

9Fj

Fiskeridirektoratet
Biblioteket

Fiskeridirektoratet
Biblioteket

DAGSONELESING SOM METODE

I ALDERSSTUDIER PÅ FISK

MED EKSEMPLER PÅ ANVENDELSE

PÅ TROPISKE OG BOREALE ARTER

Hovedoppgave i fiskeribiologi

av

Harald Gjøsæter

Institutt for Fiskeribiologi

Universitetet i Bergen

Høsten 1981

Handwritten mark or signature in the top right corner.

Small, faint text or mark located near the bottom center of the page.

FORORD

Fiskeridirektoratet

Biblioteket

Denne hovedfagsoppgaven omhandler fenomenet primære vekstsoner i otolitter hos fisk.

I kapittel II er beskrevet endel generelle metoder som er brukt til preparering av otolittene i den hensikt å telle de primære vekstsonene.

Kapittel III beskriver forsøk på å påvise / avsanne at disse sonene har en daglig periodisitet hos larver av torsk (Gadus morhua) og sild (Clupea harengus). Det er her brukt materiale fra bassengforsøkene med torsk og sild ved Statens Biologiske Stasjon Flødevigen, og torskelarver fra pollprosjektet i Hyltrollen i Austevoll.

Et materiale på torskelarver fra Lofoten ble innsamlet av Snorre Tilseth ved Fiskeridirektoratets Havforskningsinstitutt under et tokt med F/F "Johan Rud" i mai 1980. Resultatene av opparbeidelsen av dette materialet, som foregikk i samarbeid med S. Tilseth, ligger til grunn for kap. IV. Dette kapitlet beskriver dannelsen av primære vekstsoner i otolittene til plommesekklarver av torsk som vokser opp i et miljø med sterkt utvidet lysperiode og lysintensiteter som hele døgnet ligger over terskelen for deres visuelle fødeopptak.

Kapittel V og VI påviser primære vekstsoner i fiskearter fra et tropisk område, og gir eksempler på bruk av de primære vekstsonene til aldersbestemmelse under forutsetning av at de er daglige. Anvendelsen er eksemplifisert på studier av vekst og dødelighet. Antagelsen om en daglig periode på de primære vekstsonene blir så diskutert i lys av sammenligninger av disse vekstundersøkelsene med det en fra før vet om vekst og livshistorie for disse artene. Materialet består her av ti arter hvorav seks er myctophidaer. Dette materialet er innsamlet under et tokt med R/V "Dr. Fridtjof Nansen" til det nordvestlige Arabiske Hav i juli og august 1979. En enkelt prøve er dessuten innsamlet på R/V "Lemuru" i Omangulfen og innhentet via FAO.

Den altoverveiende del av det praktiske arbeidet er utført ved Institutt for Fiskeribiologi. Scanning elektronmikroskopi er utført ved Elektronmikroskopisk Felleslaboratorium ved Universitetet i Bergen.

INNHALDSFORTEGNELSE

		side
I	INNLEDNING OG GENERELL OMTALE AV OTOLITTENE OG DERES VEKST	8
1	INNLEDNING	8
2	OM OTOLITTENE OG DERES VEKST	10
II	GENERELL OVERSIKT OVER MATERIALET SOM INNGÅR I UNDERSØKELSEN OG OVER METODENE SOM ER BRUKT	16
1	MATERIALE.	16
2	METODER.	17
2.1	Opparbeidelse av materialet.	17
2.2	Tilbakeberegning av fiskelengder	21
2.3	Statistikk	25
III	UNDERSØKELSE AV HVORVIDT DE PRIMÆRE VEKSTSONENE I OTOLITTENE ER DAGLIGE PÅ DET JUVENILE STADIUM AV TO NORSKE ARTER.	27
1	INNLEDNING	27
2	METODER.	28
3	TORSK - GADUS MORHUA	29
3.1	Materiale.	29
3.2	Resultater	31
3.3	Diskusjon - konklusjon	32
4	SILD - CLUPEA HARENGUS	38
4.1	Materiale.	38
4.2	Resultater	38
4.3	Diskusjon - konklusjon	45
IV	PRIMÆRE VEKSTSONER I OTOLITTENE PÅ TORSKE-LARVER FRA DEN NORSK-ARKTISKE BESTANDEN.	51
1	INNLEDNING	51
2	MATERIALE OG METODER	52
3	RESULTATER	52
4	DISKUSJON.	57

		side
V	TROPISKE MYCTOPHIDAER.	60
1	INNLEDNING OG GENERELL OMTALE AV OPP- ARBEIDELSESMETODER FOR OG UTSEENDE AV MYCTOPHIDAEOTOLITTER	60
1.1	Innledning	60
1.2	Metoder.	62
1.3	Om myctophidaenes otolitter generelt	64
2	BENTHOSEMA PTEROTUM.	68
2.1	Innledning	68
2.2	Materiale.	68
2.3	Resultater	70
2.3.1	Otolittenes utseende og lesbarhet.	71
2.3.2	Fiskens lengdevekst basert på alder/lengde- data fra prøvetaking av populasjonen	74
2.3.3	Lengdevekst basert på tilbakeberegning	78
2.3.4	Dødelighet	83
2.4	Diskusjon.	85
3	BENTHOSEMA FIBULATUM	95
3.1	Innledning	95
3.2	Materiale.	95
3.3	Resultater	97
3.3.1	Otolittenes utseende og lesbarhet.	97
3.3.2	Lengdevekst basert på alder/lengde-data fra populasjonen	99
3.3.3	Lengdevekst basert på tilbakeberegning	100
3.3.4	Dødelighet	103
3.4	Diskusjon.	103
4	ANDRE TROPISKE MYCTOPHIDAER.	110
4.1	Innledning	110
4.2	Utbredelse og mengder, økologi og biologi.	111
4.2.1	<u>Symbolophorus evermanni</u>	111

	side
4.2.2	<u>Diaphus diademophilus</u> 112
4.2.3	<u>Lampanyctus</u> sp.. 112
4.2.4	<u>Myctophum spinosum</u> 112
4.3	Materiale og metoder 113
4.4	Resultater 114
4.4.1	Otolittenes utseende og lesbarhet. 114
4.4.1.1	<u>Symbolophorus evermanni</u> 114
4.4.1.2	<u>Diaphus diademophilus</u> 116
4.4.1.3	<u>Lampanyctus</u> sp.. 117
4.4.1.4	<u>Myctophum spinosum</u> 118
4.4.2	Vekst. 118
4.4.2.1	<u>Symbolophorus evermanni</u> 118
4.4.2.2	<u>Diaphus diademophilus</u> 119
4.4.2.3	<u>Lampanyctus</u> sp.. 120
4.4.2.4	<u>Myctophum spinosum</u> 121
4.5	Diskusjon. 122
4.5.1	Otolittenes utseende og lesbarhet. 122
4.5.2	Vekst. 123
4.6	Konklusjon 126
5	SAMMENLIGNING AV VEKST OG LIVSHISTORIE FOR DE UNDERSØKTE MYCTOPHIDAENE. 126
5.1	Otolittkjernens økologiske betydning 126
5.2	Vekst. 128
VI	ANDRE TROPISKE ARTER 131
1	INNLEDNING 131
2	STOLEPHORUS SP.. 132
2.1	Innledning 132
2.2	Materiale og metoder 132
2.3	Resultater 133
2.3.1	Otolittenes lesbarhet. 133
2.3.2	Vekst. 133
2.4	Diskusjon. 134

		side
3	SARDINELLA LONGICEPS	137
3.1	Innledning	137
3.2	Materiale og metoder	137
3.3	Resultater	137
3.3.1	Otolittenes utseende og lesbarhet.	137
3.3.2	Vekst.	139
3.4	Diskusjon.	140
4	NEMIPTERUS JAPONICUS	143
4.1	Innledning	143
4.2	Materiale og metoder	144
4.3	Resultater	145
4.3.1	Otolittenes utseende og lesbarhet.	145
4.3.2	Vekst.	147
4.4	Diskusjon.	148
5	EPINNULA SP.	150
5.1	Innledning	150
5.2	Materiale og metoder	150
5.3	Resultater	151
5.4	Diskusjon.	152
VII	SAMMENDRAG	153
1	METODER.	153
2	RESULTATER	153
VIII	TAKK	155
IX	LITTERATURLISTE.	156
	APPENDIX TABELL I - V.	166

I INNLEDNING OG GENERELL OMTALE AV OTOLITTENE OG DERES VEKST

1. INNLEDNING

Innenfor undersøkelsen av fiskerienes naturgrunnlag har studier av fiskebestandenes dynamikk, og særlig hvordan beskatningen innvirker på den en sentral plass. Innenfor populasjonsdynamikken er det først og fremst parametrene vekst og dødelighet som er sentrale. For å kunne estimere disse parametrene er en avhengig av metoder til å bestemme alderen på fiskene en fanger ved prøvetaking av bestanden.

Den første aldersbestemmelse av "vill" fisk ble foretatt av den svenske presten Hederstrøm for ca 220 år siden. (Ricker 1977). Han talte ringer i ryggvirvlene og allokerte en ring til hvert år av fiskens liv. Det er siden funnet at også andre ben, foruten skjell og otolitter også inneholder årringer. Aldersbestemmelse ved hjelp av skjell eller otolitter (avhengig av hvilken art) inngår da også som standardmetoder i vekst-studier av fisk i de tempererte områder av verden.

I en del tilfeller er disse metodene utilstrekkelige. Det gjelder for det første i subtropiske og tropiske strøk. Forandringene i miljøfaktorene fra sesong til sesong, som antas å være opphavet til årringene hos fisk som lever på høyere breddegrader, mangler enten helt eller de er så små at noen årringer ikke blir nedlagt.

Når det gjelder studier av fisken i dens første leveår er selvfølgelig heller ikke metoden med å lese årringer til noen særlig hjelp.

I 1971 ble det publisert et arbeid (Pannella 1971) som indikerte at det finnes vekstsoner i fiskeotolitter fra

temperert farvann som representerer den daglige veksten av otolitten. Disse sonene, som for å kunne sees krever en viss preparering av otolittene og bruk av mikroskop, kan så igjen gruppere seg og presentere perioder på månefaser og årstider. Tre år etter publiserte han et nytt arbeid der han viste at primære vekstsoner var tilstede også i 25 tropiske foruten ytterligere 4 tempererte arter. (Pannella 1974). Etter dette har en hel del forskere fra ulike institutter arbeidet med fenomenet dagsoner i fiskeotolitter, og en del arbeider er publisert om emnet.

Det viktigste i denne første fasen har vært - og er - å verifisere at de primære vekstsonene har en daglig periode. Dette er vist for en del arter, men noen arter har også vist seg å mangle en slik periodisitet, enten totalt eller i perioder av livet.

For å undersøke hvorvidt sonene er daglige har en benyttet flere metoder; å sammenligne med andre metoder for aldersbestemmelse, gjøre statistiske undersøkelser på en gruppe fisk fanget og holdt i fangenskap over en tid, og å undersøke fisk med kjent alder. Denne siste metoden er den eneste der en nærmest eksakt alder er gitt for hvert individ, og er derfor den beste metode for å undersøke periodisiteten av primære vekstsoner i otolittene. For tropiske fiskearter er den første av de nevnte metodene vanskelig da ingen helt pålitelige metoder for aldersbestemmelse foreligger.

Innen larveforskningen kan en på flere felter gjøre bruk av fenomenet daglige vekstsoner. Opplysningene en otolitt kan gi kan deles i to kategorier; antallet soner, og hver enkelt sones tykkelse, eventuelle subdaglige strukturer, o.l.

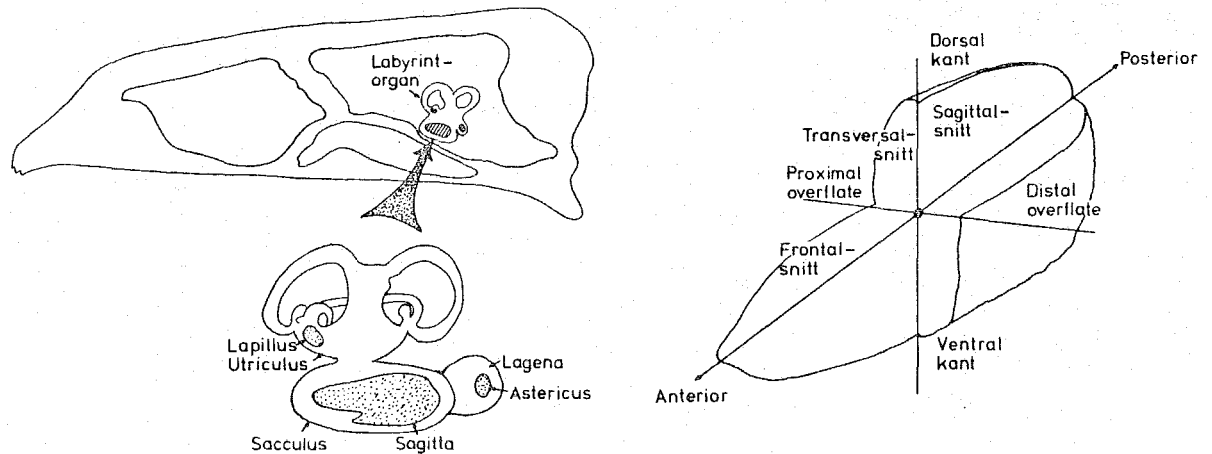
Antall soner gir informasjon om fiskens eksakte alder, og innen larveforskningen kan dette for eksempel brukes til å lokalisere gytefeltet for en strømtransportert larve og dermed også være en hjelp til å skille populasjoner. En kan beregne individuelle og gjennomsnittlige vekstrater og

undersøke vekst og dødelighet som funksjon av når fisken ble født innenfor klekkesesongen, dersom dennes varighet er kjent. Bredden av vekstsonene gir informasjon om den individuelle veksten fra dag til dag. Det synes også som det er mulig å gi eksakt tidsangivelse for viktige forandringer i fiskens livshistorie, da slike forandringer ofte setter spor etter seg i otolittens vekstmønster. Slike forandringer kan være metamorfose, skifte av temperaturregime, diett o.l. Som en oppsummering kan en si at metoden kan gi en bedre innsikt i larvenes biologi og økologi enn det en til nå har kunnet få.

Hensikten med denne hovedoppgaven er todelt. For det første å undersøke hvorvidt de primære vekstsonene i otolittene er daglige på det juvenile stadium hos to arter fra norsk område; torsk (Gadus morhua) og sild (Clupea harengus). Dernest å gjøre foreløbige undersøkelser m.h.t. vekst og dødelighet for endel tropiske arter, hovedsaklig mesopelagiske fisker fra fam. Myctophidae, under forutsetningen av at de primære vekstsonene i otolittene er daglige. Foruten denne hovedmålsettingen står også utviklingen av metoder til preparering, lesing og måling av otolittene sentralt i oppgaven, - med det mål å finne metoder som tilfredsstillende visse krav til hurtighet og nøyaktighet tilpasset hver enkelt art.

2. OM OTOLITTENE OG DERES VEKST.

Otolittene hos teleoste fisk er en del av labyrintsystemet. Et par labyrinter ligger i hullrom i kraniet på undersiden av hjernen, (Fig. 2.1). I hver labyrint finnes tre hulrom med en otolitt i hvert. Det største otolittparet Sagitta ligger i Sacculus, Lapillus ligger i Utriculus og Astericus i Lagena. Otolittkamrene er fylt med endolymfe. Det er kjent at både formen og størrelsen relativt til fisken av otolittene er spesifikk for hver art. Hva som bestemmer denne spesielle utformingen av otolittene er derimot ukjent.



Figur 2.1. A. Det venstre labyrinthorganets plassering i kraniet og et vertikalsnittet labyrinthorgan som viser de tre otolittenes plassering. B. Skjematisk bilde av en otolitt, hvor de ulike snittflatene og andre termer som forekommer i teksten er vist.

Mange forfattere har undersøkt hvordan otolittene dannes og vokser, f.eks. Blacker (1974), Degens, Deuser & Haedrich (1969), Mugiya (1964, 1965, 1966a og 1966b), Panella (1971 og 1974), Radtke (pers. komm.) og Radtke and Waiwood (1980).

Radtke fant at otolittene dannes tidlig på embryonalstadiet, og er det første ossifiserte vevet som dannes hos Fundulus heteroclitus. Hos Gadus morhua fant han at sagitta og lapillus ble dannet embryonalt mens astericus ble dannet 1-2 dager etter klekking. Jeg har selv observert tre par otolitter hos loddeembryo 1-2 dager før klekking.

Ved klekking er otolittene vanligvis diskosformet. De bevarer også denne formen utover i larvestadiet, men får etterhvert den karakteristiske formen hvert otolittpar har i hver art, oftest noe avlange med et eller flere rostrae. Den

embryonale otolitten danner en kjerne som otolitten siden vokser ut fra, idet det legges på materiale i konsentriske skall.

Kjemisk sammensetning.

Otolitter er sammensatt av en organisk og en uorganisk komponent. Den uorganiske er kalsiumkarbonat i aragonittform. Krystallene bygges opp via $\text{Ca}^{++}\text{-O}_9$ -polyedre. Den organiske delen består av et fibrøst protein med molekylvekt et sted rundt eller over 150 000. Det er karakterisert ved et høyt innhold av sure aminosyrer, og lavt innhold av aromatiske og basiske aminosyrer. Degens et al (1969), som beskrev proteinet foreslår å kalle det otolin. Hverken den uorganiske eller den organiske komponenten viser fyllogenetiske eller miljømessige variasjoner. Det relative vektinnholdet av de to komponentene varierer fra fisk til fisk, men også fra sesong til sesong. Degens et al (1969) fant et innhold av otolin på fra .2 til 10%. De tok imidlertid ikke hensyn til sesongvariasjonen innen hver enkelt art. Mugiya (1965) fant at proteininnholdet varierte fra .15 - .18% i den hyaline sonen og mellom .22 og .26% i den opake i de fiskene han undersøkte. Han konkluderte med at mengden av protein som blir lagt ned i otolitten er en viktig faktor som avgjør forskjellen mellom de to sonetyperne.

Otolittenes vekst.

Veksten foregår ved at det legges ned en matrix av otolin utenpå otolitten. I denne matrixen blir det så mineralisert aragonitt, ved at karbonatkalsium forbinder seg med oksygen på overflaten av det foldete proteinet. Aragonittkrystallene er stavformete og vokser radiallyt ut fra kjernen i otolitten, og står altså normalt på dennes overflate. Veksten er ikke jevn, idet det legges konsentriske skall utenpå otolitten, bestående av en optisk transparent del og en optisk opak del. Det er disse skallene som ses som primære vekstsoner i

et snitt gjennom en otolitt. Den opake delen av et skall inneholder relativt mere otolin enn den transparente delen. Aragonittkrystallene vokser uavbrutt gjennom disse skallene, ved at det legges på nytt kalsiumkarbonat på enden av krystallene for hvert vekstskall. Det finnes flere beskrivelser av hvordan de optisk opake skallene er oppbygget. Panella (1974) mener at de organiske fibre, som ellers ligger parallelt med aragonittkrystallene her ligger normalt på disse. Degens et al. (1969) mener at de organiske fibre her "klumper seg sammen til knuter". Begge disse beskrivelsene kan stemme med Radtkes (pers. medd.) uttalelse om at proteininnholdet er høyere her.

Foruten den primære skallstrukturen med vekselvis optisk opake og optisk transparente skall, er flere sekundære periodisiteter beskrevet. Mest kjent er selvsagt årringene som alt lenge har vært kjent og brukt til aldersbestemmelse. Mikroskopisk viser årringene seg å bestå av en sone der de primære vekstsonene er tykke (opak sone) og en der de er tynne eller de kan være umulige å observere (hyalin eller transparent sone). Også andre sekundære soner er funnet, bl.a. beskriver Pannella (1974) følgende: Grupper av 7-8 primære soner med tettpakkede organiske fibre alternerer med like mange soner med løst pakkede fibre. Disse gruppene kan igjen gruppere seg som to med tynne og to med tykkere primære soner som tilsammen danner et mønster med ca 30 primære soner, som i tempererte farvann gjentar seg selv 12 ganger i hver årring. Det er ellers kjent at det danner seg soner som er forbundet med gyting hos en del arter. Disse sonene er hyaline og skiller seg ikke mye fra en vinterring.

Fiskens alder ved nedleggelsen av første primære vekstsoner varierer fra art til art. Nedleggelsen av første sone har vært forbundet med begivenheter som klekking, tiden for absorbert plommesekk (EYS), og tiden for første fødeinntak. Brothers et al. (1976) fant at Engraulis mordax la ned første sone dagen etter EYS, mens Leurestes tenuis begynte å

legge ned soner ved klekking. Taubert & Coble (1977) fant at hos munnrugende fisk ble første sone dannet i otolittene ved det tidspunktet larvene forlot morens munn permanent. Rosenberg and Lough (1977) fant at Clupea harengus la ned første sone omtrent ved EYS. Gadus morhua starter i følge Radtke og Waiwood (1980) nedleggelsen av soner en dag etter klekking. De mener også at hos fisker med lang inkubasjonstid kan det formes soner i otolittene allerede 3-4 dager før klekking. Dette viser at for helt eksakt å kunne fastslå alder ved nedleggelsen av første sone må hver enkelt art undersøkes.

Hva som styrer nedleggelsen av de primære vekstsonene er uvisst. Følgende faktorer er tolket som essensielle:

- 1) Lys/mørke syklus på ca 24 timer (Taubert & Coble 1977, Radtke pers. medd.)
- 2) Temperaturforskjeller dag/natt (Brothers 1979)
- 3) Tilstrekkelig fødeopptak (Mendiola and Gómez 1979)
- 4) Tilstrekkelig Ca i vannet (Rosenberg and Lough 1977).

Faktor tre og fire er funnet p.g.a. feilslåtte laboratorieeksperimenter og representerer snarere nødvendige enn tilstrekkelige faktorer for å få sonedannelse. Resultatene av Brothers og Taubert & Cobles undersøkelser er tilsynelatende motstridende, idet sistnevnte finner at temperature-svingninger ikke har betydning for dannelsen av daglige soner, men at en lys/mørke syklus på ca 24 timer er nødvendig. Brothers finner derimot at temperaturforskjellene er det viktigste, idet slike kan indusere seks eller flere soner i otolittene pr. dag. Han mener at føde og lys spiller en underordnet rolle i sonedannelsen. Taubert & Coble arbeidet med ciclidaer, Brothers oppgir ikke hvilke arter hans konklusjoner vedrører. Ulikhetene kan altså skyldes at ulike arter har ulike utløsende mekanismer for nedleggelsen av soner i otolittene. Taubert & Cobles undersøkelser tyder på at vi har med en biologisk klokke å gjøre, som har en grunnrytme på ca et døgn, men som må trigges av ytre stimuli med

noenlunde lik frekvens for at tydelige soner kan dannes. Av disse stimuli er altså lys det viktigste. Brothers' resultater kan også tyde på at en biologisk klokke koblet med ytre stimuli styrer nedleggelsen av dagsonene, men her er altså temperatur den viktigste ytre faktoren. Begge viser imidlertid at det kan dannes subdaglige soner ved å utsette fiskene for h.h.v. føde hver tredje time ved konstant lys og temperatur eller temperatur-fluktuasjoner av størrelsesorden 1.5°C opptil 6 ganger i døgnet under naturlige lys og fødeforhold. Brothers viser også i sin undersøkelse at den mest proteinrike delen av en dagsone dannes om natten når vanntemperaturen synker.

Det er likevel klart at disse teoriene ikke gir en fullgod forklaring på hvilken mekanisme som bevirker en daglig sonedannelse i otolitten hos alle fisk. Brothers et al. (1976) har funnet primære vekstsoner i Coryphaenoides acrolepis, og Rannou et Thiriou - Queirioux (1975) i Coryphaenoides guentheri, som er macrourider som lever på store dyp. Disse sonene var av samme utforming som de de fant i otolittene fra arter fra andre habitater. Fisk som lever på så store dyp kan vanskelig motta ytre sykliske stimuli av noen art, og det synes nødvendig å forklare eventuelle daglige soner som et produkt av en endogen rytme.

Differansen for de forskjellige
med plerret. For noen soner vil
mer om dette med samme
0

II GENERELL OVERSIKT OVER MATERIALET SOM INNGÅR I UNDER- SØKELSEN OG OVER METODENE SOM ER BRUKT.

1. MATERIALE

Materialet brukt i denne undersøkelsen fordeler seg på adskillige arter men kan deles i to grupper; fisk fra et tropisk område og fisk fra et borealt område.

De tropiske artene er samlet inn på et tokt med R/V "Dr. Fridtjof Nansen" til det Arabiske Hav i juli og august 1979. Det dreier seg hovedsakelig om myctophidaer, men det ble også samlet inn noen få andre arter. Av pelagiske arter kan nevnes Sardinella longiceps - Indian oil sardinella - fam. Clupeidae, Stolephorus sp - Anchovy - fam. Engraulidae og en dyppelagisk art; Epinnula sp., fam. Gemphylidae. En demersal art ble også samlet inn, Nemipterus japonicus - threadfin bream - fam. Nemipteridae.

Når det gjelder myctophidaene er undersøkelsen konsentrert om to arter; Benthosema pterotum og B. fibulatum, som synes være de to mest dominerende artene i området. Av andre arter er samlet representanter for slektene Diaphus, Symbolophorus, Lampanyctus og Myctophum.

De boreale artene, Clupea harengus - sild - fam. Clupeidae og Gadus morhua - torsk - fam. Gadidae er delvis samlet i felt, delvis fra oppdrettsforsøk i bassenget ved Statens biologiske Stasjon Flødevigen og fra Hyltrollen i Austevoll. Sildematerialet stammer fra forsøkene i Flødevigen i 1977-79. Oppdrettsmaterialet på torsk fra Flødevigen er fra 1977 og fra Hyltrollen i 1980. Disse prøvene er stilt til disposisjon av Victor Øiestad og Per Gunnar Kvenseth ved Institutt for Fiskeribiologi. På torsk er også benyttet et feltmateriale fra Lofoten fra 1980. Dette materialet inngår i et samarbeid mellom Snorre Tilseth ved Havforskningsinstituttet og undertegnede.

Noe
gjort
fra
Svein

2. METODER

2.1 Opparbeidelse av materialet

Det følgende er en generell beskrivelse av metodene for opparbeidelsen av materialet. Da metoden avhenger noe av hvilken art det gjelder, vil en mer spesiell metodebeskrivelse inngå under omtalen av hver art/gruppe.

På toktet i det Arabiske Hav 1979 ble en av to prosedyrer fulgt. Enten ble prøven umiddelbart etter fangst konservert på ca 80% alkohol, merket med fiskestasjonens nr., lokalitet og art, eller fiskene i prøven ble målt og kjønnsbestemt, og otolittene ble plukket ut og lagt i adskilte lommer i plastmapper laget spesielt for dette formålet. Både tørr lagring og lagring på 80% alkohol ble forsøkt.

Materialet fra Flødevigen ble konservert på ca 70% alkohol. Etter at det våren 1980 ble klart at alkoholkonsentrasjoner under ca 95% kunne skade otolittene, ble materialet samlet i Lofoten 1980 konservert på alkohol med høyere konsentrasjon enn 95%.

Opparbeidelsen av materialet foregikk ved Institutt for Fiskeribiologi høsten 1979 og våren 1980.

Av de tre otolittparene sagitta, lapillus og astericus ble vanligvis bare sagitta brukt. Noen eksemplarer av de andre ble også plukket ut for sammenligning. Et unntak er larvematerialet på torsk og sild, der som oftest to, av og til alle tre parene ble lest. Metodene for utplukking av larveotolitter skiller seg nokså mye fra metodene brukt på større fisk.

I det følgende er skissert metodene brukt på larver av torsk og sild, med standard lengder ned til ca 3 mm.

Under en lupe med forstørrelse 50X kan de tre otolittparene

ses på den noe gjennomsiktige larven uten dissekering, best ved gjennomfallende lys. For å komme inn til otolittene har flere ulike metoder vært benyttet, og funnet omtrent like gode.

Larven kan legges på ryggen, hodet kan eventuelt kappes av, og den holdes slik med en urmakerpinsett. Ved å fjerne underkjeven og gjellene kan otolittene nå ses gjennom munnloftet. Larven snus så, og de ulike delene av hodet fjernes med en insektnål, til bare en hinne med otolittene ligger igjen. Ved at otolittene forblir festet til denne hinnen, holdes de sammen på preparatet og er lettere å finne igjen under mikroskoperingen. Disseksjonen må foregå på et objektglass, da otolittene er for små til å flytte på.

En metode brukt av R. Radtke (pers. medd.) går ut på å legge larven med buken ned. Det tas så et anteroposterialt vertikalsnitt gjennom hodet. Ved å brette tilside de to hjernehalvdelenes ses labyrinten, som så dissekeres fram hel.

For større fisker ble otolittene plukket ut under binokular lupe 6-50X forstørrelse, og deretter renses for vevsrester i vann eller alkohol. Den videre behandling av otolittene var avhengig både av deres størrelse og deres videre bruk; lysmikroskopi, acetatavtrykk eller scanning elektronmikroskopi.

Lysmikroskopi

Otolitter med største radius mindre enn ca .5 mm ble vanligvis lest uten noen form for bearbeiding på forhånd. Som oppklaringsmedium ble forsøkt canadabalsam (kombinert oppklaring og innleiring), kreosot, immersjonsolje og vann. Canadabalsam ble snart valgt til standardbruk, p.g.a. at den gav tilstrekkelig oppklaring, lite ubehag i form av lukt, og varige preparater.

Otolitter med største radius mellom .5 og 1 mm ble slipt enten bare på den distale eller den proksimale overflaten, oftest slik at de to otolittene i et par ble slipt på hver sin side. Etter rensing ble disse otolittene limt fast til et objektglass i en dråpe lynlim med den siden som skulle slipes opp.

De fikk tørke i minst 15 min. og ble deretter slipt v.h.a. slipeutstyr av forskjellige slag. Mest brukt var slipeskiver av ulik grovhet montert på en tannlegebor. Våtslipepapir og bryner ble også brukt en del. Slippingen foregikk under binokular lupe med forstørrelse 12-50X. Dette medførte at det kunne holdes øye med otolitten under hele slipeprosessen. Både sliping med og uten vann ble forsøkt. Det ble under slippingen søkt å legge et plan gjennom otolittenes kjerne. Etter slippingen ble overflaten rensset med vann og/eller alkohol. Otolittene ble så vanligvis etsset på den slipte overflaten med enten 1% HCl eller 4% EDTA (Etylendiamintetraeddiksyre). Denne behandlingen fjerner en del aragonittkrystaller, så sonene trer fram på den slipte flaten med opphøyde områder der det er mest organisk materiale. Etsing med saltsyre går meget fort, men ulempen er at bobledannelsen er så kraftig at otolinet blir opprevet og mister sin struktur. Etsing i EDTA er mye mer skånsom idet det ikke dannes bobler under prosessen. Ved lysmikroskopering (gjennomfallende lys), gir denne metoden ikke så stor forbedring av lesbarheten, men en viss gunstig virkning ble observert, særlig ved fokusering på denne overflaten.

Etsede otolitter ble dehydrert i absolutt alkohol før innleiring i Canadabalsam.

Otolitter med største radius større enn 1 mm ble slipt på både den distale og proksimale side, for å få et sagittalsnitt med ene slipeflaten gjennom kjernen.

Slippingen av første siden foregikk ved at otolitten ble

festet med dobbelsidig tape til tuppen av en finger. Den ble så slipt et stykke inn mot kjernen. Den slipte flaten ble så rensset og ofte etset før otolitten ble limt til et objektglass med denne flaten ned v.h.a. lynlim. Resten av operasjonen var som for otolittene som ble slipt på en side.

Mikroskoperingen foregikk ved forstørrelse 250 - 1000X i et Leitz Dialux mikroskop påmontert okularmikrometer og assesorisk utstyr både for polaroid og negativ film fotografering.

De ulike målene som ble tatt av otolittene varierte noe fra art til art og vil bli beskrevet senere.

Noen standard prosedyre for lesningen ble ikke fulgt for alle artene sett under ett. Slike prosedyrer vil derfor også bli gjennomgått under de enkelte arter. Her kan nevnes noen momenter som inngikk i lesningen.

For å unngå at kunnskap om fiskens størrelse o.l. kunne innvirke på tellingene og lede til et "ønsket" antall soner ble en av eller begge de følgende metoder benyttet: Å bruke håndteller og ikke registrere antall talte soner underveis, og å kun referere til fiskens nr. i prøven på listene hvor tellingene ble notert, slik at fiskens lengde, kjønn og eventuelle modningsgrad var ukjent under tellingen. Det ble tatt bilder av mange av otolittene, og disse ble også brukt til tellinger. Det ble alltid tatt flere tellinger av hver otolitt, og om mulig langs flere radier.

Det endelige resultatet kom fram som et middel av flere tellinger på begge otolittene, forutsatt at den ene av otolittene ikke var karakterisert som mindre lesbar enn den andre. I så tilfelle ble bare den beste brukt. Om det viste seg umulig å telle noen av otolittene fra en fisk, eller ulike tellinger gav store avvik på begge otolittene ble denne fisken forkastet.

Noen få otolitter ble også talt av andre otolittlesere, og resultatene sammenlignet.

Acetataavtrykk

Her ble benyttet en metode beskrevet av Pannella (1974) med visse modifikasjoner.

Våren 1980 gikk jeg over fra etsing med HCL til EDTA (Etylen-diamintetraeddiksyre) buffret til pH 7.7 med NaOH. Styrken var 7%. Dette fordi R. Radtke (pers.medd.) gjorde oppmerksom på at etsingen med HCL som danner bobler, kunne rive opp og ødelegge proteinmatrixen rundt aragonittkrystallene. Fjerningen av aragonitt med EDTA er mye mer skånsom og danner ikke bobler. Den tar likevel 20 til 30 ganger så langt tid som HCL-etsingen.

