved 10 °C for 80 g fisk (Hallaråker et al., 1995), ca. 40 mg O₂/kg fisk/time for 2 kg fisk, og enda noe lavere for større fisk (Björnsson, 1994). Oksygenbehovet øker med økende temperatur.

Fargedrakt

En kveite som ligger på bunnen og tilsynelatende trives har en hvit rand rett bak hodet, og hvite prikker bakover langs basen av rygg og analfinnen (Fig. 21.1).

Den beste veksten som er observert hos kveite i merd var hos fisk med denne fargedrakten. Når den svømmer forsvinner disse hvite områdene. Hos en stresset fisk blir først hodet, deretter hele oversiden betydelig mørkere. Tilsvarende fargeendringer kan ses hos



Figur 21.1. Bilde av kveite i bunndrakt. Bunnsstratet er i dette tilfellet plastnetting.

fisk med skadd øye, selv om ikke alle med skadd øye har denne fargedrakten. Svart fisk er et tegn på at noe er galt.

Atferd

Atferd er viktig fordi den vil fortelle noe om hvordan fisken trives i omgivelsene. Dessverre har vi foreløpig lite eksakt informasjon om dette, men en del erfaringsdata er tilgjengelig. Selv om kveite i utgangspunktet bør ligge på bunnen utenom føringene, vil en både i kar og merder observere at en varierende del av kveiten er aktivt svømmende. Den generelle svømmaktiviteten øker både i kar og merder om natten, og den reduseres ved bruk av kontinuerlig tilleggslys (Holm et al., 1996). Denne aktiviteten anses som uproblematisk. Den andre typen svømmeaktivitet er nok tegn på at alt ikke er som det skulle. Dette gjenspeiles ved at en varierende andel av populasjonen svømmer, dette kan både være at de svømmer i et lag rett over bunnen, til at de svømmer i overflaten (såkalte bjeffere, dupper), gjerne med hodet over vann. Det ser ikke ut til at kveite øker aktiviteten ved lave oksygenverdier

(Kvalsund, 1995), og dette er derfor antagelig ikke årsaken. Derimot ser det ut til at høye tettheter og muligens stor størrelsesforskjell medfører at en større andel kveite svømmer. Ved å flytte en gruppe kveite som gikk tett over i større enheter, sank svømmeaktiviteten. Det ser også ut til at lave temperaturer reduserer svømmeaktiviteten.

Holdes kveite ved lave tettheter vil den ligge klumpvis, ikke jevnt fordelt utover tilgjengelig areal. I merder vil bunnareal ikke nødvendigvis tilsvare tilgjengelig areal. Da bunnen i merdene ofte er basert på not som festes oppå en bunnramme vil strøm presse opp noten i hjørnene, og noten vil kunne presses ned av fiskens vekt. Flertallet av kveite vil ikke ligge på utsatte områder, og effektiv tilgjengelig areal kan derfor variere. Store bevegelser i anlegget vil også kunne forplante seg til bunnen, og i de tilfellene (eks. ved storm) vil flertallet av kveite svømme, og appetitt og vekst er minimal. Det har vært hevdet at kveite som oppholder seg i vannmassene i dårlig vær også gulper opp mat. Kveiten i kar unngår områder med strøm hvis den kan, og i systemer hvor fisken kan velge, foretrekkes det roligste området av flest (Kvalsund, 1995). Fisk som svømmer forstyrrer de andre, og disse bør tas ut og overflyttes til andre enheter. Det er også viktig at fisken føres til metthet.

Fôring

Fôr er omhandlet i kapittel 15. Kveite kan tilvennes alt fra kontinuerlig fôring til enkeltfôringer med varierende tid mellom. Det er viktigere å føre liten fisk ofte enn stor. Kveite spiser fôret i vannsøylen, fra overflaten (dog med mange bom), og fra bunnen. Selv om kveite spiser fôret fra bunnen, er dette med forbehold. Er det rimelig liten tetthet, og fôrpartiklene ligger åpent tilgjengelig vil kveiten spise den, når tettheten øker slik at fôret blir liggende mellom fisk, vil det ikke bli spist. Det er derfor en fordel å tilvenne kveiten måltids-

fôring, slik at en fører etter appetitt. Appetitten til kveite varierer, for enkeltkveite har det vist seg at de fleste spiser et stort måltid hver annen eller tredje dag. En bør derfor ikke føre etter tabell uten at en har en metode for å vurdere fôrbehovet. I kar på land kan en fortløpende vurdere appetitten da en kan se både fisk og fôr. I merder er dette vanskeligere, og bare i helt spesielle tilfeller er den visuelle kontakten god nok. Klarer en å venne fisken til å respondere på måltider ved å komme opp, har en naturligvis bedre kontroll, men det anbefales at man investerer i et system for å overvåke fisken. De mest aktuelle er videoovervåking, ekkolodd, eller registrering av fôrspill.

Arealkrav og tetthet

Som tidligere beskrevet ser det ut til at kveite vokser dårligere ved tettheter over 200 %, dette er også funnet i merder hvor 1 kilos kveite i tettheter over 250 % vokste dårligere enn tilsvarende kveite med tettheter rundt 200 % (Tuene et al., 1999). I lave tettheter vil ikke kveiten spre seg jevnt over tilgjengelig areal, men fordele seg klumpvis med opptil flere lag kveite. Heller ikke ved høye tettheter vil fisken fordele seg jevnt, men ligge i flere lag. I merder med sviktende bunn kan dette medføre en utposing. Selv om dette ikke er målt, er det en fare for at oksygenmengdene vil være lave i disse områdene. I kar vil ikke kveite som utsettes for lave oksygenverdier søke områder med bedre tilførsel (Kvalsund, 1995). Om dette gjelder for merd vites ikke, men uansett bør man ikke ha for høy tetthet.

Reduksjon av tetthet kan gjøres på mange måter. Har man tilgjengelig flere enheter bør naturligvis fisken deles ut i disse. Et annet alternativ er å øke areal i enhetene ved å plassere inn hyller. Det har med hell vært gjort både i kar og merder. I merder må man vær oppmerksom på at fisken må unngå sterkt lys, og holdes unna overflatevannet der temperaturen ofte ikke er gunstig og varierer mye. Men

med dype nøter kan man installere hyller. Konstruksjonen av slike hyller kan enkelt gjøres ved å spenne en not over en sterk ramme.

Sårskader og bunnsubstrat

Det har vært et problem i landbaserte anlegg at kveite får sår langs finnebremmer og på undersiden. Dette skyldes trolig slitasjeskader ved at kveite har en tendens til å grave seg ned. Problemet kan reduseres ved å benytte bunnsubstrat i karene. En rekke forsøk har vist at bunnsubstrat er gunstig både for å forhindre dannelsen av sår, men også for å lege sår. Flere typer bunnsubstrat har vært prøvd. Sand og elvegrus var tidligere mye benyttet, og virker gunstig i forhold til sår. Derimot er det lite gunstig for karhygiene, og i høye tettheter med mye forspill og fekalier bør annet materiale foretrekkes.

Det er testet ut en rekke varianter av bunnsubstrat. Silikonrenner ga bedre vekst enn glatt kar og sand, og glatt kar medførte sårskader på kveiten, noe hverken sand eller silikonrennene gjorde (Ottesen & Strand, 1996). De fant også en økt pigmentering av blandsiden hos kveite holdt på glatt PVC bunn. Dette er også funnet i tidligere studier med større villfangst kveite (Rabben & Huse, 1986). I studier av hvilke bunnsubstrat kveiten vil velge, ble det funnet at de foretrak grus, etterfulgt av plastnettingene Netlon og Tensar, og til sist kar uten bunnsubstrat (Tuene, 1999). Det ser derfor ut til at alle bunnsubstratene virker gunstig, både med hensyn på sårskader, og vekst.

Fotoperiode og lysintensitet

Kontinuerlig lys har vist seg vekstfremmende. Lysintensiteten som er brukt i forsøkene har variert, men har generelt vært ganske lave. Det er mulig at andre lysintensiteter eller lysspektre vil være mer effektivt, og forsøk pågår for å avklare dette. De fleste som holder kveite holder en ganske lav lysintensitet. På 1+ kveite

ble det ikke funnet forskjell i førkonsum på fisk holdt fra 1 til 3000 lux, dog var det en tendens til høyere førkonsum ved 100-1000 lux. 1000 lux er et meget sterkt lys. Større kveite (3+) virket å ha noe lavere toleranse for de høyeste lysintensitetene (Holm et al., 1993). Disse forsøkene ble gjennomført med 12 timers natt. I merdforsøk hadde kveite holdt på kontinuerlig tilleggslys et høyere fôropptak og bedre vekst enn kveite uten tilleggslys (Tuene et al., 1999). I karforsøk med småkveite er det også funnet at kontinuerlig lys er viktigere ved lave temperaturer.

