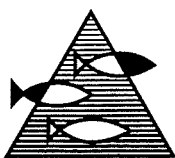


PROSJEKTRAPPORT

ISSN 0071-5638



HAVFORSKNINGSINSTITUTTET

MILJØ - RESSURS - HAVBRUK

Nordnesparken 2 Postboks 1870 5024 Bergen

Tlf.: 55 23 85 00 Fax: 55 23 85 31

Forskningsstasjonen

Flødevigen

4817 His

Tlf.: 37 01 05 80

Fax: 37 01 05 15

Austevoll

Havbruksstasjon

5392 Storebø

Tlf.: 56 18 03 42

Fax: 56 18 03 98

Matre

Havbruksstasjon

5198 Matredal

Tlf.: 56 36 60 40

Fax: 56 36 61 43

Distribusjon:

ÅPEN

HI-prosjektnr.:

07.02.1

Oppdragsgiver(e):

Norges forskningsråd

Oppdragsgivers referanse:

Rapport:

FISKEN OG HAVET

NR. 14 - 1995

Tittel:

ENERGIOPTIMALISERING FOR MARINE
FISKELARVER I OPPDRETT

Senter:

Senter for havbruk

Seksjon:

Marine arter

Forfatter(e):

Terje van der Meeren

Antall sider, vedlegg inkl.:

20

Dato:

10.04.1995

Sammendrag:

Prosjektet har hatt som mål å utvikle en generell energimodell for marine fiskelarver i oppdrett, med kveite som modellart. Verdier for daglig *fôrintak*, *metabolisme*, *ekskresjon* og *fekalieproduksjon* som funksjon av larvestørrelse skulle bestemmes. Effekten av temperatur på *metabolisme* og *ekskresjon* skulle også kartlegges. Energimodellen skulle simuleres og forsøkes verifisert slik at den er operativ ved prosjektslutt.

Resultatene fra energimodellen vil kunne benyttes til å undersøke hvordan forholdet mellom energitilbud og energibehov påvirker vekst, overlevelse og histologisk utvikling hos en populasjon av fiskelarver. Modellen vil danne grunnlaget for å sette opp fôrtabeller for fiskelarver gjennom startfôringsfasen. Modellen vil være et viktig redskap for optimalisering av ulike oppdrettssystemer for marin fiskeyngel generelt, og for utvikling av en produksjonslinje for kveiteyngel spesielt.

Prosjektet har oppnådd de mål som ble satt, med ett unntak. Det var ikke mulig å teste energimodellen innenfor rammene av prosjektet. Videre forskning er derfor nødvendig for å verifisere presisjonen av modellen.

Emneord - norsk:

1. Matinntak
2. Energimodell
3. Kveitelarver

Emneord - engelsk:

1. Feed consumption
2. Energy model
3. Halibut larvae

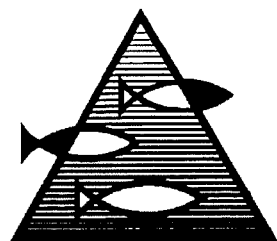
PROSJEKTLEDER

Seksjonsleder

K 3628

Energioptimalisering for marine fiskelarver i oppdrett

SLUTTRAPPORT



HAV - LIV - MILJØ

Terje van der Meeren

**Havforskningsinstituttet
Austevoll havbruksstasjon
5392 Storebø**

Tel: 56180342 Fax: 56180398 E-mail: Terje.van.der.Meeren@auste.imr.no

<i>Prosjekttittel:</i>	Energioptimalisering for marine fiskelarver i oppdrett
<i>Prosjektnr:</i>	NRF: 104840/110 (NFFR: 1501-701.360)
<i>Varighet:</i>	1992-1994
<i>Samarbeidspartner:</i>	R. N. Finn, Zoologisk Institutt, Universitetet i Bergen
<i>Prosjektledere:</i>	Kjell Emil Naas (1992), Terje van der Meeren (1993-94)
<i>Institusjon:</i>	Havforskningsinstituttet Austevoll havbruksstasjon

INNHOLD:

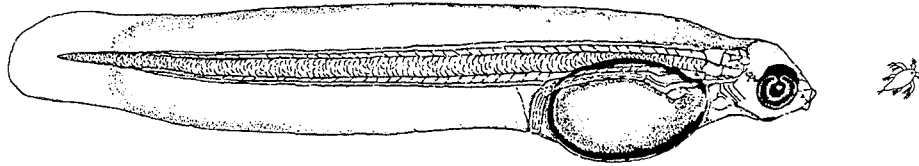
Faglig rapport:

1 Sammen drag (Abstract)	3
2 Bakgrunn	4
2.1 Behov for energimodellering	4
2.2 Anvendelse av energimodellen til å undersøke effekter av næringsbegrensning	4
3 Problemstillinger og mål	5
3.1 Hypoteser	5
3.2 Opprinnelige mål	5
3.3 Reviderte mål	6
4 Metoder og gjennomføring	7
4.1 Forsøksmaterialet	7
4.2 En teoretisk energimodell	7
4.3 Måling av respirasjon og ekskresjon	8
4.4 Bestemmelse av daglig matinntak fra tarmtømmingsrate	9
4.5 Bestemmelse av daglig matinntak og fekalier ved indirekte måling	10
4.6 Problemer forbundet med gjennomføringen av prosjektet	10
5 Resultater	11
5.1 Vekst	11
5.2 Respirasjon og ekskresjon	12
5.3 Beregning av daglig fôrintak og fekalier	13
5.4 Simulering av energimodellen	15
6 Vurderinger og konklusjoner	18
7 Referanser	19

Formidling og publisering:

8 Resultatformidling	21
-----------------------------------	----

Energioptimalisering for marine fiskelarver i oppdrett



1 SAMMENDRAG (ABSTRACT)

Prosjektet har hatt som mål å utvikle en generell energimodell for marine fiskelarver i oppdrett, med kveite som modellart. Verdier for daglig *fôrinntak*, *metabolisme*, *ekskresjon* og *fekalieproduksjon* som funksjon av larvestørrelse skulle bestemmes. Effekten av temperatur på *metabolisme* og *ekskresjon* skulle også kartlegges. Energimodellen skulle simuleres og forsøkes verifisert slik at den er operativ ved prosjektslutt.

Resultatene fra energimodellen vil kunne benyttes til å undersøke hvordan forholdet mellom energitilbud og energibehov påvirker vekst, overlevelse og histologisk utvikling hos en populasjon av fiskelarver. Modellen vil danne grunnlaget for å sette opp fôrtabeller for fiskelarver gjennom startfôringsfasen. Modellen vil være et viktig redskap for optimalisering av ulike oppdrettssystemer for marin fiskeyngel generelt, og for utvikling av en produksjonslinje for kveiteyngel spesielt. *Prosjektet har oppnådd de mål som ble satt, med ett unntak. Det var ikke mulig å teste energimodellen innenfor rammene av prosjektet. Videre forskning er derfor nødvendig for å verifisere presisjonen av modellen.*

The objective of the project was to develop a general energy model for marine fish larvae in aquaculture, with emphasize on Atlantic halibut. This includes determination of daily rates of *feed intake*, *metabolism*, *excretion*, and *feces* as a function of larval size. The effect of temperature on *metabolism* and

excretion was also to be investigated. The intention was to verify the energy model before project termination.