Lagt under dekkglass ble avtrykkene observert under lysmikroskop.

Denne metoden har vært svært lite benyttet i denne undersøkelsen, og jeg finner derfor ikke grunn til å gjennomgå metoden i detalj.

Scanning Elektron Mikroskopi (SEM)

Metoden beskrevet av blant andre Timola (1977) ble benyttet, bortsett fra at etsingen etterhvert ble foretatt med EDTA. Både sagittalsnitt, frontalsnitt og transversalsnitt ble benyttet. Mikroskoperingen ble foretatt på et JEOL JSM 35 elektronmikroskop på elektronmikroskopisk felleslaboratorium ved UiB.

2.2 Tilbakeberegning av fiskelengder.

For å kunne rekonstruere en individuell fisks vekstforløp foreligger metoden for tilbakeberegning av fiskelengder basert på et kjent forhold mellom et otolittmål og fiskens

lengde, og målingen av tilsvarende otolittmål i hver sone. Basert på daglige vekstsoner vil denne metoden kunne gi informasjon om fiskens vekst fra dag til dag.

Det har vært vanlig, i de tilfellene det nevnte forholdet synes lineært, å benytte en prediktiv lineær regresjon av fiskelengde på otolittmål for å bestemme forholdet (Bagenal & Tesch 1978). I disse tilfellene har jeg likevel, for å finne den beste matematiske tilpasningen til det nevnte forholdet valgt å benytte metoden med å finne den standardiserte største akse (major axis) i punktskyen, en metode som også går under betegnelsen geometrisk middel (G.M.) regresjon eller funksjonell regresjon. (Ricker 1973). Grunnen til at denne metoden er valgt i stedet for ordinær prediktiv regresjon kan summeres opp i følgende punkter. Fiskelengden er kalt L og otolittparameteren R . Tilsvarende parameter for sone nr i er kalt r_i .

- i) Hverken L eller R kan betegnes som avhengig av den andre parameteren; de er begge avhengig av en tredje parameter. Det en søker er altså en funksjonell sammenheng mellom to uavhengige parametre, ikke en regresjon av en avhengig på en uavhengig parameter.
- ii) Populasjonen av sammenhørende verdier av L og R brukt til å etablere forholdet er ikke identisk med populasjonen av r_i brukt til tilbakeregning av L -verdier via det etablerte forholdet. Mens det under etableringen benyttes en tilnærmet uniform fordeling av r -verdier over et intervall på R , vil under tilbakeregningen samtlige fisk ha r_1, r_2 osv, mens et stadig mindre antall fisk har r -verdier ettersom i øker. Dette betyr at det teoretiske grunnlaget for en prediktiv regresjon ikke er tilstede. (Ricker 1973).
- iii) Populasjonen av sammenhørende verdier av L og R brukt til å etablere forholdet vil vanligvis være trunkert i forhold til den bakenforliggende fordelingen, særlig er

dette tilfelle for de minste verdiene av parametrene. I tilfeller der en skal tilbakeregne på dagsonebasis er dette særlig merkbart. I slike tilfeller vil, dersom ikke korrelasjonen mellom variablene er 1.00, en prediktiv regresjon av L på R systematisk overestimere de tilbakeregnete lengdene for fisk mindre enn middelet i prøven brukt til etableringen av forholdet, og underestimere lengden på fiskene større enn dette middelet. En slik systematisk feil er unngått i GM-regresjonen. Det vil dessuten nesten alltid være nødvendig å ekstrapolere den etablerte linjen i den nedre enden, særlig når en tilbakeregner på grunnlag av dagsoner, og en slik operasjon, selv om den aldri er å anbefale, fører altså til systematisk feil ved bruk av prediktiv regresjon men ikke ved bruk av GM-regresjonen.

For variablene L og R blir ligningen for linjen

$$L = u + v \times R$$

Regresjonskoeffisienten v finnes som $\sqrt{\frac{\sum L^2}{\sum R^2}}$ eller $\frac{b}{r}$ der b er regresjonskoeffisienten i den prediktive regresjonen av L på R og r er korrelasjonskoeffisienten mellom L og R. Konfidensintervall rundt v er gitt (etter Jolicoeur and Mossiman sitert av Ricker 1973) ved

$$v(\sqrt{B+1} \pm \sqrt{B})$$

der $B = F(1 - r^2)/(N - 2)$,

v og r som forklart ovenfor,

N = antall par observ. av L og R,

F = variansforholdet på det ønskede konfidensnivå for $n_1 = 1$ og $n_2 = N - 2$ frihetsgrader. (Fra en f -tabell).

Tilnærmet 95% konfidensintervall for en L-verdi estimert fra ligningen i punktet $R = P$ er etter Tessier sitert av Ricker (1973).

$$u + vP \pm t \sqrt{\frac{L^2(1-r^2)}{N-1} + v^2(1-r)^2(P-\bar{R})^2}$$

der u , v , L , N , r og R er som forklart ovenfor og $t = t_{\alpha/2}$, 0.05 ved $N-2$ frihetsgrader (fra en t -tabell).

Når korrelasjonen mellom de to variable går mot 1 vil den prediktive regresjonen nærme seg den funksjonelle regresjonen.

De fleste otolitter vokser ikke symmetrisk utover larveperioden. Forholdet mellom fiskelengden og otolittmålet avhenger derfor av hvilket mål en velger. Dette målet for otolittens størrelse må velges utfra flere hensyn. Det må være entydig, slik at nøyaktig samme mål kan tas på alle otolitter. Det må også, om det etablerte forholdet skal brukes til tilbakeregning, være mulig å telle sonene langs den målte retningen. Da en lineær relasjon er det enkleste for tilbakeregning, har jeg også søkt å finne et mål som skaper en slik sammenheng. På de fleste artene har jeg valgt å bruke radius til den dorsale kanten normalt på linjen sentrum - rostrum. Veksten er i denne retningen mer jevn enn f.eks. radien gjennom rostrum, fordi størrelsen av rostrum (og antirostrum) varierer med otolittens størrelse når denne vokser.

Det er to ulike metoder som kan være aktuelle ved tilbakeregningen. En kan anta at hver otolitt har vokst i henhold til det etablerte forholdet mellom fiskelengde og et otolittmål. D.v.s. stigningskoeffisienten holdes konstant for alle individer mens skjæringen med fiskelengdeaksen varierer. Det betyr at en fisk som var lang i forhold til sin otolitt ved fangst, (Dens L , R -par ligger over den etablerte linjen), anses å ha vært forholdsvis like lang i forhold til sin otolitt helt fra klekking. Den andre metoden for tilbakeregningen er å anta at alle nyklekkede larver har et identisk forhold mellom lengde og otolittmål, og at dette forholdet forandres ettersom fisken vokser, d.v.s. en holder

skjæringen med fiskelengdeaksen konstant og antar samme type relasjon mellom dette skjæringspunktet og L,R-punktet ved fangst som det etablerte, f.eks. linearitet. Denne metoden ble utarbeidet for bruk i tilbakeberegning på basis av skjellradier hos sild (Lea 1939 sitert av Sætersdal 1953).

Disse to metodene uttrykker to ekstreme synspunkter på hvordan forholdet mellom fiskelengde og otolittmål utvikler seg når fisken vokser. Det er rimelig å anta at det i virkeligheten forholder seg som en mellomting mellom disse, likevel slik at den siste metoden gir det beste bildet av situasjonen (Sætersdal 1953).

Det kan vises ut fra mitt materiale at feilestimeringen av lengder nær fiskelengdeaksen blir størst ved bruk av den første metoden. Denne må derfor anses som lite egnet ved tilbakeregning på basis av dagsoner. Jeg har derfor valgt å benytte den siste metoden for tilbakeregning i dette arbeidet. Denne kan da skisseres på følgende måte: GM-regresjonen brukes til å finne det beste lineære forholdet mellom L og R, hvor skjæringen med L-aksen er et estimat for fiskens lengde ved dannelsen av otolitten. Det antas så at hver otolitt har vokst lineært med fiskens lengde fra dette skjæringspunktet til den observerte verdi av L,R for denne fisken. Den etablerte regresjonslinjen benyttes altså ikke til å prediktere en L for gitte verdier av R i tilbakeregningen. Kun skjæringen med L-aksen og antakelsen om linearitet benyttes.

2.3 Statistikk

Følgende statistiske metoder er benyttet i denne oppgaven:

- a) Prediktiv lineær regresjon (Zar 1974 kap. 16)
- b) Funksjonell lineær regresjon (Ricker 1973)
- c) Kovariansanalyse for sammenligning av regresjonslinjer (Zar 1974 kap. 17.3 og 4)

- b) Bartlets test for homogene varianser (Ibid kap. 11.1)
- e) Enkeltfaktor variansanalyse (Ibid. kap. 11.2)
- f) Variansanalyse med Brown-Forsythe testobservator (Brown and Forsythe 1974)
- g) Student-Neuman-Keuls test for multippel sammenligning av midler (Zar 1974 kap 12.1), av regresjonskoeffisienter (Ibid. kap. 17.5) og regresjonslinjers akseksjæringer (Ibid. kap. 17.6)
- h) von Bertalanffy's vekstligning etter Allens metode (Allen 1966)

Regnearbeidet er utført på Hewlet-Packard's programmerbare kalkulatorer HP 25 og HP 67. Vekstberegningene etter Allens metode er foretatt på en Compucorp 445 Statistician.

III UNDERSØKELSE AV HVORVIDT DE PRIMÆRE VEKSTSONENE I OTOLITTENE ER DAGLIGE PÅ DET JUVENILE STADIUM AV TO NORSKE ARTER

1. INNLEDNING

At en fisk legger ned soner i sine otolitter i en daglig rytme åpner for interessante perspektiver i flere arbeidsfelt innen fiskeribiologien. Et av disse er larveforskningen. På arter i tempererte farvann, hvor aldersbestemmelsen på grunnlag av årlige otolittsoner er forholdsvis sikker for fisk opp til stor alder, (hvor dagsonelesing i alle fall neppe ville gitt noen hjelp), er dette det kanskje viktigste forskningsområde hvor denne metoden for aldersbestemmelse er aktuell.

For å kunne ta metoden i bruk må det klarlegges hvorvidt de primære vekstsonene en finner i en fisks otolitter har en fast periodisitet eller ikke, og i tilfelle, hvilken periodisitet det er. Det må også undersøkes ved hvilken alder den første sonen legges ned i otolittene. Denne alderen er funnet å variere fra art til art.

Måten å gjøre slike undersøkelser på som hittil har vist seg mest egnet er å telle sonene i otolittene fra larver med kjent alder.

Det har også vært gjort undersøkelser der larver er fanget inn i naturen og holdt i akvarier, hvorfra prøver ble tatt over noe tid (Struhsaker and Uchiyama 1976). Økningen i antall soner som tilsvarte antall dager mellom prøvetagningene, ble tatt som bevis for at fiskene la ned daglige vekstsoner i otolittene. Da dette er en statistisk metode krever den store prøvestørrelser for å få pålitelige resultater, og er derfor arbeidskrevende.

For voksen fisk har en talt antall primære vekstsoner mellom hver år-ring, og verifisert deres daglige periodisitet på den måten (Panella 1974). Metoden lar seg kun benytte for fisk som har pålitelige årringer i otolittene, og gir ingen mulighet for å bestemme når første sone blir nedlagt.

Merking av otolittene med tetracyclin har vært forsøkt på sildelarver, men uten hell. (A. Rosenberg, pers. medd.)

Det følgende er en undersøkelse hvor metoden med å lese otolittene på larver med kjent alder er brukt på de to artene torsk (Gadus morhua) og sild (Clupea harengus).

Av publiserte arbeider der denne metoden er brukt på endel ulike larver kan nevnes: Barkman (1978), Brothers, Mathews and Lasker (1976), Radtke (1980), og Taubert and Coble (1977). Alle arbeidene konkluderer med at teorien om daglige vekstsoner verifiseres.

2. METODER

Etter utplukkingen av otolittene, som er beskrevet i kap. II 2.1 ble følgende prosedyre fulgt:

En liten dråpe Canadabalsam legges over otolittene og et dekkglass legges over. Stedet hvor otolittene ligger bør merkes av med tusj på dekkglasset mens objektet ligger under lupen, dette gjør det enklere å finne dem igjen under mikroskoperingen.

Otolittene av de minste larvene har en diameter i størrelsesorden 10-20 μ , og må leses under 1000 X forstørrelse. Fotografering er vanskelig med så stor forstørrelse, og det meste av tellingene må foretas under mikroskop.

Alle tre otolittparene har vært utpreparert og talt der hvor det har vært mulig.

Tellingene har vært foretatt uten kjennskap til alderen på larven.

3. TORSK - Gadus morhua

3.1 Materiale

To prøveserier av torskelarver med kjent alder sto til rådighet for denne undersøkelsen. Ett laboratoriemateriale fra HI stilt til disposisjon av Snorre Tilseth og et materiale fra bassengforsøkene med torskelarver ved Statens Biologiske Stasjon Flødevigen fra 1977 stilt til disposisjon av Victor Øiestad. Laboratoriematerialet fra HI bestod av prøver på 10 larver samlet hver dag fra klekking til alder 14 dager fra en kontrollgruppe i et foringseksperiment. Disse prøvene lå på buffret formalin. Materialet fra Flødevigen besto av et lite og varierende antall larver samlet i bassenget fra alder 5 til alder 17 dager. Forsøkene gikk her ut på å studere vekst og overleving, se Ellertsen et al. (1979). Prøvene ble her konservert på ca 70% Etanol.

Laboratoriematerialet måtte forkastes da det viste seg at otolittene var fullstendig dekalsifisert. pH i den buffrede formalinen ble målt til 7.4. Det er vanskelig å si hvordan otolittene kunne løses i et medium med nøytral eller svakt basisk reaksjon. A. Rosenberg (pers. medd.) fant at otolittene i fiskelarver kunne bli oppløst i formalin med pH lavere enn 7.5, men kan ikke gi noen forklaring på fenomenet. Det er likevel klart at kalsiumkarbonat i aragonittform er enda mer følsom overfor hydroniumioner enn f.eks. i kalsittform. Følgende konklusjon kan dras: Selv formalin i buffret form synes uegnet til konservering og oppbevaring av prøver der otolittene skal brukes til aldersbestemmelse, i alle fall om ikke pH holdes over 7.5.

Materialet fra Flødevigen ble også kraftig beskåret p.g.a. et lignende forhold. Det viste seg at de fleste av prøvene tatt fra og med 30/4 til 5/5, dvs fra larvene var fra 12 til

17 dager gamle måtte forkastes. Også her var otolittene de-
kalsifisert, og pH i etanolen ble målt til 6.5. I de res-
terende prøvene var pH fra 7.0 til 7.3, og otolittene var
intakt. Hvordan noe av etanolen var blitt sur er ikke klar-
lagt. Det er kjent at det brukes dehydreringsmidler med sur
reaksjon for å fjerne vannet i 96% etanol under framstilling
av abs. etanol. Det er også mulig at vannet brukt til å
fortynne etanolen har vært så surt at det forårsaket at løs-
ningen ble sur.

For å supplere opplysningene om litt eldre larver, ble det i
september 1980 lest otolitter fra tre torskelarver 17, 25 og
35 dager gamle. Disse larver var fra et utsettelsesforsøk av
torskelarver i Hyltrollen i Austevoll og er en del av et
materiale med kjent alder over et langt tidsintervall. Disse
larvene ble stilt til disposisjon av h.f. student Per Gunnar
Kvenseth og Victor Øiestad ved IFB.

Det materialet jeg da satt igjen med ble brukt i undersøk-
elsen. Materialets omfang framgår av tabell 3.1.

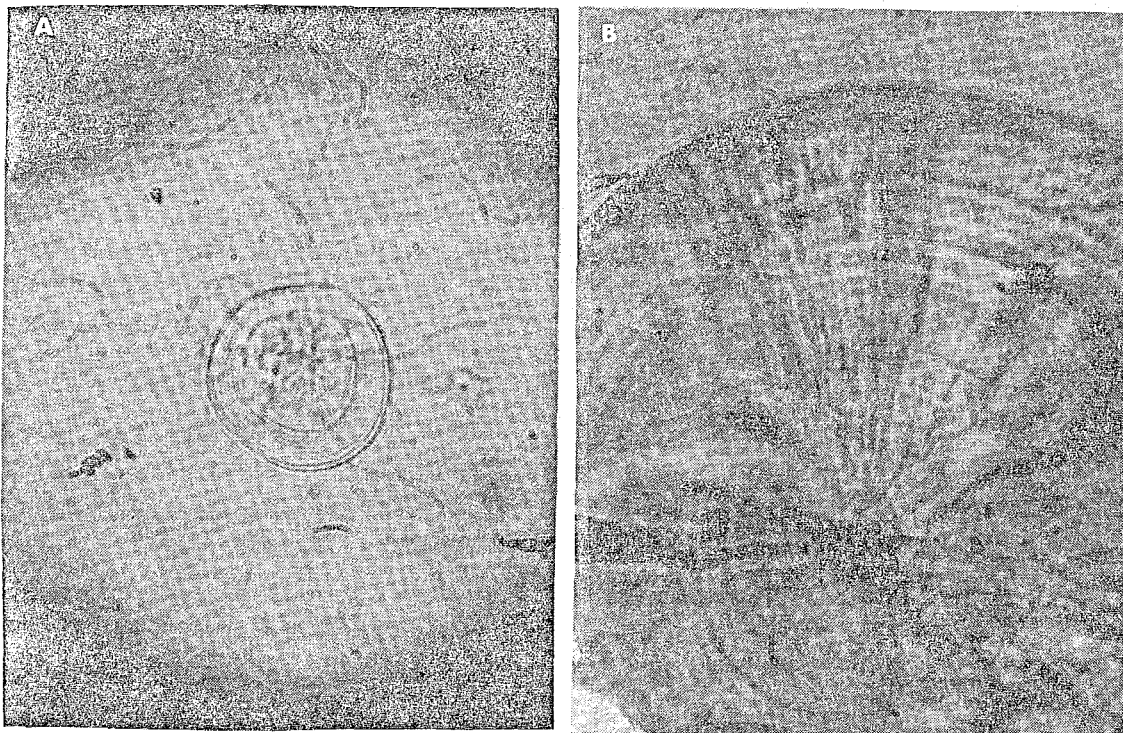
Skrumpning.

Det er kjent at biologisk materiale konserverert på alkohol
vil skrumpe ettersom vevet blir dehydrert. Radtke and
Waiwood (1980) har undersøkt hvor mye torskelarver skrumper
under fiksering i alkohol. Han fikserte larver av ulik alder
først i 60% etanol i 60 dager og deretter i 95% etanol i 14
dager. Han fant at graden av skrumpning var avhengig av
larvens alder, men ikke av hvorvidt larven var fiksert
levende eller etter å ha vært død i 15 minutter. Prosent
skrumpning varierte fra ca 20 for larver fra 1 til 3 dager
gamle til ca 13 for 4 til 6 dager gamle. Selv om det ikke
var med larver med alder over 6 dager i eksperimentet, er
det rimelig å anta at skrumpningen avtar ytterligere for
eldre larver fordi vanninnholdet er noe lavere og larvene
begynner å få et mer rigid skjelett som hindrer skrumpning i

lengderetningen. Jeg har brukt disse resultatene og denne antagelsen til å regne om målte lengder på mitt materiale til tilnærmet lengde ved fangst. Standard lengde er målt, til nærmeste tidels millimeter.

3.2 Resultater

Lesbarheten av otolittene varierte endel, men var generelt ikke god. Dette skyldtest både lav kontrast mellom den mørke og lyse delen av sonene og generell lav kontrast ved 1000X forstørrelse fordi en her ligger på grensen for lysmikroskopets oppløsningsevne. "Optiske soner" som dannes p.g.a. linsefeil og mulig lysdiffraksjon i otolittene var også et problem og en mulig feilkilde under tellingene. Det kunne ikke konstateres noen forskjell i lesbarheten mellom de ulike otolittparene. Lesbarheten ble i endel tilfeller ødelagt for annen og tredje gangs lesning fordi presset fra dekkglasset knuste endel otolitter etter en tids lagring.



Figur 3.1. Lysmikroskopi- (LM)- bilder av sagittae fra torskelarver gjengitt 800 X forstørret. A Sagitta fra en 11 dager gammel og B sagitta fra en 35 dager gammel larve.

Det ble ikke funnet noen systematisk forskjell i antall soner mellom de tre otolittparene. Sett av otolitter er imidlertid komplett i så få tilfeller at det ikke er mulig å konkludere med at en slik forskjell ikke finnes.

Figur 3.1A viser en sagitta fra en 11 dager gammel, og figur 3.1B fra en 35 dager gammel larve. Appendix Tabell I summerer opp resultatene av tellingene for hver enkelt larve i prøvene. Tabell 3.1 viser resultatene for gjennomsnittlige tellinger for USGI, USGII og Hyltro-larvene.

Tabell 3.1 Resultatene midlet over hver prøve.

Gruppe- betegnelse	Prøve nr.	Antall i pr.	Middel lengde	Alder	Mulig ald.int.	Alder - 3	Middel ant.son.	St./ min.	S.E.
USGII ¹⁾	1	4	6.0	5	3-7	2	3	2-3	.29
"	2	4	6.0	6	4-8	3	3	2-3	.29
"	3	4	6.0	8	6-10	5	5	4-6	.41
"	4	2	6.4	9	7-11	6	5	5-5	.00
"	5	3	6.6	10	8-12	7	7	7-8	.33
"	6	2	7.0	11	9-13	8	8	7-8	.50
"	7	1	7.8	15	13-17	12	12	-	-
USGI ²⁾	1	1	12.4	38	36-40	35	30	-	-
"	2	1	13.9	44	42-46	41	40	-	-
HYLTRO	1	1	5,9	17	14-20	14	13	-	-
"	2	1	6.0	25	22-28	22	21	-	-
"	3	1	11.8	35	32-38	32	32	-	-

1) Utsettingsgruppe II-77 fra Flødevigen

2) Utsettingsgruppe I-77 fra Flødevigen

3.3 Diskusjon - konklusjon

Alderen var ved utsettelsen i bassenget 4 dager, basert på 50% klekking. Ved de aktuelle temperaturene i klekkekarene for de to utsettingsgruppene, kan tiden fra gyting til klekking variere med 4 dager (Øiestad pers. medd.). Det vil

si at eksakt alder på larvene kan ved utsettingen variere fra 2 til 6 dager. Denne variasjonen i alder vil følge populasjonen om det ikke skulle foregå en dødelighet selektert på alder/størrelse ved utsetting.

Ved utsettingen i Hyltropolen ble det lagt egg til klekking i to påfølgende dager. Regner vi samme variasjon i klekkesid som i Flødevigen gir dette et totalt klekkesidrom på 6 dager, 3 før og 3 etter 50% klekking.

Variasjonen i antall soner som leses i otolittene samlet ved samme tidspunkt kan da skyldes tre kilder.

For det første variasjonen i alder innen populasjonen. Om vi antar at antallet larver klekkesid over hele klekkesidperioden er symmetrisk fordelt rundt tidspunktet for 50% klekking, vil sannsynligheten for at denne variasjonskilden skal innvirke på det gjennomsnittlige antall soner for fiskene i en prøve avta med prøvestørrelsen.

For det andre vil mulige feil i fastsettelsen av antall soner i otolittene forårsake en variasjon. Basert på middel antall soner vil også denne minke med prøvestørrelsen.

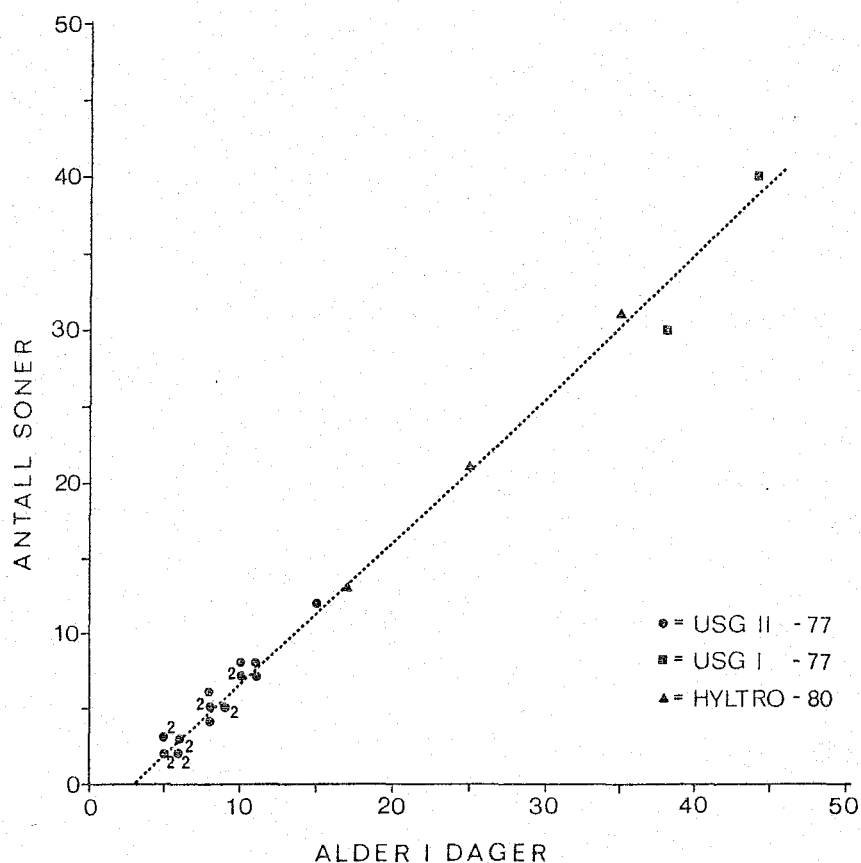
For det tredje kan variasjonen skyldes at larvene ikke legger ned første sone ved ens alder, og/eller at de ikke fortsetter med å legge ned vekstsoner ved en felles fast periodisitet.

Det er denne siste variasjonskilden vi er interesert i å få kunnskap om i denne undersøkelsen.

Ved siden av å ta store prøvestørrelser kan den første variasjonskilden også til en viss grad kunne kontrolleres ved å se på sammenhengen mellom larvenes størrelse og antall soner i otolittene. Om her er en positiv korrelasjon, og vi antar en vekst fra klekking for alle larvene, tyder det på

at larvene med flest ringer er eldre enn de med færre ringer samlet samme dag. Det foreliggende materialet er lite, både når det gjelder lengden av prøvetakingsperioden og antall fisk i hver prøve. Dette fører til at variasjonen i sann alder kan skape en betydelig ukontrollerbar varians inn i datamengden.

Av tabell 3.1 framgår det at det er en lineær sammenheng mellom antall soner i otolittene og alder regnet fra 50% klekking for larver i alderen 5 til 44 dager. De sammenhørende verdiene av disse to parametrene er plottet på figur 3.2. En prediktiv lineær regresjon av antall soner på alder i dager gir ligningen:



Figur 3.2. Antall soner plottet mot alder for de enkelte larver. Tallene utenfor noen av markeringene viser antallet om identiske observasjoner for flere larver. De ulike symbolene er forklart på figuren.

$$\text{Ant. soner} = .95 \times \text{Alder} - 2.72$$

Denne regresjonen har en determinasjonskoeffisient r^2 på .99. Stigningskoeffisienten ville teoretisk sett være lik 1.0 dersom alle larvene hadde eksakt ens alder ved utsetting, la ned første sone samme dag og deretter la ned en sone hver dag.

Det observerte avviket fra denne stigningskoeffisienten på .05 kan dels forklares ved at mens forskjellen i gjennomsnittsalder og antall soner er ca 3 dager for larvene 5-15 dager, er den ca 4 for de eldre larvene.

En begrensning som ligger i selve materialet er at det er sammensatt av tre ulike grupper av torskelarver, og slik at hver gruppe innehar ulike deler av aldersspekteret. Dette gjør at eventuelle forskjeller mellom gruppene m.h.t. alder ved nedleggelse av første sone vil bli kamuflert og eventuelt skape ukontrollert variasjon inn i dataene. Med denne begrensningen for øyet kan likevel følgende sies om det nevnte forholdet.

Variasjonen mellom gjentatte tellinger av otolittene fra samme larve og variasjonen mellom antall soner fra fisk i samme prøve er av samme størrelse, og begge store nok til å være opphav til hele den observerte variasjon rundt sammenhengen alder/antall soner. Det er rimelig å anta at larver med alder ulik gjennomsnittsalderen for prøven har vært tilstede i i det minste noen av prøvene, og da variasjonen mellom gjentatte tellinger er såpass store er det rimelig å tilskrive også denne variasjonen noe av skylden for avvik i den nevnte sammenhengen. Dette betyr igjen at variasjonen i alder ved nedleggelsen av første sonen kan være ubetydelig.

Det er kjent at denne alderen varierer fra art til art, og det er fremsatt teorier om hvilke faktorer som påvirker denne alderen. Mest vanlig er det å anta at sonedannelsen

begynner fra klekkingen eller endatil før klekkingen hos fisk med lang inkubasjonstid (Radtke 1980), fra plommesekkstadiets slutt (Brothers, Mathews and Lasker 1976), eller fra dagen for første fødeopptak (Radtke pers. medd.).

Av Ellertsen et al. (1979) framgår det at USG I -77 ble utsatt i bassenget under svært dårlige fødeforhold og viste en negativ lengdeøkning fram til alder ca 10 døgn. Plommesekken var fullstendig absorbert etter vel 20 dager. De begynte å fange byttedyr fra alder 6 dager, men hadde under 5% beitesuksess fram til alder 10 dager. 100% beitesuksess ble nådd etter 14 dager. USG II -77 ble satt ut under høyere temperatur og større byttedyrtetthet. De hadde kontinuerlig vekst fra klekking og nådde stadium 7 (ingen rest av plommesekk) etter 14 dager. De hadde byttedyr i tarmen allerede første dag i bassenget, d.v.s. etter 4 dager. 100% beitesuksess ble oppnådd ved alder 9 dager. Larvene i Hyltropolen ble utsatt under gode fødeforhold, men noe data på fødeopptak og beitesuksess er ikke opparbeidet ennå. Alderen ved utsetting var her 5 dager regnet fra 50% klekking, mot 4 dager i Flødevigen. Dette betyr at både USG II -77 hadde første mulighet for fødeopptak 4 dager gamle, mens H -80 fikk denne mulighetene 5 dager gamle.

Om vi da ser på dagen for nedleggelsen av første sone i relasjon til disse ulike begivenheter i larvenes liv kan vi konkludere med følgende.

Disse larvene la ikke ned første sone ved klekking. Dannelsen kan heller ikke være direkte forbundet med EYS; slutten av plommesekkstadiet. Den ligger imidlertid svært nær tiden for første mulige fødeopptak (FFO), eller det sannsynlige første næringsopptak.

Den 38 dager gamle larven fra USG I -77 skiller seg ut ved å ha 8 færre ringer enn alderen i dager. Den lave veksten de første dagene kan her ha hatt en dobbel effekt. Larven kan

enten ha unlatt å legge ned soner i denne tiden med ingen eller negativ lengdevekst, eller de kan være vanskelige å se da veksten av otolitten er proporsjonal med larvens vekst, og sonene altså må være svært tynne i dette området av otolitten.

Radtkes and Waiwood (1980) har gjort et lignende eksperiment på laboratoriemateriale av torsk med kjent alder. De fant at disse larvene la ned første sone dagen etter klekking, og fortsatte å legge ned en sone hver dag i fire dager, til deres materiale tok slutt. De undersøkte også noen larver 30 dager gamle. De fant da at sonene lagt ned før plommesekken var absorbert var tynnere enn de etter denne tid, ofte med et tydelig merke mellom disse periodene. En slik kraftigere ring med noen markert tynnere ringer innenfor kunne ikke ses tydelig på noen av mine otolitter fra larver eldre enn EYS.

Årsakene til den mulige forskjellen mellom Radtkes og mine resultater m.h.t. alder ved nedleggelsen av første sone kan skyldes flere faktorer. For det første kan hans metode med å nytte skanning elektronmikroskopi på larveotolitter vise soner som er vanskelige eller umulige å se i lysmikroskop. Et faktum som taler mot denne teorien er at diameteren i innerste sone på hans materiale synes være av samme størrelse som på mitt materiale. Dette kan likevel skyldes både genetiske forskjeller og vekstforskjeller p.g.a. ytre forhold mellom de to larvegruppene, og er derfor ikke noe argument for en reell forskjell i alder ved dannelsen av første sone.

For det andre kan forskjellene være reelle, d.v.s. de kan skyldes ytre eller indre faktorer i undersøkelsene. Med ytre faktorer menes da slike som temperatur, lys og mattilbud, og med indre faktorer utviklingsstyrende genetiske faktorer. Radtkes eksperiment var et rent laboratorieeksperiment, mens mine data skriver seg fra basseng og poll- forsøk, altså mer

naturlige forsøksbetingelser. På den annen side er mine data så sparsomme at noen endelig konklusjon m.h.t. alder ved nedleggelsen av første sone ikke kan dras.

Konklusjon.

Denne undersøkelsen viser at torskelarver legger ned en sone i sine sagittae hver dag fra en alder av 3-5 dager og ut forsøksperioden på 44 dager. Det samme synes være tilfelle m.h.t. otolittene lapillae. Antall soner kan leses under 1000X forstørrelse i lysmikroskop med otolittene montert hele i Canadabalsam eller immersjonsolje.

