

Innledning

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

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

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

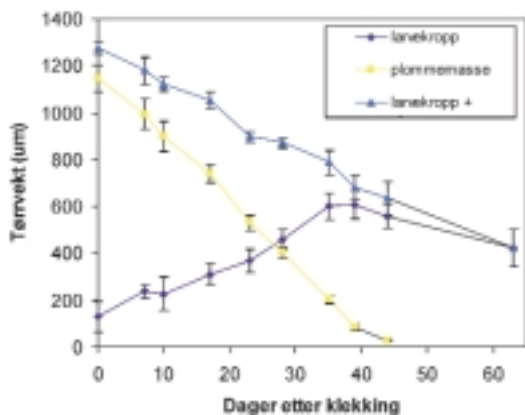
Morfologisk utvikling

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Kjemisk karakterisering av plommesekklarve

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

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

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

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

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

Oppdrettsmiljø og deformiteter

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

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

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

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

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

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

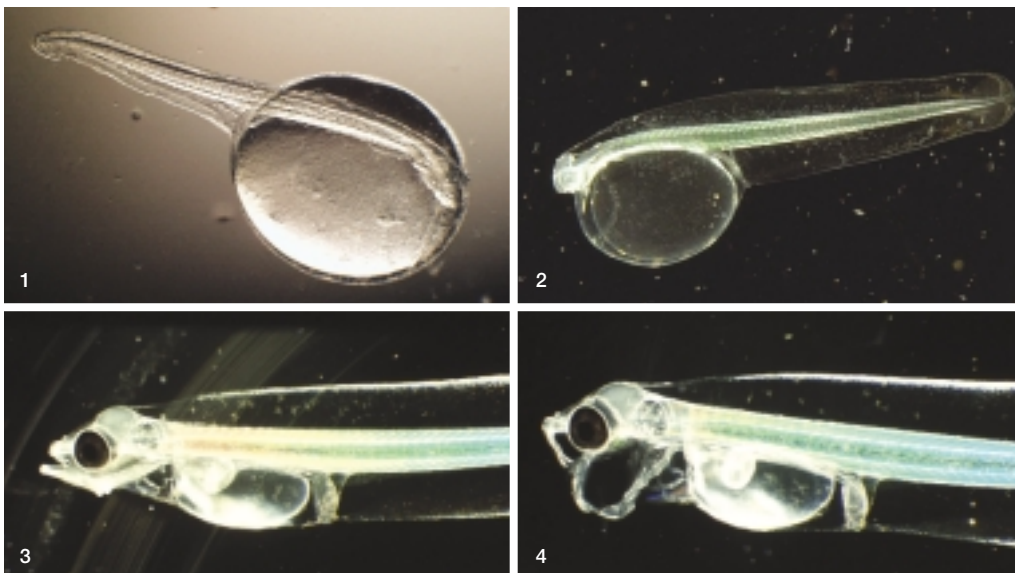
nisk stress øker utover i plommesekkfasen på samme måte som toleransen for temperatur og saltholdighet. Opstad og Berg (1993) fant også en kraftig økning i dødelighet med økt vannutskifting, men fant ingen økning i forekomsten av deformerte larver. Forfatterne mener at deformerte larver kan ha dødd ut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

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

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

Metoder benyttet i oppdrett

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



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

Stagnante, små systemer

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

Siloer

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

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

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

Referanser

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

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