The model results can be used to investigate how the relationship between energy in the offered feed and the larval requirements affects larval growth, survival and tissue development. The model will enable construction of feed tables through the start-feeding period. It will also be an important tool to optimize rearing for commercial marine fish fry production farms, in particular for halibut fry production. *With one exception, the objectives of the project has been fulfilled. However, it was not possible to verify the energy model within the project period. Further investigations in this area is therefore necessary.*

2 BAKGRUNN

2.1 Behov for energimodellering

Energiberegninger av byttedyrtilbud og matbehov har vært lite påaktet innen yngelproduksjon av marine arter. Fra semi-intensive forsøk i poser med piggvar ser det ut til at observert overlevelse og vekst kan forklares ut fra hvor godt energitilbudet (mengde tilførte byttedyr) samsvarer med larvepopulasjonens energibehov (van der Meeren, 1991a). Tilsvarende er trolig også tilfelle for torsk (Blom *et al.*, 1991; van der Meeren, 1989; van der Meeren og Næss, 1993) og kveite. Utvikling og bruk av energimodeller ser derfor ut til å være svært viktig for å kunne optimalisere yngelproduksjonen innen den raskt voksende oppdrettsnæringen som omfatter marine arter. En energimodell vil kunne brukes til å beregne førtabeller som grunnlag for en rasjonell og optimal drift av et anlegg for yngelproduksjon av marine arter. En funksjonell energimodell vil derfor være et svært viktig redskap i utvikling av en produksjonslinje for bl.a. kveite samtidig som den også vil kunne gi viktig informasjon om mer grunnleggende aspekter angående fiskelarvenes fysiologi og økologi.

2.2. Anvendelse av energimodellen til å undersøke effekter av næringsbegrensning

Etter første næringsopptak vil en kveitelarve øke sin vekt ca. 50 ganger gjennom vekstfasen frem til metamorfosen, og det skjer en kraftig utvikling av alle organsystemer. Ved hjelp av en energimodell vil populasjoner av larver kunne utsettes for en gradient av begrensning i energitilbud i vekstfasen. Effekter av en slik begrensning på histologisk utvikling, vekst og overlevelse vil kunne vurderes i forhold til graden av energimangel. Imidlertid kan det være vanskelig å avgjøre om slike

effekter har sin opprinnelse i mangel på essensielle næringsemner eller i manglende energitilskudd. Ved bruk av naturlig zooplankton vil det være sannsynlig at larvene får dekket sine behov for essensielle næringsemner fordi naturlig plankton inneholder rikelige mengder av frie aminosyrer (Båmstedt, 1986) og flerumettede fettsyrer (Watanabe, 1983; Sargent og Whittle, 1981). Eventuelle effekter av begrensning i tilført mengde zooplankton vil derfor trolig ha sin årsak i energimangel. Et viktig spørsmål vil da være hvilke nivåer av energibegrensning som gir organskader hos fiskelarver i ulike stadier av vekstfasen. Hos torsk er det observert kraftig nekrose av tarmepitel allerede 9 dager etter klekking hos larver som ikke ble føret (Kjørsvik *et al.*, 1991). I denne sammenheng vil histologiske data gi viktig generell kunnskap om effektene av energibegrensning.

3 PROBLEMSTILLINGER OG MÅL

3.1 Hypoteser

Problemstillingene i prosjektet kan beskrives av de påfølgende hypoteser. Disse danner grunnlag for de mål som det opprinnelig ble søkt stønad til å få nådd i løpet av prosjektperioden:

HYPOTESE 1: Vekst hos fiskelarver er blant annet styrt av den tilgjengelige energimengde for larvene, og denne sammenhengen kan uttrykkes ved en energimodell.

HYPOTESE 2: En energimodell kan anvendes til å finne optimale larvetettheter i forhold til den mengde byttedyr som er tilgjengelig.

HYPOTESE 3: Larvene er særlig sårbare for begrensninger i tilført energimengde gjennom vekstfasen. I denne fasen av larvens utvikling vil energimangel føre til organskader i tillegg til redusert vekst.

Hypotesene omfatter fiskelarver generelt. I det videre prosjektarbeidet ble undersøkelser valgt utført på kveite fordi denne er svært aktuell som den nye oppdrettsarten etter laks i norsk akvakultur.

3.2 Opprinnelige mål

Fra de ovenfornevnte hypoteser ble følgende hovedmål satt opp: "*Prosjektet skal utvikle og teste en generell energimodell for marine fiskelarver i oppdrett.*"

Energimodellen skal benyttes for å undersøke hvordan forholdet mellom energitilbud og energibehov påvirker vekst, overlevelse og histologisk utvikling hos en populasjon av kveitelarver". I samsvar med hypotesene ble hovedmålet delt inn i følgende delmål:

DELMÅL 1A: En teoretisk energimodell for en populasjon av fiskelarver skal være utviklet innen juni 1992.

DELMÅL 1B: De ulike komponenter/variable i energibudsjetten (fôrinntak, metabolisme, ekskresjon og fekalier) hos kveitelarver skal frembringes innen desember 1993. Effekten av temperatur på metabolisme kartlegges i samme periode. Energimodellen skal simuleres og verifiseres innen utgangen av 1993.

DELMÅL 2: Ved hjelp av energimodellen skal optimal tetthet av kveitelarver i et definert oppdrettsystem bestemmes og etterprøves eksperimentelt innen juni 1994.

DELMÅL 3: Effekter på histologisk utvikling av begrenset energitilgang i ulike deler av vekstfasen hos populasjoner av kveitelarver skal undersøkes innen oktober 1994. Energimodellen danner grunnlag for beregning av ulike nivåer av energi-begrensning i form av tilført mengde byttedyr og konsentrasjon av disse.

3.3 Reviderte mål

Daværende NFFR (Norges Fiskeriforskningsråd) bevilget støtte til prosjektet for ett år (1992) med mulighet til videre finansiering i to ytterligere år avhengig av første års resultater. Følgelig var DELMÅL 1A det operative målet for prosjektet i 1992. På grunn av kort prosjektvarighet (1år) og usikkerhet om videre finansiering ble DELMÅL 1A for 1992 endret til å:

- I): Bygge en teoretisk energimodell tilpasset kveitelarver i startfôring.
- II): Frambringe verdier for variable i energimodellen målt for kveitelarver.
- III): Innhente vekstdata på kveitelarver og finne en god matematisk tilpasning til disse.
- IV): Startfôre kveitelarver etter "best choice" m.h.t. temperatur, lys og fôr for å finne en optimal vekstkurve.

Punkt II) omfatter en undersøkelse av ekskresjon og respirasjon som en pilotstudie til DELMÅL 1B, i tilfelle videre prosjektstøtte skulle bli innvilget.

Prosjektet fikk midler fra NFFR for perioden 1993-1994. Etter omorganiseringen hvor NFFR ble slått sammen med de andre forskningsrådene til Norges Forskningsråd ble støtten opprettholdt til prosjektet i 1994. Bevilgningen for 1993 og 1994 var imidlertid sterkt redusert (til ca. 55%) i forhold til prosjektsøknaden. DELMÅL 2 og DELMÅL 3

ble derfor ekskludert fra prosjektet slik at DELMÅL 1B var det operative målet disse to årene.

Prosjektets hovedmål ble derfor korrigert til: “*Prosjektet skal utvikle en generell energimodell for marine fiskelarver i oppdrett, med kveite som modellart. Verdier for daglig forinntak, metabolisme, ekskresjon og fekalieproduksjon som funksjon av larvestørrelse skal bestemmes. Effekten av temperatur på metabolisme vil også bli kartlagt. Energimodellen simuleres og forsøkes verifisert slik at den er operativ ved prosjektslutt*”.

4 METODER OG GJENNOMFØRING

4.1 Forsøksmaterialet

Starfôringsklare kveitelarver ble skaffet tilveie som beskrevet av Harboe *et al.* (1994). Selve startfôringen fant sted direkte i 1,5 m³ sirkulære kar (1994), eller i 150 liters poser som fløt oppi 1,5 m³ kar (1992-1993) (Rabben, 1991; Næss *et al.*, 1995). Larvene i posene ble sluppet løs i karet etter 10 dager. Det ble benyttet grønt vann (Naas *et al.*, 1992), enten med naturlige alger produsert i en 280 m³ tank utendørs (1992-1993), eller laboratoriealger (*Isochrysis*) produsert intensivt innendørs (1993-1994). Larvene ble fôret med en blanding av instar II *Artemia* og naturlig zooplankton (copepoder) samlet inn fra Svartatjernet (Naas *et al.*, 1991; van der Meeren, 1991b).