Kveite kan bli solbrent. Det er observert to former for skader som kan gi dødelighet. Den ene formen, med gråblå misfarging av ryggsiden, uten ytre sår. Den andre er skader som følge av en sekundær bakterieinfeksjon i vev langs finnebremmene, enten som guldfarget vev sett fra fiskens underside, eller i mer alvorlige tilfeller som gult puss på oversiden. Skadene medfører dødelighet selv etter at fisken ble beskyttet mot direkte sol. Sårhelingen tar lang tid, og gir stygge arr. Problemet vil naturligvis først observeres i grupper hvor fisken svømmer mye i overflaten. For å unngå disse problemene, må karene/merdene tildekkes. Ved HI Austevoll havbruksstasjon benyttes lysreduserende (70 %) nøter. Kveite trives godt i dimt lys, og dekknøtene kan godt ligge på hele året.

Referanser

- Björnsson, B. 1994. Effects of stocking density on growth rate of halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) reared in large circular tanks for three years. *Aquaculture*, 123: 259-270.
- Greaves, K. & Tuene, S. 2001. The form and context of aggressive behaviour in farmed Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Aquaculture*, 193: 139-147.
- Hallaråker, H., Folkvord, A. & Stefansson, S.O. 1995. Growth of juvenile halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) related to temperature, day length and feeding regime. *Netherlands Journal of Sea Research*, 34: 139-147.
- Holm, J.C., Hennø, J.S., Karlsen, Ø., Skiftesvik, A.B. & Huse, I.J. 1993. Matfiskoppdrett av kveite. Faglig sluttrapport til oppdragsgiver Stolt Sea Farm fra delaktiviteter utført i regi av Havforskningsinstituttet, Austevoll havbruksstasjon, 21 s.
- Holm, J.C., Karlsen, Ø. & Norberg, B. 1996. Vekst og kjønnsmodning hos kveite og torsk. Sluttrapport til Norges forskningsråd, prosjekt 104835/110 og 107225/100, 27 s.
- Johnsen, K. og Jonassen, T. (1999). Vekst og overlevelse for kveite i merd - grunnlag for vurdering av egnet settefiskstørrelse. Akvaplan-niva rapport, APN-632.1395, 12 sider.
- Kvalsund, R. 1995. Vekst, tetthet og kjønnsmodning av oppdrettskveite. In: Pittman, K., Kjørrefjord, A.G., Berg, L. & Engelsen, R. (Eds.), *Kveite - fra forskning til næring*. s. 53-60.
- Nortvedt, R. and Tuene, S. A. (1995). Multivariate evaluation of feed for Atlantic halibut. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems*, 29: 271-282
- Ottesen, O. H. and Strand, H. C. (1996). Growth, development, and skin abnormalities of halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) juveniles kept on different bottom substrates. *Aquaculture*, 146: 17-25
- Rabben, H. & Huse, I. 1986. Growth of juvenile halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) in captivity. *ICES C.M.*, F:20, 11 pp.
- Tuene, S., Holm, J.C., Haugen, T., Fosseidengen, J.E., Mangor-Jensen, R., Bergh, Ø., Karlsen, Ø., Norberg, B., Kalvenes, H. & Rabben, H. 1999. Kveite i merd. Sluttrapport til Norges forskningsråd 115690/122, 16 s.

Kveiten er opportunistisk i fødevalg, men filet-kvaliteten påvirkes av føret. Ved slakting 4. leveår varierer individvektene rundt 3-14 kg, og slakte-kvaliteten blir ikke forringet ved kjønnsmodning. Fettinnhold i filet øker fra hale til hode, men de største fettdepot finner man langs finnebremsene. Kveite (> 2 kg) som får før med 20-40 % fett viser bedre sensoriske egenskaper enn mindre kveite.

Biologi

Dette kapittelet omhandler kveite av slaktestørrelse, altså fra den er 2.0 kg og frem til kjønnsmodning, som inntreffer tidligere i oppdrett enn i vill tilstand. Hannfisken modner om høsten som treåringer ved en snittvekt mellom tre og fem kg, mens hunnfisken modner ett til to år senere ved en snittvekt på over åtte kg.

Den naturlige utbredelse for voksen atlantterhavskveite er i det nordlige Atlanterhav og i deler av det Arktiske hav. Den opptrer på begge sider av Atlanterhavet, så langt syd som utenfor New York på vestsiden og i Biscaya-bukten på østsiden av havet. I Barentshavet er kveite vanlig forekommende så langt nord som ved Bjørnøya (Andriyashev 1954). Den unge kveiten er stasjonær i kystnære oppvekstområder på 20 – 60 m dyp de første 4-6 år av sitt liv (Vedel-Tåning 1938). Når den nærmer seg kjønnsmodningsalder, og altså oppnår slik størrelse som vi forbinder med slaktestidspunkt i oppdrett, vil den i vill tilstand legge ut på vidstrakte vandringer til forskjellige dyp. Det ser ut til å være betydelig blanding av de ulike bestandene på dette tidspunktet, men utelukkende av gytemoden fisk. Etter gyting sprer den store fisken seg i mange retninger og til ulike dyp (Godø og Haug 1988), men vender ofte tilbake til de samme områder for ny gyting i de påfø-

gende år (Devold 1938, Stobo m.fl. 1988).

Der skjer også en endring i fødesammensetning med alder (Haug 1990). De minste individene (< 30 cm) spiser hovedsakelig eremittkreps, krabber og reker, mens større kveite spiser mer fisk, men fortsatt også krepsdyr. McIntyre (1953) foreslo at kveite (30 – 60 cm lengde) ved Færøyene spiste mer intensivt om sommeren enn om våren, og at sommerdietten var mer dominert av krepsdyr. Diettens sammensetning av fisk var dominert av artene hvitting, hyse og sil. Når større kveite vandrer ut fra kystområdene, endres mattilgangen til kun å omfatte fisk (Scott 1910). McIntyre (1953) observerte at voksen kveite utenfor Island beitet på 11 andre fiskearter, men hvorav uer utgjorde 75 % av matvolumet. Imidlertid har man observert en rekke forskjellige fiskearter i kveitemager, avhengig av tilgjengeligheten i de vidstrakte utbredelsesområdene. Kveiten er altså ganske opportunistisk i fødevalg. Overført til oppdrettssammenheng betyr dette at oppdretteren vil ha stor frihet i valg av fôr-råstoff, dersom man vil basere seg på mykfor.

Veksten for villkveite er dokumentert å være vesentlig bedre når denne føres i oppdrettsenheter enn den vekst man observerer i naturen (Haug m.fl. 1989). Stor kveite har tilpasset seg et liv ved lave temperaturer. Optimal temperatur, som ved siden av fødetilgang og kjønnsmodning er den viktigste produksjonsregulerende faktor, er av Björnsson og Tryggvadottir (1996) bestemt til å være 9.7 °C for 3-5 kg fisk, mens optimal temperatur for veksteffektivitet (total vektøkning / totalt fôrintak i en gitt periode, beregnet på gruppebasis) var 5.5 °C for den samme fisken. Det mangler data som viser eventuelle forskjeller i optimaltemperatur for ulike kveitepopulasjoner, samt verdirealisering ved genetisk seleksjon.

Produksjonsstrategi og -kvalitet

Den første oppdrettede matfisken ble slaktet i 1993. Denne fikk god respons i markedet (gourmet- og restaurant), filetutbyttet var høyt og ernæringsmessig innhold var fullgodt (Bremdal 1995). Filetens vektandel av total våtvekt er 54 (+ 1) % for 2.4 kg kveite, og nærmere 60 % for større fisk (Nortvedt og Tuene 1998). Produksjonsprognoser fra 1994 tilsa en mulig slaktet mengde på 400 tonn i Norge i 1996 (Engelsen 1995), men realiteten viste en slaktet mengde på 138 tonn i 1996 (Fiskeridirektoratets havbruksavdeling 2001). På grunn av usikre faktorer i yngelproduksjonen (se andre kapitler) er det foreløpig svært vanskelig å prediktere fremtidig slaktevolum. Dette vil nødvendigvis vanskeliggjøre fremtidsrettet felles markedsføring, som av Engelsen (1995) ble betegnet som en viktig suksessfaktor hvis man har robuste produksjonsprognoser. I 1999 ble det solgt 453 tonn kveite til en verdi av 29 millioner kroner (Fiskeridirektoratets havbruksavdeling 2001). Produksjonen er altså økende.

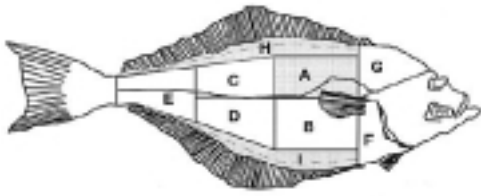
Ved slaktning 4. leveår varierer individvektene mellom 3 – 14 kg rundt et gjennomsnitt på 5-6 kg, men slaktekvaliteten blir ikke forringet av kjønnsmodningen, slik som hos laks. Kjønnsmodningstidspunkt er likevel grensesettende for slaktetidspunktet fordi fisken ikke vokser i kjønnsmodningsperioden, og derved opptar plass uten å produsere. Ifølge Engelsen (1995) er nettopp slik produksjonssvikt, sammen med prisfall, de mest avgjørende parametre for beregning av lønnsomhet. Ifølge hans simuleringer utgjør problemet med tidlig kjønnsmodning hos hannfisk en kostnad på 6-7 kr. pr. kg produsert fisk. Norges forskningsråds programområde Kommersielt oppdrett av kveite hadde som mål å sikre raskere og jevnere vekst som kunne bidra til en produksjonstid på maksimum 30 måneder fra 100 gram til 5 kg. Ved sammenstilling av vekstdata fra ulike perioder av kveitens oppvekst, viser dette at

målet allerede er nådd på individbasis, men at variasjonen mellom individer fortsatt er høy (Jens Chr. Holm, personlig meddelelse).

