

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 kroppsvæksten 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 kroppsvækst 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 grundt 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 porsjongsytere 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 befruktete 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 spermatocytter 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

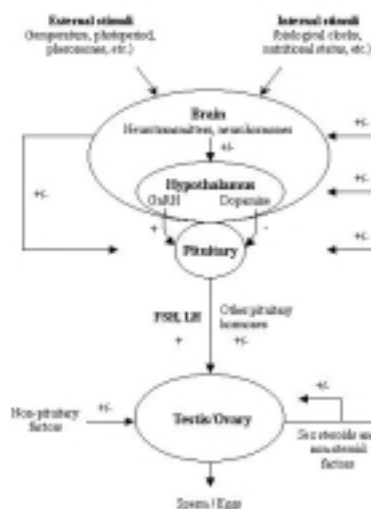
Når vi etter hvert kartlegger de grunnleggende fysiologiske forandringene hos kveiten når den blir kjønnsmoden, kan vi også begynne og forstå hvordan kveitens kjønnsmodning påvirkes av oppdrettsmiljøet. I begrepet «oppdrettsmiljø» inkluderer vi blant annet karmiljø, temperatur, lysforhold og førtilgang.

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 stresset 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 gyttedepunkt 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