4.2 En teoretisk energimodell

En teoretisk energimodell for larver av kveite ble satt opp fra følgende generelle ligning for energiomsenting i fisk:

$$P = C - (R_S + R_A + R_{Sda} + U_S + U_A + U_{Sda} + F) \quad (1)$$

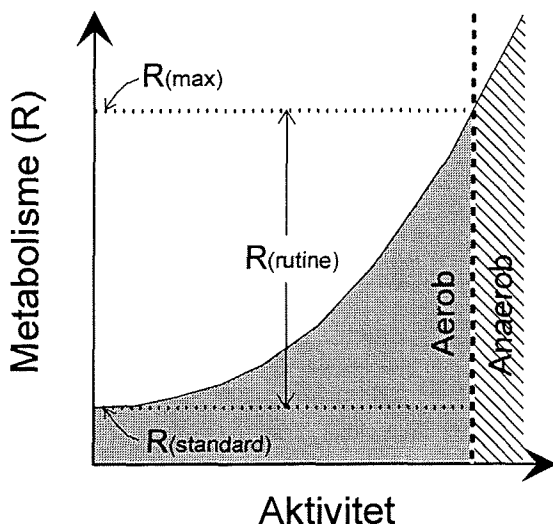
hvor vekst (P) er differansen mellom matinntak (C) og summen av metabolisme (R), ekskresjon (U) og fekalier (F). Energitap som følge av metabolisme (Fig. 1), er uttrykt som summen av tap fra standardmetabolisme (R_S) (basalmetabolisme), metabolisme knyttet til aktivitet (R_A) samt metabolisme knyttet til fordøyelse og assimilasjon (R_{Sda}). Summen av de to sistnevnte (R_A + R_{Sda}) utgjør rutinemetabolisme (R_T) (Fig. 1). Siden ekskresjon er et produkt av metabolisme, er ekskresjon også oppdelt i tilsvarende komponenter (U_S, U_A og U_{Sda}).

De ulike komponentene i ligning (1) er daglige rater, og de er funksjoner av mange faktorer hver for seg. Ideelt sett ville det være ønskelig å bestemme de ulike delene som funksjoner av følgende parametere:

$$\begin{aligned} C &= f(\text{temperatur, larvestørrelse, byttedyrtype, byttedyrtetthet}) \\ R_s &= f(\text{temperatur, larvestørrelse}) \\ R_a &= f(\text{temperatur, larvestørrelse}) \\ R_{sda} &= f(\text{temperatur, larvestørrelse, matinntak}) \\ U_s &= f(\text{temperatur, larvestørrelse}) \\ U_a &= f(\text{temperatur, larvestørrelse}) \\ U_{sda} &= f(\text{temperatur, larvestørrelse, matinntak}) \end{aligned}$$

Dette vil være et svært omfattende arbeid, men noen parametere (angitt i *kursiv*) vil i mye større grad være bestemmende for variasjon i modellberegningene enn andre parametere. De enkelte komponenter i ligning (1) bestemmes som rater på døgnbasis.

4.3 Måling av respirasjon og ekskresjon



Figur 1. Definisjon av ulike komponenter som inngår i metabolismen. $R_{(routine)}$ (R_r) er sum av metabolisme knyttet til aktivitet (R_a) og næringsopptak/fordøyelse (R_{sda}). Forskjellen mellom $R_{(max)}$ og $R_{(standard)}$ (R_s) angir den høyeste verdi som $R_{(routine)}$ kan ha.

Figure 2. Definition of the components that confine metabolism. $R_{(routine)}$ (R_r) is sum of metabolism connected to activity (R_a) and ingestion/digestion (R_{sda}). Differences between $R_{(max)}$ and $R_{(standard)}$ (R_s) gives the maximum possible value of $R_{(routine)}$.

R og U bestemmes som henholdsvis O_2 -forbruk (respirasjon) og NH_3 -produksjon (ekskresjon) pr. larve pr. time. Målingene ble utført ved lukket respirometri i 30 til 500ml glasskolber. (Finn *et al.*, 1995). Størrelse på kolbene ble valgt slik at oksygentrykket ikke ble tillatt å falle under 80mm Hg. Larvene ble eksponert mellom 6 og 24 timer før målingene ble utført. Pilotforsøket i 1992 ble utført ved $10^\circ C$, både i lys og mørke for larver med og uten fôr i tarmen. I 1993 ble målingene utført i lys og mørke ved 3 ulike temperaturer (7 , 10 og $13^\circ C$) for å bestemme effekten av

temperatur (Q_{10}). For å beregne døgnverdier av R og U anvendes verdier målt i mørke (R_S og U_S) for den del av døgnet som ikke har nok lys til at larvene kan ha et aktivt næringsinntak, mens kun verdier målt i lys (sum av R_S , R_a og R_{Sda} samt sum av U_S , U_a og U_{Sda}) anvendes for de timene det er lyst nok til at larvene spiser (Finn *et al.*, 1995). Forskjeller i R og U mellom larver med og uten fôr i tarmen representerer metabolisme knyttet til fordøyelse og assimilasjon (R_{Sda} og U_{Sda}).

4.4 Bestemmelse av daglig matinntak fra tarmtømmingsrate

Daglig matinntak ble bestemt fra Elliott og Persson (1978) sin modell basert på *tarmtømmingsrate*. Biomassen av en fôrpartikkel antas å avta eksponensielt over tid og dette kan uttrykkes ved ligning (2) hvor S_t er tarminnhold ved tiden t , S_0 er fôrpartikkelens opprinnelige biomasse og R er tarmtømmingsrate.

$$S_t = S_0 e^{-Rt} \quad (2)$$

Tarmtømmingsraten ble forsøkt bestemt i et fôringsforsøk hvor kveitelarver ble overført til 10 liters kar (11°C) uten fôr i 24 timer for å tømme tarmen. Deretter ble larvene tilbudt byttedyr ved svært høy tetthet (8 pr. ml) for å fylle tarmen på kortest mulig tid. Etter en halv time ble larvene overført til vann filtrert gjennom 80 μm planktonduk. Larvetarmer ble fortløpende dissekert ut med tarminnholdet inntakt. Antall byttedyr ble bestemt, og tarmen med byttedyr inni ble frosset i flytende nitrogen, oppbevart ved -80°C, og siden frysetørket. Vekten av tarmen aleine ble også estimert for å kunne trekkes fra slik at den gjenværende biomassen av byttedyrene i tarmen kunne bestemmes. Estimater av en larves tarmvekt ble basert på den beste regresjonen mellom kombinasjoner av ulike morfometriske mål (standardlengde, myotomhøyde, tarmhøyde og tarmlengde) og tarmens tørrvekt hos larver med tom tarm. Tarmtømmingsraten ble funnet fra regresjon mellom biomassen av tarminnholdet og tilsvarende oppholdstid i tarmen. Regresjonen ble tvunget gjennom utgangspunktet som var biomassen av levende byttedyr. *Artemia* ble valgt som byttedyr fordi den sammen med naturlig zooplankton foretrekkes av kveitelarvene. *Artemia* er også mest aktuelt som levendefôr i en intensiv produksjon av kveiteyngel.

