

HJERTEFASONG OG STØRRELSE SOM EFFEKT AV LENGDEN PÅ VINTERSIGNALET VED PRODUKSJON AV 0-ÅRIG LAKSESMOLT

Brit Tørud¹ og Marie Hillestad²

¹ Fiskehelse BA, ² BioMar

Abstract

Relatively small hearts, which apparently is connected to a weaker blood circulation, have been observed in farmed fish. Thus, a study was performed to investigate the effect of the length of the winter signal on the development of fish hearts.

Relative weight and shape of the hearts of three groups of Atlantic salmon were studied in a Norwegian commercial hatchery. The groups were exposed to three different light regimes: ambient light for production of one year smolts (1+) from the smallest of the graded fish; five weeks of winter light signal (0+5) or seven weeks of winter light signal (0+7) for production of zero year smolts (0+) from the biggest of the graded fish.

There were no notable differences between the two 0+ groups. The 1+ fish had higher relative heart weight and lower condition factor than had the 0+ fish at smoltification.

Recommendations regarding the length of the winter signal can not be given based on the present study. The development of wild smolts was more like that of 1+ fish than 0+ fish in our experiment.

Sammendrag

Mindre og rundere hjerter enn det en mener er normalt er observert på oppdrettsfisk, spesielt regnbueørret, men også på laks. Fordi små og runde hjerter har en dårligere pumpekapasitet enn de pyramideformede, ble det satt i gang en studie for å undersøke effekten av lysstyring på produksjonen av 0-åringer.

Relativ hjertevekt og hjertefasong ble undersøkt i tre grupper av atlantisk laks i et settefiskanlegg. De tre gruppene hadde samme opprinnelse, var fra samme klekking og ble holdt i det samme settefiskanlegget i hele forsøksperioden. Gruppene ble behandlet med tre ulike lysregimer: minstesorteringa av fisk på naturlig lys for produksjon av ettåringer (1+), størstesorteringa for produksjon av nullåringer enten med 7 ukers vintersignal (0+7) eller 5 ukers vintersignal (0+5). Det ble ikke funnet forskjeller av betydning mellom de to 0+ gruppene, mens 1+ hadde høyere relativ hjertevekt og lavere kondisjonsfaktor i forbindelse med smoltifisering. Ut fra resultatene fra dette forsøket kan en derfor ikke trekke noen konklusjon eller gi noen anbefaling angående lengde på vintersignal ved produksjon av nullåringer. Ettåringene i forsøket utviklet seg mer likt den ville smolten enn nullåringene.

Introduksjon

De siste 10 åra har det gradvis skjedd en endring både i hjertefasong og hjertets størrelse i forhold til kroppsvekta hos laks og regnbueørret i oppdrett. I Fiskehelsa BA sitt område registreres stadig oftere deformerte og små hjerter på dødfisk i matfiskanlegga. Når fisken utsettes for store påkjenninger i forbindelse med uhell, men også under normal oppdrettsaktivitet, er ofte det eneste funnet ved obduksjon av dødfisken små eller deformerte hjerter eller andre symptomer som tyder på kollaps i sirkulasjonssystemet. Lignende

erfaringer er beskrevet fra Canada (1). På slaktefisk er forholdet mellom hjertets høyde og bredde mindre enn på villfisk (2)

Siden det ikke finnes noen landsomfattende registrering av årsakene til tap av fisk, er det ingen oversikt over utbredelsen av hjerteproblemene. I mange tilfeller der fisken dør på grunn av sirkulasjonssvikt blir det ikke stilt noen diagnose. Fisken har bare dødd på grunn av stress. Det blir til en viss grad akseptert fordi en ikke helt kan unngå stressende situasjoner for oppdrettsfisken.

Økonomisk fører hjerte- og sirkulasjonssvikt til større tap enn dødelighet på grunn av IPN i flere av Fiskehelse BAs sjøanlegg. Problemet er derfor av stor økonomisk betydning for oppdretter. Om disse hjerteforandringene virker inn på tilveksten vet en ikke, men det er sannsynlig at det betyr noe for hvor robust fisken er, og dermed påvirker fiskens generelle motstandskraft mot infeksjonssjukdommer. De problemene som beskrives her påvirker høyst sannsynlig fiskens velferd. Etisk sett hviler det derfor et ansvar på laksenæringens aktører å starte arbeidet med å finne årsakssammenhenger.