4. SILD - Clupea harengus

4.1 Materiale

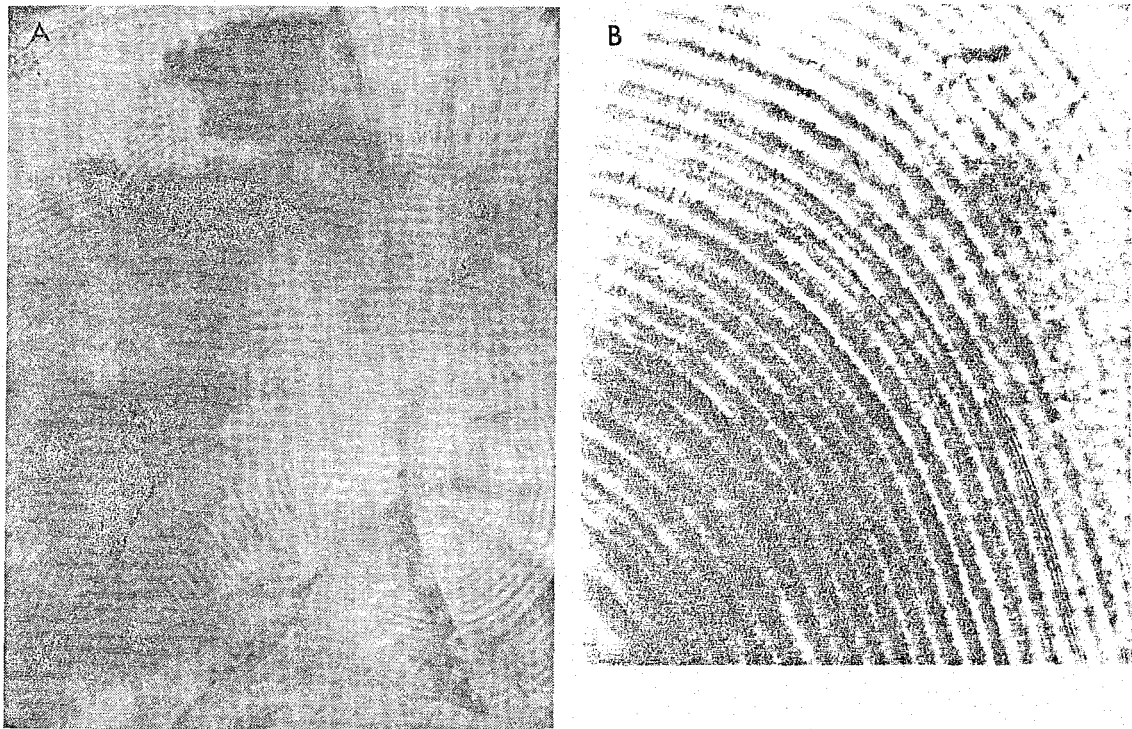
Materialet til denne del av undersøkelsen kommer fra bas-sengforsøkene med sild ved Statens Biologiske Stasjon Flødevigen fra årene 1977, 1978 og 1979. Materialet er stilt til disposisjon av Victor Øiestad ved IFB.

Noen opplysninger om materialet er gitt i Appendix tabell II. Nærmere opplysninger om de tre sildepopulasjonene finnes i Øiestad and Moksness (1979a, og 1979b).

Prøvene var fiksert på ca 70% etanol. Larvenes alder er beregnet fra 50% klekking, og sann alder kan variere med ca 2 dager hver vei. (Øiestad pers. medd.).

4.2 Resultater

Lesbarheten av otolittene varierte en del. For prøvene fra 1977 var den dårlig, fra 1978 jevnt over bra, og fra 1979 dårligere. Fig. 4.1A viser en otolitt fra en 135 dager gammel sild, og Fig. 4.1B et forstørret utsnitt av denne.



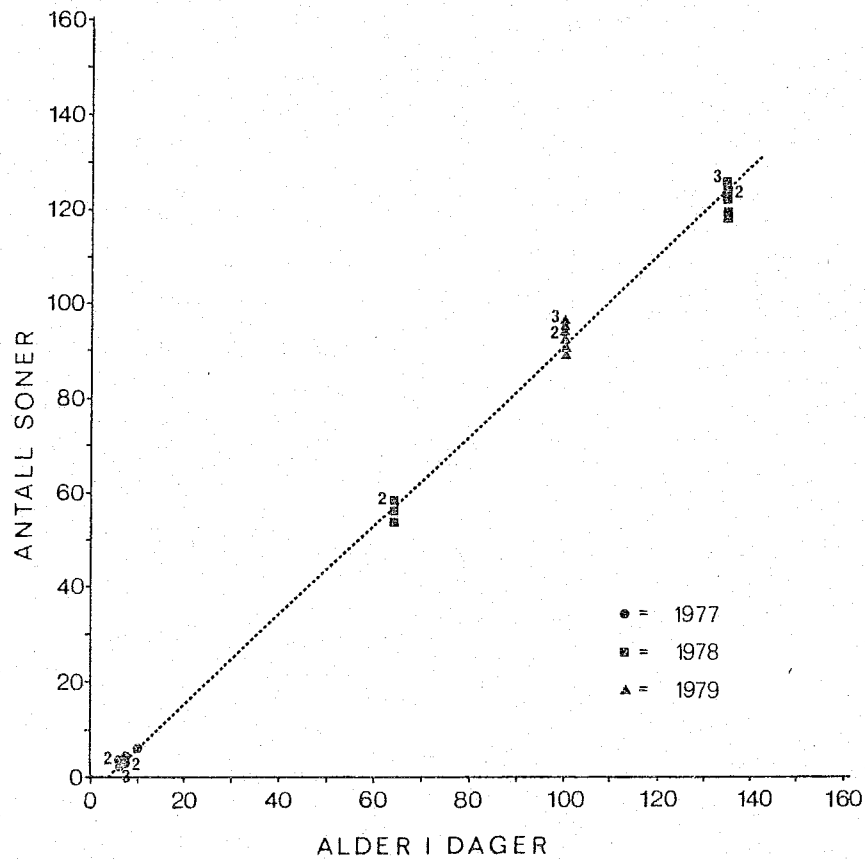
Figur 4.1. LM- bilder av otolitter av sildelarver. A Sagitta fra en 135 dager gammel larve 200 X forstørret. B Utsnitt fra A 1440 X forstørret.

Foruten problemer med kontrasten av sonene sett under 1000X forstørrelse, syntes noen av otolittene å inneholde subdaglige soner. Dette gjalt særlig prøvene fra 13.06.78 og 13.07.79, men også 24.08.78. Disse sonene, som bare kunne ses i enkelte områder av otolitten kunne skilles fra de presumtivt daglige sonene.

Lapillae og astericae ble vanligvis ikke plukket ut. Et forsøk på å lese lapillae på sild i prøven fra 24.08.78 viste at det kunne ses soner, men otolittens vekstmønster var så komplisert at det var umulig å telle det totale antallet.

Appendix tabell II gir resultatene fra tellingene for hver enkelt larve. Tabell 4.1 viser resultatene midlet over hver

prøve. På Fig. 4.2 er plottet antall soner mot alder for hver enkelt larve.



Figur 4.2. Antall soner plottet mot alder for de enkelte larvene. Tallene utenfor noen markeringer er antallet om identiske observasjoner for flere larver. Symbolene brukt er forklart på figuren.

En prediktiv lineær regresjon av antall soner på alder (antall dager etter 50% klekking) gir:

$$\text{Antall soner} = -3.43 + .95 \times \text{Alder} \quad n=31$$

hvor 99.6% av variasjonen mellom variablene kan forklares ved regresjonen.

95% konfidensintervall rundt a: $-5.69 < a < -1.18$

95% konfidensintervall rundt b: $.92 < b < .97$

En tilsvarende regresjon av antall soner på antall dager etter FFO, tiden for første mulige fødeopptak, gir

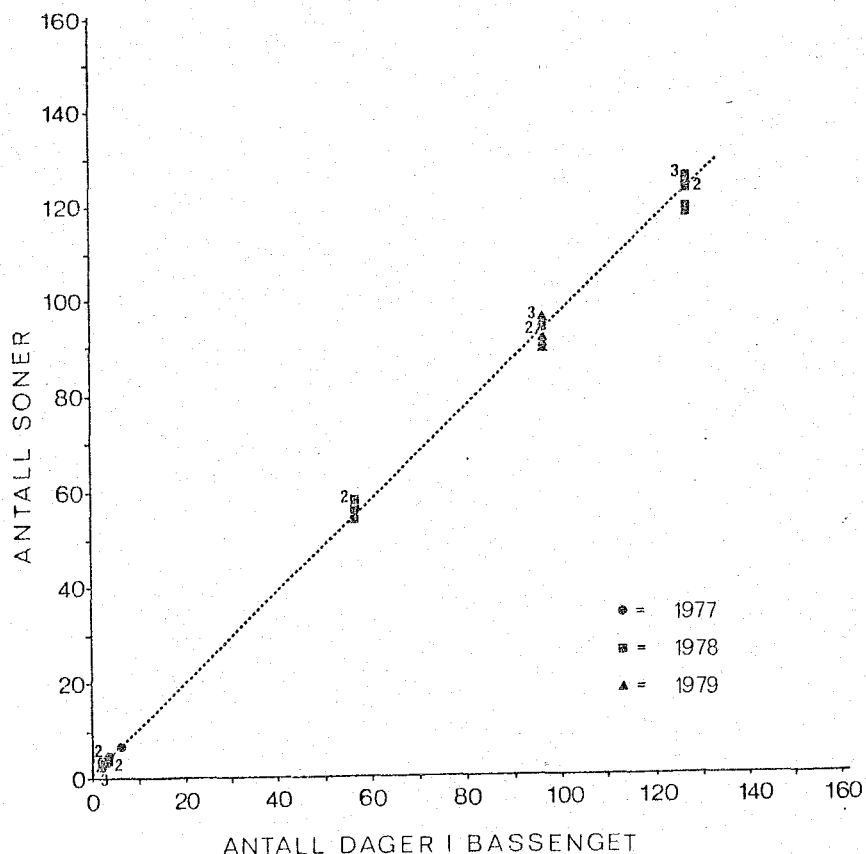
$$\text{Antall soner} = .85 + .96 \times \text{Ant. dg. etter FFO} \quad n=32$$

99.8% av variasjonen forklares ved regresjonen.

95% konfidensintervall rundt a: $-.66 < a < 2.28$

95% konfidensintervall rundt b: $.95 < b < .98$

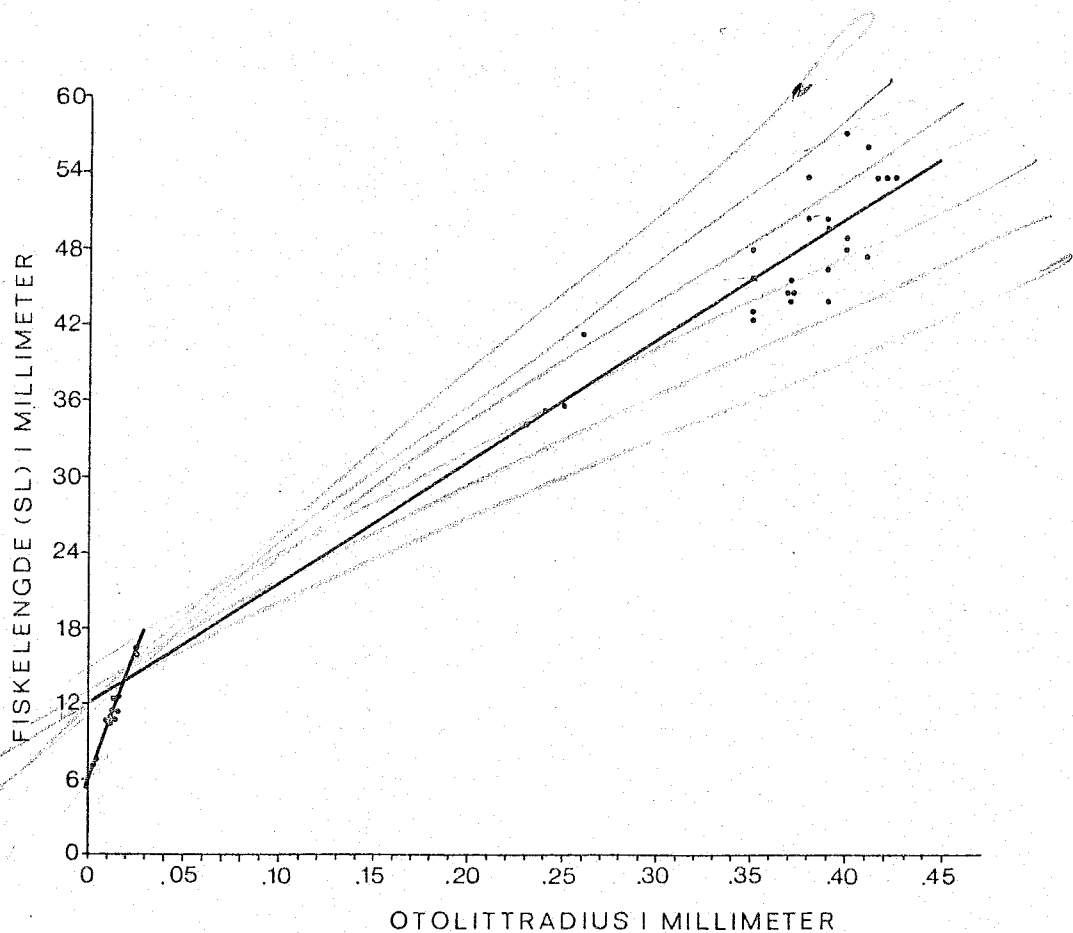
Fig. 4.3 viser et plott av antall soner mot antall dager fra FFO til fangst, der denne regresjonen er tegnet inn.



Figur 4.3. Antall soner plottet mot antall dager larven har oppholdt seg i bassenget. Tallene utenfor noen markeringer er antallet om identiske observasjoner for flere larver. Symbolene er forklart på figuren.

Da gjennomsnittlig vekst i populasjonen er kjent for disse larvegruppene, ble det foretatt vekstberegning på grunnlag av tilbakeregnete lengder for noen få fisk for å sammenligne og for å utprøve metoden.

Radius fra sentrum til den dorsale kanten vinkelrett på lengste radius ble målt på samtlige otolitter fra fisk over 25 dager. På otolittene fra yngre fisk er alle radier like, så her ble målt en vilkårlig radius. Disse radiene ble så plottet mot fiskenes standard lengde, Fig. 4.4. Dette plottet dekker 40 eksemplarer fra ca 7 mm til ca 60 mm SL.



Figur 4.4. Lengden av larvene plottet mot den i teksten beskrevne otolittradius. Hver markering representerer en larve. De to linjene gitt ved ligning 1 og 2 beskrevet i teksten er tegnet inn.

Den funksjonelle sammenhengen mellom parametrene synes ikke være lineær i dette størrelsesintervallet. Jeg har valgt å tilpasse to lineære avsnitt av punktskyen. Ut fra visuell bedømmelse ble det valgt intervallene 0 - .025 mm og .025 - .45 mm på radius. En funksjonell lineær regresjon ble tilpasset i hvert av intervallene. De to ligningene er beskrevet nedenfor.

$$1) \quad L = 6.14 + 405.93 R \quad n = 13 \quad r^2 = .962$$

$$2) \quad L = 11.74 + 96.41 R \quad n = 88 \quad r^2 = .910$$

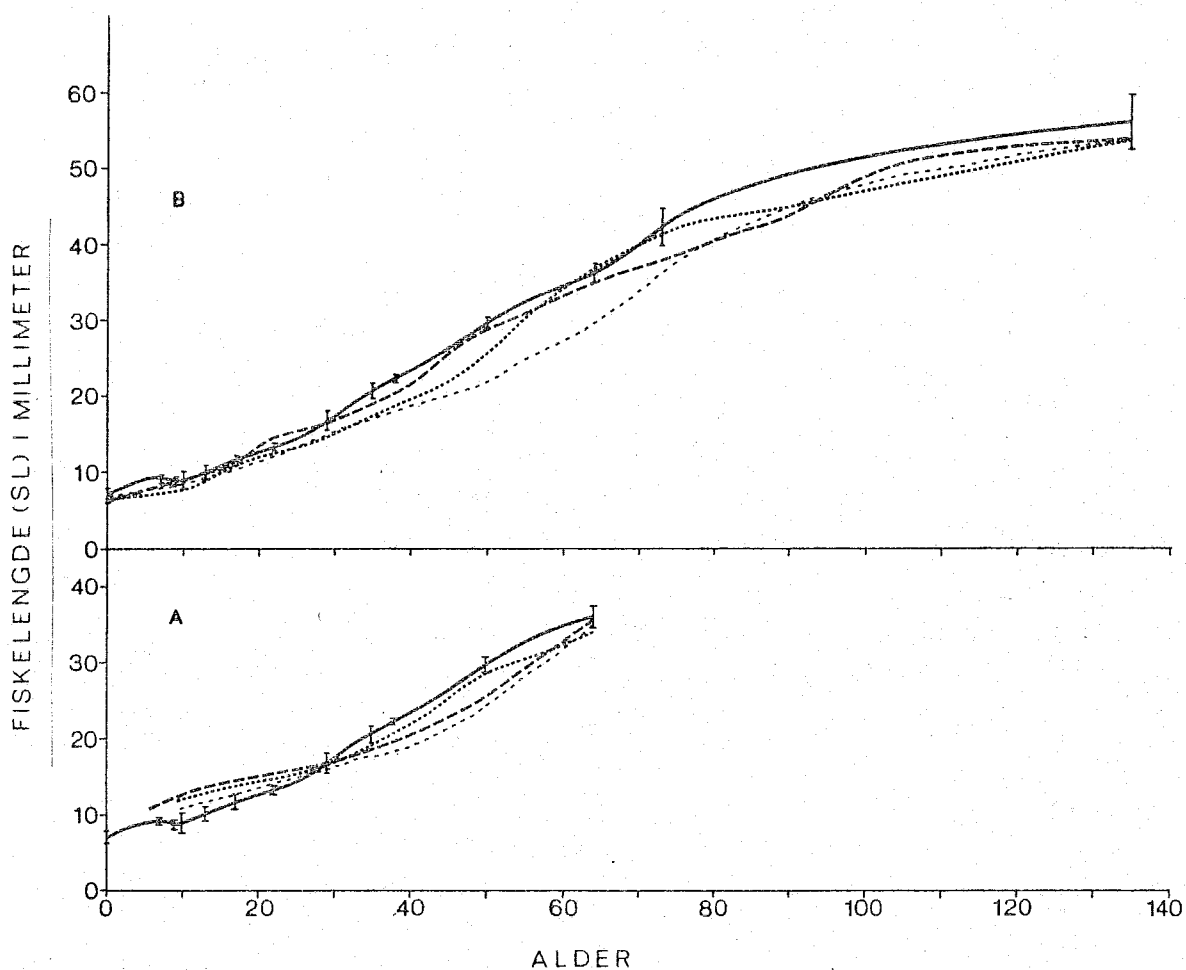
Disse linjene er inntegnet på Fig. 4.4.

De to linjene skjærer hverandre i pkt. (.018,13.50).

Under tilbakeregningen ble metoden med å telle antall soner innenfor gitte intervaller på radius benyttet for de større otolittene. I de minste ble det målt radius i samtlige soner. Resultatene er gitt som lengde mot alder, (Fig. 4.5 og 4.6).

Alder ved nedleggelsen av første sone er satt lik den observerte verdien for hver prøve. Lengdevekstkurven for populasjonen i 1978 er beregnet etter data i Øiestad og Moksness (1979a) og upubliserte data, og kurven for 1979-populasjonen er gitt i Øiestad og Moksness (1979b).

Fig. 4.5A viser individuelle tilbakeregnete vekstkurver for tre 64 dager gamle sild av 1978-populasjonen. Fig. 4.5B viser tilsvarende for tre 135 dager gamle sild. Midlere lengde for larvene i populasjonen er tegnet inn for sammenligning. Fig. 4.6 viser tilsvarende plott for fem larver i 1979-populasjonen.



Figur 4.5. Eksempler på tilbakeberegnete vekstkurver for sild fra 1978-populasjonen på basis av A 64 dager og B 135 dager gamle eksemplarer. Middel lengdevekst i populasjonen beregnet på basis av prøvetagninger er vist \pm ett standardavvik. En heltrukken kurve er dradd gjennom disse punktene for å vise populasjonens lengdevekstkurve.

Tabell 4.1. Data om utsetting og alder av populasjonene, samt resultatene av otolittopparbeidelsen midlet over hver prøve.

Type	Samlet År dato	Klekket Dato	Utsatt Dato	Antall i pr.	\bar{SL} mm	Alder dg.	Ant. son.	Størst minst	Avvik Alder	Avvik FFO
SSS ¹⁾	77-30-04	24-04	28-04	5	11.3	6	2	2-3	4	0
SSS	77-01-05	24-04	28-04	3	11.5	7	3	3-4	4	0
SSS	77-04-05	24-04	28-04	1	12.3	10	6	-	4	0
LS ²⁾	78-13-06	10-04	18-04	4	32.7	64	56	50-57	8	0
LS	78-24-08	10-04	18-04	9	52.3	135	123	118-125	12	4
ASS ³⁾	79-13-07	04-04	08-04	10	47.5	100	93	89-96	7	3

1) = Skagerrak Spring Spawner

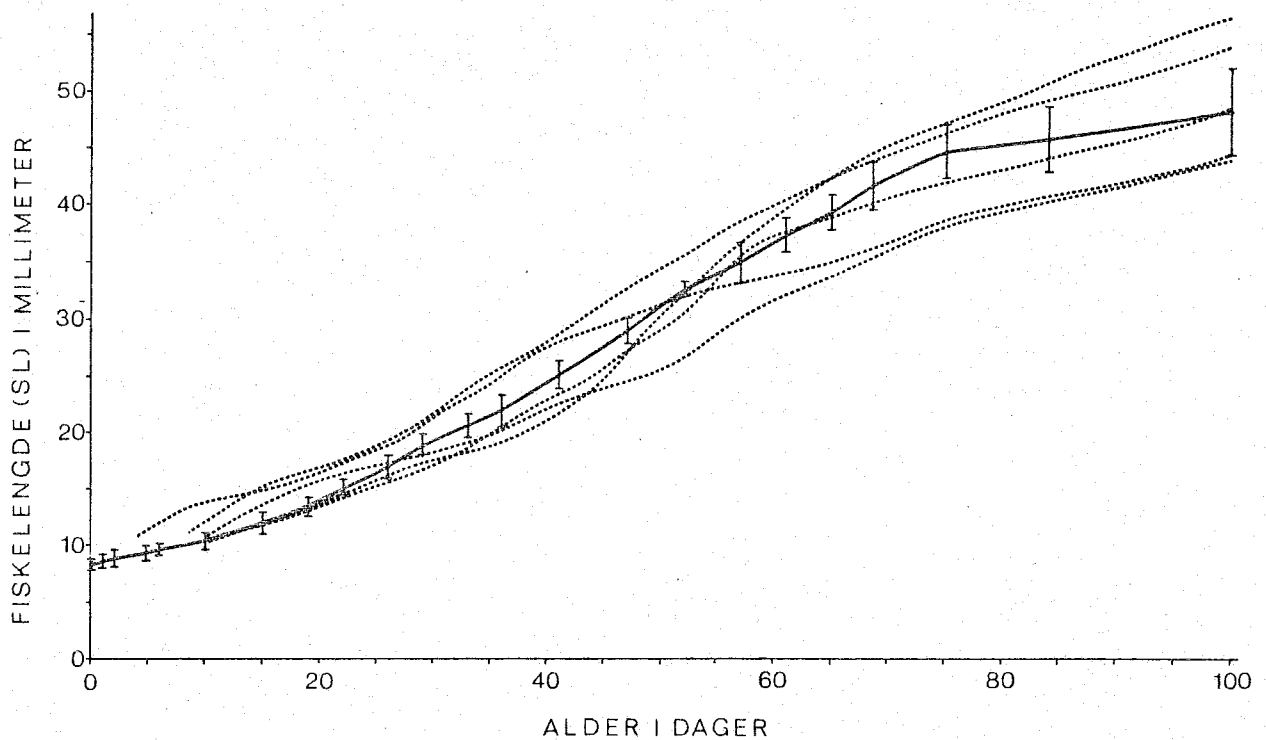
2) = Lindåssild

3) = Atlantoskandisk sild

4.3 Diskusjon - Konklusjon

Resultatene viser at antall soner øker proporsjonalt med alder fra og med alder ca 4 dager og ut forsøksperioden på 135 dager. Proporsjonalitetsfaktoren er 0.95, alternativt 0.96 etter om en regner alder fra klekking eller fra FFO, som er dagen for utsetting i bassenget. Variansen i dataene utover den som forklares ved regresjonen er minimal, i det determinasjonskoeffisienten (r^2) er h.h.v. .995 og .998 alt etter om en bruker den første eller andre av de nevnte metodene og bruker resultatene fra de enkelte larvene.

Grunnen til at det er en bedre sammenheng mellom antall soner og alder fra FFO i mitt materiale er at alder ved utsetting i bassenget av larvene klekket i laboratoriet var



Figur 4.6. Eksempler på tilbakeberegnete vekstkurver for sild fra 1979-populasjonen på basis av 100 dager gamle eksemplarer. Middel lengdevekst i populasjonen beregnet på basis av prøvetagninger er vist \pm ett standardavvik. En heltrukken kurve er dradd gjennom disse punktene for å vise populasjonens lengdevekstkurve.

4 dager i 1977 og i 1979, men 8 dager i 1978. Disse proporsjonalitetsfaktorene avviker likevel noe fra den forventede på 1.00.

Dette avviket kan være reelt eller det kan være tilsynelatende, d.v.s. være et produkt av egenskaper ved forsøket. Et reelt avvik kan forklares med at alder ved nedleggelsen av første sone varierer fra individ til individ og/eller at sonene ikke er daglige. Det observerte avviket kan også være forårsaket av at sann alder varierer innen prøvene, og at det talte antall soner er et underestimat for det virkelige antall soner for eldre larver. Som nevnt i kap. 4.1 vil

alderen på enkelt fisk i dette materieleet kunne variere ± 2 dager fra middelet i hver prøve. Selv om klekkekurven er symmetrisk, som en kan anta, vil dette forholdet i tillegg til å skape en ukontrollert variasjon rundt middelet kunne påvirke middelet i de minste prøvene.

Ser vi på forholdet mellom antall soner og alder etter FFO (tabell 4.1) ser vi at midlere avvik er 0 for alle prøvene yngre enn 100 dager. For denne prøven er avviket 3 dager og for prøven av 135 d. gamle larver 4 dager. Det er altså en økning i avviket med alder. Det er da rimeligere å anta den andre forklaringen på et ikke-reelt avvik, nemlig at tellingene på de eldste otolittene underestimerer antall soner. Dette synes rimelig, da sonene nær kanten på disse otolittene er svært tynne og gir liten kontrast. Det er rimelig å anta at disse to variasjonskildene er tilstrekkelige til å forklare hele det observerte avviket i materialet.

Hvorvidt det også finner reell variasjon i forholdet mellom alder og antall soner er uvisst. Resultatene tyder på at nedleggelsen av første sone er mer knyttet til FFO enn til biologisk alder, da noe av støyen på sammenhengen kan fjernes ved å relatere til den førstnevnte.

Lough et al. (1980) fant ved et laboratorie-eksperiment at sildelarver la ned første sone 4-5 dager etter klekking, nær slutten av plommesekkstadiet. Den andre sonen ble imidlertid først lagt ned en uke senere, og tredje sone 10 dager deretter igjen. Så begynte sonene å få en daglig periodisitet. Det er grunn til å tro at laboratoriebetingelsene kan ha påvirket nedleggelsen av soner i dette eksperimentet, noe forfatterne også gjør oppmerksom på. De fant nemlig aldri sildelarver i sjøen med så få soner som en skulle vente dersom kun 3 soner skulle legges ned i løpet av de første tre ukene. Hvis dette er forklaringen på deres observasjoner kan det være en indikasjon på at nedleggelsen av soner i sildelarver er lett påvirkelig av ytre faktorer, noe som

også kan forklare hvorfor antall soner er mer knyttet til FFO enn til klekking. Forsøkene i Flødevigen ble i 1977 foretatt på sild fra Skagerrak, i 1978 på Lindåssild og i 1979 på Atlantoskandisk sild. Dette kan også ha påvirket resultatene dersom alder ved nedleggelsen av første sone er genetisk bestemt.

Vekstbetraktninger

Ligning 1 skjærer L-aksen i 6,1 mm, den teoretiske lengden på larven da otolitten ble dannet. Radius i innerste sone er i mitt materiale gjennomsnittlig 10 μm . Lough et al. (1980) fant at den tilsvarende diameter var ca 22 μm . Den tilsvarende larvelengden i henhold til ligning I blir ca 10 mm. Alder ved dette tidspunkt er i følge mine resultater ca 4 dager.

Går vi inn på kurvene over midlere lengde i populasjonen ved denne alderen finner vi at den var ca 9-10 mm både i 1978 og 1979.

Da det er rimelig å vente at larvene som har overlevd denne perioden var larver med større lengde enn gjennomsnittet, tyder dette på at tilbakeregningsformelen ikke gir nevneverdige feil i estimeringen av lengden de første dagene. I overgangen mellom ligning I og II vil det etter all sannsynlighet foregå en viss feilestimering av veksten ved at denne blir overestimert like før og underestimert like etter skjæringen. Denne tilbakeregningsmetoden må derfor anses som foreløbig, intil et større materiale kan gi bedre grunnlag å estimere sammenhengen mellom otolittradius og fiskelengde.

Figur 4.5A viser at larvenes tilbakeregnete vekstkurver ligger over populasjonsgjennomsnittet før ca 30 dager. Med de metodebegrensninger nevnt i foregående avsnitt er det usikkert hvorvidt dette er reelle forskjeller. Fra ca 30 dager til fangst ligger de individuelle kurvene under

gjennomsnittet, men formen varierer. Med bare tre undersøkte eksemplarer er det usikkert om dette kan tilskrives bare individuelle vekstforskjeller eller om noe av variasjonen må tilskrives feil i tilbakeregningsformlene.

Figur 4.5B viser tre larver fra avslutningen av eksperimentet. Variasjonen i vekstforløp er også her stor mellom de tre larvene, som befinner seg på eller under gjennomsnittet for populasjonen. Deres lengde ved fangst ligger da også litt under gjennomsnittet.

Figur 4.6 viser så tilsvarende plott for 1979. Det er her plottet vekstkurver for 5 individer. Hovedtyngden av de individuelle vekstkurvene ligger også her over vekstkurven beregnet på populasjonen fram til ca 30 dager. Da det som nevnt er grunn til å tro at tilbakeregningsmetoden overestimerer veksten ved lengde 12-15 mm, er det vanskelig å si hvor mye av denne forskjellen som er reell. Når det gjelder veksten fra en alder av ca 2 måneder, da fiskene er kommet opp i en lengde på 30-40 mm, vil de tilbakeregnete vekstkurvene være mindre følsomme for en feilestimering av forholdet mellom otolittradius og fiskelengde. Ser vi på kurvene for alder 60 til 100 dager er det en viss forskjell mellom de individuelle vekstkurvene og den som bygger på prøvetaking av populasjonen. Denne flater av ved alder 75 dager og middel lengde øker bare ca 3 mm de siste 25 dagene. Øiestad og Moksness (1979b) mener at dette kan forklares ved at larvene i juni ble tvunget til å skifte diett fra copepoder til spionide nectochaeter og amphipoder. Noen larver kunne ha greidd denne overgangen bra, andre bukket under eller blitt hemmet i veksten.

De individuelle vekstkurvene viser imidlertid ikke noen særlig avflating, både de største og minste eksemplarene ser ut til å ha fortsatt en jevn vekst fram til 100 dager. Dersom mitt utvalg av fisk er representativt for de fiskene som fantes i bassenget ved eksperimentets avslutning, kan forklaringen på forskjellen være at populasjonen er samlet

ikke-representativt dag 75 og da slik at prøvemidlet er et overestimat for populasjonsmidlet. En slik ikke-representativ sampling kunne være forårsaket av forandringer i fiskens oppførsel p.g.a. stimdannelse e.l.

Konklusjon.

Undersøkelsen viser at det med de beskrevne metodene for preparering og lesing er mulig å telle primære vekstsoner i otolittene hos sild fra alder 4 til 136 dager. Det er likevel vanskelig å få et eksakt antall soner ved gjentatte tellinger på fisk over 3 måneder, fordi sonene tildels er svært tynne og dermed vanskelige å detektere. Av samme grunn antas det at middel antall soner talt er et underestimat for antallet i otolitten, og at størrelsen av underestimeringen øker med økende alder. Det synes derfor være riktig å konkludere med at sonene legges ned med en daglig periodisitet hos sild yngre enn fem måneder og som har vokst opp i tidsrommet april til august.

Med hensyn til alder ved nedleggelsen av første sone er materialet noe lite til å dra noen sikker konklusjon. Det synes likevel som om nedleggelsen av første sone er mer knyttet til første matopptak enn til biologisk alder.

Undersøkelsen viser også at metoden med tilbakeregning av vekst på grunnlag av radiusmålinger i de daglige vekstsonene kan gi et godt bilde av de individuelle fiskenes vekst fra dag til dag. Nøyaktigheten av denne metoden er imidlertid begrenset av hvor godt forholdet mellom otolittenes radius og fiskenes lengde er bestemt.

IV PRIMÆRE VEKSTSONER I OTOLITTENE PÅ TORSKELARVER FRA DEN NORSK-ARKTISKE TORSKEBESTANDEN.

1. INNLEDNING

Som allerede nevnt framstår larveforskningen som det mest aktuelle forskningsområde hvor aldersbestemmelse ved dag-sonelesing kan ha en funksjon i et temperert område.

Kapittel III 3 i dette arbeidet konkluderer med at det dannes daglige vekstsoner i otolitter fra torskelarver som vokser opp i et stort utendørs basseng i det sørlige Norge, i tilnærmet naturlige omgivelser hva gjelder lys, temperatur og mattilbud. Dersom en skal ta i bruk denne metoden for aldersbestemmelse i felten, og for eksempel anvende den i forskningen på vår viktigste torskbestand, den Norsk-Arktiske, dukker det opp en interessant problemstilling; nemlig: Virker den utvidete lysperioden vi har i gyteområdet inn på dannelsen av vekstsoner i otolittene hos larvene? Og i tilfelle, hvordan?

