

Innledning

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

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

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

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



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

Anatomi

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

Tabell 1. Embryologiske kjennetegn

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

(Døgngrader = ant. døgn x °C)

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

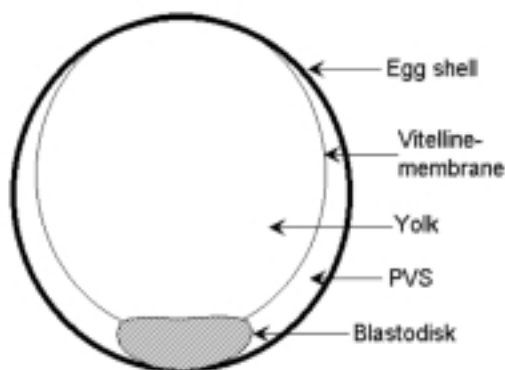
Siden eggeskallet er transparent er det lett å observere den daglige utviklingen inne i egget. Etter få dager vil man kunne skjeldne omrisset av larven over plommesekken. Etter ca 12 dager ved 6 °C har larven vokst til å rekke helt rundt plommesekken, og er klar til klekking (se tabell 1)

Befruktning

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

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

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



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

Buoyancy

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

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

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

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

Osmoregulering

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

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

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

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

Respirasjon

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

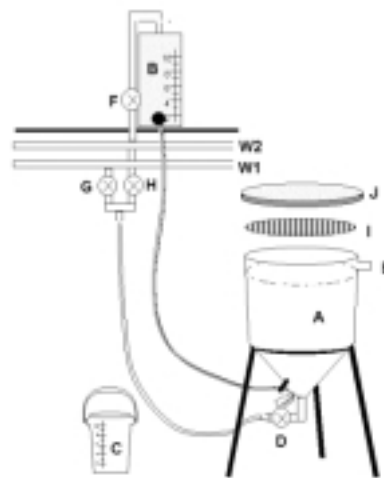
Metoder for behandling av egg i akvakultur

Eggproduksjon

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

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

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



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

Temperatur

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

Lys

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

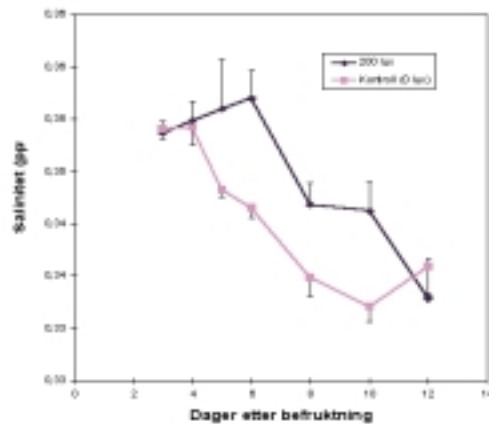
Som det fremgår av figur 4, vil lyseksponering øke eggets tetthet inntil et visst punkt. Dersom dette var en kontinuerlig prosess ville egget etter kort tid ha mistet så mye vann at det kunne ha medført dødelig uttørring.

Salinitet

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

Kvalitet

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



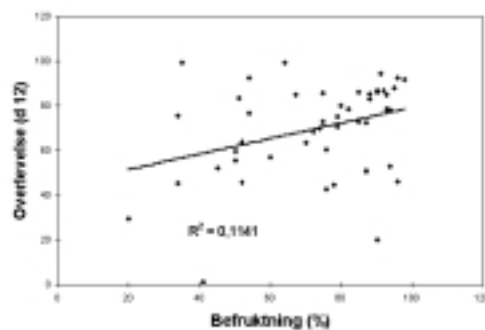
Figur 4. Effekt av kontinuerlig belysning på flyteevne hos kveiteegg. Eksponering av eksperimentell gruppe ble igangsatt to dager etter befruktning. Verdiene i figuren representerer et gjennomsnitt av 10-20 egg +/- standardavvik

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

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

Styrke

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



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

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

Referanser

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

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