I settefiskfasen har hjertet tilsynelatende normal form og en størrelse som virker naturlig i forhold til fiskestørrelsen. Det er først etter en periode i sjøen en begynner å se de deforme hjertene. Problemet ser ut til å øke med fiskestørrelsen, men kan være mer kamuflert på liten fisk, da størrelser på både fisk og hjerter kan være for små til å observere forskjeller med det blotte øye.

Individer som vokser fort uten å ha noen hvileperioder får ikke tid til å repareres dersom det skjer en feilutvikling (3). Mangelfull utvikling av hjerte og lunger er også et kjent problem innen intensivt fjørfehold (4, 5, 6). Ernæring og driftsforhold har endret seg mye i perioden med intensivt fiskeoppdrett, og samtidig har det foregått avl rettet mot bedre tilvekst. Tida som går med fra ragna strykes og til fisken er slaktet i vårt moderne lakseoppdrett er betydelig redusert. Kan dette føre til at enkelte organer ikke får lang nok tid til å utvikle seg?

I settefiskfasen brukes både temperaturregulering og lysstyring for å fremme vekst og styre utviklingen fram mot smoltifisering. Produksjonen av 0-åringer gir ingen pauser i fiskens vekstperiode og dermed små muligheter til reparasjon av utviklingsfeil (Grete Bæverfjord pers. med.)

Det brukes ulike lysstyringsregimer for å framskynde smoltifisering. Siden det er praktisk brukes ofte en direkte overgang fra vinter, 12 timer lys og 12 timer mørke til sommer med kontinuerlig lys. Dette kalles firkantregime i motsetning til naturlig rytme der daglengden endres gradvis over en lengre periode. I tidligere forsøk med ulike regimer for lysstyring og firkantrytme på laksesmolt ble endrede fysiologiske responser observert på fisk med kontinuerlig lyssetting sammenlignet med fisk som gikk på naturlig lys (7). Dårligere osmoreguleringsevne og relativt mindre hjerter (CSI-cardiosomatisk indeks) kom klart fram (8). Seinere forsøk med firkantrytme med kort vinter (3 og 5 uker) ga mindre nedgang i K-faktor og dårligere osmoreguleringsevne enn med "lang vinter" (7 uker) (7). Effekt på hjertevekt ble ikke kontrollert i dette forsøket. Det var derfor et behov for å undersøke om utilstrekkelig lysstyring (som f.eks. kort vinter) ikke gir den økningen i hjertevekt som registreres hos normal smolt. Slik smolt vil i så fall ha mindre aerob kapasitet når den kommer i sjø, og være mindre tolerant for stress og lavt oksygennivå.

Materiale og metoder

Settefisken ble produsert i et kommersielt settefiskanlegg. Rogna ble klekt den 09.01.2003 og yngelen behandlet på vanlig måte med kontinuerlig lys og kontinuerlig appetittfôring med automater. Produksjonsvannet ble bufret med sjøvann til 5ppm og oksygenert slik at metningen i avløpet var i området 80-85%. Etter sortering av anleggets yngel i to vektgrupper, nullåringer (0+) og ettåringer (1+), ble fisken plassert i hver sine kar med diameter 8m. Først etter at vinterperioden var over ble fisken flyttet over til forsøkskaret,

2x2m². Fra da av og til forsøksperioden for 0+ gruppene ble avsluttet den 22.12.03 fikk denne fisken kontinuerlig lys.

Den 04.07.2003 ble det tatt ut 40 fisk fra den gruppa som skulle bli til nullåringer . Gjennomsnittsvekta på fisken i denne gruppa var 17,1g (13-29,5g). Den gruppa som skulle bli 1-åringer (1+) ble undersøkt den 23.07. Gjennomsnittsvekta var da 19,2g (9,1-27,2g).

0+ gruppa fikk etter sortering en kunstig vinter med 12 timer lys og 12 timer mørke. Etter 4 uker ble fisken vaksinert med en kommersiell vaksine mot vibriose, kaldtvannsvibriose, furunkulose, vintersår og IPN.