Grunnlaget for problemstillingen er todelt. For det første er lysintensitetens daglige svingninger vist å styre nedleggelsen av sonene hos enkelte arter (Taubert and Coble 1979). For det andre er periodisk fødeinntak også tenkt som en ytre stimulus som kan påvirke perioden av de primære sonene, og da torskelarver er avhengige av lysintensiteter over en gitt terskel for å spise, kan denne periodisiteten falle bort dersom lysintensiteten i larvenes habitat konstant kommer over denne terskelen.

Denne delen av oppgaven er et forsøk på å kaste lys over denne problemstillingen, idet forsøk vil bli gjort på å sammenligne otolittenes vekstmønster for torskelarver fra Lofoten med data om lysforhold og larvens matinntak gjennom døgnet.

Denne del av undersøkelsen må likevel sees som en første tilnærming til problemet, da innsatsen i dette arbeidet måtte begrenses.

Undersøkelsen er et samarbeid mellom Snorre Tilseth ved Havforskningsinstituttet og undertegnede, der jeg har stått for opparbeidelsen av otolittmaterialet. Innsamlingen av materialet, lysmålinger og opparbeidelsen av larvene ellers er gjort av Tilseth.

2. MATERIALE OG METODER

Larvematerialet skrives seg fra gytefeltene i Lofoten våren 1980. Det meste av larvematerialet ble konservert på 96% etanol, men prøve nr. 680-813 (appendix tabell III) ble konservert på 4% buffret formalin. pH ble målt til ca 8.0 ved tidspunktet for opparbeidelsen av disse larveotolittene.

Etter at larvene var målt (til nærmeste 0.1 mm S.L) og otolittene plukket ut, ble larvene individuelt nummerert og sendt til Tilseth som opparbeidet dem med hensyn på følgende parametre: Myotomhøyde, Plommesekk- og tarm-stadium, svømmeblærestørrelse, mageinnhold og tarminnhold. På grunnlag av bl.a. plommesekkstadium og temperaturen i området estimerte han larvenes alder.

Metoden for opparbeidelsen av otolittmaterialet var identisk med den beskrevet i kap. II 2.1.

Materialets omfang framgår av appendix tabell III.

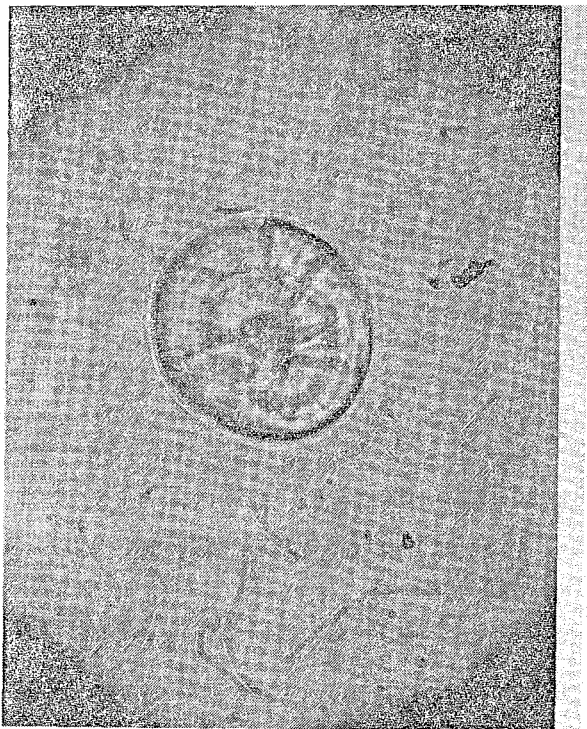
3. RESULTATER

Otolittenes lesbarhet.

Otolittene viste seg å inneholde primære vekstsoner. Det kunne i mitt materiale telles fra 2 til 9 soner, hvor en sone består av en mørk og en lys ring.

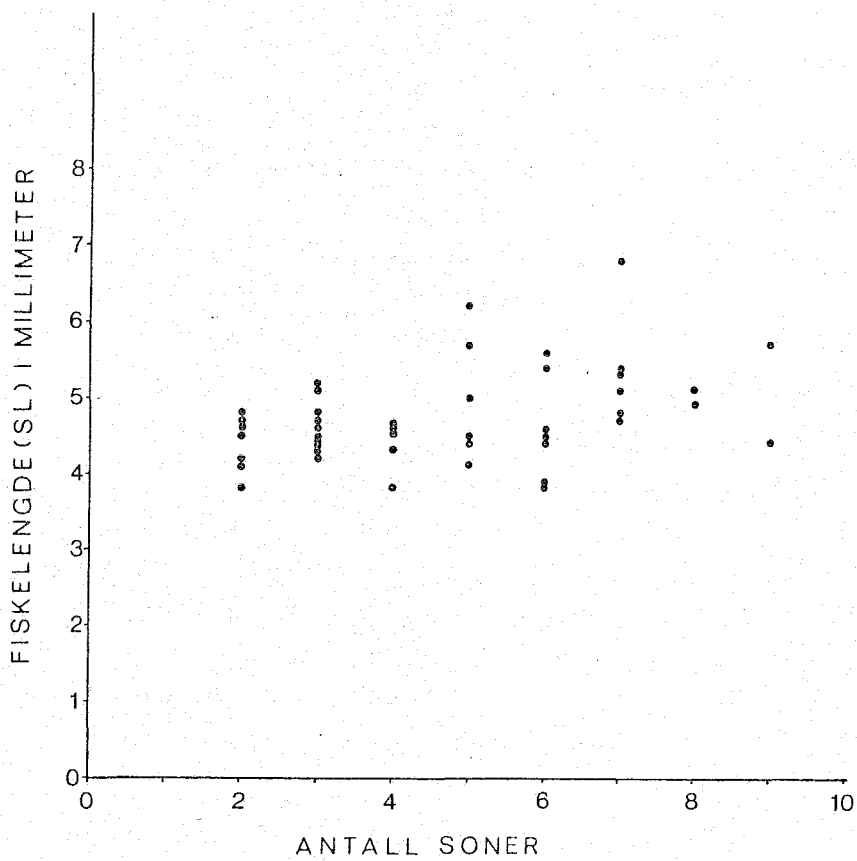
Sonene var i sagitta omtrent 2 μm tykke. I noen tilfeller var sonene lett leselige og variasjonen mellom gjenntatte tellinger lav. (Appendix tabell III). I andre var det ikke mulig å se soner i det hele, selv om otolittens størrelse skulle tilsi deres tilstedeværelse. I atter andre tilfeller kunne ses diffuse svært tynne ringer der tykkelsen av en lys og en mørk ring tilsammen kunne være fra 0.5 til 0.75 μm . Det er uvisst om dette kun er optiske ringer som kan skyldes linsefeil eller lysbrytning i otolittkrystallene, eller om det er reelle soner i otolittene. Disse ringene er ikke talt som vekstsoner.

Fig. 3.1 viser en sagitta fra en 5.1 mm lang larve som av Tilseth er estimert til å være 9-10 dager gammel. Det kan her ses 9 soner hvorav nr. 3 og 4 er kraftigere enn de andre.



Figur 3.1. Lysmikroskopi-
(LM)- bilde av en sagitta fra
en 5.1 mm lang torskelarve,
800 X forstørret.

3
5.85



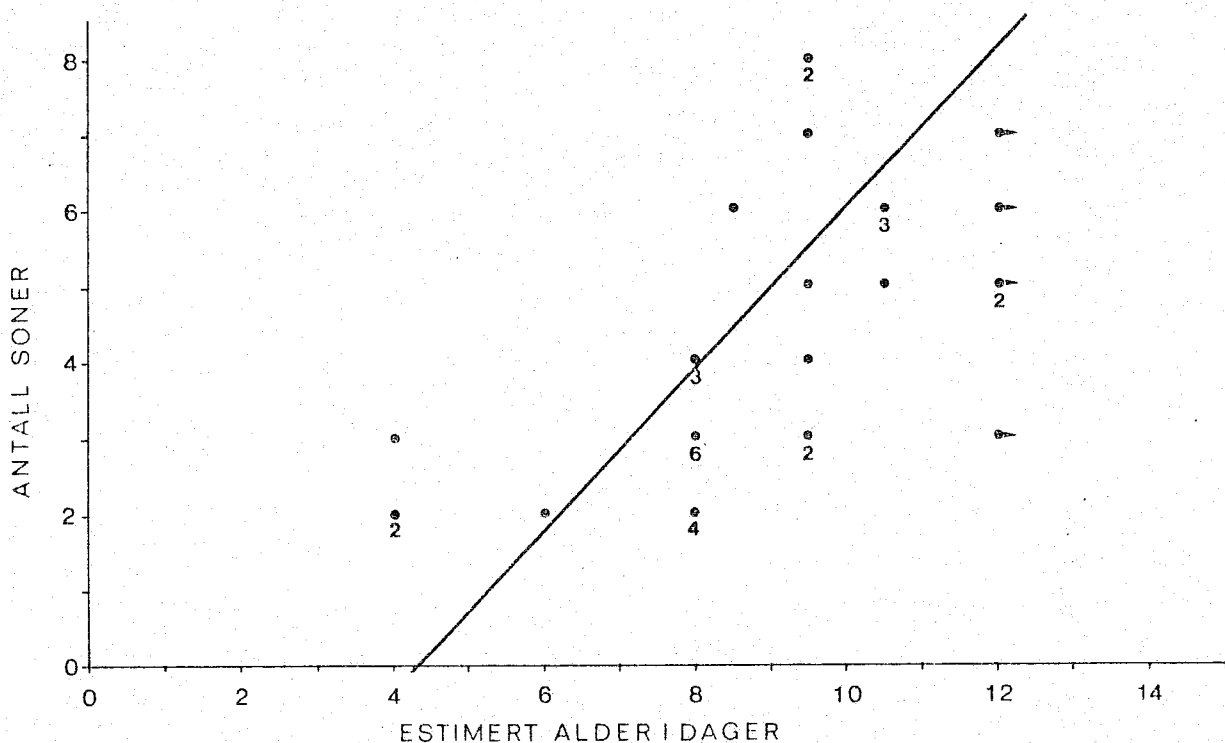
Figur 3.2. Larvelengde plottet mot A, estimert alder og B, antall soner i otolittene. Hver markering representerer en larve, med unntak av de tilfeller der antallet er angitt ved markeringen. Markeringer med en pil på fig. A representerer estimert alder " 12".

Det var et vanlig trekk at otolitten i sentrum hadde en mørk kjerne med diameter ca 10 μm . De hadde så ofte en eller to kraftige soner med en diameter på ca 20-25 μm . På noen otolitter kan telles 4-5 soner innenfor disse kraftige sonene, på andre kan ses 1-2 soner.

Av de 52 undersøkte larvene ble bare fem forkastet fordi ingen av otolittene var mulige å lese. Det kunne være stor forskjell i leseligheten mellom otolittene fra en larve. Sagitta var det paret som vanligvis var lettest å lese, dette mest fordi de er de største. I de tilfellene der hele settet av otolitter var komplett eller nær komplett var det likevel ingen systematisk forskjell mellom antall talte soner i de tre parene. Nå var en slik sammenligning mulig i så få tilfeller at dette resultatet må anses høyst foreløpig. Mellom de to otolittene i et par kunne også leseligheten være ulik. Jeg antar at dette kunne komme av at formen på disse otolittene er nærmest plankonveks, og at det er enklere å se sonene dersom de ligger med den plane siden opp. Det er likevel svært vanskelig eller umulig å forandre disse små otolittenes posisjon på objektglasset og det er tilfeldig hvilken vei de legger seg til rette i innleiringsmediet.

Appendix tabell III oppsummerer resultatene av larve- og otolitt-undersøkelsene for de 52 larvene. Figur 3.2 viser et plott av larvenes lengde mot antall soner og estimert alder. Figur 3.3 viser antall soner plottet mot estimert alder.

Av Fig. 3.2 A framgår det at det er en positiv korrelasjon mellom standard lengde og antall soner. Variasjonen øker med økende antall soner. En larve med lengde 4-5 mm kan for eksempel ha fra 2-9 soner. Figur B viser at lengden også er positivt korrelert med estimert alder fra alder 6-8 dager. Figur 3.3 viser at det er en positiv korrelasjon mellom antall soner og estimert alder. En funksjonell regresjon ble tilpasset sammenhørende verdier av antall soner og alder. I



Figur 3.3. Antall soner i otolittene plottet mot larvens estimerte alder i dager. Hver markering representerer en larve, unntatt hvor antallet er angitt ved markeringen. Linjen som er inntegnet er den funksjonelle regresjonen mellom variablene angitt i teksten.

de tilfellene estimert alder var gitt som "større enn et gitt antall dager" ble disse larvene utelukket fra regresjonen. Denne kan forklare ca 30% av variasjonen mellom variablene, og har formen

$$\text{Antall soner} = -4.58 + 1.06 \times \text{estimert alder}$$

Antallet variabelpar var 30. Regresjonen, som skjærer aldersaksen i ca 4.3 er inntegnet på figuren.

4. DISKUSJON

Otolittenes lesbarhet.

Torskelarver er visuelle spisere, og minimum lysintensitet for naupliespising er vist å være 0.1-0.4 lux (Ellertsen et al. 1980). Lysmålingene i området der larvene ble fanget i Lofoten 1980 tyder på at der var tilstrekkelig lys i det dybdeintervallet hvor larvene oppholdt seg til at de kunne spise døgnet rundt (Tilseth, unpubl. data). Opparbeidelsesresultatene for mage/tarmfylling (appendix tabell III) viser da også at det ble funnet byttedyr i magen på larver fanget både dag og natt. Dette tyder på at spising foregår hele døgnet. Da det altså dannes soner i otolittene så synes et syklisk matopptak å falle bort som mulig årsak til sone-dannelsen.

Radtke and Waiwood (1980) oppgir at sonene dannet før plommesekkens resorpsjon hos torsk er tynnere og mindre synlige enn de dannet etter. Det er rimelig å anta at dette må være forbundet med første matopptak og den økte veksten som følge av dette. Av appendix tabell III framgår det at det er funnet fødepartikler i magen på larver i plommesekkstadium 5 og 6, altså 1-4 dager før plommesekken er resorbert.

Om de kraftige sonene markerer EYS skulle en forvente at alle otolittene hadde like mange soner innenfor. Dette synes ikke være tilfelle i mitt materiale. Dersom de kraftige sonene skyldes første matopptak, vil en forvente en større variasjon i antall soner innenfor, fordi tidspunktet for første matopptak sannsynligvis vil variere noe fra individ til individ. Larvene har utviklet en funksjonell kjeve i plommesekkstadium 5, ca 4 dager før plommesekken er resorbert, og er altså fra dette tidspunktet i stand til å starte matopptaket (Ellertsen et al. 1980). Dette avhenger da videre av at første sone legges ned ved samme alder. Variasjonen i diameter av de kraftige sonene varierer endel,

?
 små
 hva

noe som også underbygger teorien om at de nedlegges ved litt forskjellig alder fra individ til individ.

Forholdet mellom estimert alder og antall soner.

Figur 3.2 viser larvenes standardlengde plottet mot estimert alder og antall soner. Estimert alder er i noen tilfeller satt >12 , og disse punktene er markert med en pil. Dette plottet viser at ved ca 4 dager er larvene mellom 4 og 5 mm lange. De synes så avta noe i lengde fram mot dag 7-8, hvoretter de fleste tiltar i lengde, men noen avtar eller beholder samme lengde, slik at lengdevariasjonen øker med alderen. På grunnlag av estimert alder kan prøven sies å dekke et aldersspekter på minst 8 dager, fra alder 4 til alder 12+. Punktskyen av lengde mot antall soner ligger lengre til venstre. Middel antall soner i prøven er 4 og største og minste observasjon er h.h.v. 9 og 2 soner. Det synes ikke være noen sammenheng mellom lengde og antall soner i dette området. På figur 3.3 er plottet antall soner mot estimert alder for hver larve. Det er en positiv korrelasjon mellom variablene men variasjonen er stor. En lineær regresjon kan forklare ca 30% av denne variasjonen, og den funksjonelle regresjonen

$$\text{Antall soner} = -4.6 + 1.06 \times \text{estimert alder}$$

er inntegnet. Dette viser at antall soner er proporsjonalt med estimert alder med en faktor ~ 1.0 . Den lave korrelasjonen ($r = .54$) viser imidlertid at variasjonen rundt denne sammenhengen er betydelig. Noe av denne variasjonen kan skyldes feil i estimert alder. Denne feilen er likevel sannsynligvis liten da stadiene fram til EYS lar seg identifisere nokså nøyaktig. Da temperaturen er kjent for områdene larvene oppholdt seg, er det mulig, på grunnlag av tidligere laboratorieforsøk å tidfeste disse stadiene, og dermed gi larvens alder. Noe av variasjonen kan skyldes feil i estimeringen av antallet soner i otolittene. Denne feilen er sannsynligvis liten for gode otolitter, men kan være stor for dårlige.

Videre kan noe av variasjonen forklares ved at alle larvene ikke har lagt ned første sone ved ens alder og/eller at noen larver har unnlatt å legge ned en sone hver dag. Dette siste kan for eksempel tenkes forårsaket av temporære sulteperioder.

Det kan på bakgrunn av dette konkluderes med,

- 1) at det legges ned primære vekstsoner i otolittene til torskelarver rundt slutten av plommesekkstadiet i et område der lysmengden både dag og natt ligger over terskelen for larvenes visuelle matopptak.
- 2) at det i regelen legges ned en sone pr dag fra alder ca 4 dager til ca 12 dager.
- 3) at dersom periodisiteten er daglig for alle larvene og alle sonene er detektert, må alderen ved nedleggelsen av første sone variere fra ca 0 dager til 8 dager. Hvis derimot alle larvene legges med første sone ved samme alder og igjen alle sonene er detektert, så må noen av larvene ha veket av fra en daglig periodisitet en eller flere ganger i perioden.

V TROPISKE MYCTOPHIDAER

1 INNLEDNING OG GENERELL OMTALE AV OPPARBEIDELSESMETODER FOR OG UTSEENDE AV MYCTOPHIDAEOTOLITTER.

1.1 Innledning

Etterhvert som flere og flere av de konvensjonelle fiskebestandene er blitt fullt beskattet og enda overbeskattet, har nødvendigheten av å ta i bruk i dag ubeskattede ressurser blitt åpenbar. Den kanskje mest aktuelle av disse ressursene synes være mesopelagiske fisk (Gjørøster 1981). Arter av fam. Myctophidae er de viktigste av de mesopelagiske fiskene, og det er først og fremst i visse tropiske områder at tettheten og mengden er så stor at fiske med konvensjonelle redskaper synes aktuelt (Gjørøster and Kavaguchi 1980). Før et kommersielt fiske på disse bestandene begynner, er det viktig å få kunnskap om biologiske parametre som vekst og naturlig dødelighet. Til dette er det nødvendig å ha en metode for aldersbestemmelse. J. Gjørøster (1981) fant primære vekstsoner i otolittene hos Benthosema pterotum og B. fibulatum, og brukte disse til aldersbestemmelse i det han foreløpig antok en daglig periodisitet på disse sonene. Methot (1979) brukte samme metode for å aldersbestemme myctophidaen Stenobranchius leucopseurus.

Det følgende er en undersøkelse av seks arter av lysprikkfisk fra det Arabiske Hav, hvor periodisiteten av de primære vekstsonene i otolittene i utgangspunktet ikke er undersøkt.

På tross av at de mesopelagiske fiskene kan være viktige og blant de mest aktuelle objektene for aldersbestemmelse ved dagsonelesing, unndrar de seg enhver undersøkelse som kunne fastslå sikkert om de primære vekstsonene er daglige eller ikke. Det har vist seg umulig å holde fangete lysprikkfisk i live over lengre tid enn et par døgn. Egg er aldri funnet i

sjøen og noe klekkeeksperiment har hittil ikke være vellykket. Også metoder for indirekte verifisering via andre periodiske merker i otolittene synes problematisk for arter som lever i subtropiske og tropiske områder, da årringer ikke eksisterer. Pannella (1974) fant sykli på 14 og 28 ganger den primære perioden i fisk både fra tropiske og tempererte områder. Slike perioder kan, om de er tilstede i tropiske myctophidaer tjene som en indirekte stadfesting av at de primære sonene er daglige. Selv om det ikke i og for seg er enklere å argumentere for perioder på 14 dager enn for en dag, vil tilstedeværelsen av to slike sykli samtidig tale sterkt for en daglig og en lunar periode.

Argumentene for at de primære vekstsonene i tropiske myctophidaer er daglige er likevel sterke.

- i) De primære vekstsonene er funnet å være daglige i mange tropiske og tempererte arter.
- ii) Daglige vekstsoner er påvist i myctophidaer som lever i tempererte områder (Methot 1979).
- iii) Den fysiologiske mekanismen bak de primære vekstsonene er ufullstendig kjent. Laboratorieeksperimenter tyder på at en biologisk klokke er i funksjon, som må trigges av ytre stimuli (Taubert & Coble 1977, Radtke pers. medd.). Taubert & Coble fant at en lys/mørke syklus på ca 24 timer kunne indusere soner i otolittene på cichlidaer. Brothers (1979) har vist at for noen arter er temperaturforskjeller dag/natt viktigere enn både lyssyklus og fødesyklus, som også er foreslått som et periodisk stimuli som kunne være ansvarlig for nedleggelsen av sonene. Selv om mange myctophidaer vandrer langs en isolum, vil de likevel oppleve en viss forandring i lysintensitet i løpet av døgnet. Forskjellen i temperatur dag/natt vil være svært stor. Brothers (1979) fant at temperaturforskjeller på mindre enn 1.5°C kunne danne soner. En lysprikkfisk som i det

Arabiske Hav vandrer fra overflaten til et dyp på 300 m vil oppleve en temperaturforskjell på ca 15°C. Også fødeinntaket hos myctophidaer er funnet å følge en daglig periode (Gjøsæter 1981). De vandrende myctophidaer i det Arabiske Hav vil også være utsatt for store svingninger i O₂-innholdet i vannet. Det er rimelig at dette, som må påvirke metabolismen, også kan være en mulig årsak til de rytmiske forandringene i nedleggelsen av materiale på otolittene.

Det synes på bakgrunn av dette å være mer rimelig å anta en daglig enn noen annen periode på de primære vekstsonene, og jeg vil derfor i det følgende anta en slik periode, inntil det kan bli mulig å undersøke dette i et eksperiment, eventuelt verifisere antagelsen på annen måte.

1.2 Metoder for opparbeidelsen av materialet

De myctophidaene som inngår i denne undersøkelsen har så ensartede otolitter at de samme metodene for opparbeidelse har vist seg brukbare for alle. Disse metodene blir derfor i det følgende gjennomgått samlet for disse artene.

Prøvene var at to ulike typer. For noen prøvers vedkommende ble fiskene lengdemålt og kjønns/stadiebestemt og begge sagittae plukket ut umiddelbart etter fangst. Otolittene ble deretter lagt i lommer i plastmapper laget for formålet sammen med en lapp merket med prøvenummer og fiskens nummer i prøven. Lommene ble deretter fylt med ca 80% etanol og sveiset igjen. De resterende prøvene ble puttet på samle-glass og konservert på ca 80% etanol. Alle prøvene ble så fraktet til Institutt for Fiskeribiologi for videre opparbeidelse. På fisk fra samleglass ble her begge sagittae plukket ut under lupe 6-25X v.h.a. pinsett og skalpell, og fisken lengdemålt og kjønnsbestemt. På de fleste ble også modningsstadium notert. Da fiskene skrumper noe under fiksering ble lengdene justert i henhold til formelen

$$L_{\text{fersk}} = 1.02 \times L_{\text{fiksert}} + 0.56$$

etablert av J. Gjørseter (1973) for formalinfiksert Benthoosema glaciale. Denne relasjonen ble benyttet fordi det ikke ble utført skrumpningseksperiment under innsamlingen av dette materialet, og det har heller ikke lyktes å finne slike eksperiment ved alkoholkonservering omtalt i litteraturen. Den eventuelle feilkilden skulle likevel være liten sammenlignet med måleunøyaktighet (til nærmeste mm) og målefeil (p.g.a. bøygede eksemplarer). Som vanlig for myctophidaer ble målt standard lengde, SL, fra snuten til bakre del av hypuralplaten.

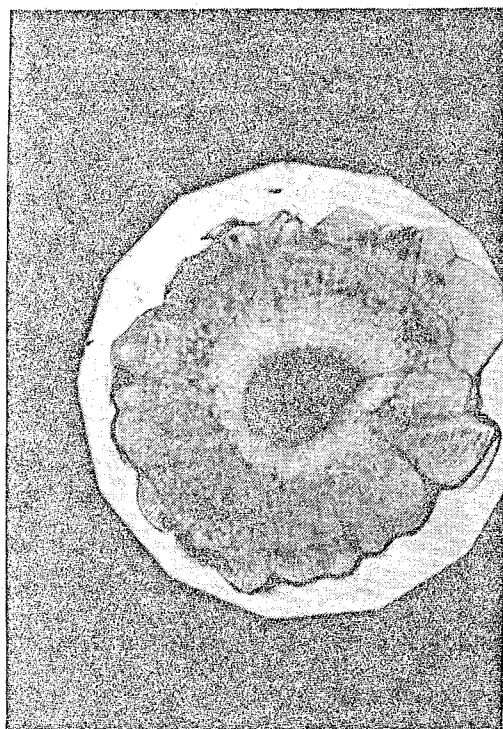
Etter at otolittene var plukket ut (eller tatt ut av plastlommene i otolittmappene) ble de rensset for vevsrester i vann. Slipeprosessen foregikk som forklart i kap. 2.1. Otolitter fra fisk mindre enn ca 30 mm ble slipt på den ene siden, mens de fra større fisk ble slipt fra begge sidene, vanligvis til et anteroposteriort sagittalsnitt. I noen tilfeller ble det også laget frontal eller transversalsnitt.

Følgende prosedyre for lesningen er stort sett blitt fulgt: På objektglasset ble notert artsnavn, prøvenummer og fiskens nummer i prøven. I mikroskopet ble først målt største radius og radien vinkelrett på denne mot den ventrale kanten v.h.a. okularmikrometer. Disse målene ble så omregnet til mm og notert. Selve tellingen av soner foregikk ved 250, 400 eller 1000X forstørrelse. Tellinger ble gjentatt inntil det var god overensstemmelse mellom gjentatte tellinger. Disse ble foretatt langs flere radier dersom det var mulig. Det ble brukt håndteller for å unngå at tidligere resultater skulle kunne innvirke på gjentatte tellinger. Det ble også tatt bilder av mange av otolittene, og også bildene ble lest og sammenlignet med mikroskoptellingene. For hver otolitt ble så fastsatt et tall på grunnlag av disse tellingene. De to otolittene fra hver fisk ble så sammenlignet. Om det var mindre enn 10% forskjell på tallene ble gjennomsnittet brukt som endelig resultat. Var det mer, ble otolittene undersøkt

på nytt, og dersom den ene kunne betegnes som mer leselig enn den andre, ble denne brukt. Om det ikke var mulig å oppnå bedre enn 10% avvik mellom gjentatte tellinger av en otolitt ble denne forkastet. Denne prosedyren er likevel ikke fulgt slavisk. Det kunne på otolitter med svært tynne soner være grunn til å legge mer vekt på en telling med 1000X enn en med 250X forstørrelse. Omvendt om sonene var brede og tydelige, men det kunne observeres "falske soner" som resultat av optiske fenomener under 1000X forstørrelse.

1.3 Om myctophidaenes otolitter generelt

I det følgende vil jeg med "otolitt" forstå "sagitta". Otolittenes ytre morfologi er mye ens for de artene som inngår i denne undersøkelsen. Figur 1.1 viser denne typiske utformingen. Den relative størrelsen av otolittene hos de ulike artene varierer en del, fra radius ca .4 mm hos en 30 mm lang Lampanyctus sp. til en radius ca 1.0 mm hos en like lang Symbolophorus evermanni og Benthoosema pterotum. Hos unge individer har otolitten en nærmest sirkelformet omkrets, men får etterhvert to rostrae, hvorav det dorsale er

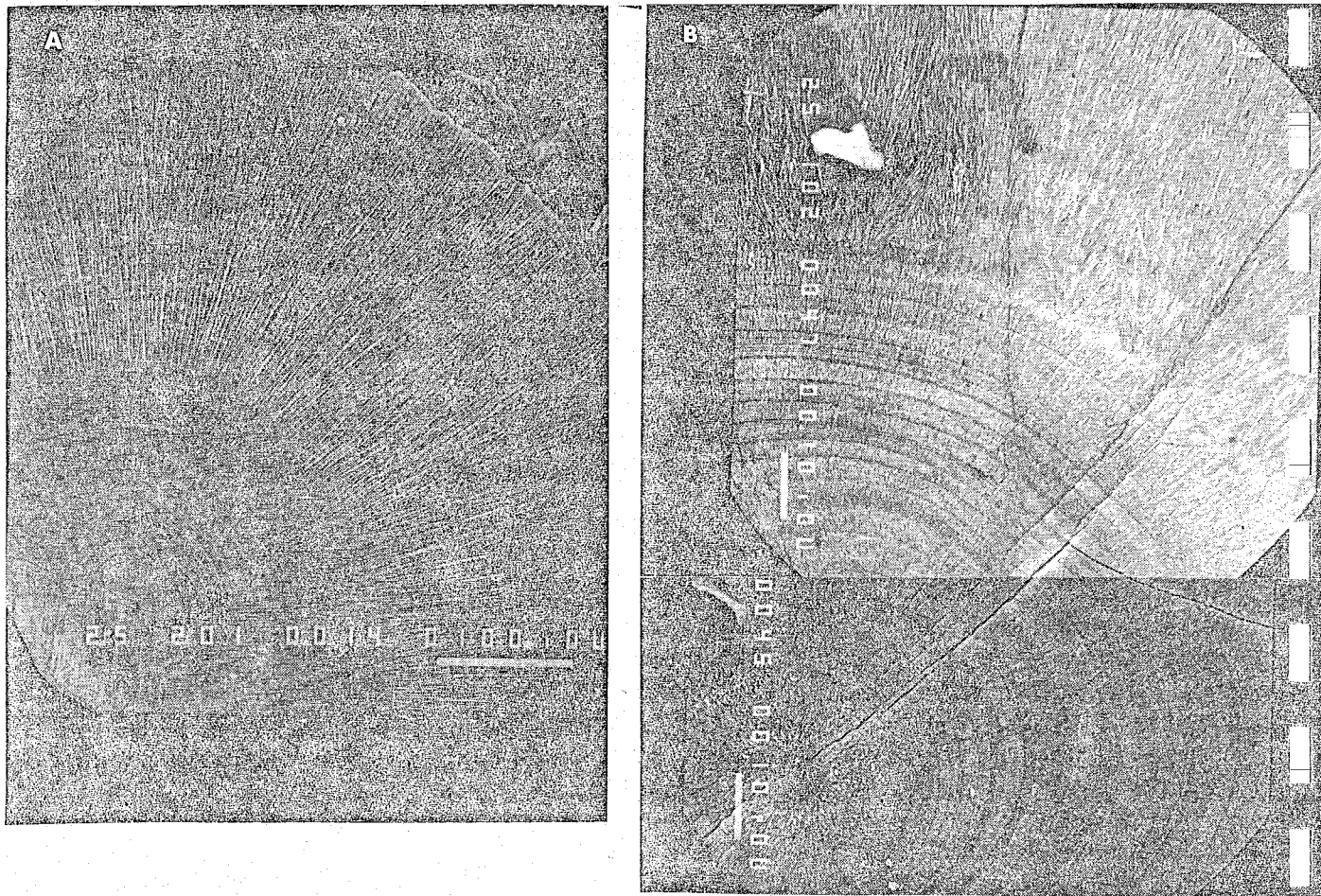


Figur 1.1. Lysmikroskopi- (LM)- bilde som viser den typiske utformingen av sagittae fra de myctophidaene som inngår i undersøkelsen. Bildet viser en sagittalsnittet sagitta fra en B. pterotum, 32 X forstørret.

det største. Et snitt gjennom otolittene viser at den indre morfologien også er nokså ens hos disse myctophidaeotolittene. De har innerst noe jeg vil kalle en indre kjerne. Utenfor denne kommer en ytre kjerne, som på et snitt ser ut som et belte rundt den indre kjernen. De primære vekstsonene er på endel otolitter tydelige i den indre kjernen. I den ytre kjernen synes det være noen få bredde og oftest lite distinkte soner. Utenfor dette området begynner så de vanlige sonene som fortsetter ut til kanten av otolitten. Overgangen mellom indre og ytre kjerne er tydelig markert ved noe som ser ut som en bruddkant på snitt der slipeplanet går gjennom kjerneområdet. Overgangen til området utenfor er ikke så markert. Den ytre kjernen skiller seg ellers fra den indre mest i farge og i utformingen av sonene. Figur 1.2 viser SEM-bilder av en Benthosema pterotum otolitt. På figur A) er sagittalsnittet 190X forstørret. Inndelingen i indre og ytre kjerne skulle framgå klart. På fig. B) er kjerneområdene forstørret 920X.

Kjernene er generelt vanskelige å lese, og kan overhodet ikke leses i mange av otolittene. Hos B. pterotum er kjernene leselige i ca 60% av otolittene, hos B. fibulatum i ca 50% og for de andre varierer andelen av leselige mellom 25 og 60%. Et generelt trekk er at kjernetellingene varierer mellom 15 og 35.

