

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 døgnnet (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 lysperiodemanimulering 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 (stoffsiftet) 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
- $\log(e)Vekst(\% \text{ d-1}) = \log(e)a + b \cdot \log(e)Vekt$

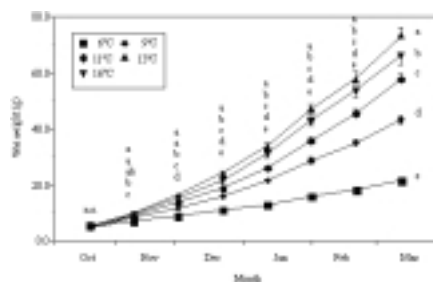
gi en relativt god tilpassning til størrelsesavhengig vekst. Generelt avtar vekst hos fisk med økende størrelse og derfor er stigningskoeffisienten (b) i formelen ovenfor vanligvis negativ. Dette forløpet vil imidlertid variere med alder

(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 voksen 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

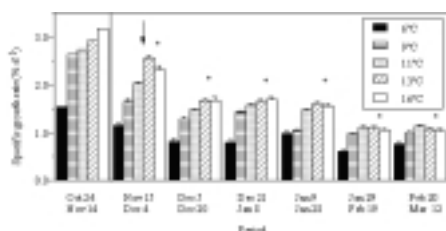
Generelt har fisk en optimal temperatur for vekst og overlevelse (Brett 1979, Gadomski & Caddell 1991). Denne kan variere med alder og størrelse, og unge stadier foretrekker ofte høyere temperaturer enn eldre fisk (McCauley & Huggins 1979). Denne kombinerte effekten av størrelse og temperatur som medfører 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).



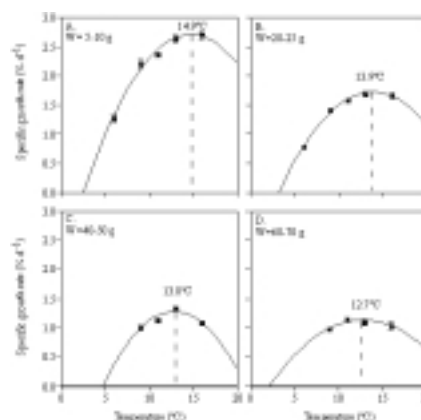
Figur 1. Gjennomsnittsvekt (standard feil) for ung kveite ved fem forskjellige temperaturer. Forskjellig bokstav indikerer statistisk forskjell mellom gruppene (To-veis nøstet ANOVA, $P < 0.05$). n.s. = ingen signifikante forskjeller. Data for replikate kar er slått sammen ($n = 49-90$ for hver gjennomsnittsverdi). 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 temperaturotolerant (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 temperaturovertoleranse 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 temperaturovertoleransen 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.

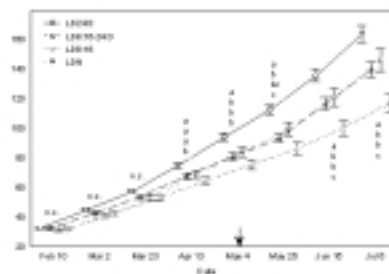
Regulering av vekst hos kveite ved manipulering av lysperiode

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.

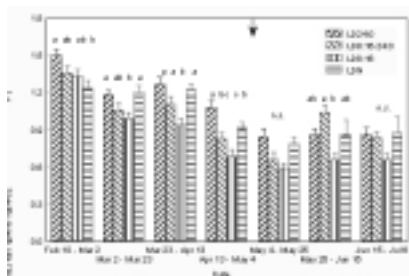


Fig. 5. Spesifikk daglig vekstrate (standard feil) for småkveite ved fire forskjellige lysperioder. Pilen indikerer forandring i lysregime for LD8:16-24:0. Forskjellig bokstav indikerer statistisk forskjell mellom gruppene (to-veis nøstet ANOVA, $P < 0.05$). n.s. = ingen signifikante forskjeller. Se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