Daglig matinntak (C) ble beregnet fra ligning (3) hvor tarminnholdets biomasse ved begynnelsen (S_0) og slutten (S_t) av et tidsintervall med varighet t timer summeres for n tidsintervall gjennom et døgn (Elliott og Persson, 1978).

$$C = \sum_1^n \frac{(S_t - S_0 e^{-Rt})Rt}{1 - e^{-Rt}} \quad (3)$$

Fôringsforsøk i 1,5m³ kar med prøvetaking hver tredje time gjennom døgnet ble derfor utført for å bestemme daglig matinntak hos kveitelarver.

4.5 Bestemmelse av daglig matinntak og fekalier ved indirekte måling

Daglig matinntak ble i tillegg forsøkt bestemt *indirekte* i fôringsforsøk hvor kveitelarver ble satt ut i fem av ti 50 liters kar (11°C) med likt antall byttedyr som utgangspunkt. Etter 24 timer ble forsøket avsluttet, og daglig matinntak ble funnet som forskjellen i antall gjenværende levende byttedyr. Sedimenterte fekalier og byttedyrene ble filtrert på et Watman glassfiberfilter, tørket og veid. Forskjellen i biomasse av det filtrerte materialet sammenlignet med antall byttedyr spist av larvene angir fraksjonen av fekalier i forhold til inntatt matmengde.

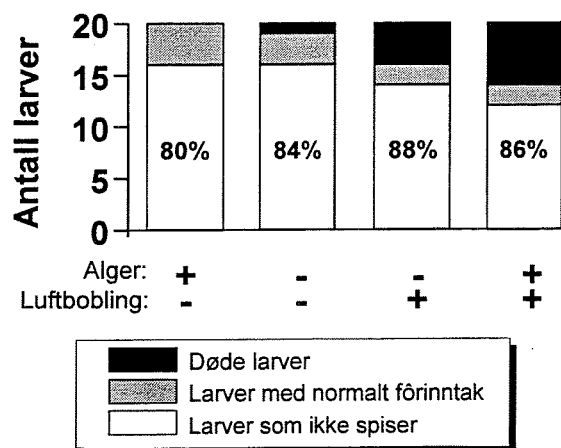
4.6 Problemer forbundet med gjennomføringen av prosjektet

Vanskeligheter i gjennomføringen var i hovedsak knyttet til metodeutvikling og omfattet følgende punkter:

- 1) Larvenes atferd etter overføring til mindre forsøksenheter.
- 2) Begrensninger i forsøksmaterialet på grunn av dødelighet.
- 3) Behov for å arbeide med ferskt materiale.

Under punkt 1) viste det seg at larver med standardlengde (SL) under 18 mm i liten grad gjenopptok normal spiseatferd etter overføring fra 1,5m³ oppdrettskar til 10 og 50 liters forsøksenheter (Fig. 2). Dette ble ikke observert for større larver hvor samtlige larver startet å spise umiddelbart etter en slik overføring. Det ser derfor ut til at kveitelarvene etter en tids utvikling gjennom startfôringsfasen når et punkt hvor de blir mer robuste og følgelig tåler en mye større grad av håndtering. Utvikling av metoder for å utføre spesifikke forsøk i små enheter vil være svært viktig for undersøkelser som omfatter naturlig atferd for kveitelarver i alle stadier av startfôringsfasen.

Under punkt 2) ble en del av forsøksmaterialet for beregning av tarm-tømningsrate i 1993 begrenset på grunn av uventet høy dødelighet. Det ble observert et betydelig antall larver med hvite krystaller i urinblæren og nekrose i tarmepitelet (Jelmert *et al.*, 1995). Disse problemene var mest frem-tredende for eldre larver og førte til at det ikke ble nok larver i enkelte forsøk.



Figur 3. Fôringsforsøk med kveitelarver (16-18mm standardlengde) i 50 liters kar. Prosent angir fraksjonen av de overlevende larvene som ikke gjenopptok normal spiseatferd innen 24 timer etter overføring til forsøkskaret.

Figure 4. Feeding trials with halibut larvae (16-18mm standardlength) in 50 l tanks. Percents denote the fraction of the surviving larvae that did not restore normal feeding within 24 hours after transfer to the rearing unit.

Under punkt 3) var det ikke mulig å få bestemt biomassen til tarminnholdet *direkte* som funksjon av oppholdstid i tarmen hos kveitelarvene. Måling direkte på tarminnholdet er svært tidkrevende og ville gitt for få data i løpet av den tiden forsøket varte. Som beskrevet i kapittel 3.4 ble derfor både tarm og innhold veid sammen. Biomasse av tarminnholdet ble *indirekte* funnet ved å trekke fra den estimerte vekten av tarmen alene.

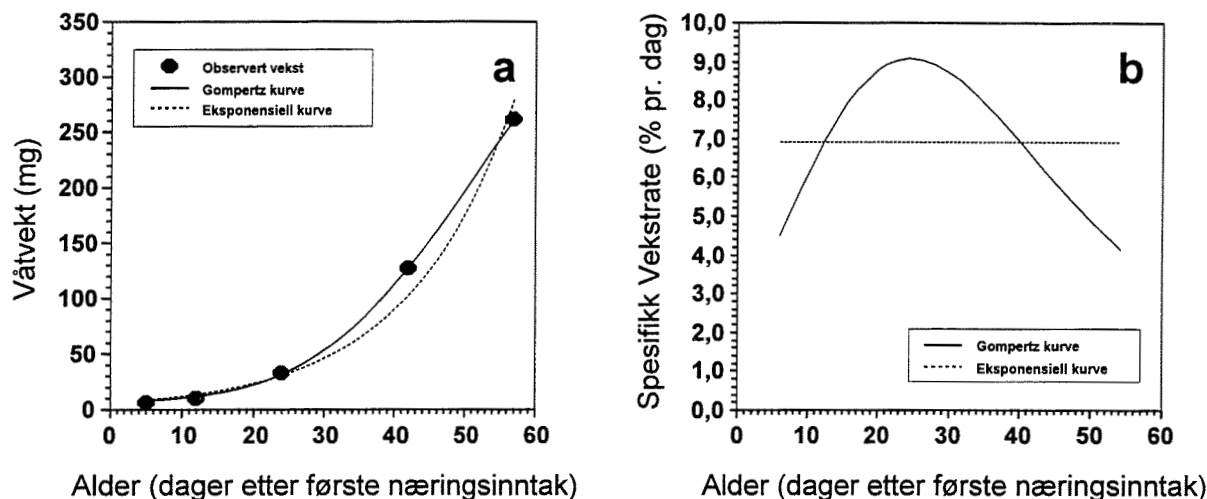
5 RESULTATER

5.1 Vekst

Den observerte veksten fra forsøket i 1992 ble tilpasset ulike vekstmodeller. Tradisjonelt anvendes en eksponensiell modell for vekst gjennom larvefasen hos marin fisk. Det ble imidlertid funnet mye bedre tilpasning til vekstdata med bruk av en modifisert Gompertz-ligning (Øiestad, 1983; van der Meeren og Næss, 1993):

$$W_t = Ae^{Be^{C(1-e^{-\alpha t})}} \quad (4)$$

hvor W_t er vekt, A , B , C og α er konstanter, t er tid, og uttrykket Ae^B representerer W_0 (startvekt; vekt ved første prøvetakning). For 1992 forsøket ble følgende verdier funnet for konstantene (Fig. 3a): $A = 6,2$; $B = 0,1265$; $C = 3,5617$; $\alpha = 0,0529$. Sammenlignet med eksponensiell vekst var tilpasning til ligning (4) bedre både for den observerte vekst hos kveite (Fig. 3a) samt en del tidligere datasett for larver av kveite, torsk og piggvar.



Figur 5. Vekst hos kveitelarver gjennom startfôringsfasen i 1992. a) Observert vekst med tilpasning til eksponensiell modell og modifisert Laird-Gompertz modell. b) Spesifikk vekstrate (% daglig økning av larvens vekt).