Produksjonsstrategien må altså være fokusert på minimalisert dødelighet og optimalisert vekst, samtidig som kveiten må tilfredsstille fremtidige krav til kvalitet. Kvalitetskrav er idag ikke entydig definert for kveite. Selve slakteprosessen må gjennomføres på en slik måte at den sikrer god råstoffkvalitet. Akse og Midling (1999) viste at bedøving med eugenol (nellikspikerekstrakt) hadde positiv effekt ved både å utsette inngangen av rigor med mer enn 12 timer, forsinket rigor og reduserte maksimum rigorstyrke, sammenlignet med slag i hodet eller med bedøving med CO₂.

Næringsmiddelkjemisk kvalitet er også viktig. Det er gjennomført eksperimentelle studier som viser at kveitemuskelenes næringsmiddelkjemiske sammensetning påvirkes av førets sammensetning (Steen 1991, Bjørnsson m.fl. 1992, Hemre m. fl 1992, Helland & Grisdale-Helland 1998, Nortvedt og Tuene 1998, Bertelsen 2000). Dette gjelder særlig fettinnhold, fettsyresammensetning og mineraler, mens muskelens protein og glycogennivå ser ut til å være mindre påvirket. Studier av både villkveite (Morawa 1957, Mannan m.fl. 1961, Haug m.fl. 1988) og av oppdrettskveite (Nortvedt og Tuene 1998) viser dessuten at det er en gradient i økende fettinnhold i fileten fra spord til hode, og til en viss grad fra rygg til buk (figur 22-1). Vesentlige ansamlinger av fett finnes i rød muskulatur og langs buk- og ryggfinne.

Bjørnsson m.fl. (1992) fant at fettinnholdet i hel kveite økte fra 11.7 % ved start (2.5 kg) til 14.2-18.2 % (tørrvekt) etter 18 måneder (hanner: 4 kg, hunner: 4.8-5.8 kg), med en positiv korrelasjon mellom fett/protein-forholdet i dietten og fettinnholdet i kveiten. En sensorisk test av tre forskjellige størrelsesgrupper som hadde fått før med tre forskjellige fettnivå, antydte bedre smaksegenskaper for kveite over



Figur 22-1. Fettfordeling i ulike filetsnitt (A = 4.1 %, B = 7.1 %, C = 3.2 %, D = 3.2 %, E = 1.9 %, F = 11.5 %, G = 5.5 %, H = 46.7 % og I = 45.2 % av våtvekt) hos 2.4 kg kveite som hadde fått fôr med 20 % fett (i tørrstoff) i seks måneder. Fotoet viser et kotelettsnitt av kveite. Legg merke til de mørke fettansamlingene langs finnekantene. Dette fettene kan enkelt separeres fra den øvrige fileten ved å føre fingeren langs muskelkanten i fiskens lengderetning (Nortvedt & Tuene 1998).

2.0 kg, samt at et fettinnhold i fôret mellom 20 – 40 % (av tørrstoff) gav friskere og mer syrlig smak og en saftigere konsistens i fileten enn fôr med 10 % fett (åpen sirkel og fylt trekant symboler i figur 22-2) (Nortvedt og Tuene 1998). Smaken kan imidlertid også ha blitt påvirket av at de feteste diettene hadde det høyeste blandingsforholdet av sildeavskjær i forhold til sei. Dette er i samsvar med tidligere undersøkelser (Steen og Thomassen 1991) som dokumenterte en tendens til sterkere preferanse for kveite over 2.0-2,5 kg, og for den fisken som hadde høyest fettinnhold. Villkveite er kjent for å ha lang holdbarhet på is (Huss 1983), og dette ser ut til å være tilfelle også for oppdrettskveite. Etter tre ukers lagring på is var kvaliteten fortsatt god, både med hensyn til innhold av flyktige nitrogenforbindelser, mikrobiologi og sensoriske egenskaper (Aksé & Midling 1999). Stressing (utmattning) like før slaktning så ikke ut til å endre dette bildet, til tross for at prerigor pH ble signifikant påvirket.

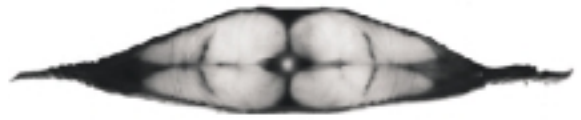
Den gode holbarheten for islagret kveite gjenspeiler seg også i nedbrytningsmønsteret for ATP (Jørgensen 1999) Nedbrytningen av ATP

går svært langsomt, og følger et annet mønster enn det vi kjenner fra laks. Kveite bibeholder høye konsentrasjoner av IMP gjennom hele lagringsperioden, noe som sannsynligvis vil innvirke på smaken i positiv retning. Effekt av fryselagring av normal slaktestørrelse (4.5 – 17.0 kg) på sensorisk kvalitet har vært undersøkt av Steen (1991). Fryselagringen hadde tydelig negativ effekt på fiskens tekstur, der den minste fisken var mest stabil både med hensyn på tekstur og smak. Det var imidlertid ingen tydelige forskjeller i lagringsstabilitet mellom forskjellige filetdeler fra fisken. Objektive sensoriske analyser sier imidlertid ikke noe om hva ulike marked prefererer. En storstilt forbrukerundersøkelse vil kunne bidra ytterligere til å definere klarere produksjonsmål.

Med tanke for en fremtidig utvikling av ferdigretter, basert på ulike kveitefilet-snitt, er det viktig å fortsatt styrke kunnskapen om fôrets innflytelse på fileten. Her vil det også være aktuelt å videreføre detaljerte undersøkelser av filetenes fettsyre- (Haug m.fl. 1988, Hemre m.fl.1992), vitamin- og mineral-sammensetning (Brækkan 1959).

Matvaregrossister og sous-vide kjøkken stiller gradvis strengere krav til dokumentasjon av matvarekvalitet. Langs en fremtidig storskala filet- eller kotelettlinje for kveite vil det derfor være svært nyttig å kunne dokumentere fiskens næringsmiddelkjemiske sammensetning ”online”. Muskelens innhold av fett og vann er særlig aktuelle parametre i denne sammenheng, fordi disse både har interesse i tilknytning til mattilberedning og på grunn av økende fokus på fiskefett som positiv bidragsyter for human helse. Nortvedt m.fl. (1998) har etablert kalibreringsmodeller mellom standard kjemiske analyser av disse parametrene og hurtiganalyser ved hjelp av nær infrarød spektroskopi transmisjonsmålinger (NIT) av homogenisert kveitefilet. Ved hjelp av NIT-instrumentet kan eksempelvis fett nå bestemmes med like god presisjon og tilnærmet like god

nøyaktighet som standard analyser innen få minutter, noe som normalt tar over ett døgn. En naturlig videreføring av denne undersøkelsen vil være å etablere tilsvarende modeller av hel filet (ikke-destruert prøve), eventuelt direkte gjennom skinnen på levende fisk. Datatomografianalyser har videre lenge vært brukt som en hurtig, ikke-destruktiv metode for måling av fettinnhold og fettfordeling i laks og regnbueørret (Rye, 1991; Sigurgisladóttir m fl, 1997). Denne metoden utvikles nå også for kveite.



Figur 22-2. Bedømmelse av sensoriske parametre fra sensorisk test av kveitefilet. Statistisk signifikans er markert med økende antall *. Åpen sirkel betyr 2.1 kg fisk som fikk fôr med 20 % fett, fylt trekant betyr 2.7 kg fisk som fikk 40 % fett i fôr, åpen firkant betyr 1.4 kg fisk som fikk 40 % fett i fôr, stjerne betyr 2.7 kg fisk som fikk 10 % fett i fôr, mens fylt firkant betyr 1.4 kg fisk som fikk 10 % fett i fôr (Nortvedt og Tuene 1998).