Etter 5 uker med kunstig vinter (kort vinter) ble 425 fisk fra 0+ gruppa overført til et 2x2m² kar hvor fisken ble holdt i kontinuerlig lys (0+5). To uker seinere (lang vinter) ble det tatt ut ytterligere 337 fisk fra den opprinnelige 0+gruppa (0+7). 0+5 gruppa ble merket ved å klippe venstre bukfinne, mens den høgre bukfinnen ble klippet på 0+7 gruppa. Før gruppene ble blandet ble det tatt ut 40 fisk fra hver gruppe for videre undersøkelser. 24 dager seinere begynte en gradvis tilsetning av sjøvann. I løpet av de neste to ukene ble sjøvannstilsetningen gradvis økt opp til 29 ppm. På det tidspunktet ble 40 fisk fra hver gruppe tatt ut og undersøkt (smolt). Prøveuttak og undersøkelser ble gjentatt etter tre måneder.

1+ gruppa hadde kontinuerlig lys fram til september. Fra da av og til smoltifisering og sjøsetting gikk fisken i kar ute på naturlig lys. 1+ ble undersøkt for andre gang den 03.11.2003 og for tredje gang i forbindelse med sjøsetting den 14.04.2004.

Følgende beregninger ble foretatt:

Kondisjonsfaktor: $KF = \text{kroppsvekt (g)} \times 100 / (\text{gaffellengde (cm)})^3$

Relativ hjertevekt: $CSI = \text{vekt av hjerteventrikkelen (g)} \cdot 100 / \text{kroppsvekt(g)}$

Forholdet mellom ventrikkelhøgde og ventrikkelbredde: H/B

I tillegg til undersøkelsene som inngikk i forsøket er det gjennomført flere prøveuttak. Fra 1+ gruppa som ble satt i merd i sjøen den 14.04.04 ble det tatt ut prøver den 01.07.04. Fra

Moelva i Fræna ble det tatt opp parr den 03.11.03. Den 19.05.04 ble det undersøkt hjerter fra utvandrende smolt i Stjørdalselva. Her var det to forskjellige grupper: "Vill smolt" som var klekt i elva og "vill kultivert smolt". Den ville kultiverte smolten var klekt i et lokalt klekkeri, startfôret, merket og satt ut i Dalåa som er ei sideelv til Stjørdalselva, den 01.10.02. Rogn fra vill stamfisk fra Stjørdalselva var lagt inn i lokalt klekkeri og yngelen satt ut første høst etter å ha gått på kontinuerlig lys og oppvarmet vann (ca. 8°C) fra starfôringa begynte. Smolt fra Stjørdalselva vandrer ut som 3-5 åring, smolten fra Dalåa som 2 åring.

Innsamling av prøver

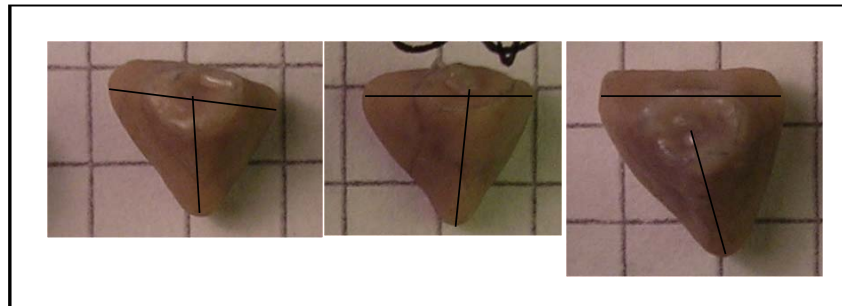
Tabell 1. Tidspunkter for prøveuttak og undersøkelse av 0+; 1+; 0+5, som fikk 5 uker vintersignal og 0+7 som fikk 7 uker vintersignal.