Figure 6. Growth in halibutlarve through startfeeding in 1992. a) Observed growth with curves from an exponential and a modified Laird-Gompertz model fitted to the data. b) Specific growth rate (% daily increase of larval dry weight).

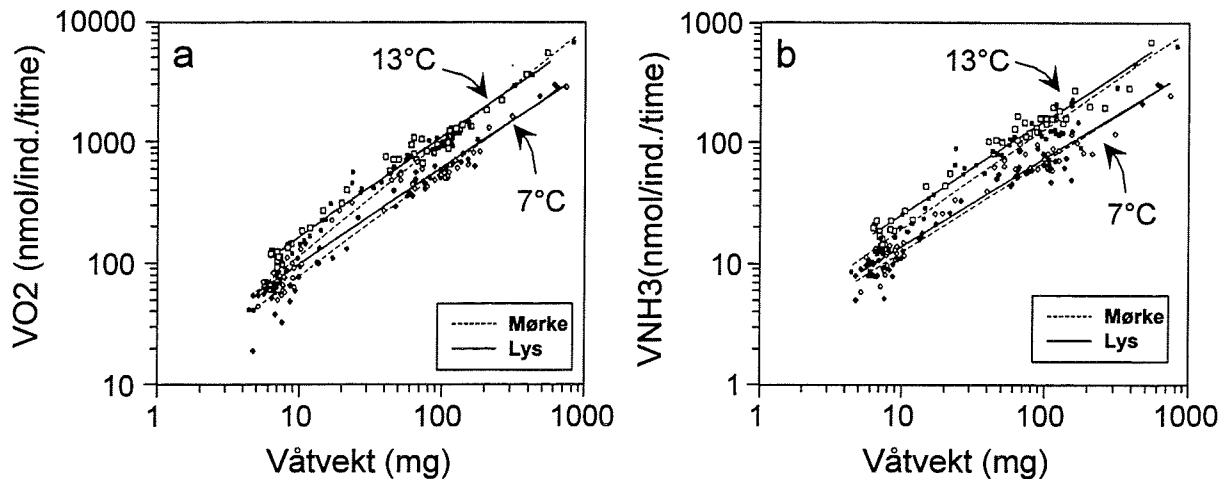
Mens en eksponensiell modell forutsetter en konstant spesifikk vekstrate, vil denne i en Gompertz-modell øke mot et maksimum før den minker (Fig. 3b). Dette gir en sigmoid vekstkurve. En variabel vekstrate etter dette mønster er fysiologisk og økologisk sett mest sannsynlig. Bruk av variabel vekstrate tillater også bruk av en og samme vekstmodell både før og etter metamorfose.

5.2 Respirasjon og ekskresjon

Innen utgangen av juni 1994 ble *metabolisme* (målt som oksygenforbruk) og *ekskresjon* (målt som ammoniumutskillelse) ved tre ulike temperaturer (7, 10 og 13°C) bestemt. Regresjoner (Tab. 1) mellom larvestørrelse og henholdsvis oksygenforbruk og ammoniumutskillelse er vist i Fig. 4 for høyeste og laveste temperatur. Målingene er utført av Roderick Nigel Finn, Zoologisk institutt, Universitetet i Bergen.

Det var ikke mulig å måle noen signifikant forskjell i respirasjon mellom larver med og uten mat i tarmen. Forskjellen mellom lys og mørke jevnet seg også ut med økende larvestørrelse. Effekt av temperatur på *metabolisme* angis som

$$V_{O_2(t_1)} = Q_{10}^{\frac{(t_1-t_2)}{10}} * V_{O_2(t_2)} \quad (5)$$



Figur 7. Respirasjon (a) og ekskresjon (b) hos kveite i lys og mørke ved 7 og 13°C som funksjon av larvestørrelse. (Upublisert, Roderick Nigel Finn, Zoologisk Institutt, Universitetet i Bergen).

Figure 8. Respiration (a) and excretion (b) as functions of larval size in halibut (in light and dark) at temperatures of 7 and 13°C. (Unpublished, Roderick Nigel Finn, Institute of Zoology, University of Bergen).

hvor Q_{10} er antall ganger metaboliseraten endres ved en temperaturforskyvning på 10°C, og differansen mellom t_1 og t_2 er den faktiske temperaturendringen. Tilsvarende gjelder for ekskresjon. Fra ligning (6) ble Q_{10} regnet ut som funksjon av larvestørrelse (Tab. 1) med data for 10°C som basis:

$$Q_{10} = e^{\frac{(\ln(a_{10}) - \ln(a_t)) * 10}{(10 - t)}} * B^{\frac{(b_{10} - b_t) * 10}{(10 - t)}} \quad (6)$$

Her angir t temperatur (7 eller 13°C), mens a og b er konstanter fra funksjonene mellom larve-størrelse (B) og respirasjonsrate (VO_2) eller ekskresjonsrate (VNH_3) slik de er gitt i tabell 1:

$$VO_2 = aB^b \quad VNH_3 = aB^b \quad (7)$$

5.3 Beregning av daglig forinntak og fekalier

Tarmtømmingsrate (R i ligning 2) ble bestemt separat for larver mindre enn 17mm SL og større eller lik 17mm SL (Fig. 5a). Variasjonen i materialet var stor, men regresjonene var signifikante ($p < 0,05$). Tarmtømmingsraten hos store og små larver var ikke signifikant forskjellige. De to tarmtømmingsratene ble likevel benyttet hver for seg til å beregne matinntak fra ligning (3) (Fig. 5b). Kurven som ble tilpasset disse

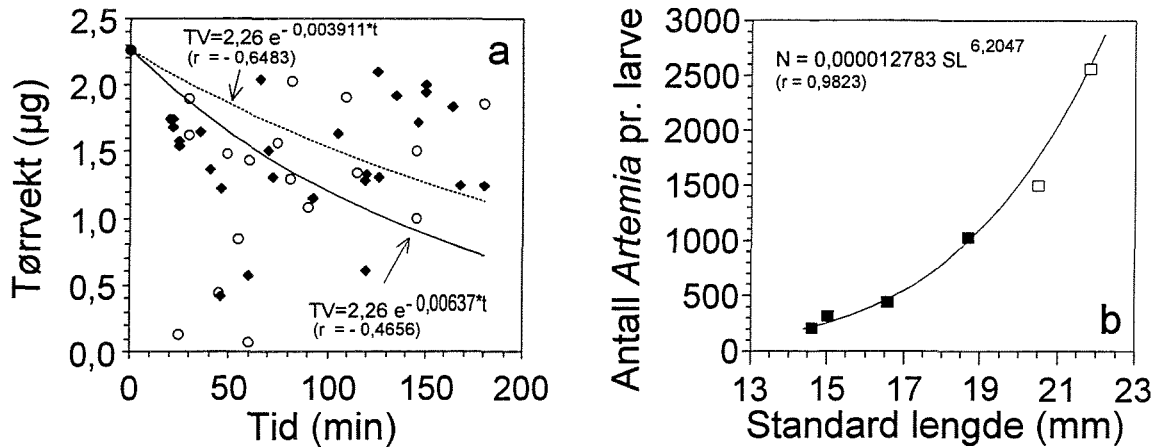
Tabell 1. Regresjoner mellom rater (nmol/larve/time) av respirasjon (VO_2) og ekskresjon (VNH_3) mot larvestørrelse (B : mg våtvekt) hos kveite. Regresjons-koeffisient (r) for regresjon av ln-transformerte data er angitt. Q_{10} angir temperaturkorreksjon med data for 10°C som basis. (Upublisert, Roderick Nigel Finn, Zoologisk Institutt, Universitetet i Bergen).

Table 1. Regressions between rates (nmol/larve/time) of respirasjon (VO_2) and excretion (VNH_3) and larval size (B : mg våtvekt) in halibut. Correlation coefficients (r) for regressions of ln-transformed data are given. Q_{10} is temperature correction from data with 10°C as baseline. (Unpublished, Roderick Nigel Finn, Institute of Zoology, University of Bergen).