Referanser

- Bertelsen, H., 2000. Den næringsmiddelkjemiske sammensetning i filet fra kveite (*Hippoglossus hippoglossus* L.) gitt tre ulike fiskefôr. Hovedfagsoppgave ved Fiskeridirektoratets ernæringsinstitutt og Institutt for Fiskeri og Marinbiologi, Universitetet i Bergen, 106 sider.
- Björnsson, B., Sigurthorsson, G., Hemre, G.- I. and Lie, Ø., 1992. Growth rate and feed conversion factor of young halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) fed six different diets. Fiskeridir. Skr. Ser. Ernæring, 5: 25-35.
- Björnsson, B. and Tryggvadóttir, S.V., 1996. Effects of size on optimal temperature for growth and growth efficiency of immature Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). Aquaculture, 142: 33-42.
- Brækkan, O.R., 1959. A comparative study of vitamins in the trunk muscles of fishes. Fiskeridirektoratets Skrifter, Serie Teknologiske undersøkelser, III (8), 42 + IV p.
- Devold, F., 1938. The North Atlantic halibut and net fishing. Fiskeridirektoratets Skrifter, Serie Havundersøkelser, 5(6): 1-47.
- Engelsen, R., 1995. Økonomiske synspunkter på matfiskoppdrett av kveite. Kveite – fra forskning til næring, Seminar i Bergen, 10.-11. november 1994, s. 179-195.
- Godø, O.R., Haug, T., 1988. Tagging and recapture of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) in Norwegian waters. J. Cons. int. Explor. Mer., 44: 169-179.
- Haug, T., Ringø, E. and Pettersen, G.B., 1988. Total lipid and fatty acid composition of polar and neutral lipids in different tissues of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L.), Sarsia, 73: 163-168.
- Haug, T., 1990. Biology of the Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L., 1758): Advances in Marine Biology, 26: 1-69, ISBN 0-12-026126-X.
- Hemre, G.-I., Björnsson, B. and Lie, Ø., 1992. Haematological values and chemical composition of halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) fed six different diets. Fisk. Dir. Skr. Ser. Ernæring, 5 (2): 89-98.

- Mannan, A., Fraser, D.I. and Dyer, W.J., 1961. Proximate composition of Canadian Atlantic fish - I. Variation in composition of different sections of the flesh of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). J. Fish. Res. Bd. Canada, 18 (4): 483-493.
- McIntyre, A.D., 1953. The food of halibut from North Atlantic fishing grounds. Marine Research, 3: 20 pp.
- Morawa, F.W.F., 1957. Die Verteilung des Fettes bei einigen Plattfischen (Flunder, Kliesche und Heilbutt). Zeitschrift für die Fischerei, 5: 269-273.
- Nortvedt, R. and Tuene, S., 1998. Body composition and sensory assessment of three weight groups of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) fed three pellet sizes and three dietary fat levels. Aquaculture, 161: 295-313.
- Nortvedt, R., Torrissen, O. and Tuene, S., 1998. Application of near infrared transmittance spectroscopy in the determination of fat, protein and dry matter in Atlantic halibut fillet. Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems, 42 (1,2): 199-207.
- Scott, T., 1910. On the food of the halibut with notes on the food of *Scorpaena*, *Phycis blennoides*, the garpike and *Chimaera monstrosa*. 28th Report of the Fisheries Board, Scotland, 1909 (3): 24-37.
- Stobo, W.T., Neilson, J.D. and Simpson, P.G. 1988. Movements of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) in the Canadian North Atlantic. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 45: 484-491.

Utbudet av markedsklar oppdrettskveite er foreløpig dominert av norske produsenter og salgsvolumet er foreløpig beskjedent med ca 275 tonn i 1998. Bransjen består av et fåtall integrerte aktører og en rekke mindre matfiskprodusenter. Salget av oppdrettskveite har ligget på 400 – 600 tonn årlig de siste årene. Det forventes å øke til 1000 tonn i løpet av perioden 2005 – 2007 og passere 10000 tonn i 2010. Tilbud av oppdrettskveite fra andre produsentland er også økende etter at den totale utenlandske produksjonen de siste 2 årene har vært større enn den norske.

Største konkurrent til oppdrettskveite er pr idag villfanget atlantisk kveite (ca 4000 tonn i Europa og Nord-Amerika), men fisket har vært nedadgående i løpet av 90-årene. Imidlertid har en utvidelse i fangstsesongen for Stillehavskveite medført økt eksport av fersk kveite til Europa i de senere år. Villkveite omsettes i markedet til priser på kr 40-80,- pr kg avhengig av sesong, størrelse og lokale markedsbetingelser. Hovedmarkedet for kveite er Nord-Europa hvor de viktigste konsumentland er Storbritannia, Sverige og Tyskland. Produktet (Atlantisk- og Stillehavskveite) er også kjent i Nord-Amerika og i Japan (i hovedsak som frossen vare).

Geografiske markeder for norsk oppdrettskveite har til nå i hovedsak vært Norge (ca 40%) med Storbritannia som nest største marked. Det meste av kveiten har vært solgt i størrelsessegmentet 3-5 kg, mens de mest etterspurte størrelser er >5kg. Større kveite har også oppnådd relativt stabile markedspriser over tid. Kjønnsmodning av hannkveite, mangel på systematisk avlsarbeid samt det faktum at kveiteoppdrett fortsatt befinner seg på utviklingsstadiet, gjør at fiskestørrelsen kan variere svært mye. Et større utbud av småkveite gir lavere markedspriser, og kveite <3 kg må idag betegnes som et helt nytt produkt som vil kreve

betydelig markedsføringsinnsats om salgsvolumet skal kunne økes. Gjennomsnittsprisen for oppdrettskveite levert kunder i Norge og Nord-Europa har vært mellom kr 80,- og kr 90,- pr kg. Prisene er imidlertid størrelsesavhengig, og segmentene 1.5-3 og 3-5 kg har som regel vært betalt med priser på mellom kr 50,- og kr 80,-. Ulike geografiske markeder samt årstid påvirker imidlertid dette prisbildet.

Etterspørselen av oppdrettskveite er foreløpig begrenset og tilbudet er i dag i stor grad tilpasset en fast opparbeidet kundekrets av distributører som ønsker regelmessig ukentlig leveranser for videresalg til restaurant og hotellsegmentet. Et fåtall oppdrettere som pt tilbyr små volumer (5-20 tonn) har valgt en salgsstrategi som er mer tilfeldig og har solgt gjennom etablerte norske eksportører. Regelmessige leveranser av oppdrettskveite vil på sikt trolig kunne føre til en forskyvning i preferanse fra villkveite til oppdrettskveite. Dette bør videre medføre at europeiske supermarkedkjeder kan bli et viktig markedssegment for norsk kveite, noe som i større grad vil kunne sikre avsetning av fremtidige kvanta produsert i oppdrett (også av flere størrelser og produktformer). Produktene kan dermed leveres etter spesifisering fra kunde.

Oppdrettskveiten er generelt ansett som et høykvalitetsprodukt, men er forholdsvis lite kjent i markeder utenfor Nord-Europa. Innen restaurantsegmentet blir kveite ofte erstattet med andre flatfisk og hvitfiskarter (substitutter) som også regnes som høykvalitetsprodukter.

Status i dagens kveiteoppdrett tilsier behov for markedsføringstiltak som kan introduserer småkveite (<3 kg) som nytt produkt i de eksisterende kveitemarkeder (som Skandinavia, UK og Tyskland). Erfaringer så langt tyder imidlertid på at markedspotensialet for større kveite (5kg+) er betydelig i de eksisterende markeder, og at dette produktet gjennom kampanjer og

systematisk markedsføring også kan introduseres i typiske fiskespisende markeder i Sør-Europa (Frankrike/Spagna/Italia). Introduksjonen av et nytt produkt (som småkveite) både i eksisterende og nye markeder samt eksisterende produkt (større kveite) i nye markeder krever imidlertid en offensiv markeds- og salgsstrategi, som til i dag har vært tidkrevende og kostbar. Dagens tilbud av oppdrettskveite er bare noen få hundre tonn pr år og større samordning og koordinering av salgs- og markedsføringstiltak vil være fordelaktig i tiden som kommer.

Med basis i status og erfaringer med oppdrettskveite er det behov for et sterkere engasjement fra næringens side mot kveiteoppdrettets nedstrømsaktiviteter. Dette vil være nødvendig for at oppdrettskveite skal bli akseptert som et likeverdig substitutt i konkurranse med andre produkter både i eksisterende og nye markeder, og for å sikre verdiskapningen av det arbeid som til nå er lagt ned i utviklingen av et norsk kveiteoppdrett.

Innledning

Kveite har lange tradisjoner i norske fiskerier. Fangsten av atlantisk kveite er nedadgående og fangstvolumet var i 2000 under 5000 tonn fra Europeiske og Nord-Amerikanske fiskerier.

De største konsumentland av kveite i Europa er Storbritannia, Sverige og Tyskland. I tillegg er produktet (atlantisk- og stillehavs-kveite) kjent over store deler av USA, Canada og i Japan.

Interessen for kveite som oppdrettsprodukt har sammenheng med at kveita er ansett som et kvalitetsprodukt med godt utbytte og god holdbarhet. Kveite er dessuten blant de høyest betalte fiskeslag i Nord-Europa. Erfaringer med oppdrettskveite så langt har vist at de naturgitte forholdene langs norskekysten er godt egnet for oppdrett. Det er derfor et naturlig mål for Norge som oppdrettsnasjon å utvikle en kommersiell kveitenæring.

Status og utvikling i tilbudet av oppdrettskveite

Nåværende markedssituasjon for oppdrettskveite er preget av at bransjen består av et mindre antall produsenter som tilbyr relativt små volum. Totalt ble det i 1998 slaktet 275 tonn oppdrettskveite, mens salget i 1999 forventes å ligge mellom 400 og 500 tonn (se figur 1). Den markedsklare fisken i anleggene stammer fra flere generasjoner og varierer i størrelse fra 2 – 10 kg. Mange oppdrettere har utsatt slaktingen pga relativt svakere etterspørsel etter kveite <5 kg.