Tid for prøveuttak	Fiskegruppe
4. juli	0+ (Start)
23. juli	1+ (Start)
21. august	0+5, 0+7 (Parr)
29. september	0+5, 0+7 (smolt)
3. november	1+ (Parr)
22. desember	0+5, 0+7 (Smålaks)
14. april	1+ (smolt)

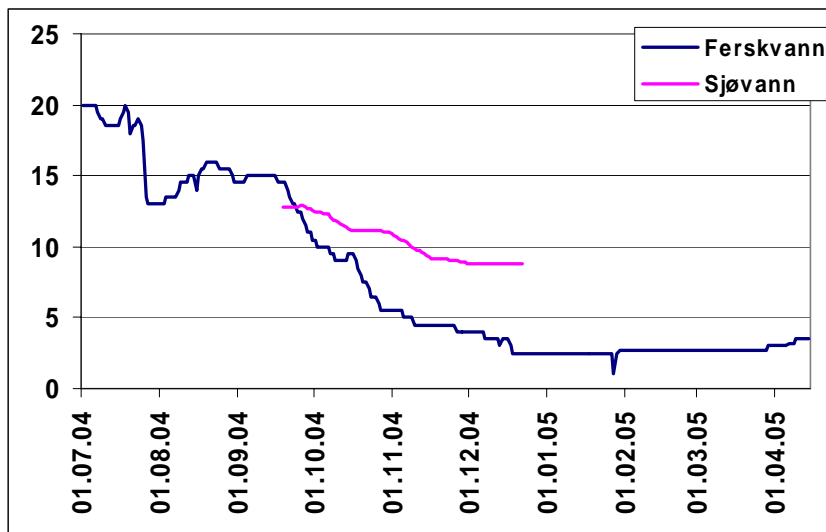
Ved hvert prøveuttak ble det tilfeldig tatt ut ca. 40 individer fra hver gruppe som ble bedøvd og avblødd. Hver fisk ble veid og gaffellengden ble målt. Hjertet ble forsiktig dissekert ut, og hjerteventrikkelen ble veid og fiksert i 10% bufret formalin for seinere å kunne måles. Før veiinga ble forkammer og bulbus fjernet fra resten av hjertet. Rester av blod ble klemt forsiktig ut av ventrikkelen før den ble veid (Sartorius BL 150 S, d=0,001g). Etter fiksering ble hjerteventrikkelen plassert med den bakre siden (den som vender mot septum

transversum) ned og fotografert (Nikon Coolpix 3100). Bildene ble analysert ved hjelp av bildeanalyseprogrammet "ImagePro 6.0" (Media Cybernetics) (figur 1).

Figur 1.
Markeringer som viser måling av høyde/bredde (H/B) av hjerter



Resultater



Figur 2. Temperatur i ferskvann og sjøvann i forsøksperioden

Tabell 2. Tidspunkt for prøveuttak og gjennomsnittresultater av målinger og beregninger for fisk i forsøket. "1+ smålaks" som er 1+ i merd i sjø er tatt med for sammenlignings skyld.