Temperatur	Lys		Mørke	
7°C	$VO_2 = 15,7 B^{0,795}$	($r = 0,978$)	$VO_2 = 11,2 B^{0,853}$	($r = 0,992$)
10°C	$VO_2 = 18,0 B^{0,839}$	($r = 0,989$)	$VO_2 = 11,0 B^{0,926}$	($r = 0,995$)
13°C	$VO_2 = 24,0 B^{0,827}$	($r = 0,981$)	$VO_2 = 13,3 B^{0,937}$	($r = 0,994$)
7°C	$VNH_3 = 2,52 B^{0,729}$	($r = 0,941$)	$VNH_3 = 2,12 B^{0,756}$	($r = 0,974$)
10°C	$VNH_3 = 3,21 B^{0,759}$	($r = 0,961$)	$VNH_3 = 2,42 B^{0,784}$	($r = 0,968$)
13°C	$VNH_3 = 3,94 B^{0,788}$	($r = 0,938$)	$VNH_3 = 2,66 B^{0,837}$	($r = 0,970$)
Q_{10} (10→7°C):				
4 mg	1,93 (VO_2)	2,57 (VNH_3)	1,32 (VO_2)	1,77 (VNH_3)
40 mg	2,71 (VO_2)	3,24 (VNH_3)	2,31 (VO_2)	2,19 (VNH_3)
400 mg	3,80 (VO_2)	4,08 (VNH_3)	4,05 (VO_2)	2,72 (VNH_3)
Q_{10} (10→13°C):				
4 mg	2,47 (VO_2)	2,26 (VNH_3)	1,98 (VO_2)	1,75 (VNH_3)
40 mg	2,55 (VO_2)	2,82 (VNH_3)	2,16 (VO_2)	2,63 (VNH_3)
400 mg	2,05 (VO_2)	3,53 (VNH_3)	2,35 (VO_2)	3,95 (VNH_3)

data, samsvarte meget godt med daglig matinntak beregnet indirekte (kap. 4.5). I sistnevnte forsøk spiste de største larvene (21,8mm SL) vel 2550 *Artemia* pr. døgn (Fig. 5b). Det beregnede matinntaket er trolig maksimalverdier fordi forsøkene ble utført med byttedyr i overflod.

I forsøket med indirekte bestemmelse av matinntaket ble andelen av fekalier funnet å utgjøre mellom 16,8 og 22,8% av biomassen til *Artemia* som ble spist av larver med gjennomsnittlig størrelse på henholdsvis 20,5 og 21,8mm SL. Grunnet problemene med å gjenoppta normal spiseatferd etter overføring til forsøksenhetene (kap. 4.6), kunne ikke fekaliefraksjonen bestemmes for kveitelarver i den tidlige startfôringsfasen.



Figur 9. Tarmtømmingsrate (reduksjon av byttedyrbiomasse (tørrvekt, TV) i larvetarmen) og daglig matinntak (antall byttedyr (N)) for kveitelarver. Regresjonskoeffisient (r) er angitt. a): ----- tarmtømmingsrate for larver <17mm SL (◆); — tarmtømmingsrate for larver ≥ 17 mm SL (○); (●) biomasse av en *Artemia* nauplie. b): — kurve tilpasset matinntak beregnet fra fôringsforsøk og matinntaksrate (■); (□) matinntak beregnet indirekte ved måling av gjenværende byttedyr i fôringsforsøk.

Figure 10. Gut evacuation rate (reduction of prey biomass (dry weight, TV) in the larval gut) and daily feed consumption (no. prey (N)) in halibut larvae. The correlation coefficients (r) are given. a): ----- gut evacuation rate for larvae <17mm SL (◆); — gut evacuation rate for larvae ≥ 17 mm SL (○); (●) biomass of one live *Artemia* nauplii. b): — curve fitted feed consumption calculated from feeding trials and gut evacuation rate (■); (□) feed consumption calculated indirectly by measurement of remaining live prey in feeding experiments.

5.4 Simulering av energimodellen

Modellen ble simulert med utgangspunkt i vekstdata fra 1992 (Fig. 3) ved 11°C. Forbrukt energi til metabolisme pr. døgn regnes ut etter følgende ligning:

$$0,00045 * (\text{timer}_{(\text{lys})} * Q_{10}^{(1/10)} * VO_{2(\text{lys})} + \text{timer}_{(\text{mørke})} * Q_{10}^{(1/10)} * VO_{2(\text{mørke})}) \quad (8)$$

hvor 0,00045 er oksykalorisk koeffisient (Joule pr. nmol O_2), $VO_{2(\text{lys})}$ er respirasjon målt på larver under lyseksonering og beskriver summen av R_s og R_r , $VO_{2(\text{mørke})}$ er respirasjon i mørke og tilsvarer R_s (Fig. 1, Tab. 1). Q_{10} er temperaturkorreksjon (ligning 5 og 6). Antall timer med nok lys til at larvene kunne spise ($\text{timer}_{(\text{lys})}$) ble satt til 19. Energitap i forbindelse med ekskresjon ble regnet ut på tilsvarende måte med en ammonikalorisk koeffisient på 0,0003485 Joule pr. nmol NH_3 .

Vekst ble regnet om til energienheter med faktoren 20,93 Joule pr. mg tørrvekt. Våtvekt ble konvertert til tørrvekt med faktoren 0,13. Fekalier ble gitt som en fraksjon av matinntaket. Denne fraksjonen ble beregnet fra den linjære funksjonen:

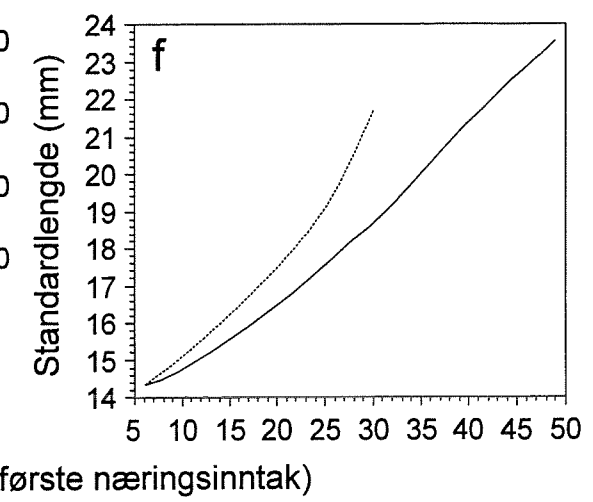
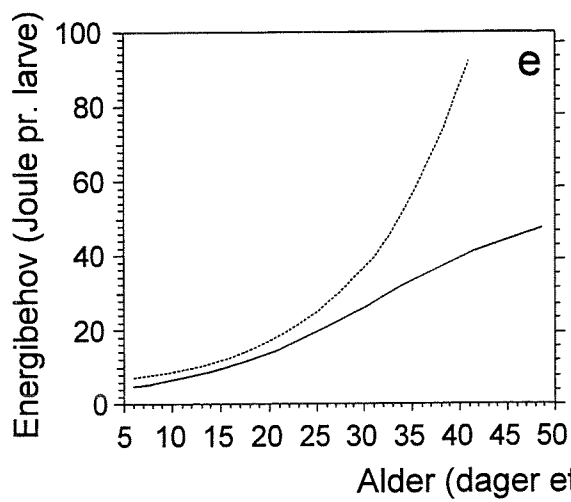
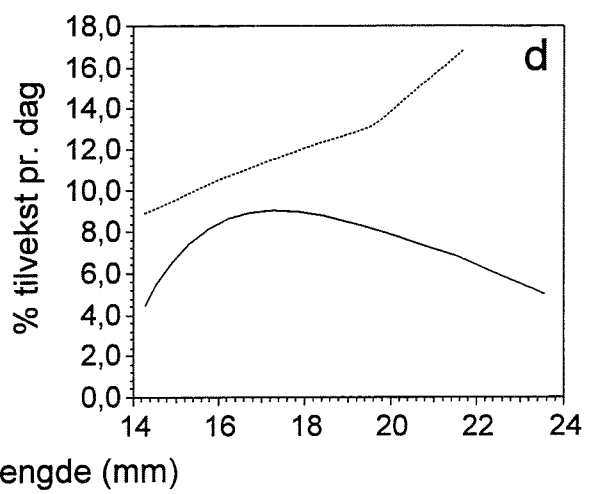
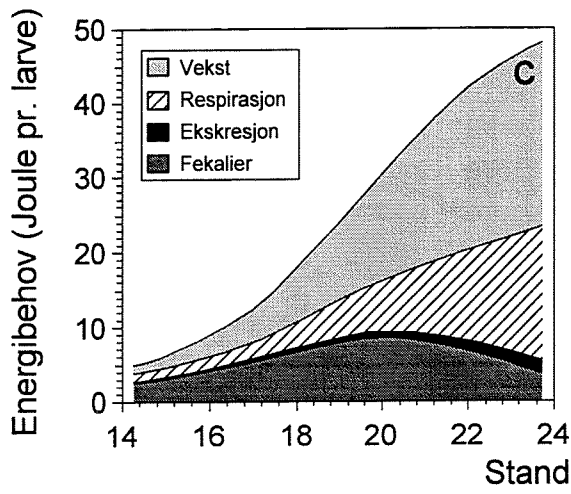
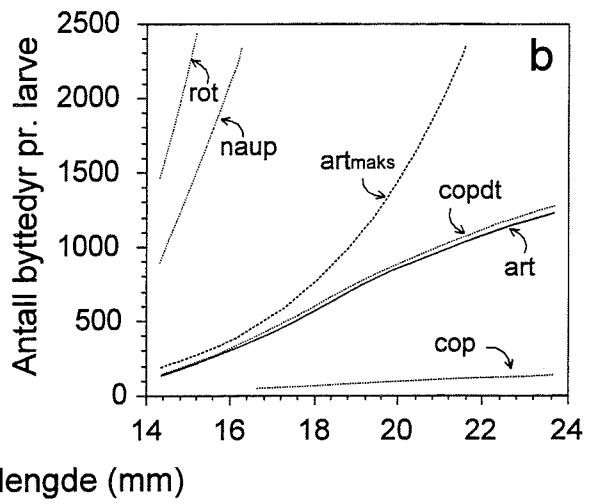
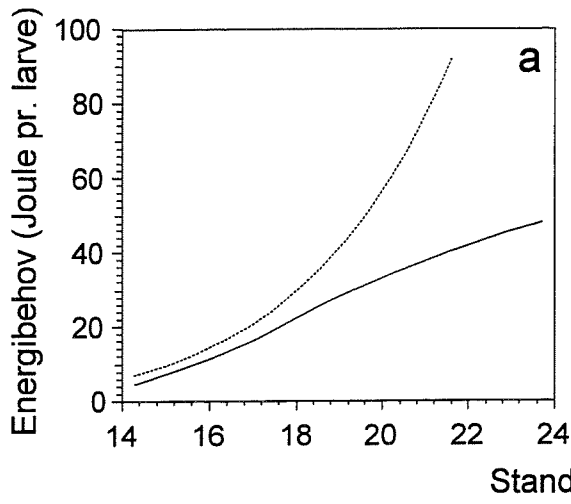
$$\text{Fekalie\%} = 117,42 - 4,615 * \text{SL} \quad (9)$$

hvor SL er standardlengde i området 13 til 24mm. Denne funksjonen gir en fekaliefraksjon på 52,8% for larver med en SL på 14mm og 15,9% for 22mm store larver. I simuleringen ble matinntaket beregnet med vekstdata fra 1992-forsøket (Fig. 3) som grunnlag.

Matinntaket ble beregnet både i forhold til larvealder og larvestørrelse (Fig. 6a, b, c og e). Det beregnede matinntaket ble sammenlignet med det antatt maksimalt mulige matinntaket (ART_{maks}) fra figur 6b. Antall byttedyr av ulike kategorier som behøves for å tilfredstille det beregnede matinntaket er gitt i figur 6b. Antallene baserer seg på litteraturverdier av et "gjennomsnittlig" energiinnhold for et byttedyr av "gjennomsnittlig" størrelse innen hver av kategoriene. Verdiene som ble brukt for rotatorier, copepodnauplier, umodne copepoder, voksne copepoder og *Artemia* er henholdsvis 0,0033, 0,0054, 0,0377, 0,3709 og 0,039 Joule pr. individ (Blom *et al.*, 1991; van der Meeren, 1991c). Tilvekst (spesifikk vekstrate) for simuleringen av 1992 data ble også sammenlignet med mulig vekstrate hvis ART_{maks} hadde vært larvenes matinntak (Fig. 6d).

Figur 11. Simulering av energimodellen med data fra 1992-forsøket (—). Data fra matinntaksforsøkene (-----) er vist for sammenligning med modellen. a) Beregnet energiinntak i forhold til larvestørrelse; b) Energiinntaket regnet om til ulike byttedyrtyper som rotatorier (rot), copepodnauplier (naup), umodne copepoder (copdt), voksne copepoder (cop) og *Artemia* (art). Maksimalt mulig inntak av *Artemia* (art_{maks}) beregnet fra matinntaksforsøkene er vist; c) oversikt over de ulike komponentene i energibudsjettet; d) spesifikk vekstrate; e) Beregnet energiinntak i forhold til larvealder; f) Lengdevekst hos kveitelarvene ut fra de spesifikke vekstrater i d).

Figure 12. Simulation of the energy model based on data from the 1992-experiment (—). Data from feed consumption experiments (-----) is shown for comparison with model predictions. a) Estimated energy intake in relation to larval size; b) Energy intake converted to different prey categories as rotifers (rot), copepod nauplii (naup), copepodites (copdt), copepods (cop) and *Artemia* (art). The maximum intake possible of *Artemia* (art_{maks}) calculated from the feed consumption experiments is shown; c) The different components of the larval energy budget; d) Specific growth rate; e) Estimated energy intake in relation to larval age; f) Larval growth in standard length calculated from the specific growth rates in d).



Alder (dager etter første næringsinntak)

Resultatene av simuleringen tyder på at modellen er godt anvendbar spesielt for den første halvdel av startfôringsfasen. I denne fasen ser det ut til at larvene i 1992-forsøket spiste nok til å kunne vokse opp mot det maksimale vekstpotensiale på 8 til 12% vektøkning pr. dag (Fig. 6d). I siste halvdel av startfôringsfasen skjedde det en utflatning av veksten i 1992-forsøket, og avstanden mellom den observerte vekst og det mulige vekstpotensialet ble svært stor. Dette skyldes svakheter i modellen eller usikkerhet med hensyn til å bestemme maksimalt mulig matinntak som en funksjon av larvestørrelse. Likevel er det mest sannsynlig at den observerte nedgangen i vekstrate for 1992-forsøket skyldes en nedgang i mattilbudet. *Disse momentene illustrerer at modellen må verifiseres gjennom ytterligere undersøkelser av vekstrespons som en funksjon av mattilbudet. Dette er nødvendig før modellen kan gi gode anslag for fôrtabeller for kveitelarver gjennom hele startfôringsfasen.*

6 VURDERINGER OG KONKLUSJONER

Prosjektet har oppfylt både de opprinnelige mål i 1-årsprosjektet av 1992 og de reviderte mål som ble satt etter at omfanget av bevilgningen var klar for det videreførte prosjektet i perioden 1993-1994.