Som det framgår av Fig. 1.2 er det stor forskjell i otolittenes hele utforming mellom de ulike områdene. Utenfor kjerneområdet synes otolitten være bygget opp av lange kraftige aragonittkrystaller som alle er radially orientert. I den indre kjernen synes strukturen være mer "kornet" med kortere krystaller også radially orientert. I den ytre er krystallene grovere og lengre enn i den indre kjernen, og de er ikke strengt radially orientert, særlig er dette tydelig i overgangen mellom indre og ytre kjerne. Vekstsonenes utforming er også forskjellig. I den indre kjernen varierer de i tykkelse fra ca 2 μm innerst til 7-8 μm ytterst. Ved 920 X forstørrelse i elektronmikroskop kan sees at disse sonene er

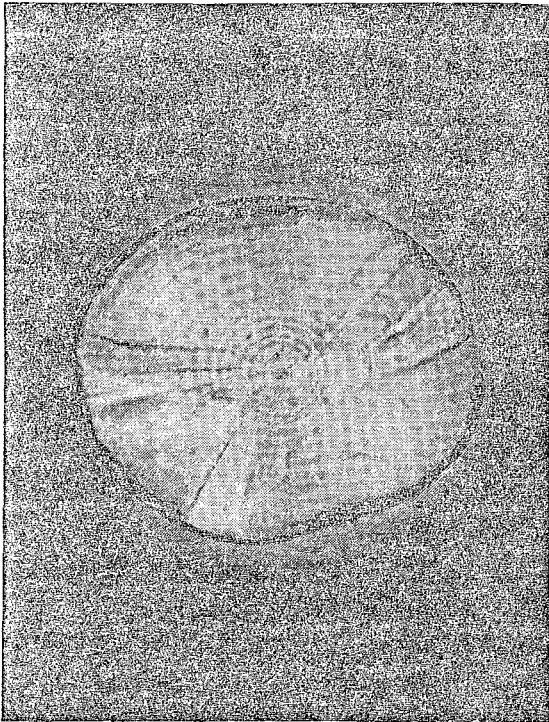


Figur 1.2. Scanning elektronmikroskopi (SEM) - bilde av en sagitta fra en B. pterotum. A viser et sagittalsnitt 190 X forstørret. B er et utsnitt av A, 920 X forstørret.

sammensatt av lameller av ca .5 μm tykkelse. Dette er tydeligst i den mest etsede delen av sonene. Dette reiser spørsmålet om det er korrekt å kalle de sonene som ses og telles i lysmikroskop for primære. Jeg har likevel valgt å bruke denne terminologien, fordi det synes å gi en bedre overensstemmelse med den som brukes i litteraturen. Hvordan disse lamellene skal tolkes er foreløbig uvisst. Dersom de primære sonene er daglige må det dreie seg om sub-daglige strukturer. Det virker i alle fall urimelig om disse lamellene skulle representere en dags vekst. Denne ville da være ekstremt langsom, idet den indre kjernen ville representere nesten $\frac{1}{2}$ års vekst.

Sonene i den ytre kjernen synes ikke være sammensatt av tynnere lameller. Tykkelsen av sonene er her opptil 18 μm , hvorav den mest etsede delen bare utgjør 2-3 μm . Utenfor kjerneområdet er sonene igjen tynnere, hos B. pterotum 5-7 μm . Hos for eksempel Symbolophorus evermanni kan sonetykkelsen være h.h.v. 10, 40 og 20 μm for de tre områdene.

I Adengulfen ble det fanget noen larver av Benthoosema sp.. På Fig. 1.3 er gjengitt et lysmikroskopbilde av sagitta til et 7 mm langt individ 320 X forstørret. En kan se 17 soner, og den indre kjernen er ikke ferdig dannet. De minste juvenile eksemplarene som ble funnet var h.h.v. 14 og 16 mm for B. pterotum og B. fibulatum. Disse hadde alle ferdigdannet både indre og ytre kjerne, og hadde fra 25 til 50 soner utenfor kjerneområdet.



Figur 1.3. LM-bilde som viser en ubehandlet sagitta fra en 7 mm lang Benthoosema-larve 320 X forstørret.

2 BENTHOSEMA PTEROTUM

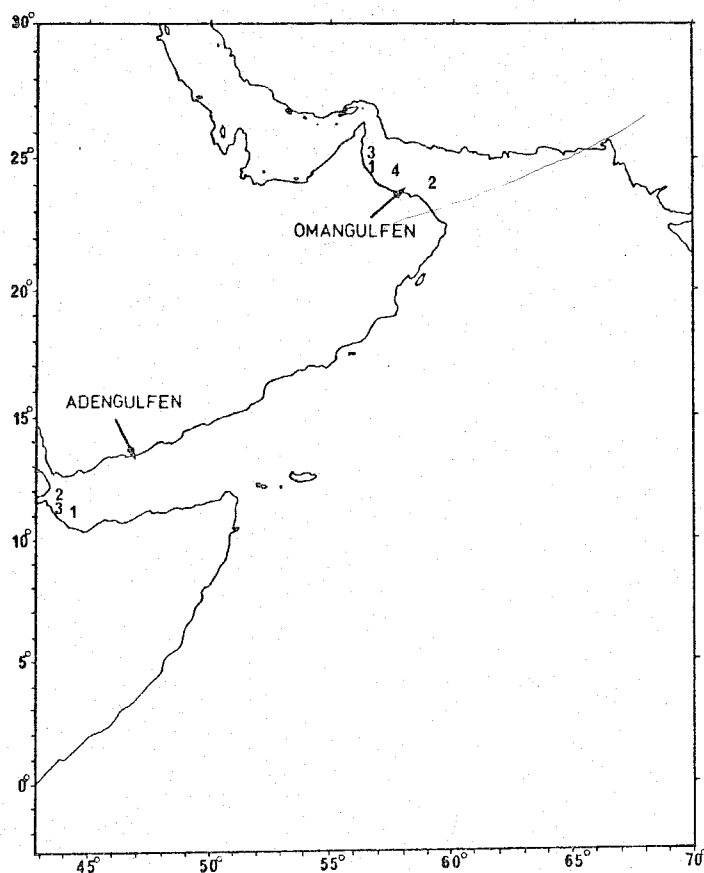
2.1 Innledning

Under toktene med Dr. Fridtjof Nansen i Det Arabiske Hav i 1975 og 1976 ble denne arten funnet å dominere den meso-pelagiske faunaen i det meste av det undersøkte området (Gjøsæter 1981). Det samme ble funnet under et tokt med samme fartøy i Omangulfen og Adengulfen i juli-august 1979 (Aglen et al. 1981). Det eneste som er publisert om veksten av denne arten er J. Gjøsæters arbeid fra 1981. Han fant at arten synes å vokse til en lengde av ca 50 mm, men eksemplarer over 45 mm var skjeldne i fangstene. Dette stemmer med egne observasjoner fra toktet i 1979 og fra det undersøkte materialet som ligger til grunn for denne undersøkelsen.

Arten har et vertikalt vandringsmønster og befinner seg nær overflaten om natten. I Adengulfen vandrer den om dagen ned og danner et slør på dyp rundt 200-300 m. I Omangulfen er den funnet å inngå i to dagslør på ulike dyp, det øvre på 130-200 m.

2.2 Materiale

Materialet ble samlet inn på toktet med R/V "Dr. Fridtjof Nansen" i Adengulfen og Omangulfen i 1979. Tabell 2.1 gir en oversikt over prøvene, og Fig. 2.1 viser fiskestasjonene hvor prøvene er tatt.



Figur 2.1. Kart over det nordvestlige Arabiske Hav. Tallene er nummer på prøvene som inngår i materialet, og de markerer posisjonene for fiskestasjonene hvor prøvene er tatt.

I tillegg til dette materialet er benyttet en prøve (05) fra Omangulfen i april 1979 fra R/V "Lumuru". De nøyaktige data angående tid og posisjon er ikke kjent for denne prøven.

Tabell 2.1 Oversikt over hvor og når prøvene av B. pterotum er tatt, samt prøvenes størrelse.

Prøve Nr. 1)	Posisjon		Dato	Sted	Dyp m	Tid	Ant.
O 1	24°22'N	57°07'E	05-07	Oman	30	22.05	12
O 2	24°18'N	58°30'E	06-07	Oman	285	17.43	3
O 3	24°46'N	57°07'E	15-07	Oman	35	22.07	11
O 4	24°37'N	57°53'E	30-07	Oman	100	07.15	12
O 5	?	?	?	Oman	?	?	25
A 1	11°04'N	44°27'E	24-08	Aden	37	03.10	16
A 2	11°53'N	43°35'E	24-08	Aden	0	21.55	13
A 3	11°47'N	43°29'E	25-08	Aden	310	17.15	16

1) O = Omangulfen

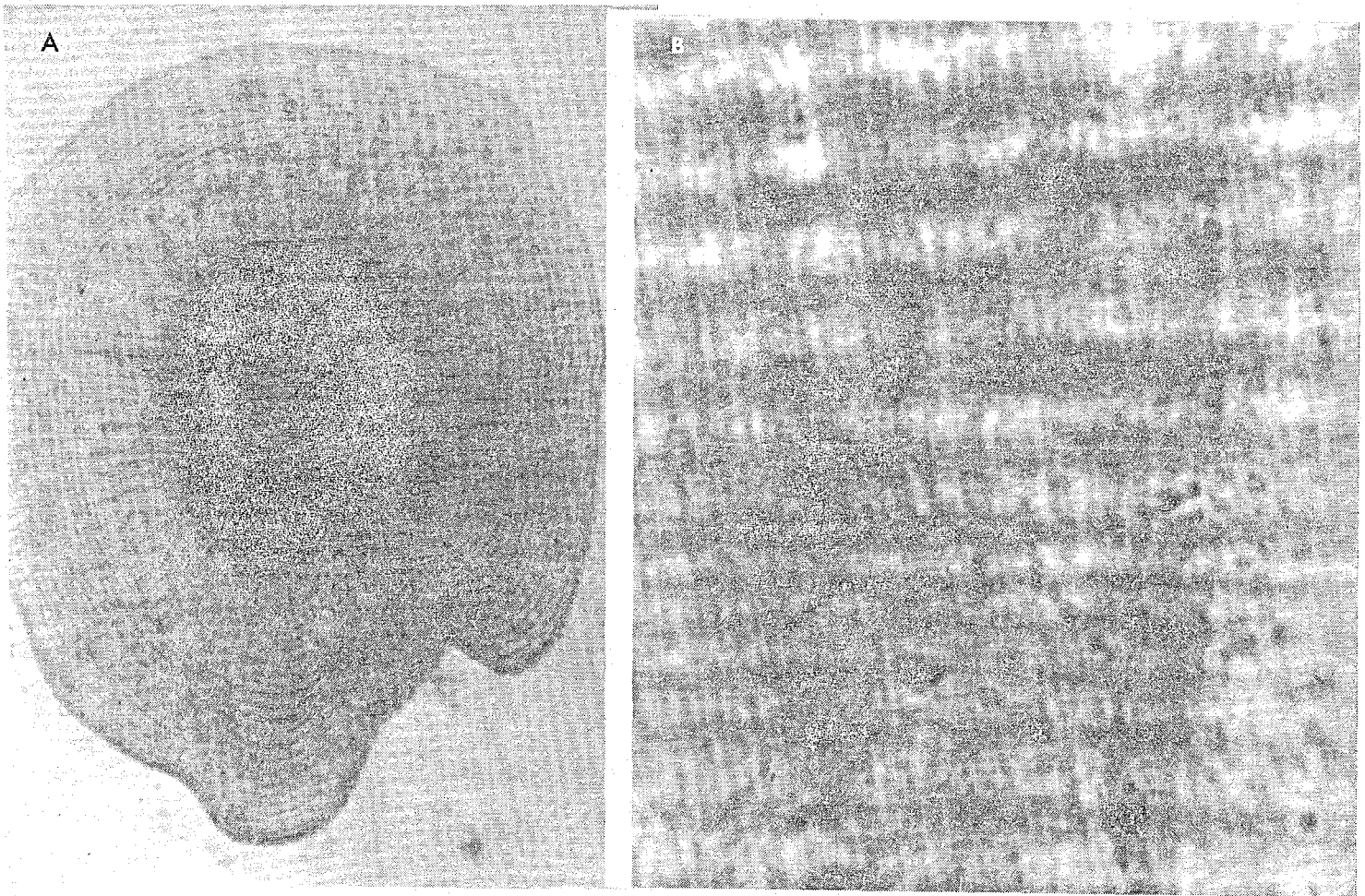
A = Adengulfen

2.3 Resultater

2.3.1 Otolittenes utseende og lesbarhet.

Lesbarheten av sagitta var generelt bra. De fleste otolittene hadde tydelige soner i et sagittalsnitt godt lesbare i alle retninger fra sentrum. Bare ca 15% av otolittene måtte forkastes. Selve kjerneområdet bød på problemer, se nedenfor. Også otolitter fra store fisker kunne være vanskelige å telle da sonene her kunne ligge svært tett i ytterste delen av otolittene. Figur 2.2 viser et sagittalsnitt av en sagitta. A en oversikt og B et forstørret utsnitt.

I litteraturen finnes endel eksempler på at de primære vekstsonene har vært gruppert med perioder på 7, 14 eller 28, enten ved at en eller flere kraftigere soner skilte mellom slike perioder eller ved at f.eks. 7 brede soner alternerer med 7 smale soner. Slike grupperinger er ikke oppdaget hos denne arten i denne undersøkelsen. Særlig på eldre eksemplarer kunne de primære sonene være noe irregulære i den ytterste delen av otolitten, særlig langs det dorsale rostrum, men det kunne ikke påvises noen fast periode mellom de kraftigere sonene.



Figur 2.2. LM- bilder av et sagittalsnitt av en B. pterotum sagitta, A 122 X forstørret og B et utsnitt 1440 X forstørret. Merk de radiale fibre (loddrett) som gjennomløper de primære vekstsonene (vannrett).

Kjernene er generelt vanskelige å lese, og kan overhodet ikke leses i mange av otolittene. Dette kommer sannsynligvis av at snittet ikke har truffet nøyaktig gjennom kjernen eller at snittet ikke er tynt nok. Kjerneområdet er mer opakt enn resten av otolitten og vil derfor fortære bli uleselig når snittykkelsen øker. Ca 66% av otolittene hadde tellbare kjerner. Da det ut fra observasjoner synes som om antallet soner i kjernene er nær konstant innen hver prøve, og det er av stor betydning å vite det totale antall soner også der hvor kjernen er uleselig, har jeg beregnet gjennomsnittlig antall kjernesoner innen hver prøve. Resultatet er gitt i Appendix tabell IV. Dette middeltallet innen hver prøve ble så lagt til antall soner utenfor kjernen for å oppnå det totale antall soner for de otolittene som hadde uleselig kjerne.

Foruten antall soner i kjernen ble følgende parametre målt:

r_{ki} = rad. i indre kjerne

r_{ky} = rad. i ytre kjerne

For definisjon og beskrivelse av de to kjernene se kap. V 1.

På grunnlag av disse data ble også følgende parametre beregnet:

L_{ki} : Fiskens lengde ved ferdig nedlagt indre kjerne.

L_{ky} : Fiskens lengde ved ferdig nedlagt ytre kjerne.

$L_{ky} - L_{ki}$

V_{ki} : Veksthastigheten fra klekking til L_{ki}

V_{ky} : Veksthastigheten fra klekking til L_{ky}

$V_{(L_{ky}-L_{ki})}$: Veksthastigheten mellom L_{ki} og L_{ky}

Lengdene er beregnet etter tilbakeberegningemetoden gitt i kap. 2.3.3. Veksthastighetene er beregnet som lengde dividert med antall soner i tilsvarende radius. Prøvemidlene for disse parametrene er gitt i Appendix tabell IV.

De andre otolittparene:

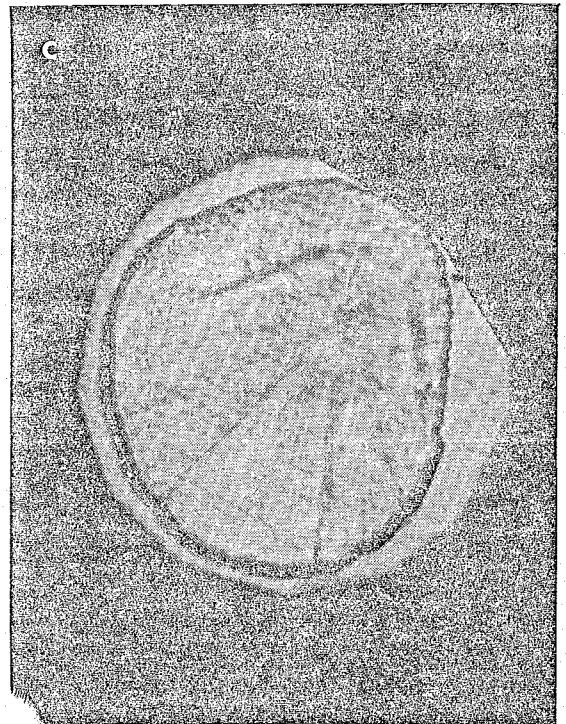
Selv om det alltid har vært vanlig bare å bruke sagitta til aldersbestemmelse, ble noen få lapillae og astericae plukket ut for å undersøke mulighetene for å bruke disse. Da de er mye mindre enn sagittae kunne fordelene med å bruke dem være at en unngikk den tidkrevende slipeprosessen. Resultatene av undersøkelsen kan oppsummeres som følger.

Både lapillus og astericus inneholder primære vekstsoner. Et kjerneområde, som var vanskelig å lese, men mindre klart definert enn i sagitta, fantes i begge otolittparene. På en 18 mm langt eksemplar kunne begge parene leses uten sliping, og viste god overensstemmelse med sagitta. På fisk fra 39 til 46 mm lengde kunne lapillae ikke leses uten sliping. Sliping hadde en bra effekt, tellingene viste noenlunde overensstemmelse med sagittae. Astericae kunne vanskelig leses på grunn av sin irregulære form. Figur 2.3 A, B og C viser en fra hver av otolittparene fra et 18 mm langt eksemplar.

Konklusjon: Selv om begge de små otolittparene ser ut til å inneholde soner av samme periodisitet som sagitta, er bruken av dem lite aktuell fordi de som sagitta må slipes for større eksemplarer av denne arten, og de er heller ikke så enkle å lese som sagitta.



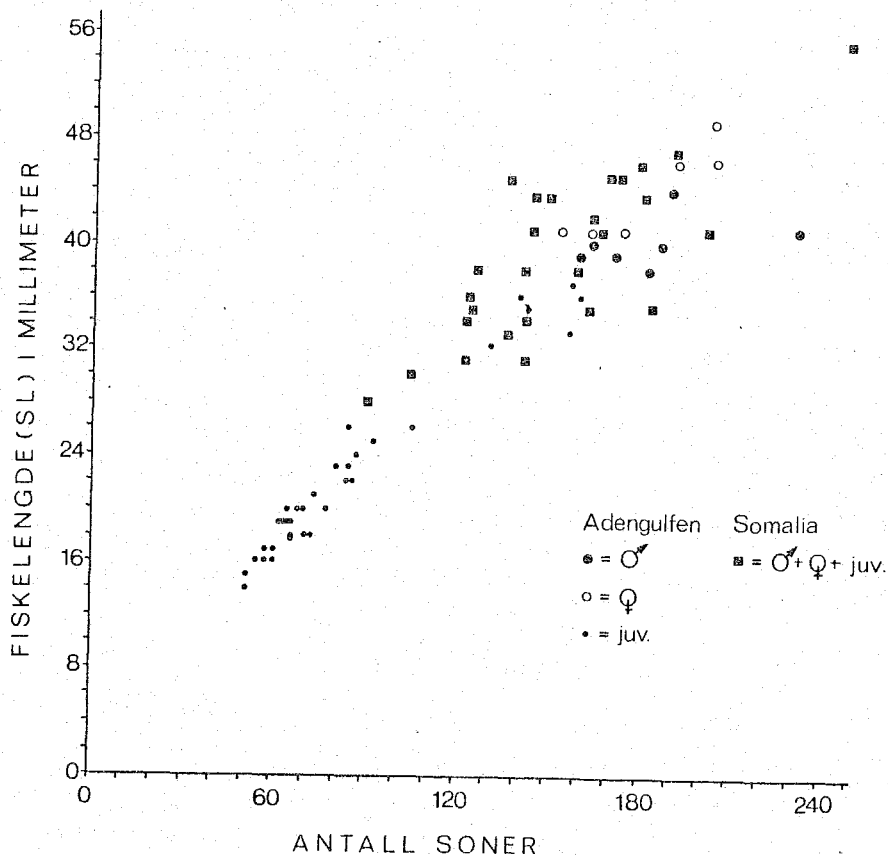
Figur 2.3. LM-bilder av otolitter fra en 18 mm lang B. pterotum. A. En sagitta (utsnitt) 200 X forstørret, B. en astericus 320 X forstørret og C. en lapillus 200 X forstørret.



2.3.2 Fiskens lengdevekst basert på alder/lengde-data fra prøvetaking av populasjonen.

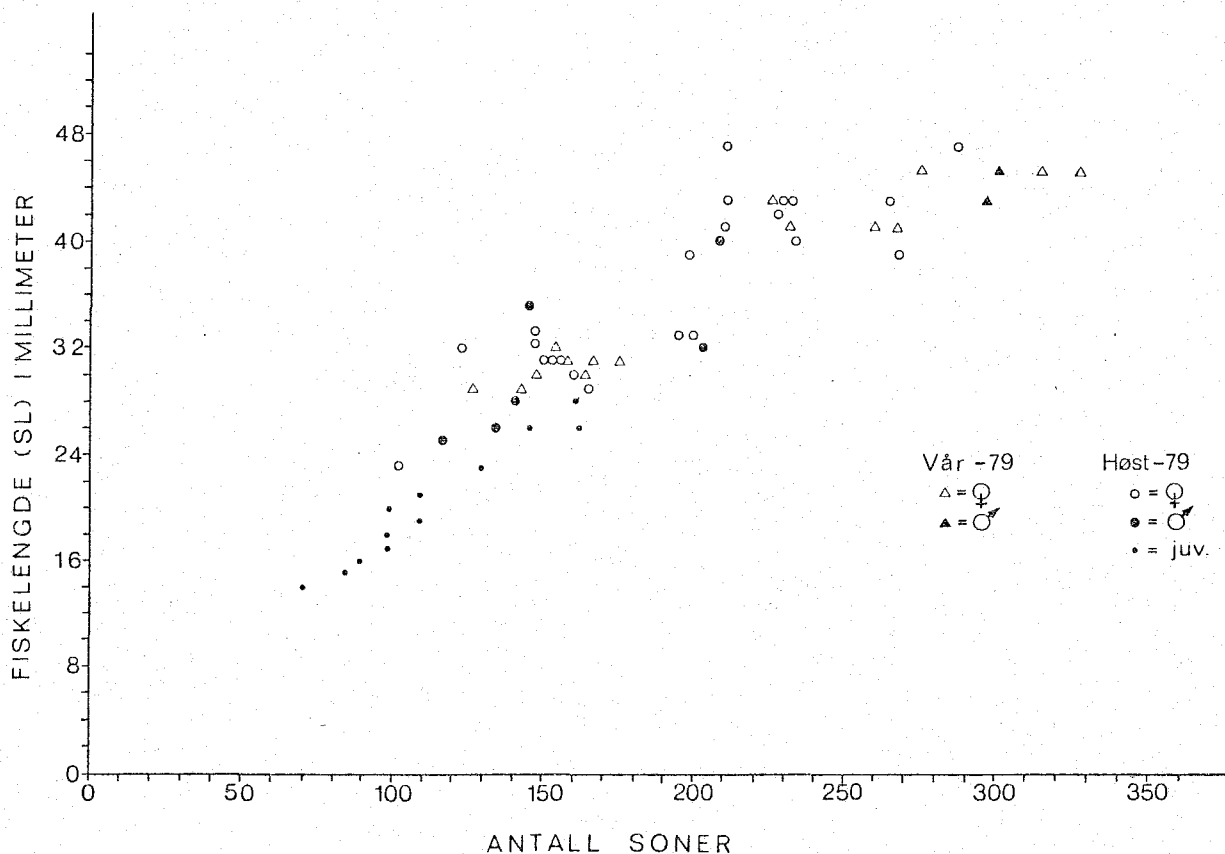
I det følgende antar jeg at de primære vekstsonene har en daglig periodisitet.

På figur 2.4 er plottet antall soner i otolittene mot standard lengde for de tre prøvene tatt i Adengulfen. Punktskyene er sammenfallende for prøvene og de er derfor slått sammen til et plott. De tre prøvene omfatter 46 eksemplarer i størrelsesområdet 14 til 50 mm. Som det framgår av figuren synes det som om ♀♀ vokser noe fortere enn ♂♂, men materialet er for lite på kjønnsmodne fisker til å teste dette statistisk. Veksten synes være avtagende i den perioden prøvene dekker. På figur 2.4 er også inntegnet resultatene fra J. Gjøsæters vekstundersøkelser av denne arten i Adengulfen i 1975 (Gjøsæter 1981). Det framgår av plottet at disse fiskene har hatt en noe hurtigere vekst.



Figur 2.4. Fiskelengde plottet mot antall otolittsoner for de tre prøvene tatt i Adengulfen 1979 og fra Somaliakysten 1975. Symbolene er forklart på figuren.

Fig. 2.5 viser tilsvarende data fra Omangulfen. Det er her 5 prøvene som er opparbeidet, tilsammen 53 fisker. Prøvene fra juli/august 1979 er så like at de er slått sammen på plottet. Selv om ikke prøven fra Omangulfen i april 1979 skiller seg vesentlig fra disse prøvene er denne plottet for seg selv, for å muliggjøre en sammenligning av vekst i ulike årstider. Det synes ikke være noen vekstforskjell mellom ♂♂ og ♀♀ så disse er slått sammen på Fig. Fiskene er i størrelser fra 14 til 47 mm, et bortimot identisk størrelsesspekter som det i Adengulfen. Selv om veksten synes avta med økende alder er det ingen tydelige tegn til en asymptotisk vekst, muligens med unntak av prøven i Omangulfen i april 1979. Von Bertalanffys' vekstkurver er likevel tilpasset de ulike strata som er plottet på figurene. Allens metode (Allen 1974) ble benyttet ved beregningene. Resultatene ble:



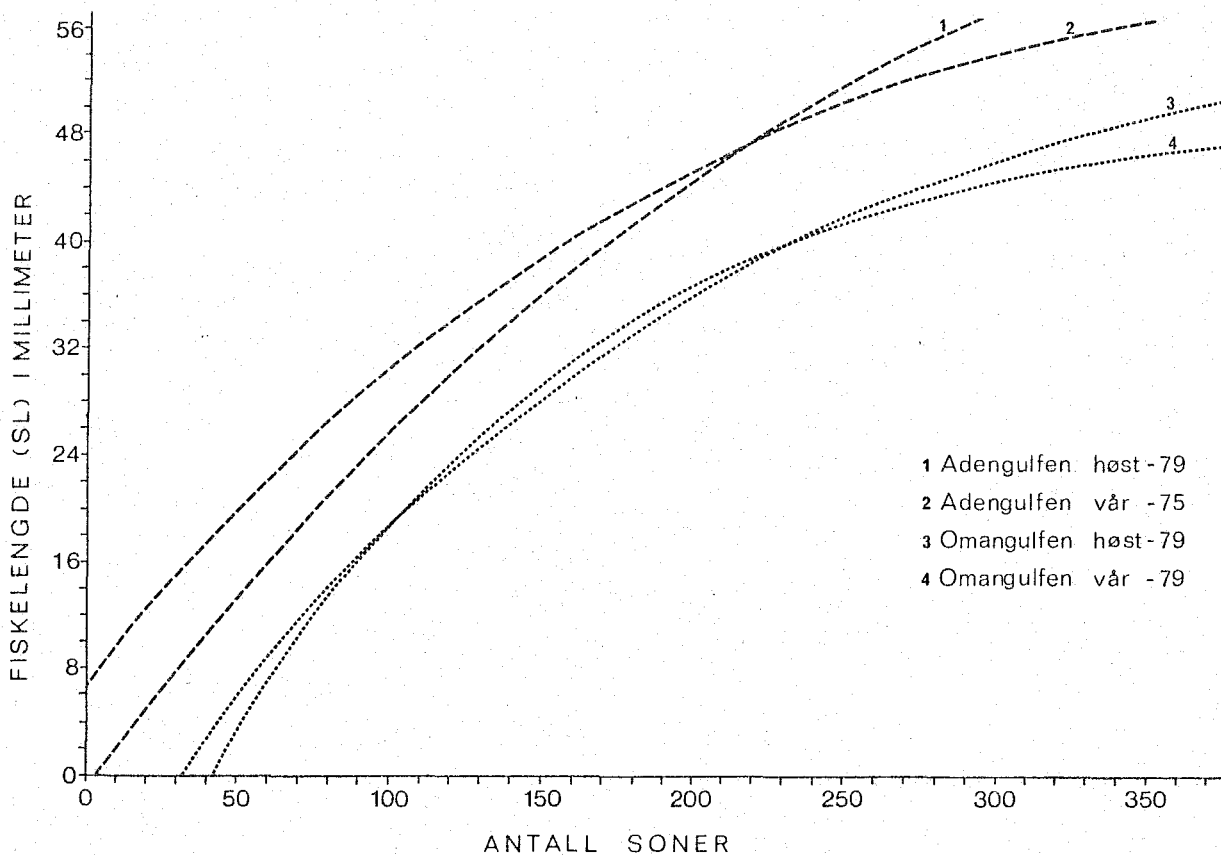
Figur 2.5. Fiskelengde plottet mot antall otolittsoner for prøvene fra Omangulfen 1979. Symbolene er forklart på figuren.

Strata	K	L_{∞} (mm)	t_0 (år)
Oman vår-79	2.95	50.7	0.11
Oman høst-79	2.09	58.8	0.09
Aden vår-75	1.81 ¹⁾	68 ¹⁾	0.06 ²⁾
Aden vår-79	1.42	84.5	0.01

1) Verdiene tatt fra J. Gjørøster (1981)

2) Verdien justert i henhold til ny telling 1980, se tekst.

Kurvene er inntegnet på Fig. 2.6. Av disse framgår det at

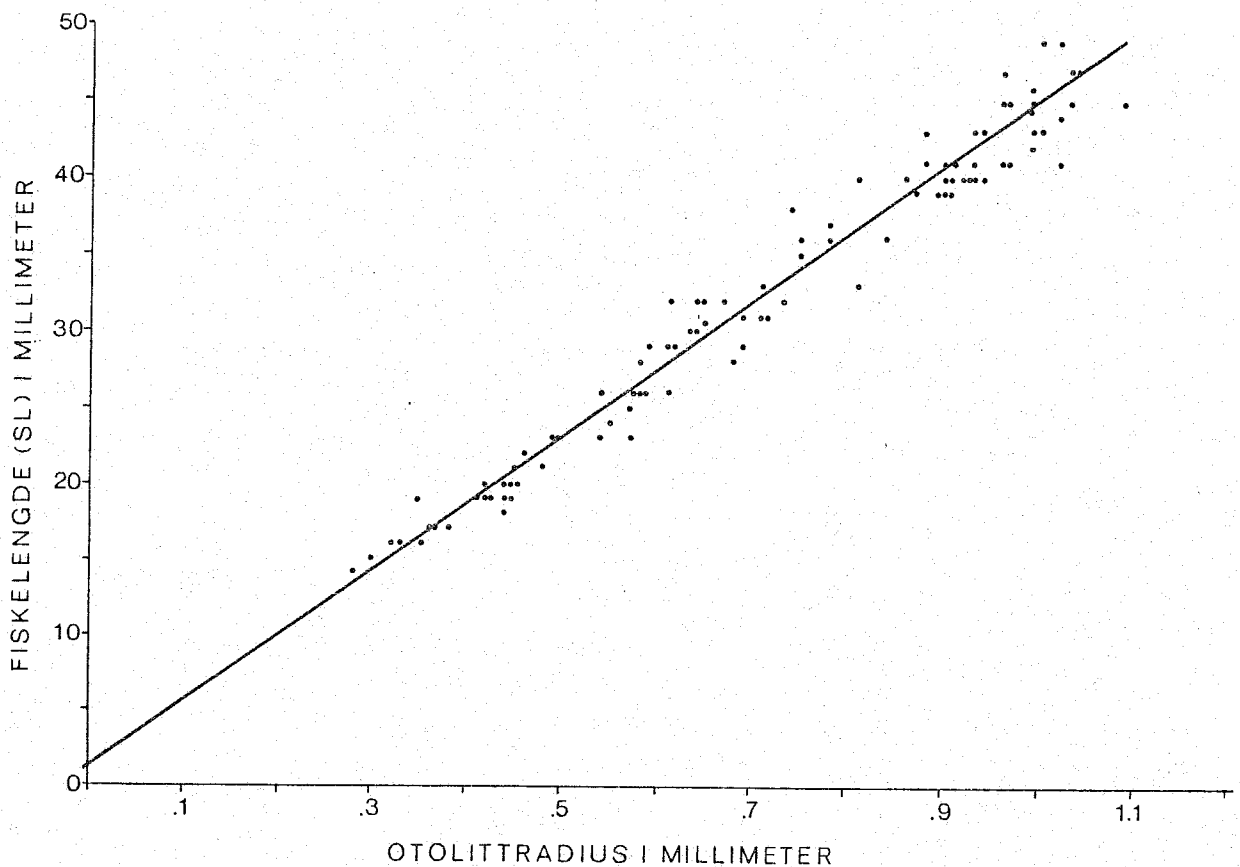


Figur 2.6. von Bertalanffy's vekstkurver tilpasset de fire gruppene fra Adengulfen og Omangulfen, der alder er estimert ved antall soner.

ved alder 6 måneder har fiskene i Omangulfen nådd en lengde av ca 34 mm, mens tilsvarende lengde i Adengulfen er ca 42 mm. Dette gir en ca 25% raskere vekst i dette området. Gjennomsnittlig lengdeøkning pr. dag fram til dette tidspunktet har da vært h.h.v. 0.19 mm og 0.23 mm.