Innsettet av kveiteyngel de senere år har vært sterkt varierende grunnet ulike problemer knyttet til bla manglende kontroll med miljøforhold i yngelanleggene og utilstrekkelig tilgang på rogn.

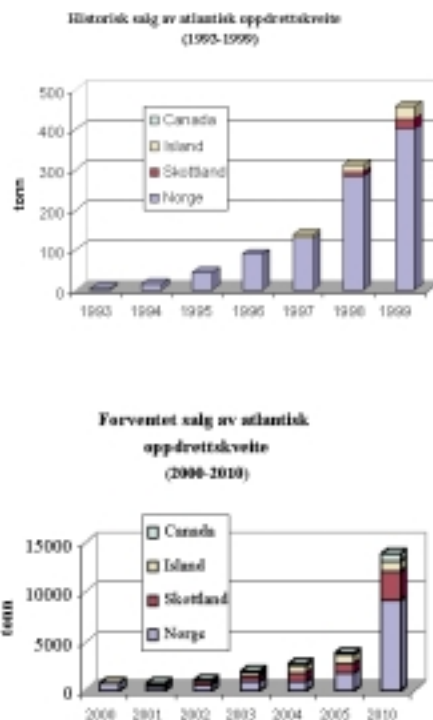


Fig. 1 Historisk og forventet salg av atlantisk oppdrettskveite

En videre økning i fremtidig tilbud av oppdrettskveite forventes pga senere års positive resultater fra anlegg som anvender mer kontrollert produksjonsteknologi (intensive metoder). Av samme årsak vil en kunne forvente at større volum fremtidig vil tilbys fra utenlandske produsenter. Det vil imidlertid ta noe tid før disse forhold påvirker utbudet av markedsklar oppdrettskveite. Totalvolumet vil trolig passere 1000 tonn i perioden 2002/2003 og videre 3000 tonn i 2005. En større og raskere ekspansjon vil evt. kunne forventes etter 2005, men dog avhengig av at det utvikles en forutsigbar og konkurransedyktig yngelproduksjon. Bransjeveksten vil selvsagt også avhenge av at markedsutsiktene stimulerer til videre ekspansjon av næringen. Det vil derfor riktig å betegne oppdrettskveite som et nisjeprodukt i mange år fremover.

Konkurranse fra villkveite – volum og geografisk marked

Fangst av atlantisk kveite (*Hippoglossus hippoglossus*) i Norge har i 90 årene ligget på 500 til 800 tonn pr år. En økende andel av villkveiten konsumeres fersk. De viktigste eksport markeder for norsk kveite er tradisjonelt Storbritannia, Sverige og Tyskland. Frossen stor kveite (>10 kg) utgjør fortsatt hoveddelen av tilbudet.

Største konkurrent til dagens volum av oppdrettskveite er villkveite. Fangstene både i

Europa og Nord-Amerika er imidlertid på nedadgående trend (se fig. 2), og utgjør samlet mellom 4000 og 5000 tonn pr år. Eksisterende markeder for villkveite i Europa er tradisjonelt Nord-Europeiske land, med Storbritannia som største konsument (ca 1500 tonn pr år).

Grunnet utvidet fangstsesong av Stillehavskveite, har eksporten av fersk kveite fra vestkysten av Nord-Amerika til Europa økt de senere år. Denne situasjonen vil trolig også påvirke den fremtidige konkurransesituasjonen i markedet for fersk oppdrettskveite. Økt tilbud av fersk Stillehavskveite vil på sikt ikke nødvendigvis bare påvirke markedet/prisbildet i negativ retning, da denne kveita bare er tilgjengelig i perioden april – oktober. Et økt utbud av Stillehavskveite i perioden april-oktober vil generelt føre til økt etterspørsel av kveite og kan på sikt også øke grunnlaget for leveranser av fersk oppdrettskveite i perioden november-mars til de kundesegmenter som ønsker stabile leveranser året rundt.

Prisene for kveite generelt påvirkes av svingninger i tilgang på fersk villkveite samt substitutter (annen flatfisk/hvitfisk). Klimatiske forhold påvirker i stor grad prisbildet gjennom sesongen. Pris (sløyd/hodekappet) til grossist for fersk villkveite ligger som oftest i området kr 40,- til kr 80,- pr kg, avhengig av størrelse og lokale betingelser (f.eks. er priser oppgitt fra Råfisklaget for frossen linefanget kveite kr 43 / kg sløyd).

Eksisterende markeder for oppdrettskveite

De naturlige geografiske markeder for oppdrettskveite eksportert fra Norge finnes i Nord-Europa. Her er kveite et kjent produkt i fiskemarkeder og på restauranter. Eksport av oppdrettskveite til nordamerikanske markeder vil på sikt (gitt tilgang på større volum) også være interessant gitt at produktet kan leveres til konkurransedyktige priser sammenlignet med kveite og andre substitutter produsert i

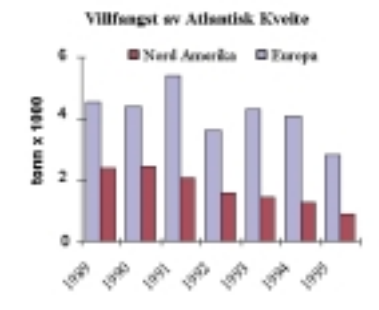


Fig. 2 Villfangst av Atlantisk kveite

land som har bedre forutsetninger når det gjelder logistikk (f.eks. Canada, USA og event. Island).

Salget av norsk produsert kveite (fra Stolt Sea Farm AS) startet høsten 1993. Av 275 tonn oppdrettskveite som ble slaktet i 1998 gikk ca 40 % til markeder i Norge. Oppdrettskveite markedsføres pr idag i hovedsak som et gourmetprodukt for catering, cruise og retailsegmentet i Europa.

Norge

Hjemmemarkedet har til nå vært det viktigste markedet for oppdrettskveite, med største omsetning i Oslo. I hovedsak har en søkt å omsette gjennom distributører som leverer til restaurant- og hotellsegmentet. Det er tendens til priskonkurranse blant eksisterende kveiteprodusenter selv for de begrensede volum som i dag omsettes i dette markedet. Større markedsføring av produktet gjennom norske supermarkedkjeder bør være en målsetning for å kunne øke omsetningen av oppdrettskveite.

Sverige

Sverige har vist stor interesse for oppdrettskveiten, men konsumet av kveite i Sverige er i de senere år redusert pga lavere tilgang på villkveite. Kveite er her generelt mindre kjent enn piggvar og tunge, men ansees å være et høgkvalitesprodukt. Det svenske markedet er positive til norske oppdrettsprodukter og Sverige bør derfor være et viktig marked for norsk oppdrettskveite.

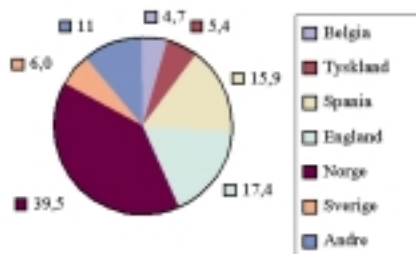


Fig. 3 Markeder for hovedandelen av norsk oppdrettskveite omsatt i 1998.

Storbritannia

England er pr idag det største markedet for norsk oppdrettskveite ved siden av Norge. Total konsumet av kveite i Storbritannia er ca 1500 tonn pr år og konsumet av sjømat er her økende. Markedet betaler godt for kveite og må ansees å være et viktig mål for økt omsetning av norsk oppdrettskveite. Det engelske markedet foretrekker stor kveite på 5 – 7 og 7+.

I en markedsundersøkelse gjort i regi av PA Consulting i 1992 ble det engelske markedet analysert. I undersøkelsen svarte et fåtall importører dengang at de var villig til å betale kr 80 – 100 pr kg for oppdrettskveiten, mens det var betydelig større interesse dersom prisene lå i kategorien kr 40 – 60 pr kg. Markedet er følsomt for utbudet av villkveite, og potensialet for salg av oppdrettskveite til England er særlig stor i perioden september til april når fangstene av villfisk er på det laveste.

Tyskland

Tyskland har hatt økende konsum av fisk de siste 10 årene. Hovedproduktene er frossenfisk og arter som torsk, sei, uer og sild. Kun 9 % omsettes fersk. Kveite er et kjent produkt i områder av Tyskland, men markedet er avhengig av import. Atlantisk kveite blir her ofte forvekslet med blåkveite som omsettes i større volum og dessuten til lavere priser. Det omsettes også betydelige volum av piggvar (også fra oppdrett) i Tyskland. Dagens prisnivå for oppdrettskveite levert Tyskland ansees som for høy, og det vil være behov for markedsføringstiltak som fokuserer på regelmessige leveranser og kvalitet for å kunne etablere oppdrettskveite i dette markedet.

Spania

Spania er en av de mest fiskespisende nasjoner, og er villig til å betale høye priser for kvalitetsprodukter. Kveite er imidlertid et lite kjent produkt her, slik at det vil kreves betydelig innsats og tid til utvikling av dette markedet. Det positive med det spanske markedet kan

være potensialet for omsette mer småkveite. Ferskhet og utseendet er svært viktige kvalitets-kriterier i Spania. Fargen på gjellene og slim er lite ønskelig. Av sistnevnte årsaker synes Spania pr i dag å være et vanskelig marked for introduksjon av oppdrettskveite som bl.a vil kreve innsats i form av produktutvikling.