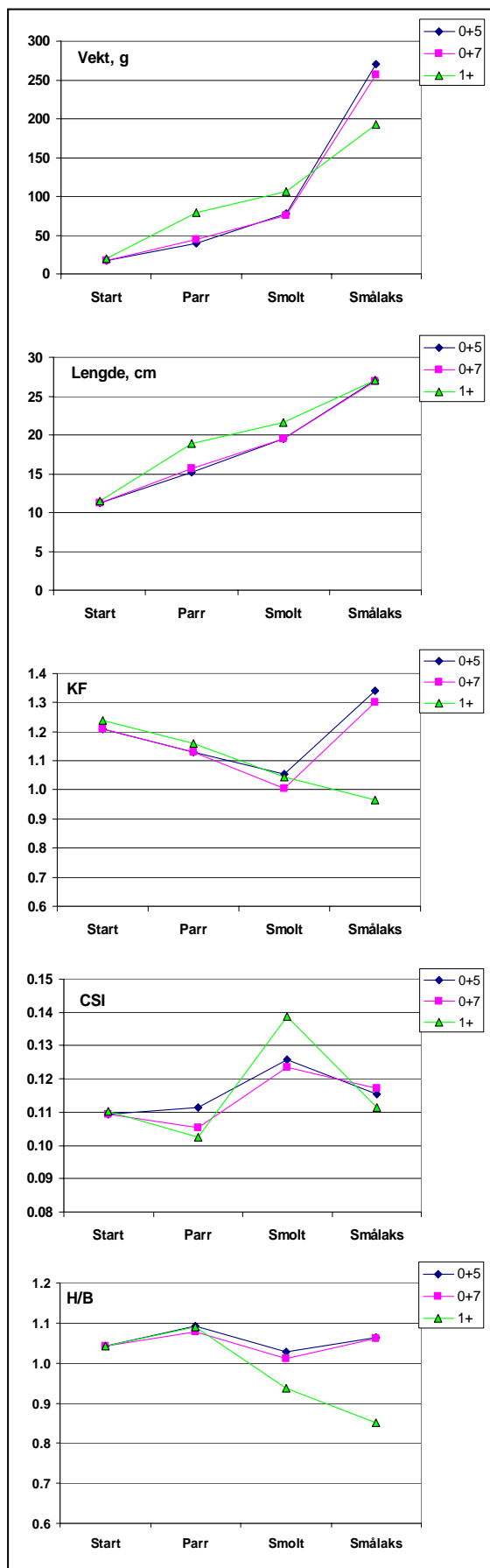
Fisk							Hjerteventrikkel				
Fiske-gruppe		Dato, prøveuttak	Antall fisk	Vekt (g)	Gaffel lengde (cm)	KF	Vekt (g)	CSI	Høgde (mm)	Bredde (mm)	H/B
"0+"	start	04.07.03	40	17	11	1,21	0,019	0,109	3,13	3,30	1,06
"1+"	start	23.07.03	40	19	12	1,24	0,021	0,110	3,08	2,96	1,04
"0+ 5"	parr	21.08.03	39	40	15	1,13	0,044	0,111	4,85	4,45	1,09
"0+ 7"	parr	21.08.03	39	44	16	1,13	0,046	0,105	4,95	4,60	1,08
"0+ 5"	smolt	29.09.03	35	78	20	1,05	0,097	0,126	5,68	5,79	0,98
"0+ 7"	smolt	29.09.03	40	75	20	1,00	0,092	0,123	5,78	5,74	1,01
"1+"	parr	03.11.03	40	79	19	1,20	0,081	0,100	5,73	5,28	1,09
"0+5 "	smålaks	22.12.03	40	270	27	1,34	0,300	0,116	9,55	9,05	1,06
"0+7 "	smålaks	22.12.03	40	257	27	1,30	0,293	0,117	9,17	8,66	1,06
"1+"	smolt	14.04.04	43	107	22	1,04	0,148	0,139	6,60	7,00	0,94
"1+"	smålaks	01.07.04	40	192	27	0,95	0,211	0,111	7,56	9,45	0,85

Ved sammenligning av de to fiskegruppene 0+5 og 0+7 ved merking den 21.08.03 (parr) var både vekt og lengde på 0+5 mindre enn på 0+7 ($p=0,02$), mens CSI for 0+5 var litt høyere enn for 0+7 ($p=0,08$). På dette stadiet var vekt, lengde og KF større for 1+ enn begge gruppene 0+. CSI var lavere for 1+ enn 0+5, mens 0+7 lå imellom. Når det gjelder hjertefasong karakterisert ved høgde/bredde var det ingen forskjell på gruppene. På smoltstadiet var kroppsvekt og CSI høyere for 1+ enn for begge 0+gruppene. Som smålaks var 1+ gruppa, som før var størst, nesten 22% mindre enn 0+ gruppene etter å ha gått 2,5 måneder i merd i sjø. Alle gruppene hadde samme gaffellengde. Både kondisjonsfaktor og H/B var lavere for 1+ enn for begge 0+ gruppene. Det var ingen forskjell i CSI mellom gruppene.