2.3.3 Lengdevekst basert på tilbakeberegning.

Radius til den dorsale kanten normalt på lengste radius ble målt på samtlige otolitter, og Fig. 2.7 viser disse radiene plottet mot standard fiskelengde. Alle prøvene er slått sammen da de ikke skilte seg fra hverandre. En lineær regresjon forklarer 97% av den observerte variasjonen, og på



Figur 2.7. Fiskelengde plottet mot den i teksten spesifikerte otolittradius. Den inntegnede linjen er den funksjonelle regresjonen beskrevet i teksten.

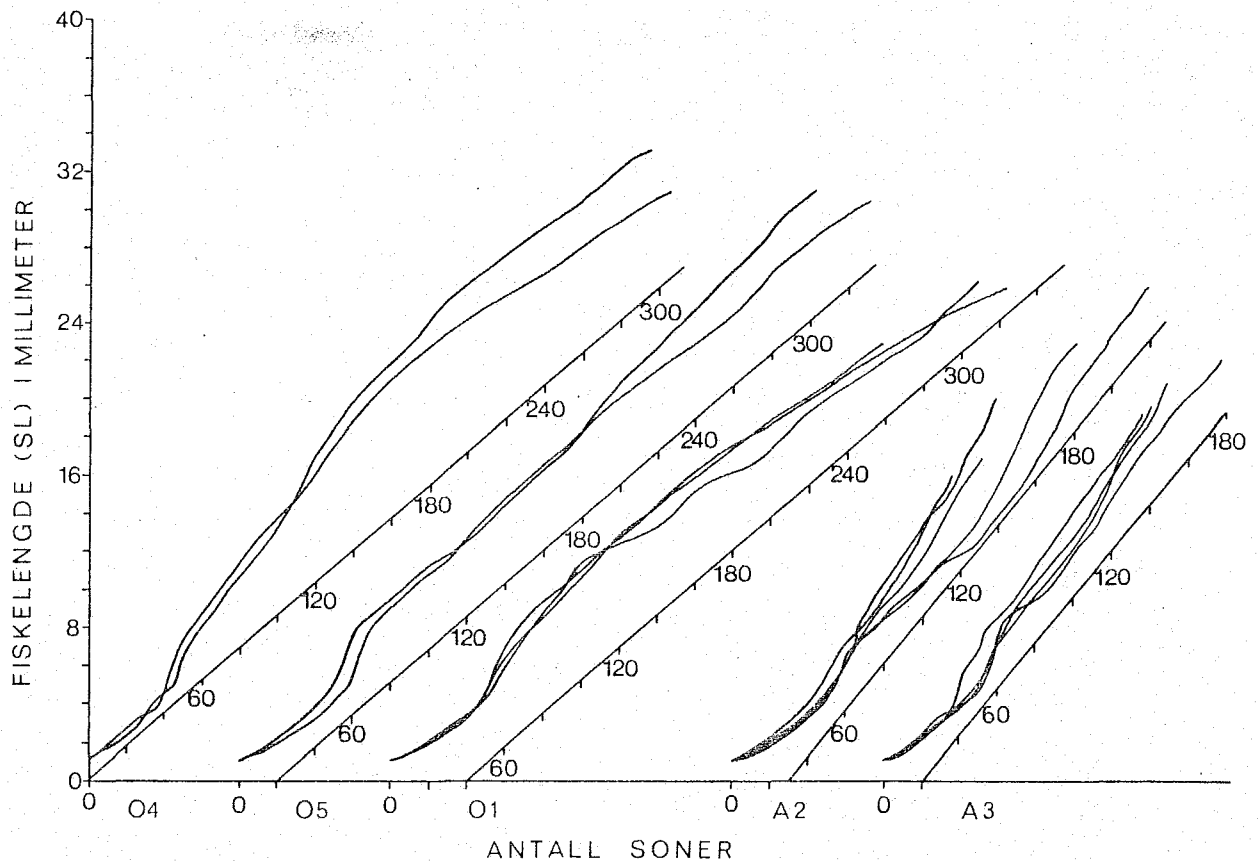
Fig. 2.7 er tegnet inn den funksjonelle regresjonen

$$L = 1.07 + 43.95 \times R$$

der L er fiskelengde og R otolitradius. Antall observasjoner er 98. 95% konfidensintervall på u: $-0.92 < u < 3.05$ og på v: $42.38 < v < 45.57$.

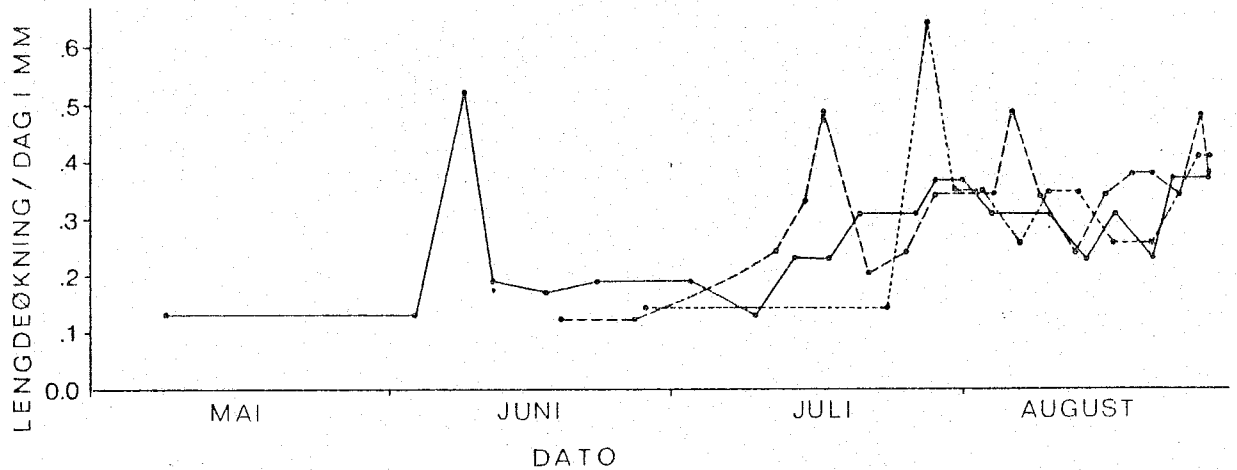
Foruten denne sammenhengen mellom fiskelengde og en otolittparameter må en for å tilbakeberegne fiskelengder vite hvor gammel fisken var da første sone ble nedlagt i otolitten. Denne alderen er forløpig ukjent for alle myctophidaer. Som en tilnærming vil jeg sette denne alderen lik 0 dager. Eventuelle feil i tilbakeberegnete lengder p.g.a. dette vil være ubetydelige. Som det framgår av kap. 2.3.1 vil det for mange otolitter være umulig å tilbakeberegne på grunnlag av soner nedlagt i kjerneområdet. For slike otolitter vil jeg ta utgangspunkt i middel antall soner i kjernen og starte tilbakeberegningen derfra.

Tilbakeberegningen ble basert på tellinger og målinger i mikroskop. Da dette er et tidkrevende og vanskelig arbeid, ble bare få otolitter i hver prøve behandlet. Følgende metode ble brukt: Radius som skulle måles langs ble delt inn i intervaller på 0.5 okularmikrometerenheter, som ved 250X forstørrelse tilsvarer ca. 0.025 mm. Det ble så talt antall soner i hvert intervall. Dette gjør det mulig å beregne både lengde ved alder og gjennomsnittlig veksthastighet over korte tidsintervaller. Tilbakebregnede vekstkurver er gitt på Fig. 2.8. På Fig. 2.9 er vist veksthastighet som mm lengdeøkning pr. dag midlet over antall dager tilsvarende 0.025 mm av otolitradien for prøvene i Adengulfen, plottet mot datoen tilsvarende midtpunktet i hvert aldersintervall. Av denne figuren går det fram at veksthastigheten i begynnelsen er ca 0.1 mm/dag. Den øker så fram mot et kort maksimum på fra 0.40 - 0.60 mm/dag ved alder 1 måned. Den

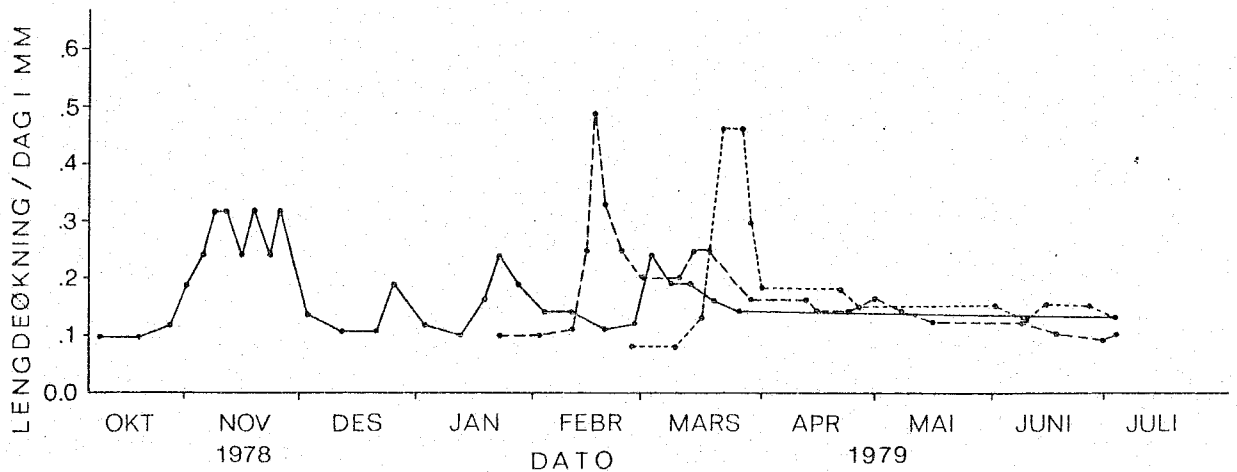


Figur 2.8. Eksempler på tilbakeberegnete vekstkurver for fisk fra tre prøver i Omangulfen og to i Adengulfen, der alder er satt lik antall soner. Prøvenumrene er markert under den horisontale akse, alder (antall soner) er avmerket dels på den horisontale akse, dels projisert opp på skrå akser.

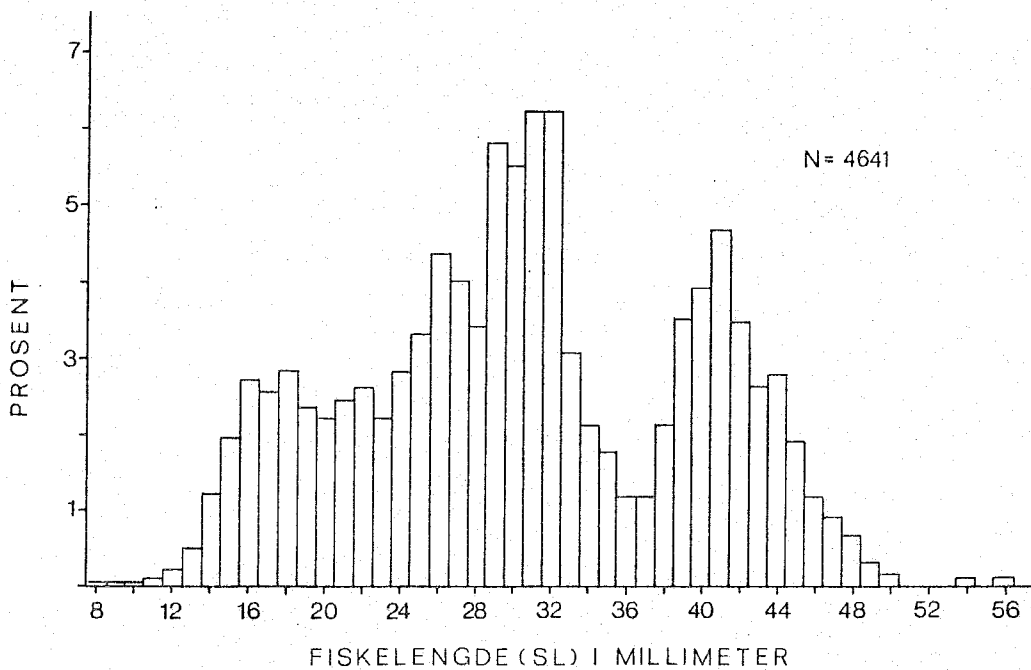
går deretter ned igjen og oscillerer rundt et middel på fra 0.2 til 0.4 mm/dag. Fig. 2.10 gir et eksempel fra Omangulfen. Veksthastigheten for 3 fisker er her plottet på tilsvarende måte. Også her er veksthastigheten innledningsvis ca 0.1 mm/dag. Fra 20 til 30 dager kommer så en kraftig økning opp til 0.30 til 0.50 mm/dag. Hastigheten faller så noe av igjen og er gjennomsnittlig .10 til 0.15 mm/dag. En av fiskene viser en syklisk vekst der avstanden mellom toppene er fra 25 til 35 dager.



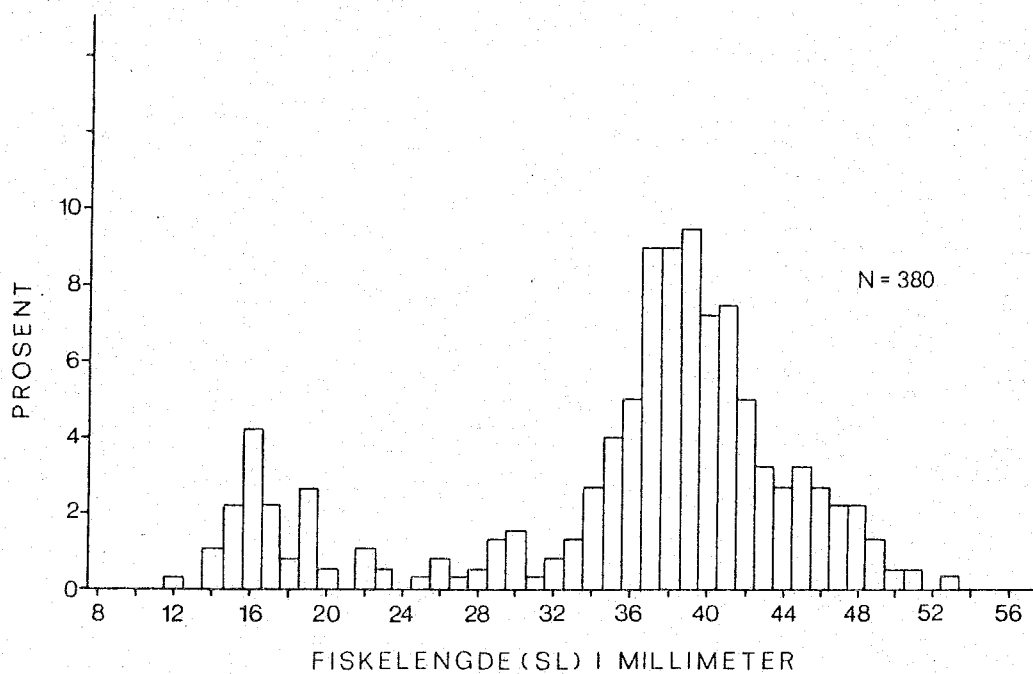
Figur 2.9. Veksthastighet (basert på tilbakeberegning) plottet mot dato for tre fisker med ulik alder fra Aden-gulfen. Hver markering representerer en beregnet veksthastighet, og disse punktene er bundet sammen med rette linjer.



Figur 2.10. Veksthastighet (basert på tilbakeberegning) plottet mot dato for tre fisker fra Omangulfen. Hver markering representerer en beregnet veksthastighet, og disse punktene er bundet sammen med rette linjer.



Figur 2.11. Lengdefrekvensfordeling for 4641 fisker fra Omangulfen. (Etter Aglen et al. 1981).



Figur 2.12. Lengdefrekvensfordeling for 380 fisker fra Adengulfen. (Etter Aglen et al. 1981).

2.3.4 Dødelighet.

Lengdefordelingen av denne arten i fangstene varierer med fangstdyp og tid på døgnet (Aglen et al. 1981).

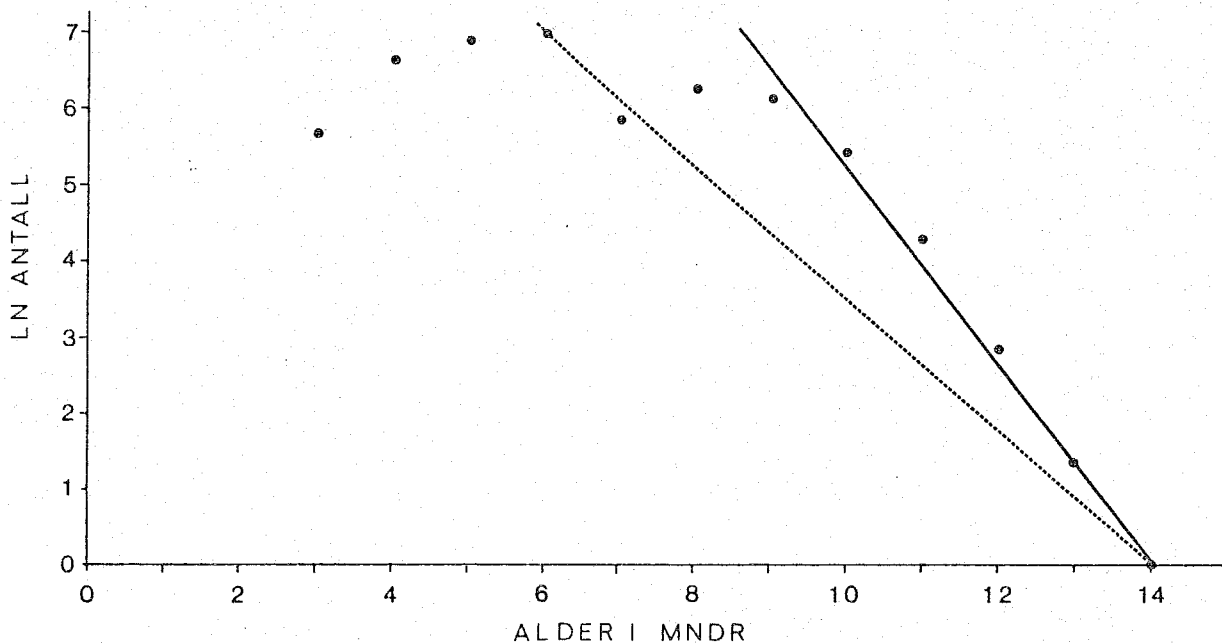
Fig. 2.11 viser den totale lengdefrekvensfordelingen i Omangulfen og Fig. 2.12 den tilsvarende i Adengulfen.

Dødeligheten defineres på følgende måte (Gulland 1969):
Dersom N_0 og N_1 er antall fisk i en ^{Kohort} populasjon ved tidspunkt t_0 og t_1 , er den totale dødeligheten gitt ved koeffisienten z i ligningen

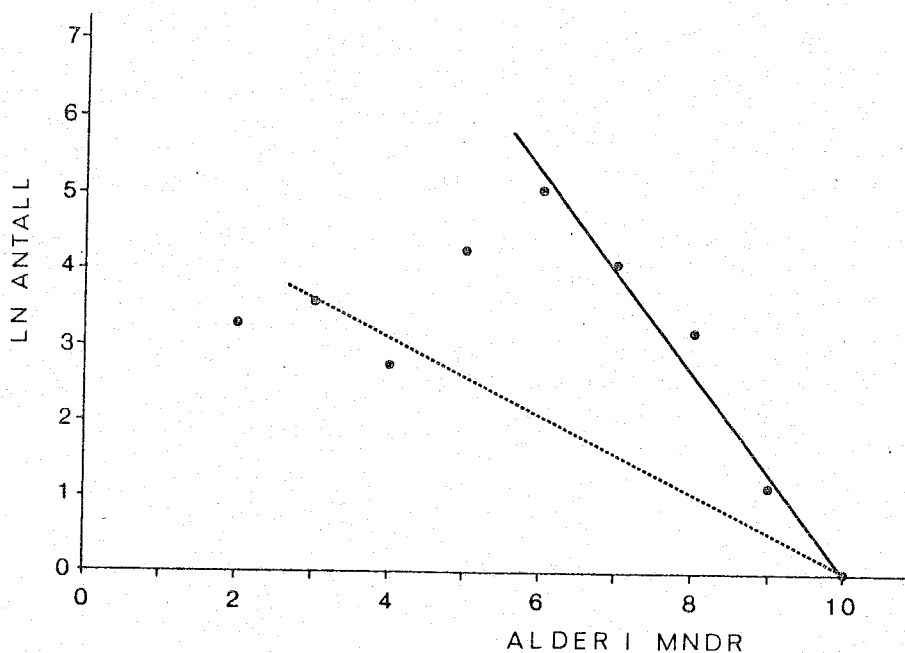
$$e^{-zt} = \frac{N_1}{N_0}$$

Dette gjelder også om N_0 og N_1 ikke representerer den totale mengden men indekser for den. Om en da for eksempel kjenner antall av en gitt årsklasse i fangsten ved to ulike tidspunkt, kan en estimere den totale dødeligheten i dette tidsintervallet. Om en antar at dødeligheten er konstant for en gitt aldersgruppe kan den også estimeres fra to påfølgende aldersgrupper i en og samme fangst, eller fra fangster tatt over et lite tidsintervall. Ved å regne om lengdefordelingene til aldersfordelinger ved hjelp av alder/lengdenøkler laget på grunnlag av de estimerte vekstligningene for Oman og Adengulfen, har jeg et grunnlag for å estimere den totale dødeligheten i disse områdene. Jeg regner at dødeligheten kan anses konstant for de fullt rekrutterte aldersgrupper og bruker derfor fangstkurven til å estimere denne dødeligheten i henhold til metoden gitt av Gulland (1969).
 Fig. 2.13 og 2.14 viser fangstkurvene for h.h.v. Oman- og Aden-gulfen. Aldersgruppene er basert på måneder.

Tabell 2.2 gir to dødelighetsestimater for hvert område. Det første er basert på en tilpasning av en rett linje gjennom punktene fra den siste frekvenstoppen til maksimal observert alder. Det andre er basert på antagelsen om at aldersgruppen som danner den nest eldste frekvenstoppen vil dø ut ved tilsvarende alder. I tillegg til disse estimatene er også



Figur 2.13. Fangstkurve for *B. pterotum* i Omangulfen. Den heltrukne linjen er en prediktiv lineær regresjon av punktene fra 9 til 11 mndr. Den stiplede er dradd mellom punktene for 6 og 14 mndr.



Figur 2.14. Fangstkurve for *B. pterotum* i Adengulfen. Den heltrukne lingen er en prediktiv lineær regresjon av punktene fra 6 til 10 mndr. Den stiplede er dradd mellom punktene for 3 og 10 mndr.

gitt den dødeligheten som skal til for å fjerne 99.9% av fiskene i en aldersgruppe i løpet av h.h.v. 10 og 14 måneder i Aden- og Oman-gulfen.

Tabell 2.2.

Område	Z (mndr.)	Z (år)	Kommentar
Oman	1.27	15.26	Bas. på mnds.gr. 9-14
Oman	0.88	10.50	Bas. på mnds.gr. 6-14
Oman	0.49	5.90	Fjerner 99.9% i løpet av 14 mndr.
Aden	1.30	15.59	Bas. på mnds.gr. 6-10
Aden	0.51	6.14	Bas. på mnds.gr. 3-10
Aden	0.69	8.28	Fjerner 99.9% i løpet av 10 mndr.

2.4 Diskusjon

Otolittenes lesbarhet.

Årsakene til at ca 15% av otolittene måtte forkastes kan deles i to kategorier, nemlig det at otolitten knakk under slipeprosessen og at den ble slipt så mye at kjerneområdet forsvant. Bare i svært få tilfeller var lesbarheten så lav at otolitten måtte forkastes av den grunn. På bakgrunn av dette kan det sies at hos denne arten er metodene for preparering og lesing som er brukt i denne undersøkelsen tilstrekkelig gode til å oppnå tilfredsstillende resultater.

Kjernene.

På grunnlag av de bakenforliggende data ble noen av parametrene som er gitt i Appendix tabell IV undersøkt i statistiske analyser for å avdekke eventuelle forskjeller mellom de ulike prøvene. Til dette ble det benyttet variansanalyser.

Handwritten note: Dette er i stand
for å gjøre disse som faller bestemt?

Teorien for enkeltfaktor variansanalyse (Zar, kap. 11.2 1974) bygger blant annet på at variansene innen gruppene skal være like. Dette kan testes med Bartlets test for homogene varianser. (Ibid kap. 11.1). Det gis også alternative variansanalyser, bl.a. en hvor testobservatoren har fått navn etter Brown og Forsythe, som ikke forutsetter lik varians i alle gruppene (Brown and Forsythe 1974). I stedet for å estimere en felles gruppevariens, brukes her den observerte varians i hver gruppe. Antall frihetsgrader blir lavere enn for vanlig variansanalyse. Jeg har derfor valgt først å kjøre en Bartlets test og så en variansanalyse eller en Brown-Forsythe analyse om hypotesen om homogene varianser h.h.v. godtas eller forkastes. Dersom hypotesen om like middel forkastes i en variansanalyse, er det interessant å undersøke mellom hvilke grupper forskjellen ligger. Til dette har jeg benyttet en Student-Neuman-Keuls test for multippel sammenligning, modifisert til å gjelde for ulike gruppestørrelser (Zar, kap. 13 1974).

De meste interessante parametrene er L_{ki} og L_{ky} , n_{ki} og n_{ky} , v_{ki} og v_{ky} samt $v(L_{ky}-L_{ki})$. Resultatene av disse analysene er oppsummert i Tabell 2.3.

Tabell 2.3 Variansanalyser over kjerneparametre.

Parameter	Testobservator	Antall	Signifikans
	F	frihetsgrd.	sannsynlighet, P
L_{ki}	12.18 ¹⁾	6, 41	$p < .0005$
L_{ky}	5.12 ¹⁾	6, 38	$p < .0005$
n_{ki}	4.16 ¹⁾	6, 25	$.001 < p < .005$
n_{ky}	.29	4, 15	$p > .25$
v_{ki}	3.20	6, 38	$.01 < p < .025$
v_{ky}	.72	4, 15	$p > .25$
$v(L_{ky}-L_{ki})$	1.49	5, 38	$.10 < p < .25$

1) F fra Brown-Forsythe analyse

Da en Student-Neuman-Keuls test krever like varianser i alle gruppene er ikke en slik test utført på L_{ki} , L_{ky} og n_{ki} . Av de tilfellene hvor hypotesen om like varianser kunne godtas ble hypotesen om likhet av midlene kun forkastet for v_{ki} . Tabell 2.4 summerer opp SNK-testen for denne parameteren.

Tabell 2.4

Student-Neuman-Keuls test for sammenligning av v_{ki} .

Prøve Nr.	\bar{v}_{ki}	Rang	A1	O4	A2	O3	A3	O1	O5
A1	.239	1		-	-	i.s.	+	+	i.s.
O4	.203	2			-	-	-	-	i.s.
A2	.200	3				-	-	-	-
O3	.186	4					-	-	-
A3	.181	5						-	-
O1	.172	6							-
O5	.169	7							

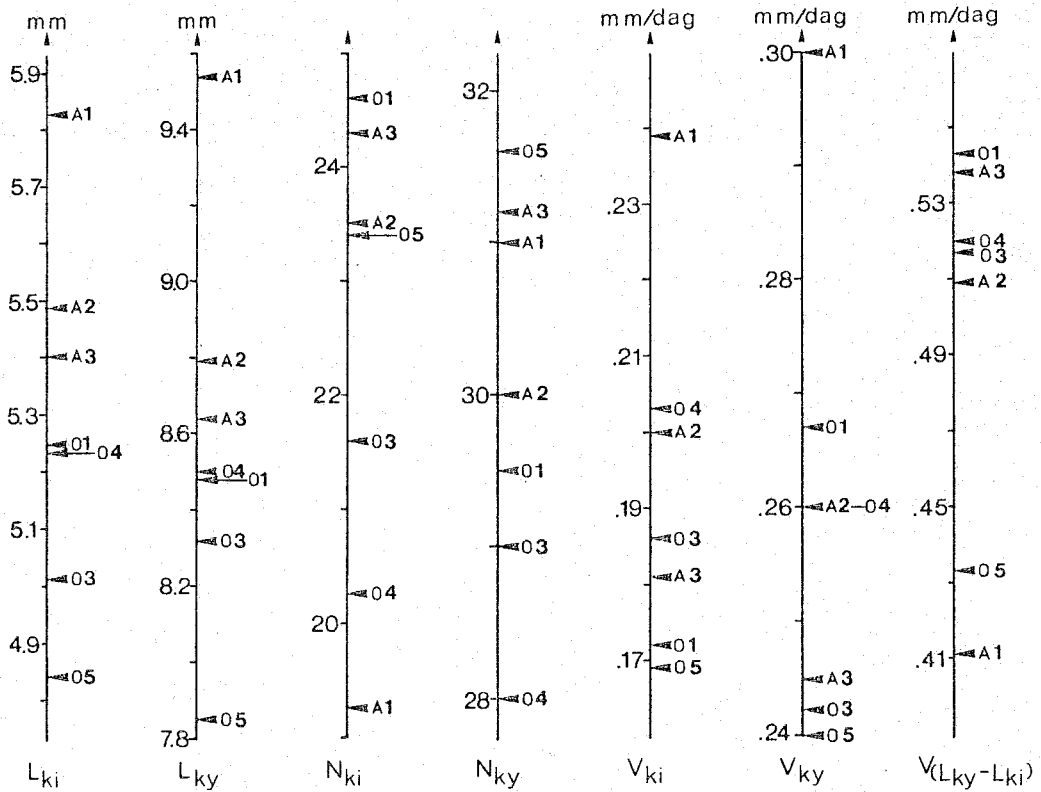
+ betyr signifikant på 5% nivå.

i.s. - ikke sign. -----

- - ikke testet

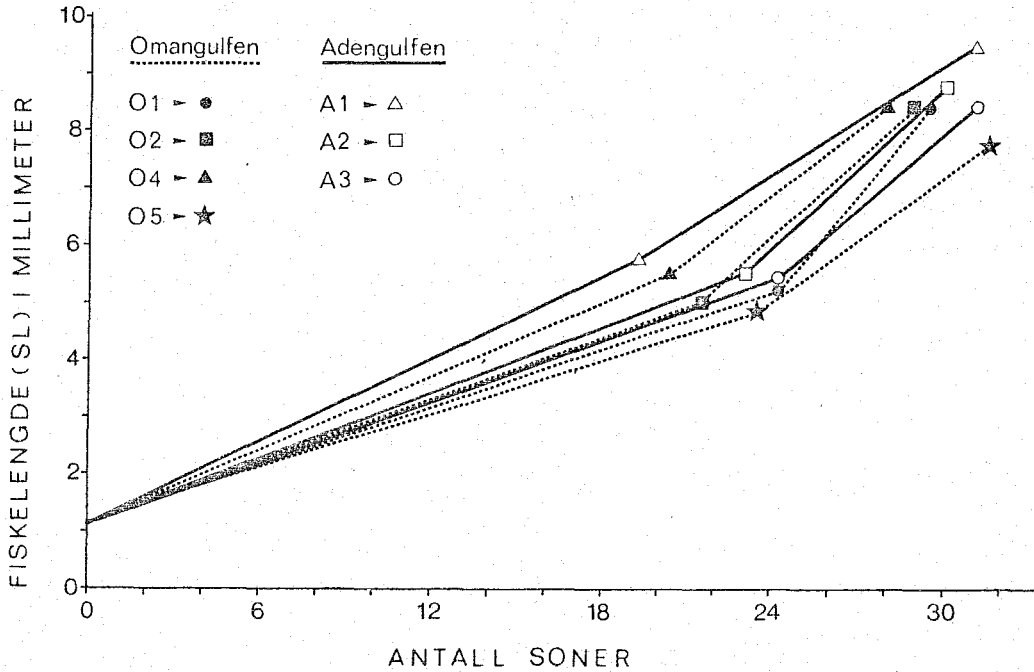
På Fig. 2.15 er middelet for hver prøve tegnet inn på akser for hver parameter, og Fig. 2.16 viser et plott av tilbakeberegnete lengder mot antall soner. De tre gjennomsnittlige veksthastighetene er da representert ved stigningen på linjene gjennom $(b,0)$ og (l_{ki}, n_{ki}) , $(b,0)$ og (l_{ky}, n_{ky}) , (l_{ki}, n_{ki}) og (l_{ky}, n_{ky}) . På grunnlag av figurene og testene kan da kjerneparameterundersøkelsen oppsummeres som følger. "Forskjeller" betyr forskjeller signifikante på 5% nivå.

Det er forskjeller i middellengde ved ferdig dannet indre kjerne mellom prøvene. De fra Adengulfen har høyere L_{ki} enn



Figur 2.15. Fordelingen av prøvene med hensyn på de ulike kjerneparametrene. Hver parameter er representert med en vertikal akse, hvor de enkelte prøvers verdi er avmerket med en pil og prøvenummeret.

de fra Omangulfen. Det er også forskjeller i antall soner i indre kjerne, men disse går på tvers av skillet mellom Adengulfen og Omangulfen m.h.t. denne parameteren. Dette gjør at selv om det igjen er forskjeller mellom midlere veksthastigheter fram til indre kjerne er dannet, går disse på tvers av områdene. Det er også forskjeller mellom midlere lengder ved ferdig dannet ytre kjerne mellom prøvene, og igjen er det de tre prøvene fra Adengulfen som har største lengder. Det er imidlertid ingen forskjeller mellom tilsvarende antall soner, og da heller ikke mellom gjennomsnittlig veksthastighet fram til dette tidspunkt. Ser vi på veksthastigheten i tidsrommet ytre kjerne blir dannet, er det heller ikke her mulig å finne signifikante forskjeller.