Bevilgningene har i all hovedsak gått med til lønn, og gjennomføringen har kun vært mulig grunnet den integrering prosjektet har hatt i produksjonslinjen for kveite ved HI Austevoll havbruksstasjon. I denne produksjonslinjen har materialet vært fritt tilgjengelig for de ulike delene av prosjektet. Videre hadde prosjektet ikke vært mulig å gjennomføre uten den store egeninnsats som Zoologisk Institutt ved Roderick Nigel Finn har bidratt med. Innen dette samarbeidet har prosjektet kun hatt midler til å dekke løpende utgifter for respirasjons- og ekskresjonsmålingene. *Det er et tankekors at prosjektstøtten fra forskningsrådet er så begrenset at den knapt dekker en forskerlønn. Dette vil sterkt begrense omfanget av forskningen innenfor prosjekter, enten ved at prosjekt-samarbeid blir for dyrt eller ved at innholdet i prosjekter må reduseres til et minimum. At prosjekter ikke er fullfinansiert lønnsmessig fører til økt arbeidsomfang gjennom involvering i flere prosjekter. Dette reduserer igjen mulighetene til å arbeide seg dypt inn i problemstillingene innenfor det enkelte prosjekt.*

To av forskerene som har vært involvert i prosjektet (Terje van der Meeren og Roderick Nigel Finn) har gjort ferdig sine doktoravhandlinger og disputert i løpet av prosjektperioden. Videre har prosjektet generert viktige resultater og fulgt intensjonene i de reviderte prosjektplanene. Det teoretiske grunnlaget for energi-

modellen er etablert. Bestemmelse av parameterverdier i energiligningen er utført for respirasjon og ekskresjon. Verdier for vekst, matinntak og fekalier er funnet og implementert i modellen. Simuleringen har vist at energibudsjettets dynamikk ser ut til å være særlig viktig i den siste halvdel av startfôringsfasen fordi begrensninger i matinntaket i denne delen av larveutviklingen kan gi store utslag på veksten. *Det gjenstår imidlertid å teste modellen. Før konkrete anbefalinger om fôrtabeller for kveitelarver kan settes opp bør derfor modell-simuleringer verifiseres i kontrollerte fôrings- og vekstforsøk.*

7 REFERANSER

- BLOM, G., H. OTTERÅ, T. SVÅSAND, T.S. KRISTIANSEN and B. SERIGSTAD. 1991. The relationship between feeding conditions and production of cod fry (*Gadus morhua* L.) in a semi-enclosed marine ecosystem in western Norway, illustrated by use of a consumption model. *ICES marine Science Symposia* **192**: 176-189.
- BÅMSTEDT, U. 1986. Chemical composition and energy content. In CORNER E.D.S. and O'HARA, S.C.M. (red.): *The biological chemistry of marine copepods*. pp 1-58. Clarendon press, Oxford.
- ELLIOTT, J.M. and PERSSON, L. 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. *Journal of Animal Ecology* **47**: 977-991.
- FINN, R.N. 1994. Physiological energetics of developing marine fish embryos and larvae. *Dr. Scient Thesis, University of Bergen*, 207pp.
- FINN, R.N., RØNNESTAD, I. and FYHN, H.J. 1995. Respiration, nitrogen and energy metabolism of developing yolk-sac larvae of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Comp. Biochem. Physiol.* (in press).
- HARBOE, T., TUENE, S., MANGOR-JENSEN, A., RABBEN H. and HUSE. I. 1994. Design and operation of an incubator for yolk-sac larvae of Atlantic halibut. *The Progressive Fish-Culturist* **56**: 188-193.
- JELMERT, A., RØDSETH, O.M. and VAN DER MEEREN, T. 1995. Nephrocalcinosis associated with mass mortality in cultured Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) larvae. *Journal of Fish Diseases*. (IN PRESS)
- KJØRSVIK, E., VAN DER MEEREN, T., KRYVI, H., ARNFINNSSON, J. and KVENSETH, P.G. 1991. Early development of the digestive tract of cod larvae, *Gadus morhua* L., during start-feeding and starvation. *Journal of Fish Biology* **38**, 1-15.

- NÆSS, T., GERMAIN-HENRY, M. and NAAS, K.E. 1995. First feeding of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) using different combinations of *Artemia* and wild zooplankton. *Aquaculture* **130**: 235-250.
- NAAS, K.E., NÆSS, T. and HARBOE, T. 1992. Enhanced first feeding of halibut larvae (*Hippoglossus hippoglossus*) in green water. *Aquaculture* **105**: 143-156.
- NAAS, K.E., VAN DER MEEREN, T., and 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.
- RABBEN, H. 1991. Progress in methodology development for rearing of halibut fry. *Aquaculture Europe, magazine of the European Aquaculture Society* **16 (2)**: 6-12.
- SARGENT, J.R. and WHITTLE, K.J. 1981. Lipids and hydrocarbons in the marine food web. In LONGHURST, A.R. (red.): *Analysis of marine ecosystems*. pp 491-533. Academic press, London.
- SERIGSTAD, B. 1987. Oxygenuptake of developing fish eggs and larvae. *Sarsia* **72**: 369-371.
- VAN DER MEEREN, T. 1989. Sluttrapport fra NFFR-prosjekt nr. v.701.150 "Sammenheng mellom ernæringsforhold og realisert vekstpotensiale hos torskelarver". *Fiskeridirektoratets Havforskningsinstitutt, Avdeling for Akvakultur, L.nr. 10/89*. 16 pp (in mimeo)
- VAN DER MEEREN, T. 1991a. 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. 1991b. Production of marine fish fry in Norway. *World Aquaculture* **22 (2)**: 37-40.
- VAN DER MEEREN, T. 1991c. Torskelarvenes økologi og utvikling. In HOLM, J.C., SVÅSAND T. and WENNEVIK, V. (eds). *Håndbok i torskeoppdrett - Stamfiskhold og yngelproduksjon*. Havforskningsinstituttet, Senter for havbruk. pp 55-65.
- VAN DER MEEREN, T. and NÆSS, T. 1993. How does cod (*Gadus morhua*) cope with variability in feeding conditions during early larval stages? *Marine Biology* **116**: 637-647.
- WATANABE, T., KITAJIMA, C. and FUJITA, S. 1983. Nutritional values of live organisms used in Japan for mass propagation of fish: a review. *Aquaculture* **34**, 115-143.
- ØIESTAD, V. 1983. Growth and survival of herring larvae and fry (*Clupea harengus* L.) exposed to different feeding regimes in experimental ecosystems: outdoor basin and plastic bags. *Ph.D. thesis, University of Bergen, Bergen*. pp 299.

8 RESULTATFORMIDLING

Resultater fra prosjektet har vært presentert på Norges Forskningsråds NY FISK samlinger i Bergen, 1992-1994. Resultater fra prosjektet er også presentert på et kveiteseminar for oppdretsnæringen og forvaltningen den 22-23. Feb. 1995 (arrangert av Salten Regionråd på Saltstraumen Hotel). Interessen for energimodellen har vært stor. For videre formidling av resultatene fra prosjektet er derfor følgende publikasjoner under utarbeidelse eller planlegging:

FINN, R.N. *et al.* Relation between size and metabolic rate of post yolk-sac Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) larvae.

FINN, R.N. *et al.* Mass-specific metabolic rate of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) larvae: effect of acute changes of temperature and light.

VAN DER MEEREN, T. 1995. Food consumption and gut evacuation in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) larvae. (poster) **Submitted** Book of short communications, *EAS Special Publications*, LARVI'95, 3-7 september 1995.

VAN DER MEEREN, T. Food consumption and gut evacuation in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) larvae.

VAN DER MEEREN, T. *et al.* Morphometrics in feeding Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) larvae, the effects of a glutaraldehyde fixative.