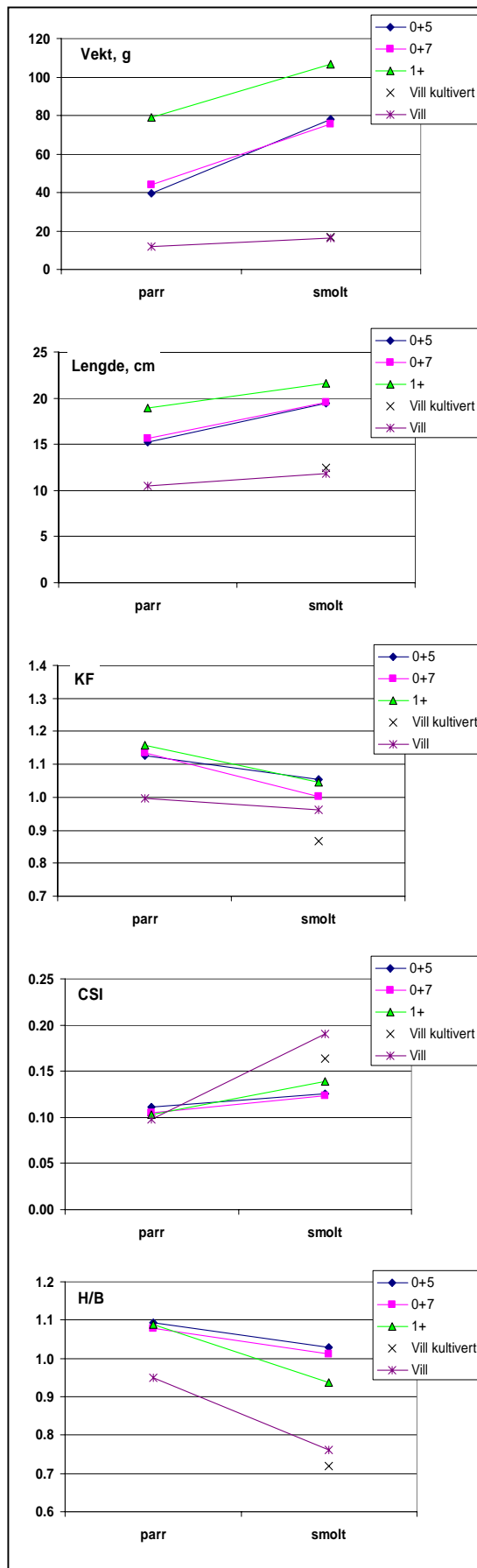
Tabell 3 viser gjennomsnittet av målinger gjennomført på parr fra Moelva i Fræna, vill smolt fra Stjørdalselva og vill kultivert smolt fra Dalåa. Det er laget linjediagram der en sammenligner utviklingen av fisken i de tre forsøksgruppene fram til smålaks (figur 3). For å sammenligne villfisk og oppdrettsfisk har en i figur 4 laget et linjediagram som viser resultater av målinger foretatt på villfiskgrupper sammen med 1+ fra forsøksgruppene.

Tabell 3. Tidspunkt for prøveuttak og gjennomsnittresultater av målinger og beregninger i fiskegrupper som ikke inngikk i forsøket.

Fisk						Hjerteventrikkel				
Gruppe	Dato, prøveuttak	Antall fisk	Vekt (g)	Gaffel lengde (cm)	KF	Vekt (g)	CSI	Høgde (mm)	Bredde (mm)	H/B
Vill parr, Moelva	3.11.03	21	11	12	1,00	0,011	0,098	2,46	2,62	0,95
Vill smolt, Stjørdalselva	19.05.04	40	16	12	0,96	0,031	0,191	3,81	4,40	0,87
Vill, kultivert smolt, Stjørdalselva	19.05.04	40	17	12	0,87	0,027	0,164	3,63	4,33	0,84



Figur 3. Utvikling i vekt, lengde, kondisjonsfaktor (KF), CSI, og hjertefasong H/B i forsøket



Figur 4. Sammenligning av vekt, lengde, kondisjonsfaktor (KF), CSI, og hjertefasong (H/B) i villfiskgrupper med forsøksfisken.

Diskusjon

Etter overgang til kontinuerlig lys og appetittfôring hele døgnet hadde en ventet at 0+5 ville være tyngre enn 0+7. Ved overflytting av 0+5 gruppa til 2x2m² kar ble tettheten lav i dette karet, mens den fisken som skulle utgjøre 0+7 gruppa gikk sammen med annen fisk med "normal" tetthet, og ble ikke tatt ut før to uker seinere. Flytting av 0+5 gruppa til forsøkskaret er en stressfaktor som kan gå ut over tilveksten. I tillegg trives laksen erfaringsmessig dårligere når tettheten blir veldig lav. Dette kan være årsakene til at 0+5 var mindre enn 0+7 i forbindelse med finneklipping og blanding av gruppene (parr).