Figur 2.16. Tilbakeberegnete lengder ved tidspunktet for ferdig nedlagt indre og ytre kjerne for prøvene fra Omangulfen og Adengulfen. Rette linjer er dradd mellom de to beskrevne punktene for hver prøve og den teoretiske fiskeleNGDEN ved klekking./

Feil i de målte størrelsene kan anses å være helt ubetydelige. Antallet soner kan imidlertid være beheftet med så store feil at det kan ha påvirket utfallet av denne analysen, for eksempel ved at antallet soner blir systematisk underestimert der leseligheten er dårlig. Antallet fisk innen de enkelte gruppene er også noe lite til å sikkert kunne påvise eventuelle forskjeller innen de bakenforliggende populasjonene. Da den geografiske spredningen er stor innenfor hvert av de to områdene (se Fig. 2.1) vil dette kunne kamuflere områdemessige variasjoner når en bare tar hensyn til Adengulfen og Omangulfen.

Kjernenes betydning i fiskens livshistorie er diskutert for myctophidaene samlet i kap. V 5.

Dif kan være Zardye m.p. 2
Sund

Vekst basert på prøvetaking av populasjonen.

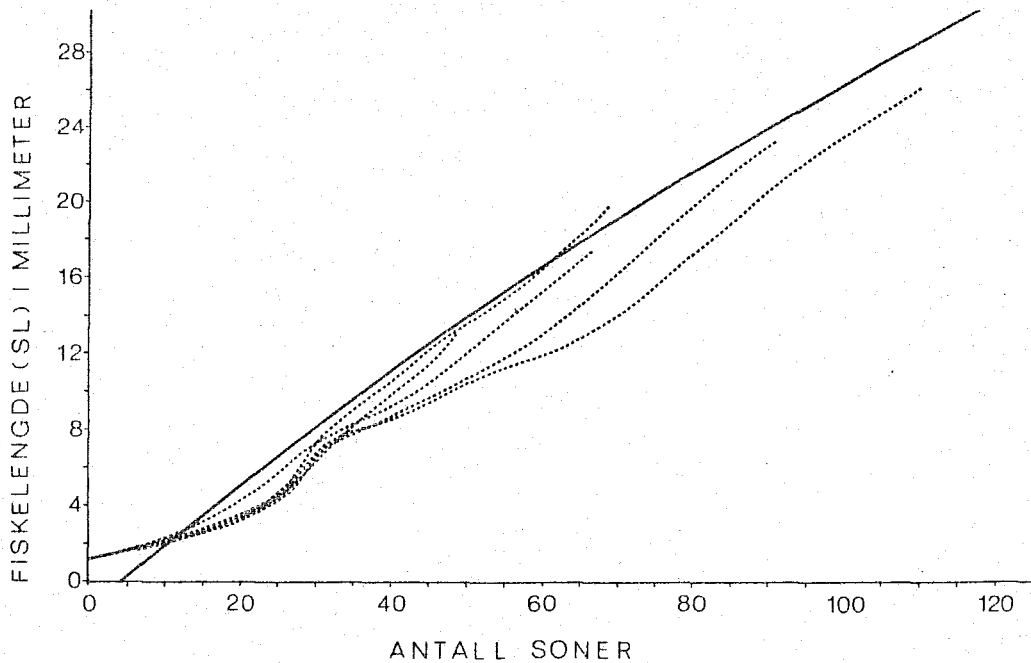
J. Gjøsater (1981) undersøkte veksten hos denne arten i det Arabiske hav. De største fiskene i fangstene var ca. 50 mm. Eksemplarer fanget i Adengulfen var generelt større enn de fanget i Omangulfen. Han aldersbestemte en prøve på 25 fisk fra Adengulfen, og tilpasset en von Bertalanffy's vekstligning til data (se kap. 2.3.2).

Andre vekstundersøkelser av denne arten foreligger ikke. En visuell bedømmelse av punktskyene på Fig. 2.4 og 2.5 antyder at populasjonen i Omangulfen vokser langsommere enn den i Adengulfen, men at det ikke er store forskjeller på vekstforeløpet sommer og vinter. Dette siste er materialet noe spinkelt til å si noe om. J. Gjøsaters materiale fra Adengulfen og prøven fra Omangulfen april 1979 (nr. 05) mangler eksemplarer under 28 mm, og en forskjell i vekst mellom sesongene, som ville vise seg som forskjeller i vekstkurvenes form, vil være vanskelig å oppdage. Ser vi på vekstkurvene inntegnet på Fig. 2.6 kan en merke seg følgende.

Aden -75 og Oman -79 har verdier av t_0 på h.h.v. -20 og +41 dager. Hovedgrunnen til dette avviket fra 0 er sannsynligvis at det mangler data for de yngste aldersgruppene i disse prøvene. Oman - høst 79 har også en t_0 på ca en måned. Her skyldes dette avviket snarere at vekstforløpet fram til lengde 14 mm har vært et annet enn det som beskrives av en slik vekstkurve.

Vekst basert på tilbakeberegning av vekstkurver.

Av Fig. 2.8 framgår det at fiskene fra Omangulfen har en langsommere vekst enn de fra Adengulfen. Formen på vekstkurvene synes imidlertid å variere lite både innen og mellom gruppene. Typisk er en nær eksponensiell vekst den første måneden, til fisken når en lengde på ca 6-10 mm, så kommer en nær lineær periode som for noen varer til ca 7-9 måneder, hos andre begynner veksten å avta tydelig fra alder 3-4



Figur 2.17. Tilbakeberegnete vekstkurver for fem fisker fra prøve nr A 2 (stiplede kurver) gjengitt sammen med den til populasjonen tilpassede von Bertalanffy's vekstkurve (heltrukken kurve).

måneder. På Fig. 2.17 er tilbakeberegnete vekstkurver for 5 fisk i prøve nr. A 2 fra Adengulfen som et eksempel gjengitt sammen med den tilpassede von Bertalanffy's vekstkurve for Aden-populasjonen. Som det framgår av figuren gir ikke denne kurven for midlere vekst i populasjonen noen god tilpasning til enkeltfisks vekst de 2-4 første månedene. Endepunktene for hver enkelt fisks vekstkurve ligger imidlertid nær populasjonens lengdevekstkurve. Om fiskene i prøven er representative for populasjonen betyr dette at jo eldre fisk innenfor aldersspekteret i prøven, jo senere har de vokst de første to måneder av livet. Dersom dette er reelt kan de ha noen med sesongmessige variasjoner å gjøre, d.v.s. at veksten delvis er bestemt av fiskens alder, delvis av ytre faktorer som byttedyrtetthet, populasjonens tetthet, hydrografiske faktorer o.l. Fig. 2.9 synes å underbygge denne

teorien. Ser vi på veksthastigheten for de fire fiskene fra de er ferdig med veksttoppen etter ca en måned som funksjon av dato, framgår det at gjennomsnittlig veksthastighet økte jevnt fra juni til august. Mitt tilbakeberegnete materiale er likevel altfor lite til å kunne undersøke dette nærmere. Noen sammenligning mellom tilbakeberegnete vekstkurver og tilpasset von Bertalanffy-vekstligning for Oman-populasjonen er ikke mulig p.g.a. at t_0 avviker så mye fra 0. Den gjennomsnittlige veksthastigheten for de tre fiskene på Fig. 2.10 synes ikke å forandres over tidsrommet desember 1978 til juli 1979. Men også her er selvsagt materialet for lite til å dra sikre slutninger angående variasjoner i veksthastigheten som funksjon av årstid.

Generelt kan vi si at de tilbakeberegnete vekstkurvene viser at populasjonenes lengdevækstkurver, enten de er av typen potenskurver eller asytmotiske kurver uten vendepunkt vil gi en dårlig tilpasning til veksten den første måneden etter klekking. Ellers viser de at vekstkurven er omtrent ens for alle fiskene i denne perioden, variasjonen mellom enkeltfisk og mellom prøvene oppstår først etter at denne vekstperioden er tilbakelagt.

En mer systematisk undersøkelse av veksten i dette tidsrommet er beskrevet i begynnelsen av dette kapitlet, og den økologiske betydningen av dette avsnittet i fiskenes livshistorie er diskutert i kapittel V 5.

Dødelighet.

Metoden med dødelighetsestimering fra fangstkurven bygger på flere forutsetninger. Enten må dødelighetskoeffisienten z antas å være ens for alle fullt rekrutterte aldersgrupper eller den beregnede z må estimere den gjennomsnittlige totale dødeligheten for disse aldersgruppene. Rekrutteringen antas konstant for hver aldersgruppe og fangstbarheten antas konstant for de fullt rekrutterte aldersgrupper. Metoden blir vanligvis benyttet med årsklasser som aldersgrupper.

For kortlivede fisk som tropiske myctophider må andre aldersgrupper nyttes. Jeg har valgt aldersintervaller på en måned. Dette fører til vanskeligheter m.h.t. antagelsen om konstant rekruttering.

Av Figurene 2.11 og 2.12 framgår det at lengdefordelingen i fangstene i Omangulfen er trimodal og i Adengulfen bimodal. I Omangulfen har lengdefrekvensfordelingen topper på 16-18 mm, 29-31 mm, og 39-41 mm. Den tilsvarende alder er h.h.v. 4, 6 og 8 måneder. Populasjonen i Omangulfen i juli 1979 er altså i overveiende grad sammensatt av fisk født i november-78, januar-79 og mars-79. Dette indikerer at det rekrutteres gytegrupper til bestanden omtrent hver annen måned, med lavere rekruttering mellom disse. Hassan (in prep.) har undersøkt reproduksjonen til denne arten i det Arabiske hav, og funnet at gyting foregår hele året, men med maksima i Mars-Juni og september-november. Selv om aldersintervallene kanskje kan legges slik at en rekrutteringstopp faller i hvert intervall, vil dødelighetsestimering ved hjelp av fangstkurvemethoden i alle fall bli komplisert, fordi ulik rekruttering vil gjøre estimatene svært usikre.

Lengdefrekvensfordelingen viser at i Omangulfen er største fisk fanget i trålen ca 55 mm. Dette tilsvarer en estimert alder på ca 14 måneder. I Adengulfen er største fisk h.h.v. 52 mm og ca 10 måneder. Fisk eldre/større enn dette kan da enten være forsvunnet på grunn av den naturlige dødeligheten, den kan ha vært tilstede men unngått fangstredskapene, eller den kan ha migrert til områder som ikke ble fisket. Dette siste virker usannsynlig da lengdefrekvensfordelingen baseres på svært mange trålhal fordelt over ulike dyp både dag og natt over det meste av Oman- og Adengulfen. Det virker også svært usannsynlig at større eksemplarer skulle kunne unnvike trålene fullstendig, da de fanget mye større eksemplarer av andre myctophidaearter, og det er lite trolig at denne arten har noen drastiske endringer i unnvikelsesevne ved denne størrelsen. Det synes

derfor rimelig å anta at denne arten ikke lever lengre enn ca 14 måneder i Omangulfen og ca 10 måneder i Adengulfen.

Det er rimelig å anta at dødeligheten ikke er konstant over hele aldersspekteret. Som et foreløpig estimat for dødelighetens størrelsesområde for de fullt rekrutterte aldersklassene har jeg for hver av de to områdene gitt to estimater, se tabell 2.2. Da vi kan anta at fiskene er fullt rekruttert ved alder 2-4 måneder til den redskapen som ble benyttet, er begge estimatene anslag for dødeligheten blant fullt rekrutterte aldersgrupper av ulik styrke. Lengdefrekvensfordelingen av fangst i disse områdene til andre årstider (Gjøsæter 1981) tyder på at fiskene ikke blir eldre enn det som lengde/aldersfordelingen fra 1979 antyder. I tabell 2.2 er da også gitt den dødeligheten som skal til for å fjene 99.9% av en kohort basert på maksimal levetid 14 og 10 måneder. Dette er estimater for den gjennomsnittlige dødelighet som fiskene er utsatt for gjennom hele livet.

Det synes rimelig å konkludere med at den totale dødeligheten, som for disse bestandene er identisk med den naturlige dødeligheten kan være i størrelsesorden 1.0 pr. måned for de fullt rekrutterte aldersgrupper, d.v.s. en z på 5-15 på årsbasis.

Før disse bestandene eventuelt blir beskattet på kommersiell basis, er det av stor betydning å få bedre mål for den naturlige dødeligheten, også hvordan den varierer med alder og sesong. Dette kan sannsynligvis best skje ved måling av lengdefrekvenser over et lengre tidsrom for å følge de ulike gytegruppene ettersom de vokser og dør ut.

Her kan bare konkluderes med at dagsonelésing muliggjør aldersidentifisering av de ulike frekvensstoppene, og gjør det dermed mulig å beregne dødeligheter om adekvate data er tilstede.

3. BENTHOSEMA FIBULATUM

3.1 Innledning

Denne arten ble i 1975-1976 funnet å rangere nest etter B. pterotum i mengde i det vestlige Arabiske Hav (Gjøsæter 1981). Den ble tatt både i Aden- og Oman-gulfen sommeren 1979. Clarke (1972) oppgir at arten er epibentisk eller begrenset til kystnære områder. Ved Hawaii skal store eksemplarer 45-95 mm ofte bli tatt i kommersiell bunntål på dyp fra 100 til 200 m om natten (Clarke op.sit.). Clarke konkluderer i sin undersøkelse med at arten befinner seg på 15 til 165 m dyp om natten og 500 til 550 m dyp om dagen.

På toktet i det Arabiske Hav i 1979 ble denne arten fanget i den ytre delen av Omangulfen, men var ikke særlig tallrik i fangstene. Den ble fanget sammen med B. pterotum i det øvre dagsløret i ca 150 m dyp og i det øvre nattsløret i 10 til 50 m dyp. B. fibulatum utgjorde bare ca 1% av fiskefangsten i Omangulfen, mot B. pterotum 98% (Aglén et al. 1981). I Adengulfen fantes B. fibulatum i 1979 spredt over hele området, men var ikke særlig vanlig i fangstene. Den ble fanget både i dagsløret på ca 350 m dyp og i det øvre nattsløret på ca 25 m dyp.

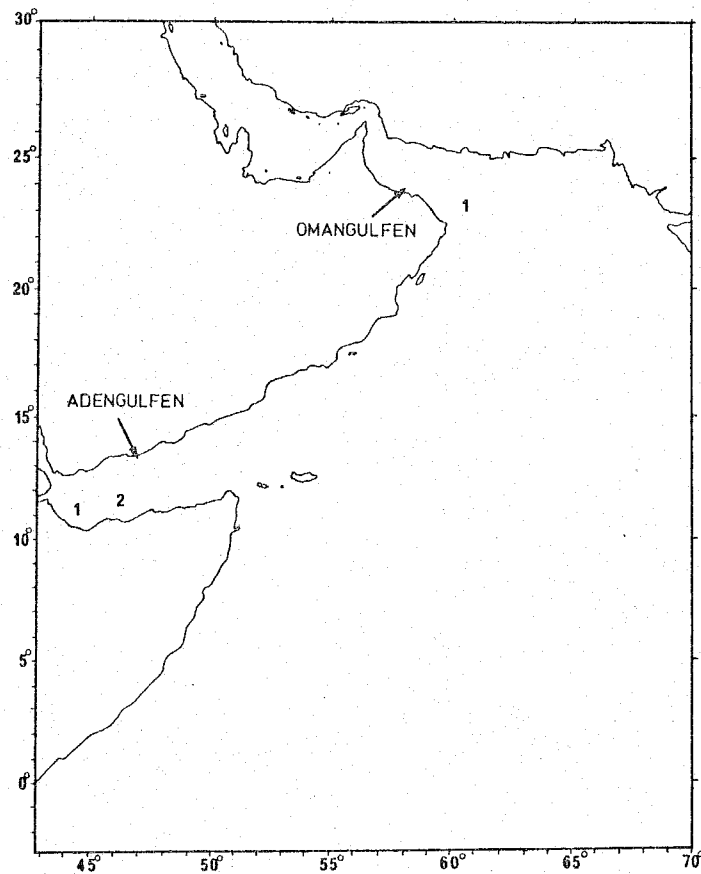
3.2 Materiale

Innsamlingen av materialet er gjort ombord på R/V "Dr. Fridtjof Nansen" i tidsrommet juli/august 1979. Tabell 3.1 angir materialets type og omfang, mens figur 3.1 viser kart over området hvor fiskestasjonene hvorfra prøvene er tatt er inntegnet.

Tabell 3.1

Prøve Nr. 1)	Posisjon	Dato	Sted	Dyp m	Tid	Ant.
O 1	23°22'N 60°23'E	11-07	Oman	150	17.35	14
A 1	11°08'N 44°33'E	14-08	Aden	320	11.08	26
A 2	11°42'N 46°03'E	21-08	Aden	35	23.00	10

1) O = Omangulfen, A = Adengulfen



Figur 3.1. Kart over det nordvestlige Arabiske Hav. Tallene er nummeret på prøvene som inngår i materialet, og de markerer posisjonene for fiskestasjonene hvor prøvene er hentet fra.

3.3 Resultater

3.3.1 Otolittenes utseende og lesbarhet.

Det ytre utseende av en sagitta fra B. fibulatum er svært likt tilsvarende fra B. pterotum. Et snitt gjennom otolitten har også mye samme utseende, med den forskjell at sonene normalt er tydeligere hos den førstnevnte. Otolittens størrelse i forhold til fiskelengden er omtrent lik for begge de nevnte arter. Fig. 3.2 viser et sagittalsnitt av en sagitta. Lesbarheten må generelt betegnes som god, idet bare 5% av otolittene måtte forkastes p.g.a. at det var umulig å få god nok overensstemmelse mellom gjentatte tellinger. Dette var kun et problem hos eldre fisk. Som hos B. pterotum bød kjernene på problemer. Disse kunne ikke leses i ca 40% av otolittene. Heller ikke hos denne arten kunne det påvises sekundære sonegrupperinger som kan relateres til lunare sykli, selv om endel uregelmessigheter kunne observeres i sonene, særlig i de ytre delene av eldre otolitter.

Kjernene.

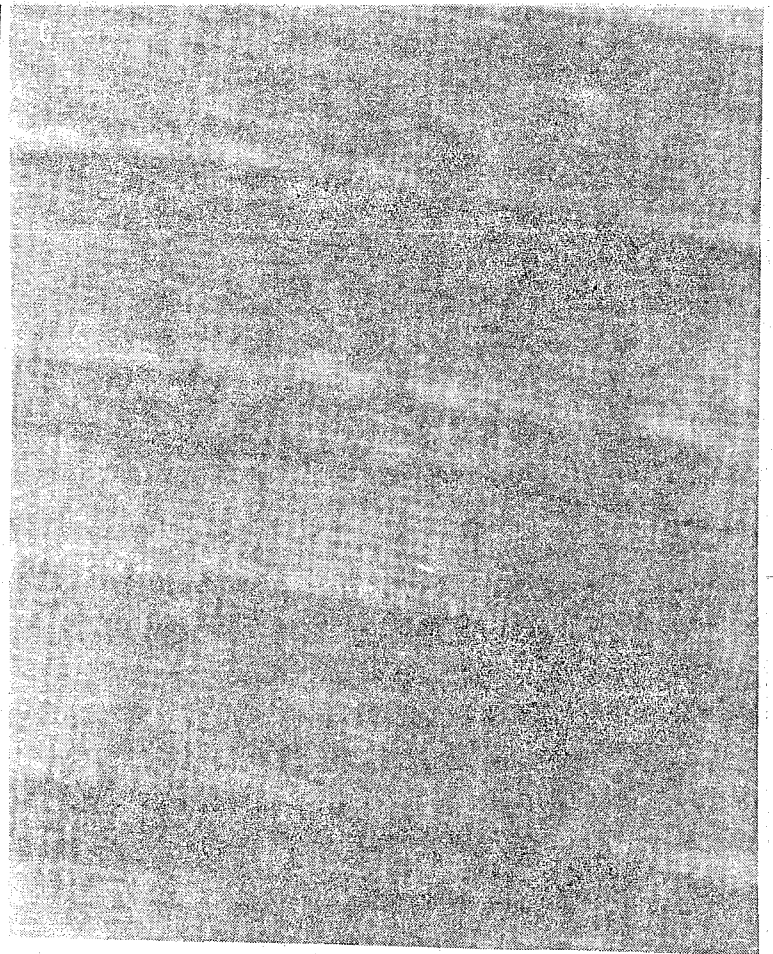
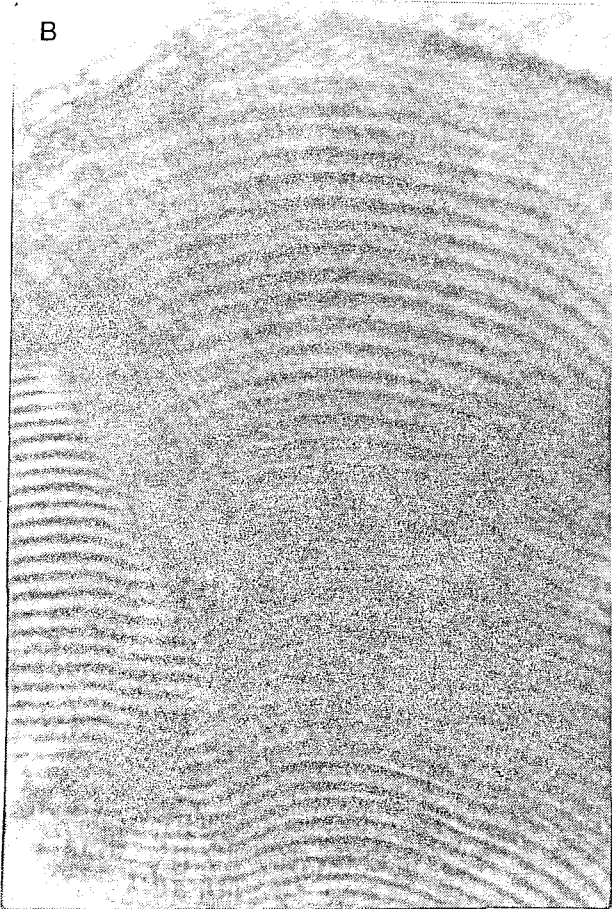
Også på denne arten ble følgende kjerneparametre målt: r_{ki} , r_{ky} , n_{ki} og n_{ky} . På grunnlag av disse ble så beregnet L_{ki} , L_{ky} , v_{ki} , v_{ky} og $v(L_{ky} - L_{ki})$. For definisjon og beskrivelse av disse parametrene se kapittel V 1. I Appendix tabell V er disse parametrene gitt, midlet over hver av de tre prøvene. I tillegg er gitt populasjonens standardavvik med hensyn på midlene og antall målinger i hver prøve.

De andre otolittparene.

Noen astericae og lapillae ble plukket ut for å undersøke mulighetene for å bruke disse i stedet for sagittae. Resultatene var som for B. pterotum. Begge disse otolittparene hadde primære vekstsoner, men de var vanskelige å lese og måtte slipes for større eksemplarer, så de bød ikke på noen fordeler framfor sagittae.

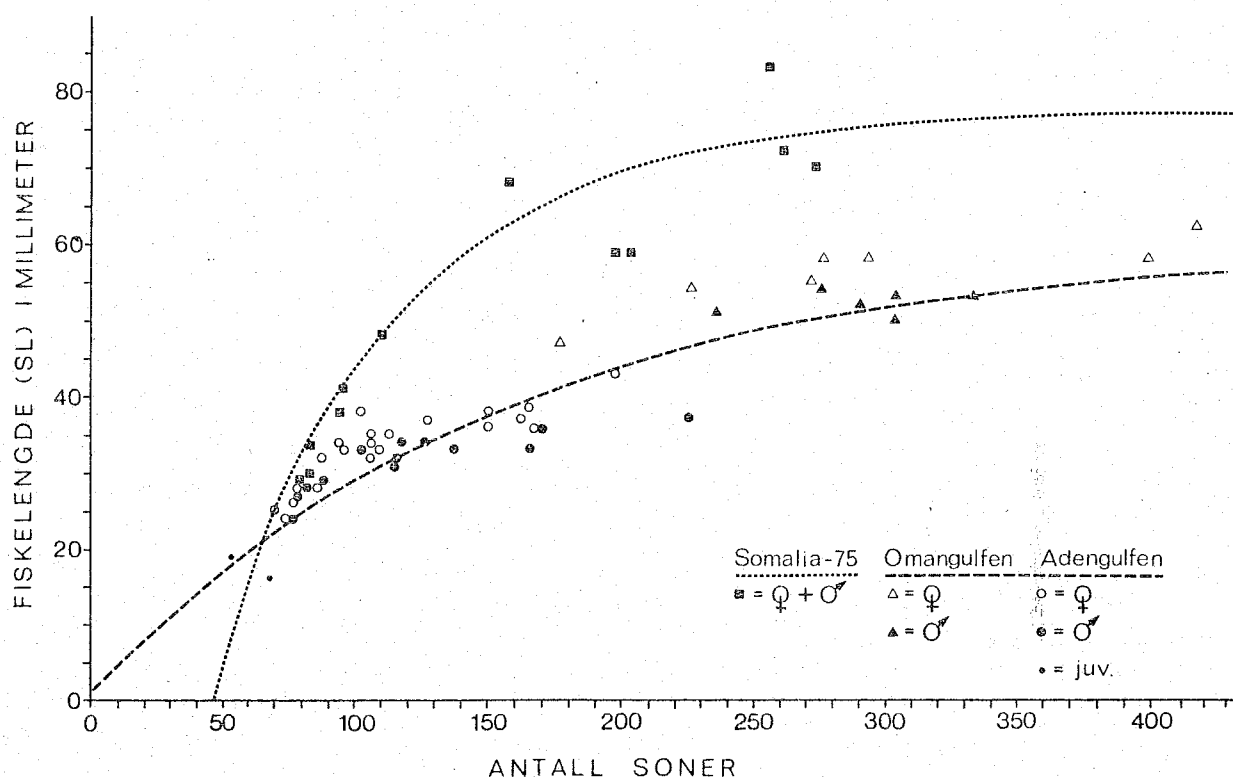


Figur 3.2. Lysmikroskopi- (LM)-
bilde av en sagittalsnittet sa-
gitta fra B. fibulatum. A viser
en oversikt over snittet 64 X
forstørret. B er et utsnitt fra
A (antirostrum) forstørret 240 X
C er et utsnitt fra B, forstørre
2240 X.



3.3.2 Lengdevekst basert på alder/lengde-data fra populasjonen.

Figur 3.3 viser fiskelengden som funksjon av antall soner i otolittene for prøvene i Aden og Omangulfen. I tillegg er resultatene av J. Gjøsæter's forsøk på aldersbestemmelse av denne arten v.h.a. dagsoner inntegnet for sammenligningens skyld (Gjøsæter 1981). Denne prøven dekker aldersspekteret 75 - 275 dager. Min prøve fra Omangulfen dekker et annet alders og størrelsesområde enn den fra Adengulfen, idet fiskene i sistnevnte er fra 60 til 220 dager gamle, mens de fra Omangulfen er fra 170 - 420 dager.



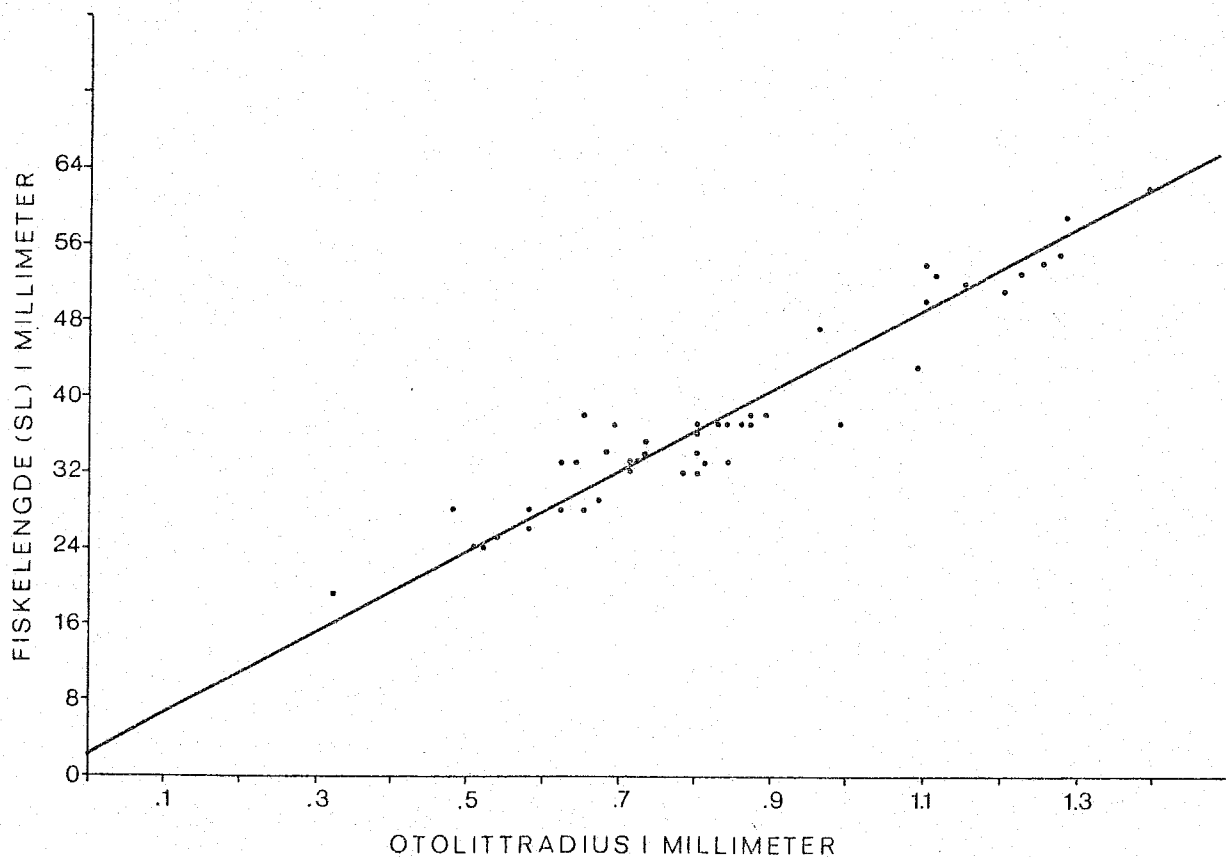
Figur 3.3. Fiskelengde plottet mot antall soner for prøvene fra Somalia 1975, Adengulfen og Omangulfen 1979. I tillegg er inntegnet von Bertalanffy's vekstligninger tilpasset til prøven fra 1975 og til de to fra 1979. Symbolene er forklart på figuren.

Det framgår av plottet at veksten beregnet av J. Gjøsæter er adskillig hurtigere enn det mine data indikerer. ♂♂ og ♀♀ er plottet hver for seg i mine tre prøver. Det kan se ut som om ♀♀ vokser fortere enn ♂♂ fra alder ca 150 dager. Da materialet er så lite ble en von Bertalanffy's vekstligning tilpasset for kjønn og område sammenslått. En tilsvarende kurve tilpasset data fra Somaliakysten 1975 er også gitt. Resultatene ble:

Område	År	L_{∞} mm	t_0 dag	t_0 år	K_{dag}	$K_{\text{år}}$
Somalia	1975	77	45	.12	.015	5.62
Oman/Aden	1979	61	- 3	.008	.006	2.29

3.3.3 Lengdevekst basert på tilbakeberegning.

Radius til den dorsale kanten normalt på lengste radius ble målt på samtlige otolitter, og fig. 3.4 viser disse radiene



Figur 3.4. Fiskelengde plottet mot den i teksten beskrevne otolitradius. Den inntegnede linjen er den funksjonelle regresjonen beskrevet i teksten.

plottet mot standard fiskelengde. De tre prøvene skiller seg ikke fra hverandre og er derfor slått sammen på figuren. En lineær regresjon forklarer 90% av variasjonen mellom variablene. Den funksjonelle regresjonen

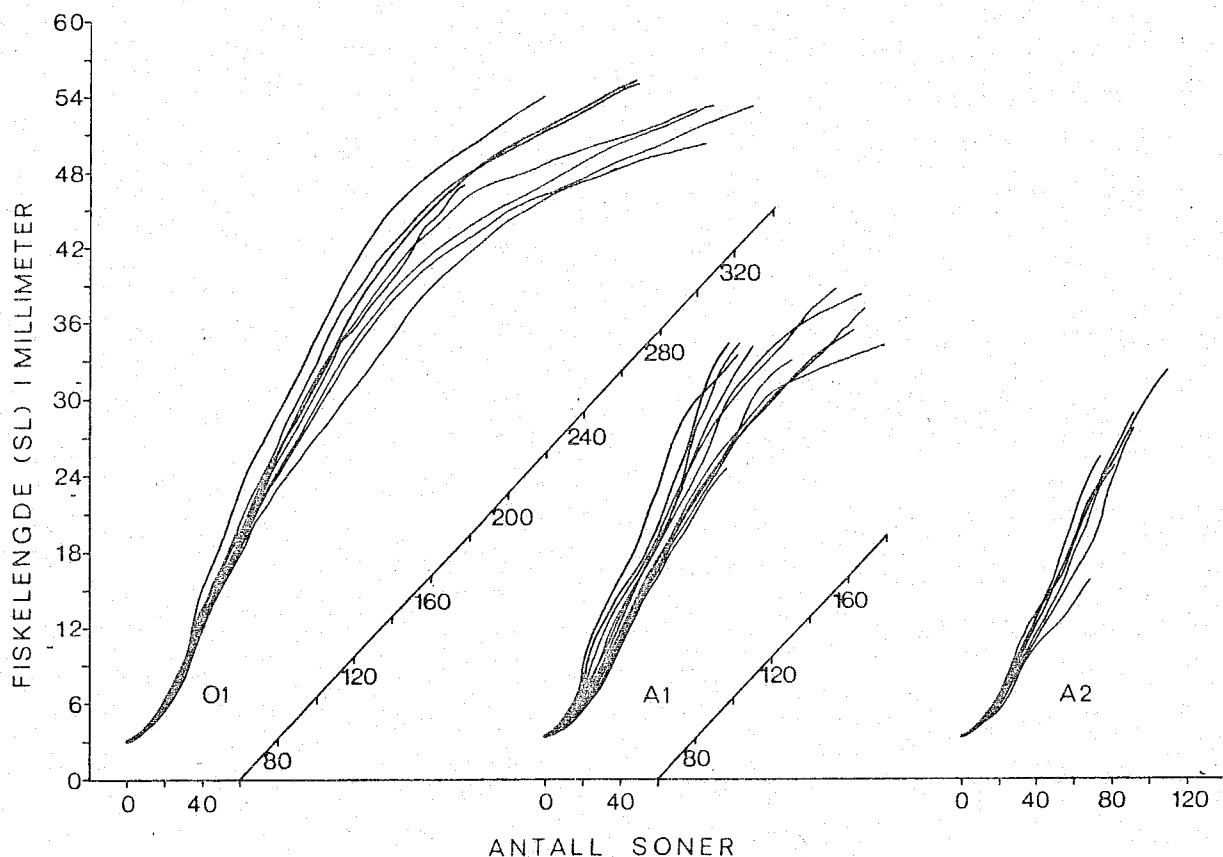
$$L = 2.30 + 42.50 \times R$$

er inntegnet. L betyr fiskelengde og R otolittradius.