USA

Kveite er en populær fisk i USA som brukes i restauranter og i grillsekskaper. Eksportkostnader for fersk kveite vil kunne gjøre norsk kveite dyr i det amerikanske markedet. Det må også knyttes usikkerhet til konkurranseforholdet av Stillehavskveiten som bl.a fanges i store kvantum i Alaska (se figur 4). Markedspotensialet i Nord-Amerika er i utgangspunktet stort og potensialet for salg av større volum oppdrettskveite utenom utenom villfisksesongen er klart tilstede.

Asia

Japan importerer i dag betydelige volum frosne Stillehavskveite fra Nord-Amerika. Her finnes et stort marked som i liten grad har testet norsk oppdrettskveite. Japanerne konsumerer mange flatfiskarter (bl.a piggvar), og produserer selv en art i oppdrett (Hirame flyndre/bastard halibut) som ligner på atlantisk kveite og som er etterspurt som råvare til sushi-/sashimi-retter. Kveitfiletens noe gulaktige farge kan synes negativt og dermed mindre egnet til

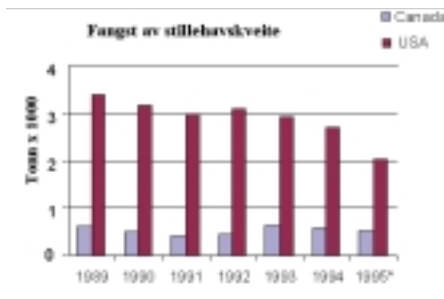


Fig. 4 Fangst av stillehavskveite

slik anvendelse. En bør derfor trolig vurdere mulighetene for andre produktanvendelser i dette markedet.

Andre markeder

Det er gjort markedstester i flere andre europeiske land, bl.a Frankrike, Belgia og Danmark. Disse markedene har tradisjon for importert av norsk fisk. Med de små volum som pr i dag er tilgjengelig av oppdrettskveite vil det foreløpig være en fornuftig strategi å konsentrere seg om et utvalg av de eksisterende kveitemarkeder og gjøre konkrete markedstiltak her i form av markeds kampanjer og introduksjon av produktet til utvalgte kjøkkensjefer samt journalister som kan gi produktet omtale gjennom media.

Oppdrettskveite – produktkvalitet og markedspriser

Markedsstørrelser

Fig. 5 viser spredning i størrelsesklasser for hovedmengden av den oppdrettskveiten som ble solgt i 1998. Foretrukket markedsstørrelse har vært størrelsessegmentene 5- 7 kg og 7kg + (sløyd vekt) som også betales best. Til tross for høyere markedspris på fisk over 5 kg viser figuren at det er solgt størst andel kveite i størrelseskategorien 3 – 5 kg. Dette skyldes bl.a innslaget av kjønnsmodne hanner som fører til redusert tilvekst og dårlig kapasitetsutnyttelse hos oppdretter.

Størrelsespreferanser er forskjellig i ulike geografiske markeder. Storbritannia har tradisjonelt etterspurt stor kveite (7 +), mens Sør-Europa bl.a har tradisjon for konsum av liten fisk (1 – 2 kg). Størrelsen er også avhengig av hvilke type segment fisken skal omsettes i. Restauranter ønsker gjerne en 5-7 kg fisk som både kan tilberedes som kotelett og filet, mens kunder i et supermarked ofte skal ha middag til 2 – 4 personer og foretrekker koteletter eller også hel fisk av størrelsen 2-3 kg.

Små kveiter (1- 3 kg) er et ukjent produkt

i de fleste markeder fordi det generelt sett ikke eksisterer villkveite av denne størrelsen i markedet. Denne størrelsen blir derfor sett på som et nytt produkt både i nye og eksisterende markeder. Økte volum av liten kveite fra oppdrett vil derfor kreve markedsføringstiltak.

Kvalitetskriterier

Oppdrettskveiten regnes å være av premium kvalitet pga sin høye ferskhetsgrad og lange holdbarhet (inntil 20 dager på is). Dette er bl.a bekreftet av noen av Europas beste kjøkkensjefer. Fersk oppdrettskveite har fått meget gode tilbakemeldinger hos de kunder som verdsetter god kvalitet og stabile leveranser. Gastronomisk Institutt har uttalt seg positivt om oppdrettskveiten i flere sammenhenger. Til sammenligning med villkveite som hovedsakelig omsettes frossen, er oppdrettskveitens utseende, konsistens og smak foretrukket blant norske fiskehandlere. Siden størrelsen på oppdrettskveiten ofte er mindre enn villkveite, har den også mindre fettdeponering rundt finnebasis. I rå tilstand kan oppdrettskveiten skilles fra villkveiten ved at den er mer gulaktig på farge. Ved koking forsvinner imidlertid fargen og den blir helt hvit.

Uheldigvis er deler av den produserte oppdrettskveiten feilpigmentert. Hos piggvar betales feilpigmentert fisk enten med lavere pris eller omsettes overhodet ikke. Foreløpig er det gjort lite erfaringer i markedet med feilpigmentert kveite. Uansett vil være lite ønskelig med et større innslag av feilpigmentert fisk fordi denne setter et kunstig skille mellom villfisk og oppdrettsfisk. Målet for norske produsenter av kveiteyngel må derfor være å utelukke omsette feilfri kveiteyngel.

Oppdrettskveiten har hatt tendenser til pigmentering også på undersiden (hvitsiden), noe som er mer sjeldent forekommende hos villfisk. Det er usikkert hva som forårsaker dette, men det ser ut til at denne type pigmentering kan være reversibel og avhengig av forholdene i oppdrettet.



Fig. 5 Størrelsesfordeling av oppdrettskveite

Kveite har stor slimproduksjon i huden, noe som kommer tilsynet under slaktning og nedising (kveiten ”skyter” sleipen). Slimet har en beskyttende funksjon og skal gjøre fisken mer holdbar. Uheldigvis er dette lite estetisk, og blandet med is ser dette lite delikat ut. Restaurantmarkedet og markeder som er kjent med kveite har hatt få negative kommentarer til dette, men i markedssegmenter hvor fisken skal presenteres hel i ferskvaredisker (eks. Spania) har kunder reagert negativt. Dersom slimet skal fjernes før pakking, må slakteriene innarbeide spesielle rutiner hvor fisken blir vasket/børstet og eventuelt dyppet i saltlake i en kortere periode før pakking.

Markedspriser

Høy kvalitet, godt filetutbytte og mulighet for stabile leveranser av definerte størrelser har så langt (små volum) gitt mulighet for å prise oppdrettskveite høyere enn villkveite. Prisene har de senere ligget relativt stabilt på kr 85 – 90 pr kg for større kveite (>5 kg) levert distributører i Europa. Det har imidlertid vært vanskelig å oppnå slike priser for mindre kveite (<5 kg). Kveite i størrelsessegmentet 3-5 kg og 1,5-3 kg har generelt vært solgt til priser på kr 40 til kr 70,- pr kg sløyd.

I media og blant ulike aktører i næringen har priser til kunde og til oppdretter ofte blitt

sammenblandet eller også direkte feiltolket. Med pris levert kunde i Europa på kr 90,- vil pris for sløyd kveite til oppdretter normalt være ca kr 10-12,- lavere etter at frakt (transport til marked) og slakt- og pakkekostnader er fratrukket. I tillegg må prisen fratrekkes event. innfrakt til pakkeri. Omregnet til rund kg pris vil omsetning til kr 90,- pr kg i markedet tilsvare ca kr 70,- levende rund i not el. tank. Ved salg gjennom eksportørleddet må det også trekkes fra et påslag som skal dekke salg, event. markedsføring samt en margin til eksportør.

Konkurrerende produkter og endring i preferanse

Til tross for at kveite er et kjent produkt i Norge og Nord-Europa er den foreløpig ikke etablert i markedet på samme måte som f.eks. laks, piggvar og store oppdrettsarter som sea bass/sea bream. Siden kveite kun har vært tilgjengelig i perioder (sesong) og avhengig av et begrenset villfiske blir den lett erstattet med andre fiskeslag. En av de største konkurrentene i høgprisklassen er bl.a piggvar som generelt er bedre kjent (større volum) og som blir foretrukket i de fleste markeder i Europa. Andre flatfiskarter som tunge, smørflundre og sjøtunge er produkter som konkurrerer i det samme høgprissegmentet. På grunn av navnet blir atlantisk kveite også blandet sammen med blåkveite (f.eks. Tyskland, Spania, Frankrike) som ansees å være av dårligere kvalitet og dermed oppnår lavere markedspriser. Markedsføringskampanjer i disse landene bør derfor fokusere på å skille atlantisk kveite fra annen kveite. Eksempelvis har navnet White halibut blitt brukt for å skille atlantisk kveite fra blåkveite (Black halibut) ved introduksjon i land som Tyskland, Frankrike og Spania.