Resultatene fra sammenligningen mellom 0+ og 1+gruppene må vurderes med forsiktighet, siden ikke bare produksjonsmåte, men også forskjellen i kroppsvekt og alder kan være årsakene til forskjellene vi registrerer i CSI, KF og hjertefasong. Ved produksjon av smolt fra samme klekking blir 0-årssmolten mindre enn 1-årssmolten. I våre uttak har 1+ større kroppsvekt ved prøveuttak på parrstadiet. Derimot har 1+fisken vokst dårligere og har lavere kroppsvekt ved smålaksstadiet.

I forbindelse med smoltifisering skjer det en økning i CSI for alle gruppene. Den signifikant høyere CSI i 1+gruppa på smoltstadiet er likevel verdt å legge merke til, da vi ut ifra den høyere kroppsvekta på dette stadiet kunne forvente en lavere CSI (Poupa et al. 1981) enn for 0+ på samme stadium. Alder i forbindelse med smoltifisering har ikke vært belyst, men det kan ha betydning at 1+ både er eldre og har en høyere døgnggradsum enn 0+ gruppene. 1+ har smoltifisert utendørs bare med naturlig lys, mens 0+ gruppene har hatt en kunstig vinter og en brå overgang fra et 12/12 lysregime og direkte over til kontinuerlig lys. Dette kan ha hatt innvirkning på utviklingen av hjertet.

Mosjon har betydning for relativ hjertevekt (9). Strømhastigheten ble ikke målt i dette forsøket, men begge gruppene har gått i kar med god strøm. En regner derfor med at alle fiskegruppene har hatt omtrent like mye mosjon fram til smoltifisering.

For hjertefasong var det ingen forskjell mellom de to 0+ gruppene og 1+ fram til parrstadiet. Som smolt hadde 1+ det laveste forholdet og dermed et rundere hjerte enn 0+ smolt. Hjerterventrikkelen hos laks er bygd opp av to lag, spongiosa innerst og compacta ytterst. Fram til smoltifisering er det sparsomt med kompakt vev, bare opp mot 5% av hjertekammervekta (8). I sjøen vokser de to muskellagene i hjertet parallelt. Om hjertefasongen kan påvirkes av at kompaktlaget eventuelt har vokst mer i 1+ enn 0+ ble ikke undersøkt.

1+ hadde lavere kondisjonsfaktor og ikke så god tilvekst fra smoltifisering og til avslutningen av forsøket som 0+ gruppene. Flytting fra kar til merd i sjø ga 1+ et større miljøskifte enn 0+ som ble holdt i samme kar forsøksperioden ut bare med overgang til sjøvann. Etter hvert som fisken vokste ble det nødvendig å sette på mer vann i forsøkskaret og dette ga sterk strøm mot slutten av forsøket. Høgere temperatur, færre fisk og mer optimal føring etter smoltifisering er alle faktorer som har bidratt til best tilvekst i 0+ gruppene. Alle tre gruppene hadde en nedgang i CSI i perioden etter smoltifisering. Strømforholda i karet som 0+ gikk i etter smoltifisering, kan være en årsak til at denne nedgangen var mindre i 0+ gruppene enn for 1+ .

0+ og 1+ hadde forskjellig hjertefasong, 1+ hadde det rundeste hjertet. Ikke for noen parameter kunne vi se noen forskjell på 0+5 og 0+7 ved slutten av forsøket.