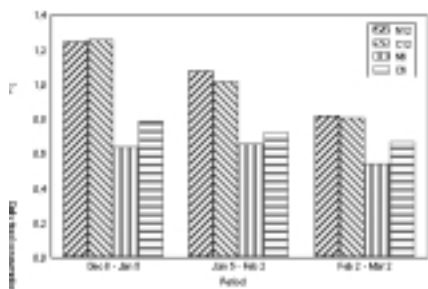
(Stefansson m. fl. 1989, 1991) og piggvar (Imsland m. fl. 1995) hvor vekstresponsen på kontinuerlig lys er forbigående, ser det ut til at den høye vekstraten under kontinuerlig lys vedvarte gjennom hele forsøket. På samme måte holdes den seinere veksten i LD8:16 vedlike uten noen økning mot slutten av 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

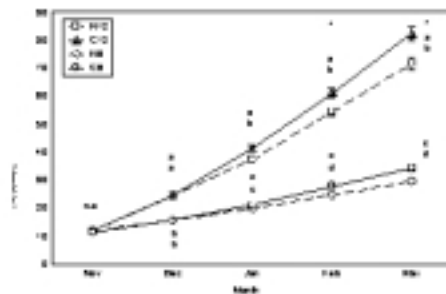
vinteren. Et kontrollert forsøk hvor lysperiode og temperatur ble variert samtidig ble etablert for å undersøke om temperatur hadde betydning for hvordan ung kveite responderer på lysperiode. Ung kveite (11.6 g) ble fordelt på totalt fire forsøksgrupper som fikk henholdsvis lysperiode LDN og LD24:0 ved 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).

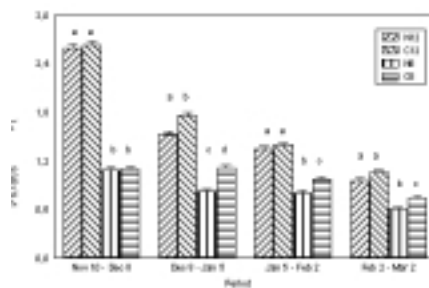


Figur 6. Daglig fôropptak (F%) hos ung kveite under kombinasjoner av to temperaturer og to lysperioder. Hver søyle representerer gruppegjennomsnitt. N = naturlig lysregime, C = kontinuerlig lys. Tallene 6 og 12 indikerer temperaturbetingelsene. Fra Jonassen m. fl., 2000a. Interaction of temperature and 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).

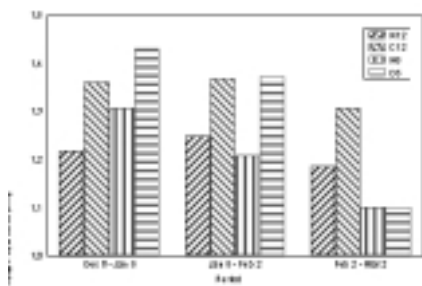


Fig. 9. Fôrutnyttelse (FCE) hos ung kveite under kombinasjoner av to temperaturer og to lysperioder. Hver søyle representerer gruppegjennomsnitt. N = naturlig lysregime, C = kontinuerlig lys. Tallene 6 og 12 indikerer temperaturbetingelsene. Se forøvrig Fig. 6.

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.

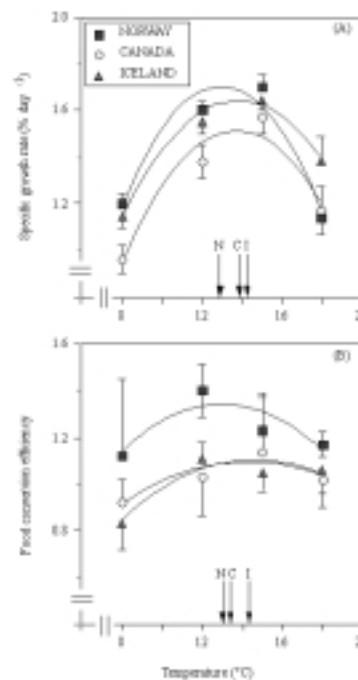
Populasjons spesifikke variasjoner i vekst og fôrutnyttelse for ung kveite i oppdrett

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 kompenseres kveite med nordlig utbredelse for kort vekstsesong hovedsakelig ved hjelp av en høyere vekstkapasitet og veksteffektivitet. Fôroptak, 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 seleksjonspresset 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.