Kundesegmenter som restauranter og supermarkedkjeder vil som regel være lite lojale når ikke produktet kan tilbys regelmessig og legger opp innkjøpsrutiner hvor andre arter av hvitfisk (torsk, steinbit, breiflabb, lysing oa) vil

kunne erstatte kveite på restaurantmenyer i perioder hvor kveite normalt er ”ute av markedet”. Regelmessige leveranser er derfor nødvendig for å etablere produktet i dette kundesegmentet. Til sammenligning har regelmessig tilgang på piggvar fra Spanske og Franske oppdrettsanlegg i de senere år flyttet preferansen fra innkjøp av villfisk mot oppdrettsfisk. Dette gjelder spesielt store kunder innen supermarked- og restaurantsegmentet.

I konkurranse med substitutter vil prisnivået selvsagt også være avgjørende ved valg av produkter. Med priser fra kr 70 – 90,- pr kg er markedet som regel begrenset og avhengig av hvilke substitutter som til enhver tid er tilgjengelig, og som kan gi restauranten/supermarkedet de nødvendige marginer. Dersom prisene reduseres ned mot et nivå på kr 50 – 70,- vil mulighetene for omsetning av større volum oppdrettskveite gjennom f.eks. supermarkedkjeder økes.

Anvendte salgsstrategier relatert til dagens produksjon av oppdrettskveite

Det kan anvendes flere typer salgsstrategier avhengig av volum, anleggstype og produsentenes likviditet. Det er imidlertid to typer leveranser som generelt anvendes i dag:

Regelmessig leveranser

Dette gjelder oppdretterne som har en tilstrekkelig produksjon til at denne kan fordeles utover året og selges til faste kunder hver uke. Fisk som skal slaktes blir plukket ut fra merden / karet, som oftest bløgget på anlegget og transportert på is til slakteri for sløying og pakking og videre distribusjon til markedet. Regelmessige leveranser har vært trukket frem som et fortrinn med oppdrettskveite og bør inngå i en langsiktig markedsstrategi.

Markedsprisen varierer som nevnt med fiskestørrelse hvor kveite >5 kg oppnår de beste prisene. Enkelte produsenter har derfor valgt å

selge ut den største fisken og holde resten igjen i anlegget. På denne måten ønsker en å maksimere pris på all fisk uten å ta videre hensyn til produksjonstid. Av årsaker nevnt under punkt 5 vokser en større andel av kveiten dårlig, og en risikerer derfor å sitte igjen med fisk som er langsomtvoksende og opptar plass i anlegget som ellers skulle gi mer produksjon. I en kommersiell situasjon vil en slik salgsstrategi føre til dårlig lønnsomhet for oppdretteren.

Salg på spottmarked

Mindre oppdrettere som i dag har liten produksjon (10 – 20 tonn), ønsker gjerne å selge all fisk over får uker. Etter 3 år i anlegget kan fisken variere i størrelse fra 2 – 10 kg, og har gjerne også en bimodal fordeling p.g.a. vekstforskjeller hos hanner og hunner. Etter 4 år har fisken enda større spredning fordi hannene blir kjønnsmodne hver vinter. Det har i praksis vist seg å være vanskelig å få salg på hele størrelsesspekteret og i værste fall må en da fryse ned deler av produksjonen. Den frosne kveiten vil dermed kunne havne i kategorien ”frossen kveite”, men i tillegg være av en ”ukurant” størrelse som trolig ikke kan omsettes.

En mellomting av de nevnte strategier kan være å sortere fisken i 2 – 3 størrelsessorteringer og planlegge salget av ulike sorteringer over litt lengre tid. Dette krever et visst volum av fisk.

Alternativ salgs- og markedsføringsstrategi

Strukturen i norsk kveiteoppdrett består pr i dag av mange små (5-20 tonn) og et fåtall litt større produsenter (50-250 tonn). I omsetningssammenheng er samtlige produsenter små med begrenset mulighet for å etablere et eget salgsapparat. Markedsføringstiltak i egen regi ansees derfor som lite realistisk de nærmeste årene. Næringen i dag etterlyser nettopp en større grad av koordinert innsats nedstrøms i verdikjeden, noe som er nødvendig for å kunne introdusere norsk oppdrettskveite systematisk både i eksisterende kveitemarkeder og i nye markeder. I årene som kommer hvor små volum fortsatt vil tilbys fra flere produsenter vil det være riktig å samordne salg- og markedsføringsaktiviteter for dermed å kunne tilby regelmessige leveranser av kveite i definerte størrelsesklasser og til stabil kvalitet. I nåværende fase i utviklingen av kveiteoppdrett er enhetskostnaden i produksjonen høy og produsentene er avhengig av gode priser for i det hele tatt å kunne oppnå positive marginer ved salg. En samordnet innsats og strategi for salg- og markedsføringsaktivitetene i dag vil derfor kunne stimulere en videre utvikling av bransjen og gjøre denne mer attraktiv for bl.a. finansmiljøer i Norge.

Referanser:

- Adoff, G. 1998. Markedsprosjekt – alternative produkter fra kveite og piggvar. Numario 1997 – 2000.
- Foss, L., J. Østli & B. Aarset 1998. Fra produksjon til marked: Institusjonelle, organisatoriske og markedsmessige forhold ved oppdrett av marine arter. Fiskeriforskning , Tromsø, Rapport 9 / 1998.
- Foss, L., J. Østli & B. Aarset 1998. Med mangfold mot markedet: Organisasjonsmodeller i norsk kveiteoppdrett. Fiskeriforskning , Tromsø, Rapport 8 / 1998.
- PA Consulting Group (prosj. Leder) 1992. Market evaluation of farmed halibut.

Forfatterpresentasjoner

Adoff, Grethe Rønnevik. Cand. Real, Senior konsulent og medeier i Bergen Aqua AS. Viktigste arbeidsfelt er innen marin yngelproduksjon. Har arbeidet med utviklingsprosjekter på torsk og kveite.
Postadresse: Pb. 2604, 5836 Bergen.

Bergh, Øivind. Dr. scient. i generell mikrobiologi. Forsker I ved Havforskningsinstituttet, Seksjon Helse/sykdom, leder av HIs forskningsprogram for fiskehelse og bioteknologi. Viktigste arbeidsfelt er helse hos tidlige livsstadier av marine oppdrettsorganismer, særlig kveite og kamskjell.
Postadresse: Havforskningsinstituttet, postboks 1870 Nordnes, 5817 Bergen.

Engelsen, Rolf Egil. Cand. Oecon, medeier og daglig leder i Bergen Aqua AS. Viktigste arbeidsfelt er innen prosjektutvikling og økonomi relaterte problemstillinger innen oppdrett.
Postadresse: Pb. 2604, 5836 Bergen.

Hamre, Kristin. Dr. scient. i ernæringsfysiologi. Ansatt som seniorforsker ved NIFES (tidl. Fiskeridirektoratets Ernæringsinstitutt) Gruppeleder med ansvar for ernæring til marine fiskelarver og yngel. Hamre har tidligere praksis ved Mowi as sitt kveiteyngelanlegg i Tveitevågen, Askøy.
Postadresse: NIFES Strandgaten 229, 5004 Bergen.

Harboe, Torstein. Cand. scient. Forsker ved HI, Austevoll havbruksstasjon. Har arbeidet med utvikling av metoder for innkubering av plommesekkklarver og helårig intensiv startfôring. Har i de senere årene arbeidet med ernæringsbetinget kvalitet hos kveiteyngel.
Postadresse: HI Austevoll, 5392 Storebø.

Haugen, Trine. Msc. fra Stirling University, Scotland. Stipendiat ved Universitetet I Bergen med arbeidsplass Austevoll Havbruksstasjon. Haugen arbeider med ernæringsbiologi på kveite i samarbeid med NIFES og Universitetet i Bergen.
Postadresse: Havforskningsinstituttet Austevoll, 5392 Storebø.

Helvik, Jon Vidar. Dr. scient i fiskeribiologi fra Universitetet i Bergen. Helvik disputerte med avhandlingen "Biology of hatching: mechanism and control of hatching in eggs of halibut". i 1992. Helvik er seniorforsker ved Molekylærbiologisk institutt Universitetet i Bergen hvor han har arbeidet med utvikling av sansesystemets hos marinefisk med spesiell fokus på øyets utvikling og tilpasning til lysforholdene i det marine miljø.
Postadresse: UiB Molekylær-biologisk institutt, 5020 Bergen.

Holm, Jens Chr. Dr. Philos i fiskeribiologi fra Universitetet I Bergen. Har arbeidet som seniorforsker ved Havforskningsinstituttet Austevoll Havbrukstasjon i en årrekke, bl.a. som seksjonsleder. Viktigste arbeidsfelt innen fiskeernæring og fiskevelferd, samt kjønnsmodnings- problematikk hos laks og yngeloppdrett av kveite. Siden 2000 direktør ved Kyst- og havbruksavdelingen ved Fiskeridirektoratet.
Postadresse: Fiskeridirektoratet, Strandgaten 229, 5004 Bergen.