Sammenlignet med oppdrettsgruppene hadde den ville smolten ved utvandring fra Stjørdalselva lavest kondisjonsfaktor og høgest CSI. CSI var signifikant høgere for begge gruppene vill smolt sammenlignet med oppdrettsgruppene. Begge gruppene av villfisk hadde signifikant lavere KF enn oppdrettsgruppene. Når det gjaldt hjertefasong var det den ville smolten som sammenlignet med oppdrettet smolt hadde de rundeste hjertene. Dette er det omvendte av hva en har funnet på stor fisk. Der var det oppdrettsfisken som hadde de rundeste hjertene (2). For å finne ut hvordan hjertet utvikler seg, må en undersøke

hjerterfasongen på grupper både av vill og oppdrettet laks med økende vekt og sammenlignbare resultatene. En må også finne bedre metoder for å karakterisere hjerterfasongen. Villfisk-hjertene som ble undersøkt virket mer symmetriske enn oppdrettshjertene i denne undersøkelsen. Dette er vanskelig å få fram slik som undersøkelsen av hjertene ble gjennomført. Fiksering av hjertene i formalin påvirker også hjerterfasongen. Ved undersøkelse av 25 hjerter fra slaktefisk før og etter fiksering fant en at H/B var høyere etter fiksering (egne studier). Hvordan effekten av fiksering er på de små hjertene er ikke undersøkt. Opplysninger om relativ hjertevekt og hjerterfasong bør innhentes ved forskjellige forsøk som gjøres, både fôringsforsøk og forsøk med ulike miljøbetingelser. Bedre metoder for å karakterisere hjerterfasong koplet sammen med studier av hjertefunksjon og helse vil gjøre det mulig å finne den optimale formen og størrelsen på hjertet som gir oss en oppdrettsfisk som er så robust som vi trenger den.

Om en på det tidspunktet forsøket ble avsluttet ikke kunne finne forskjeller i utvikling mellom 0+5 og 0+7 fisk er det viktig å legge merke til at utviklingen av ettåringen er den som mest ligner utviklingen av den ville fisken fram til smoltifisering. De relativt større avvikene hos nullåringer fra "normalen" bør det legges vekt på i videre hjertearbeid.

Takksigelser

En stor takk til Nils Aakvik og Hans Olav Aakvik ved Aakvik Settefisk som har engasjert seg i problemstillingen og stilt fisk, utstyr og mannskap til disposisjon. Åse Helen Garseth deltok i planlegginga og oppstarten av forsøket. Gjermund Gunnes, Norges Veterinærhøgskole og Åsa Espmark ved Akvaforsk ga opplæring i bruk av bildebehandlingsprogrammet. Takk også til FHF, Fiskeri og havbruksnæringens forskningsfond som har bidratt til å finansiere forsøkene.

Referanser

1. Brocklebank J, Raverty S (2002) Sudden mortality caused by cardiac deformities following seining of preharvest farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) and by cardiomyopathy of postintraperitoneally vaccinated Atlantic salmon parr in British Columbia. Can vet J 43: 129-130.
2. Trygve T. Poppe1, Renate Johansen, Gjermund Gunnes, Brit Tørud (2002) Heart morphology in wild and farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Dis Aquat Org 50:153-155.
3. Grete Bæverfjord (2003) Deformiteter, foredrag under kurset "Fiskehelse og velferd. Effekter av lys, temperatur og for" arrangert av Akvaveterinærenes forening.

4. G.M McEntee, R.M. Mc Devitt (2002) Sustainable broiler breeding: achieving the balance between support and demand tissues. 7th world congress on genetics applied to livestock production, august 19-23, 2002. Dept. of agriculture and forestry, Univ. of Aberdeen.
5. F.G. Silversides et al. (1997) The effects of strain of broiler on physiological parameters associated with the ascites syndrome. *Poultry science* 76: 663-667.
6. J.c. McKay, N.f. Barton, A.N.M. Koerhuis and J. McAdam (August 19-23, 2002 Montpellier France) Ross Breeders limited, Newbridge Midlothian EH28 8sz, UK. The challenge of genetic change in the broiler chicken.
7. Sigholt T. (1997) Control of parr-smolt transformation and seawater tolerance in farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*). Effects of photoperiod, temperature, gradual seawater acclimation, NaCl and betaine in the diet. Dr. philos thesis. Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet (NTNU).
8. Sigholt, T., Järvi, T. and Lofthus, R. (1989) The effect of constant 12-hour light and simulated natural light on growth, cardiac-somatic index and smolting in the Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 82: 127-136.
9. Poupa O, Lindstrøm L (1983) Comparativ and scaling Aspects of Heart and Body Weights with reference to Blood supply of Cardiac Fibers. *Comp. Biochem. Physiol.* Vol 76A, No. 3, pp. 413-421