Imsland, Albert Kjartansson. Dr. scient i akvakultur fra Universitetet i Bergen. Imsland disputerer med avhandlingen "Growth mechanisms in turbot (*Scophthalmus maximus* Rafinesque 1810): aspects of environmental and genetical regulation" i 1997. Imsland er seniorforsker hos Akvaplan-niva hvor han har arbeidet med genetisk og miljømessig regulering av vekst og kjønnsmodning hos marine oppdrettsarter. Imsland er også Professor II i akvakultur ved Institutt for fiskeri- og marinbiologi, Universitetet i Bergen.

Postadresse: Akvaplan-niva Island, Akralind 4, 201 Kópavogur, Island.

Jelmert, Anders. Cand.scient Forsker ved H.I., Flødevigen. Har arbeidet med beskrivelse av, og årsakssammenhenger med hensyn på feilutviklinger hos kveitelarver. Senere engasjert i prosjekter som omhandler spredning av fremmede organismer med ballstevann.

Postadresse: Havforskningsinstituttet, Forskningsstasjonen Flødevigen 4817 HIS.

Jonassen, Thor. Dr. scient fra Universitetet i Bergen. Tidligere ansatt ved hovedkontoret til Akvaplan -NIVA i Tromsø. For tiden ansatt ved Stolt Sea Farm as. i Bergen. Har arbeidet med problemstillinger omkring vekst og kjønnsmodning av kveite.

Postadresse: Stolt Sea Farm AS Bredalsmarken 15, 5006 Bergen.

Karlsen, Ørjan. Dr. Scient. Forsker ved Havforskningsinstituttet. Viktigste arbeidsfelt senere år har vært utviklingen av matfiskoppdrett av torsk og kveite: Spesielt fokusert på sammenhengen mellom energiinntak, energiforbruk, vekst og alder og investering i kjønnsmodning.

Postadresse: Havforskningsinstituttet Austevoll, 5392 Storebø.

Lein, Ingrid. Dr. scient Forsker ved AKVAFORSK på Sunndalsøra. Har arbeidet med intensiv yngelproduksjon av kveiteyngel siden 1988, med hovedvekt på miljøforhold i plommesekk- og startfôringsfasen og utvikling av egnet startfôr for kveite.

Postadresse: AKVAFORSK, 6600 Sunndalsøra.

Mangor-Jensen, Anders. Dr. scient. Ansatt som forsker ved Havforskningsinstituttet Austevoll. Arbeider med fysiologi hos marine fiskelarver og yngel samt miljø tilpassninger i oppdrett.

Postadresse: Havforskningsinstituttet Austevoll. 5392 Storebø.

Nortvedt, Ragnar. dr. scient i fiskeribiologi. Professor innen kvalitet og foredling av sjømat ved NIFES i Bergen. Han underviser innen sjømat og produktutvikling, kvalitet av sjømat og innen etikk og velferd hos akvatiske organismer ved IFM, UiB. Nortvedt er for tiden leder av det nasjonale forskernettverket innen kvalitet på fisk.

Postadresse: Universitetet i Bergen, Inst. for fiskeri- og marinbiologi, Postboks 7800, 5020 Bergen eller: NIFES Strandgaten 229, 5004 Bergen.

Øiestad, Victor. Dr.philos. Professor i havbruk ved Norges fiskerihøgskole, Universitetet i Tromsø siden 1990. Jobbet fra 1974 ved Havforskningsinstituttet der han utviklet metoder for yngelproduksjon av marine arter. Har de siste ti årene testet den grunne lengdestrømsrennen på omlag 10 fiskearter.

Postadresse: NFH-UiTø, 9037 Tromsø.

Opstad, Ingegjerd. Cand. real, seniorforsker ved Havforskningsinstituttet, Austevoll avbruksstasjon. Arbeider med tidlige stadier av marine fisk i oppdrett med spesiell fokus på før og ernæring.
Postadresse: Havforskningsinstituttet Austevoll, 5392 Storebø.

Ottesen, Oddvar H. Dr scient, seniorforsker ved Nordlandsforskning, Bodø. Viktigste arbeidsfelt er innen utvikling av kveiteoppdrett, med vekt på stamfisk, egg og yngelproduksjon. Spesielt interessert i sykdomsforebyggende arbeide i ulike faser hos kveite i oppdrett.
Postadresse: Nordlandsforskning, 8049 Bodø.

Pittman, Karin. Dr. scient., førsteamanuensis ved Inst for fiskeri- og marinbiologi, UiB. Viktigste arbeidsfelt de senere år har vært utviklingsbiologi av kveite fra larve til yngel, med spesiell vekt på betydning av miljøfaktorer på metamorfose, vekst og hormonsignaler.
Postadresse: Universitetet i Bergen, Inst. for fiskeri- og marinbiologi, Postboks 7800, 5020 Bergen.

Skjennum, Finn Christian. Cand Scient, Senior konsulent og medeier i Bergen Aqua AS. Viktigste arbeidsfelt er innen marin yngelproduksjon og prosjektutvikling. Daglig leder på torske-yngelanlegget CCN.
Postadresse: Pb. 2604, 5836 Bergen.

Solbakken, Jostein Sigurd. Dr. scient. i generell akvakultur, Universitetet i Bergen. Solbakken har arbeidet med problemstillinger knyttet til endokrinologi og feilutvikling hos kveiteyngel. Arbeider nå som rådgiver i Akvaplan-niva AS i Tromsø.
Postadresse: Akvaplan-niva AS Hjalmar Johansens g 14, 9296 Tromsø.

Stefansson, Sigurd. Dr. scient, professor i akvakultur ved Institutt for fiskeri- og marinbiologi, Universitetet i Bergen. Viktige arbeidsfelt er regulering av vekst i juvenil fase av laks, torsk, kveite, smoltifisering hos laks og reproduksjon hos fisk.
Postadresse: Universitetet i Bergen, Inst. for fiskeri- og marinbiologi, Postboks 7800, 5020 Bergen.

Thomassen, Magny Skinlo. Dr.philos i biokjemi. Professor i animalteknologi ved Norges landbrukshøgskole, Institutt for husdyr og akvakulturvitenskap. Viktigste arbeidsfelt er fettmetabolisme hos fisk og fettets betydning for kvalitet på fisk og kjøtt. Er for tiden leder for Forskningsrådets programstyre for Havbruk.
Postadresse: Norges landbrukshøgskole, Institutt for husdyr og akvakulturvitenskap, P.boks 5025, 1432 Ås.

Tuene, Stig. Cand. scient. Fiskeribiologi, Universitetet i Bergen, 1989. Tidligere ansatt ved Havforskningsinstituttet (HI), Austevoll havbruksstasjon hvor han arbeidet med vekst og forutnyttelse til kveite matfisk. Var også involvert i prosjekter om kjønnsmodnings-problematikk hos laks og med yngeloppdrett av kveite. For tiden ansatt som forsker ved Møreforskning.
Postadresse: Møreforskning Ålesund, Postboks 5075, 6021 Ålesund.

van der Meeren, Terje. Dr. scient i Fiskeribiologi ved Universitetet i Bergen. Ansatt som seniorforsker ved Havforskningsinstituttet Austevoll Havbruksstasjon. Begynte tidlig i prosjektene som omhandlet poller og bassenger for ekstensiv og semi-intensiv produksjon av fiskeyngel. van der Meeren har siden arbeidet med et bredt spekter innenfor miljøoptimalisering og startføring av en rekke arter i oppdrett.

Postadresse: Havforskningsinstituttet, 5392 Storebø.

Norberg, Birgitta. Fil.dr. fra Universitetet i Gøteborg. Ansatt som seniorforsker ved Havforskningsinstituttet Austevoll. Har arbeidet med endokrinologi hos fisk med fokus på hormonell kontroll av reproduksjon hos laksefisk og marine arter.

Postadresse: Havforskningsinstituttet, 5392 Storebø.

Riple, Guri. Dr.scient i Fiskeribiologi ved Universitetet i Bergen. Har arbeidet som hovedfagsstudent og dr.grads stipendiat med biokjemisk karakterisering av eggkvalitet hos kveite i samarbeid.

Weltzien, Finn Arne. Dr. scient i zoofysiologi fra Universitetet i Bergen. Disputerte på arbeider omhandlende gonadotropiner og spermatogenese hos kveite. Arbeidsplass ved Havforskningsinstituttet Austevoll under stipendiatperioden. For tiden Post-doc i Frankrike.

Waagebø, Rune. Dr. scient fra Universitetet i Bergen. Forsker og gruppeleder ved NIFES med ansvar for "fiskeernæring og helse". Har arbeidet med vannløselige vitaminers virkning på immunitet og helse hos laks og marine fisk. Redaktør for tidsskriftet "Aquaculture Nutrition (Blackwell Science Ltd., Oxford)".

Postadresse: NIFES Strandgaten 229, 5004 Bergen.

Øyestad, Victor. Dr.philos. Professor II ved Norges Fiskerihøgskole. Har arbeidet med yngelproduksjon med en rekke fiskearter samt hummer, reker og østers. Kjent for Poll og bassengforsøkene tidlig på 80-tallet, samt bruk av lengsdestrømsrenner i yngel- og matfiskproduksjon. For tiden resident i Spania.

Postadresse: i Norge: Institutt for Akvatisk Biologi Norges fiskerihøgskole, Universitetet i Tromsø, 9037 Tromsø.