95% konfidensintervall for v: $38.87 < v < 46.48$

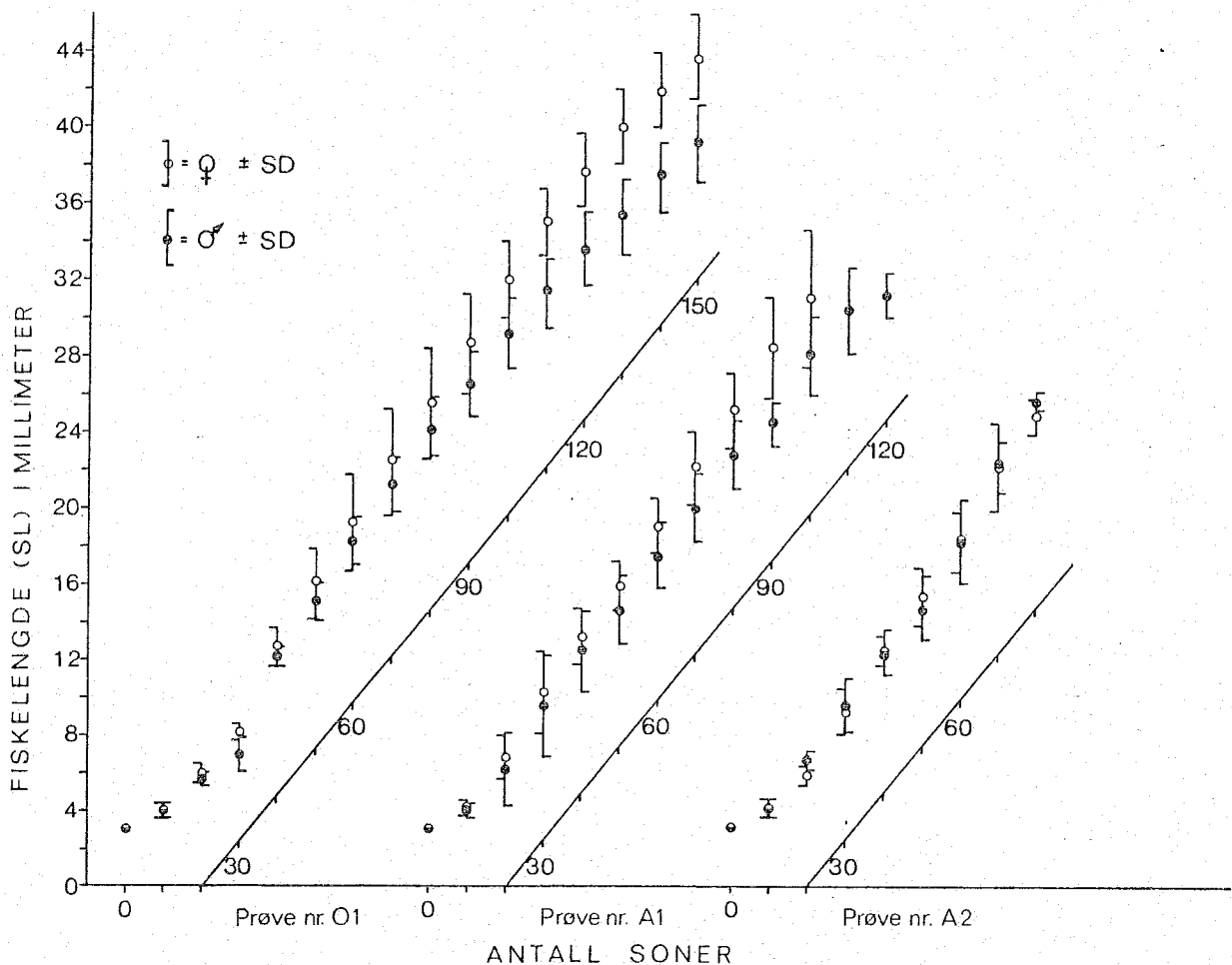
95% konfidensintervall for u: $-1.85 < u < 6.45$

Da alder ved nedleggelsen av 1. sone er ukjent antas denne å være lik 0. I tilbakeberegningen ble følgende metode benyttet:



Figur 3.5. Tilbakeberegnete vekstkurver for de tre prøvene, hvor alder er satt lik antall soner. Antall soner (alder) er dels markert på den horisontale akse, dels projisert opp på skrå akser.

Radius ble målt i hver 10. sone langs radius som ble brukt i otolitttradius/fiskelengde-plottet. Hvor kjernen ikke kunne leses, ble alder ved første synlige sone estimert utfra middel alder ved ferdig nedlagt kjerne i den aktuelle prøven. Tilbakeberegnete vekstkurver for 26 individer er gitt på Fig. 3.5. På Fig. 3.6 er plottet tilbakeberegnete vekstkurver midlet over kjønn og prøve. Disse gjennomsnittskurvene er kun dradd til en alder av den yngste fisken som er med og danner gjennomsnittet, og gir derfor ikke et bilde av veksten for fisk eldre enn h.h.v. 150, 110 og 80 dager for prøvene O 1, A 1 og A 2.



Figur 3.6. Tilbakeberegnete vekstkurver midlet over kjønn og prøve, gitt som middel lengde hver tiende dag \pm ett standardavvik. Symbolene er forklart på figuren.

3.3.4 Dødelighet.

Da det ikke foreligger lengdefrekvensdata fra mer enn ett lite antall fisk av denne arten, vil ikke metoden med å bestemme dødeligheten fra fangstkurven bli benyttet her.

De største fiskene i mine prøver, h.h.v. 42 og 60 mm lange var ca 200 og 400 dager gamle. Disse lengdene tilsvarte noenlunde maksimal lengdene i fangstene i disse to områdene. J. Gjøsæters (1978) resultater tyder på at maksimal lengde og alder i fangstene av denne arten utenfor Somaliakysten var ca 100 mm og ca 300-400 dager beregnet utfra hans aldersbestemte prøve. Fra det nordlige Arabiske Hav oppgir han maksimal lengde til ca 65 mm, men her er alderen ukjent. Det er altså tydelig at både maksimal lengde og alder kan variere nokså mye fra område til område, og også over tid i samme område (Gjøsæter 1978). Jeg har derfor valgt heller ikke å estimere noen dødeligheter basert på maksimal oppnådd alder.

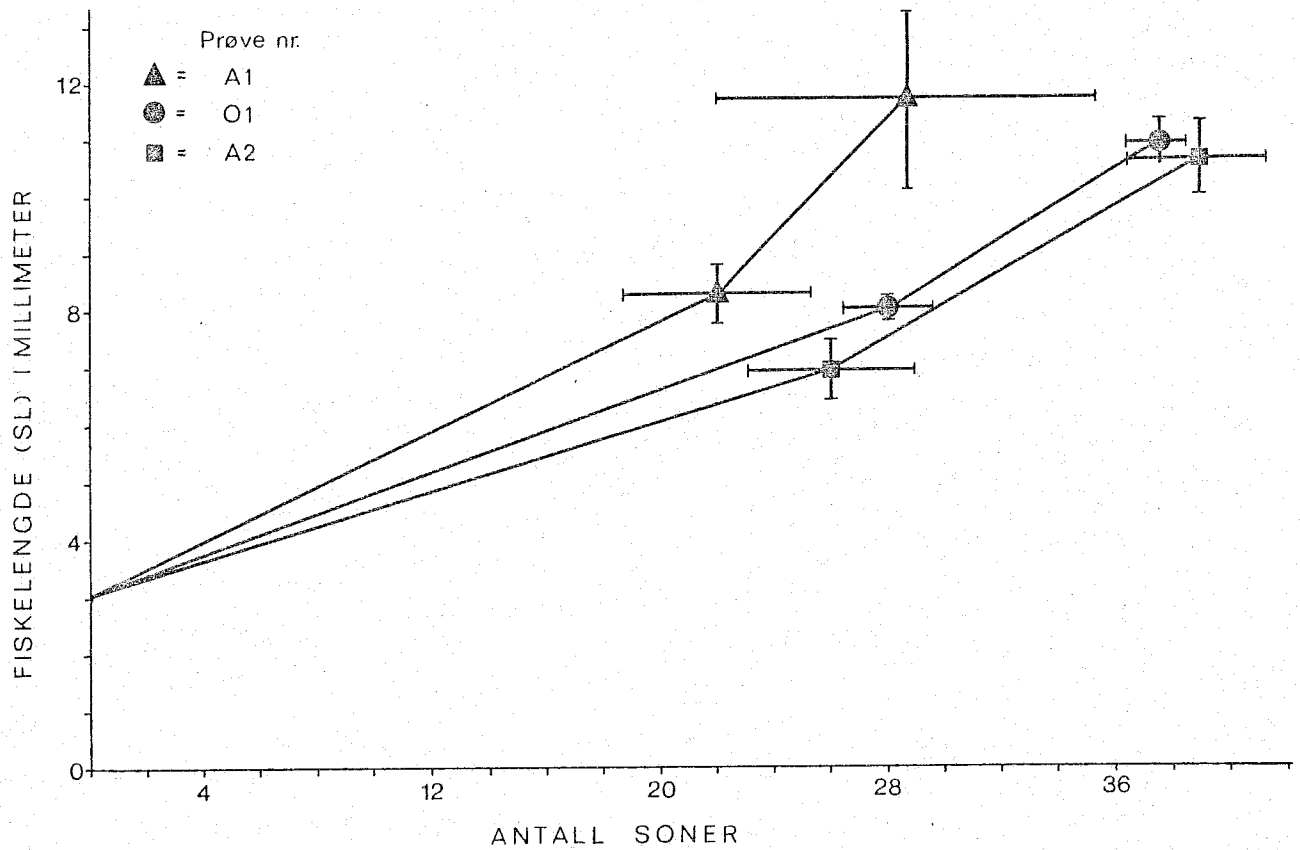
3.4 Diskusjon

Otolittenes lesbarhet.

Da 95% av otolittene var mulige å lese i området utenfor kjernen kan det konkluderes med at prepareringsmetodene brukt er tilstrekkelige for å oppnå tilfredsstillende resultater. 60% av kjernene kunne leses. Det er mulig at denne andelen kunne forhøyes ved en mer nitid overvåking av kjernen under slipeprosessens avslutning. Antallet soner i kjernen synes likevel å variere lite innen prøvene, og dermed skulle feilen en gjør ved å estimere antallet soner i uleselige kjerner være liten.

På bakgrunn av data på målte og beregnede kjerneparametre for enkeltfisk er det foretatt analyser for å undersøke likheten mellom prøvene med hensyn til disse parametrene. Prosedyren var som forklart for B. pterotum i kapittel 2.4.

Tabell 3.2 og 3.3 summerer opp resultatene. På Fig. 3.7 er plottet L_{ki} og L_{ky} mot tilhørende alder.



Figur 3.7. Tilbakeberegnete lengder midlet over prøvene for tidspunktene før ferdig dannet indre og ytre kjerne. Rette linjer forbinder de to punktene for hver prøve med den teoretiske fiskelengden ved klekking. De vertikale og horisontale strekene markerer \pm ett standardavvik m.h.p. fiskelengde og antall soner.

Tabell 3.2

Parameter	Testobservator	Antall frihetsgrader	signifikans sannsynlighet P
L_{ki}	8.02 ¹⁾	2,18	.0025 < p < .005
L_{ky}	1.63	2,22	.10 < p < .25
n_{ki}	9.76	2,26	.0005 < p < .001
n_{ky}	12.47	2,14	.0005 < p < .001
v_{ki}	33,73 ¹⁾	2,16	p < .0005
v_{ky}	6.48	2,14	.01 < p < .025
$v_{(L_{ky} - L_{ki})}$.42	2,17	p > .25

1): Brown and Forsythes testobservator, se kap. 2.4

Tabell 3.3 Student-Neuman-Keuls test.

Parameter	Konklusjon m.h.t. ulikhet
L_{ki}	A 2 < O 1 = A 1 1)
L_{ky}	A 2 = O 1 = A 1
n_{ki}	A 1 < A 2 = O 1
n_{ky}	A 1 < O 1 = A 1
v_{ki}	A 2 = O 1 < A 1 1)
v_{ky}	O 1 = A 2 < A 1
$v_{(L_{ky} - L_{ki})}$	O 1 = A 2 = A 1

1) Ikke testet p.g.a. ikkehomogene varianser.

Som det framgår av tabell 3.2 er det på 5% nivå signifikante forskjeller mellom prøvene for 5 av de 7 testede parametrene. Tabell 3.3 viser at skillet ikke går mellom områdene Oman-gulfen og Adengulfen, men stort sett mellom prøve nr. A 1 og de to andre. Fig. 3.7 illustrerer også at prøve nr. A 1 har hatt den hurtigste veksten, mens prøvene O 1 og A 2 har vokst noenlunde like fort. På grunnlag av bare tre prøver kunne en ikke i noe tilfelle konkludere med områdemessige forskjeller. Analysen viser at forskjellen mellom prøver tatt ulike steder i Adengulfen kan variere signifikant m.h.t. veksten fram til ferdig dannet ytre kjerne i otolittene.

Lengdevekst.

J. Gjøsæter (1981) undersøkte veksten hos denne arten i det Arabiske Hav i 1975-76. I det sørlige området, utenfor kysten av Somalia, viste lengdefrekvenskurvene entoppete fordelinger i januar og oktober 1976, der middellengde i januar var ca 30 mm og i oktober ca 85 mm. De største eksemplarene målte ca 100 mm. Denne forskyvningen av frekvenstoppen indikerer en vekst på 55 mm i løpet av 9 måneder, altså ca 6.1 mm/måned eller ca .20 mm/dag.

I det nordlige Arabiske Hav var fiskene mindre; middellengden var i mars 1976 ca 44 mm og i oktober samme år ca 50 mm. Dette indikerer en vekst på ca 1.4 mm/måned eller .05/ mm/dag. De største eksemplarene tatt i dette området var ca 60 mm lange. Da antallet fisk i frekvenskurven fra oktober er svært lavt, må imidlertid denne beregningen ansees som svært usikker. Det ble også talt primære vekstsoner i otolittene til en prøve på 12 eksemplarer tatt ved Somaliakysten nær ekvator våren 1976 (Gjøsæter 1981, se også Fig. 3.3). Under forutsetning av at disse sonene er daglige indikerer dette en gjennomsnittlig vekst fra 0 til 250 dager på ca .30 mm/dag. Veksten er hurtig fram til 50-60 mm, men langsam senere. Fra 30 til 85 mm er gjennomsnittlig vekst

ca. .21 mm/dag, altså identisk med veksten dedusert fra lengdefrekvenskurvene i det samme området.

Av Fig. 3.3 framgår det at mitt materiale indikerer en lavere vekst enn det det aldersbestemte materialet fra 1976 gjør. Av denne figuren kan det se ut som om materialet fra Aden- og Oman-gulfen tilsammen danner en vekstkurve som flater ut ved en lengde av ca 40 mm. Da de tre prøvene er tatt i ulike områder er det likevel ikke uten videre sikkert at de kan slås sammen til en vekstkurve. For å undersøke den midlere vekst i hver av prøvene har jeg undersøkt dataene som ligger bak Fig. 3.6, altså tilbakeberegnete lengder midlet over kjønn og prøve. Det ble tilpasset en prediktiv lineær regresjon til hvert av de 6 strata, og disse regresjonene ble så testet for ulikhet i en kovariansanalyse. Prosedyren er som forklart i Zar (1974) kapittel 17.3. Da kurvene for alle strata har en knekk ved ca 20 dager, ble punktene for 0 og 10 dager utelukket fra regresjonene. For å få en realistisk sammenligning av kurvene, men også av matematiske grunner, måtte det velges et identisk aldersspektrum for alle. Da prøve nr. A 2 kun dekker intervallet 0 og 80 dager, bl da aldersspekteret 20 til 80 dager valgt for alle strata. Som det framgår av tabell 3.4 blir disse kurveavsnittene svært godt tilnærmet med rette linjer; determinasjonskoeffisienten r^2 varierer mellom .989 og .999 for de ulike strata. Nullhypotesen er at stigningskoeffisienten b er lik for alle gruppene. Vi bruker testobservatoren

$$F = \frac{\frac{SS_c - SS_p}{k - 1}}{\frac{SS_p}{DF_p}}$$

for å teste denne hypotesen.

SS (egentlig Residual SS) er summen av de totale kvadratavvikene av observerte fra predikterte Y-verdier minus summen

av de kvadratavvikene som kan forklares ved regresjonen av Y på X . SS_c er verdien av Res SS beregnet på grunnlag av summerte verdier av Σx^2 , Σxy , og Σy^2 for de k gruppene og SS_p er summen av Res SS for disse k gruppene.

DF_p (egentlig Residual DF) er antall frihetsgrader tilhørende den totale variasjonen av Y -verdier minus antall frihetsgrader tilhørende Y -verdiene på grunn av regresjonen, summert over de k gruppene.

Vi vil forkaste H_0 om sannsynligheten (under H_0) for å få en verdi av testobservatoren som er lik eller større enn den observerte er mindre enn 5%. Den beregnede F -verdien blir 4.14, og sannsynligheten for å få en så stor eller større F -verdi dersom alle stigningskoeffisientene er like er mellom 0.5 og 1%.

Da nullhypotesen om likhet derfor må forkastes ble det foretatt en Student-Nueman-Keuls test for sammenligning av stigningskoeffisienter (Zar 1974, kap. 17.5). Denne testen er oppsummert i tabell 3.4. Den viser at det bare er oo fra prøve nr. A 1 som skiller seg ut på .05 nivå. Det er altså ingen systematisk forskjell i veksten mellom oo og ++ i dette tidsrommet. Prøve nr. A 1 har vokst langsamst med .27 til .30 mm/dag, prøve nr. A 2 har vokst med ca .32 mm/dag og prøven fra Omangulfen har vokst hurtigst med fra .32 til .34 mm/dag.

Vi kan også foreta visuell sammenligning av kurvene for veksten utover alder 80 dager. Fig. 3.5 viser at i prøve O 1 begynner veksten å avta fra ca 150 dager, sterkest hos oo. I prøve nr. A 1 er individene yngre, men hos de som er eldre enn ca 110 dager begynner veksten å avta, igjen sterkest hos oo. I prøve nr. A 2 er ingen individer eldre enn vel 100 dager, og det er ingen tegn til avtagende vekst. Dette betyr at om vekstforløpet i de populasjonene prøvene er hentet fra

fortsatte i den form som de individuelle vekstkurvene indikerer, ville fiskene i ytre Omangulfen nå en lengde på ca 60 mm for ♀♀ og ca 55 mm for ♂♂ ved en alder av ca 1 år. Tilsvarende ville fiskene i indre Adengulfen nå lengder på h.h.v. ca 50 og 45 mm. For Omangulfens vedkommende passer dette med observasjonene i 1976 og 1979 da de største eksemplarene i fangstene i dette området var ca 60 mm og vel 1 år. Disse observasjonene er fra juli og oktober, og dette kan tyde på at dette er den maksimale størrelsen på fiskene her. De kan da sies å ha en livssyklus på ca 1 år. Disse fiskene begynner sannsynligvis å gyte når de er ca ½ år gamle og 40 til 45 mm lange (J. Gjøsæter pers. medd.). Da Gjøsæter (1981) verken gir lengdefrekvenser eller vekstberegninger fra Adengulfen er det ikke mulig å sammenligne mine resultater her med tidligere undersøkelser. Det er heller ikke så stor aldersvariasjon i mine prøver at sesongmessige variasjoner kan belyses. Clarke (1973) oppgir at denne arten blir minst 95 mm i områdene nær Hawaii.

Det synes rimelig å konkludere med at veksten hos denne arten er høyst variabel fra område til område, og muligens også fra sesong til sesong. Disse vekstvariasjonene gir seg utslag i ulik veksthastighet og ulik maksimal lengde. Det synes også å opptre vekstforskjell mellom kjønnene, idet ♂♂ vokser langsommere enn ♀♀, men dette er merkbart først når fisken har nådd en lengde på 30 til 40 mm.

Tabell 3.4

Student-Neuman-Keuls test for sammenligning av b

Prøve nr.	b	Rang	01♀♀	01♂♂	A2♂♂	A2♀♀	A1♀♀	A1♂♂
01 ♀♀	.335	1		-	-	-	i.s.	+
01 ♂♂	.320	2			-	-	-	+
A2 ♂♂	.318	3				-	-	+
A2 ♀♀	.317	4					-	+
A1 ♀♀	.304	5						+
A1 ♂♂	.271	6						

Konklusjon: A1 ♂♂ < A1 ♀♀ = A2 ♀♀ = A2 ♂♂ = 01 ♂♂ = 01 ♀♀

Signifikansnivået er valgt som 5%.

i.s. betyr ikke signifikant, + signifikant på dette nivået

- betyr ikke testet.

4. ANDRE TROPISKE MYCTOPHIDAER

4.1 Innledning.

De fire artene som behandles i dette kapitlet er ikke valgt fordi de er særlig dominerende i de Arabiske Hav eller kan tenkes å få noen spesiell betydning under eventuell beskatning av den mesopelagiske faunaen der. De er valgt først og fremst ut fra sitt levevis, idet Symbolophorus evermanni og Myctophum spinosum er arter som har en utpreget vertikalvandring, mens Diaphus diademophilus og Lampanyctus sp. har liten vertikalvandring og befinner seg følgelig konstant i den mesopelagiske sonen.

Det kan være interessant å undersøke hvorvidt denne forskjellen i levevis vil påvirke dannelsen av primære vekstsoner, deres leselighet o.s.v.

Innsatsen i opparbeidelse og bearbeidelse av data på disse artene har likevel vært liten sammenlignet med den på de to artene omtalt i kapittel V 2 og V 3, og må kun betraktes som en innledende studie med det mål å se om eventuelle forskjeller i otolittenes mikrostruktur kan relateres til fiskens økologi. I tillegg vil det også bli foretatt noen vekstbetraktninger.

4.2 Utbredelse og mengde, økologi og biologi

I det følgende skal kort oppsummeres de opplysninger jeg har funnet i litteraturen som angår de overfor nevnte områder.

4.2.1 Symbolophorus evermanni.

Arten er funnet over det meste av det vestlige Arabiske Hav, men ble i 1975-76 funnet å være mest utbredt i og utenfor Adengulfen (Gjørøster 1981). Arten hadde til da ikke vært rapportert fra dette området. På toktet med Dr. Fridtjof Nansen i juni/juli 1979 ble arten ikke påvist i Omangulfen, og var heller ikke særlig tallrik i Adengulfen. Den ble bestemt i fangsten fra 5 fiskestasjoner; tre ganger i overflaten om natten, en gang i 50 m dyp om natten og en gang i 200 m dyp om dagen. Dette viser at arten vertikalvandrer og kan komme helt opp i overflaten om natten. Clarke (1973) har undersøkt artens levevis ved Hawaii. Der oppholdt den seg i 0-125 m dyp om natten og på fra 600 til 900 m om dagen. Han fant visse indikasjoner på at individer på mindre enn 20 mm ikke vertikalvandrer, idet disse helst ble tatt i 800 m dyp om natten. Han fant ellers ingen sammenheng mellom dybde-utbredelse og størrelse.

Artens biologi er lite kjent. J. Gjørøster (1981) gir lengdefrekvensfordelingen for fangstene i det sørlige Arabiske Hav

i 1975-76. Største og minste eksemplar var h.h.v. 82 og 40 mm, og fordelingen var bimodal med toppe på 42 og 75 mm. Clarke (1973) fant ved Hawaii eksemplarer på fra 15 til 86 mm. Han fant også at arten blir kjønnsmoden ca 70 mm lang i dette området. Mitt materiale dekker størrelsesspekteret 36 til 83 mm.

4.2.2 Diaphus diademophilus.

Denne arten er tidligere funnet i områdene nord for 10°N i det vestlige Arabiske Hav. (Gjøsæter 1981). På toktet i 1979 ble den fanget bare i Adengulfen, og ikke i store mengder. Slekten Diaphus ble ikke alltid bestemt til art, men arten ble i alle fall påvist på tre trålstasjoner, alle tatt i 300-350 m dyp om dagen. Den ble ikke påvist på mindre dyp, men heller ikke på store dyp om natten. Denne arten foretar ingen betydelig vertikalvandring (J. Gjøsæter pers. medd.). Ingen opplysninger om artens biologi har vært tilgjengelige. Mitt materiale inneholder eksemplarer fra 36 til 54 mm SL.

4.2.3 Lampanyctus sp.

Tre representanter fra denne slekten er tatt i Adengulfen og de oceaniske områdene sør for 15°N i det vestlige Arabiske Hav i 1975-76: L. nobilis, L. tenuiformes og L. macropterus (Gjøsæter 1981). På toktet i 1979 fant vi slekten representert i Adengulfen, men den ble ikke bestemt til art. Slekten var representert på minst 12 fiskestasjoner hvorav den dominerte fangsten på 4. Mange representanter for denne slekten foretar ikke betydelige vertikalvandring (J. Gjøsæter pers. medd.). Heller ikke for disse artene har det lyktes å finne noe om biologien beskrevet. Mitt materiale inneholder eksemplarer fra 18 til 67 mm.

4.2.4 Myctophum spinosum.

I 1975-76 ble denne arten funnet i Adengulfen og i de oceaniske områdene mellom 10 og 20°N , og den ble funnet å dominere

i den innerste del av Adengulfen på et av toktene, i et område der den ikke var rapportert tidligere. I dette området hadde arten en entoppet lengdefrekvensfordeling med lengder fra 30 til 65 mm SL og topp på ca 42 mm (Gjøsæter 1981). I 1979 ble den funnet på 4 stasjoner i Adengulfen. På to av dem ble arten tatt i overflaten da den samlet seg i lyset fra to kraftige lyskastere. En tredje fangst ble gjort på 50 m dyp om natten, og en fjerde på 150 til 200 m dyp i skumringen.

Clarke (1973) har også undersøkt denne arten ved Hawaii, og han fant der et lengdespekter på 34-115 mm. De største eksemplarene ble tatt i overflaten om natten. Han mener at arten muligens holder seg forholdsvis høyt i sjøen også om dagen da den er rikt utstyrt med lysorganer og altså synes være tilpasset mer lys enn andre. Han oppgir en lengde ved kjønnsmodning på ca 110 mm.

Mitt materiale fra Adengulfen inneholder eksemplarer fra 67 til 81 mm SL.

4.3 Materiale og metoder

Tabell 4.1 gir en oversikt over materialets type om omfang.

Tabell 4.1

Art	Pr. nr.	Pos.	Dato	Dyp	Tid	Ant.
<u>Symbolophorus evermanni</u>	1	13 ^o 46'N 48 ^o 04'E	20-08	0	22.25	16
<u>Diaphus diademophilus</u>	2	11 ^o 08'N 44 ^o 33'E	14-08	320	13.08	4
<u>Lampanyctus sp.</u>	3	11 ^o 05'N 46 ^o 40'E	16-08	307	13.07	16
<u>Myctophum spinosum</u>	4	13 ^o 43'N 48 ^o 00'E	20-08	0	20.00	16

Prøve nr. 1 og 4 består av otolitter (sagittae) samlet i lommer i plastmapper liggende i ca 80% etanol. Prøve nr. 2 og 3 består av fisk fiksert på ca 80% etanol.

Metodene for utplukking preparering og lesing av otolittene var her som for Benthoosema-artene, og er dels gjennomgått i kap. II 2, dels i V 1.2.

4.4 Resultater

4.4.1 Otolittenes utseende og lesbarhet.

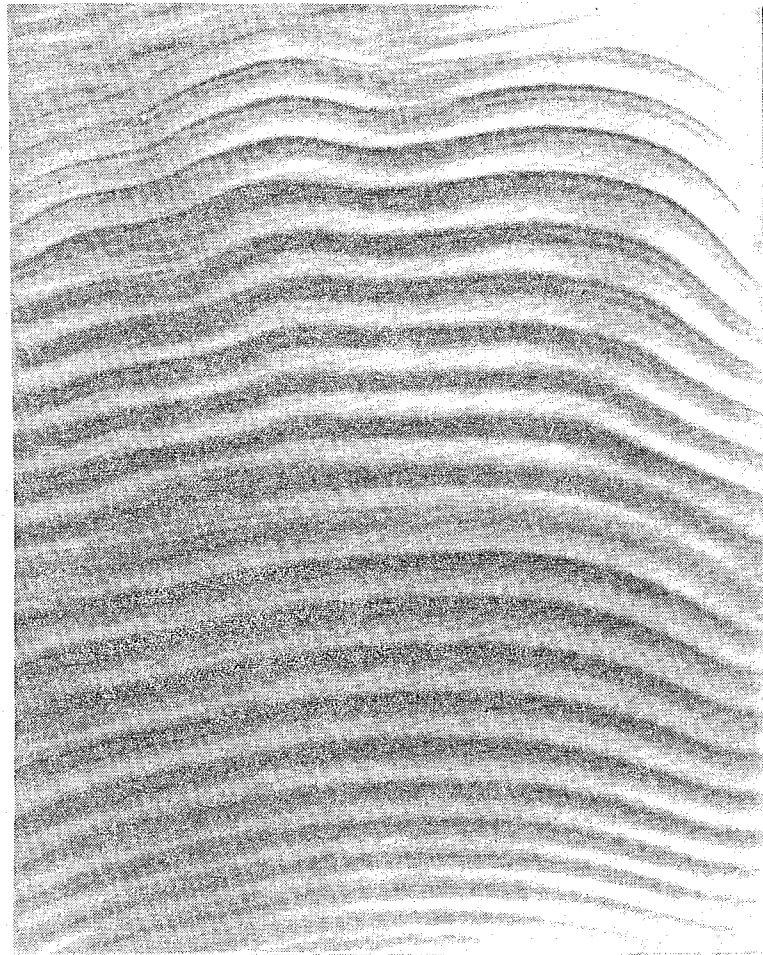
4.4.1.1 Symbolophorus evermanni.

Otolittmaterialet består kun av sagittae. Utseendet skiller seg lite fra det generelle beskrevet i kap. V 1.3. Fig. 4.1 viser et acetatavtrykk av en otolitt sagittalsnittet. Innerst har de en kjerne med ca 26 soner. Disse sonene kunne telles med noenlunde sikkerhet i ca 25% av otolittene. Utenfor den indre kjernen kommer et område med mørk brunlig



Figur 4.1. Acetatavtrykk av en sagittalsnittet sagitta fra en S. evermanni 200 X forstørret.

farge, hvor det i noen tilfeller er umulig å se noen soner, i andre synes der være noen soner med stor avstand mellom dem. Karakteristisk for denne arten er at den ytre kjernen er svært bred og at overgangen mellom denne og otolitten utenfor er markert og følger samme sone rundt hele dens omkrets. Lesbarheten av sagittae hos denne arten må betegnes som svært god; se Fig. 4.2. Sonene er kraftige, bortsett fra i den ytre kjernen, hvor de er diffuse og vanskelige å telle. På endel otolitter kan observeres at flere soner er

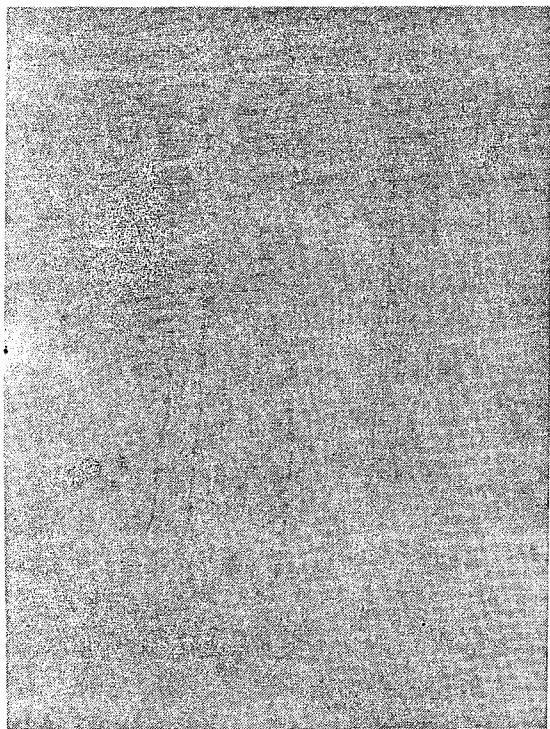


Figur 4.2. Lysmikroskopi- (LM)- bilde av et utsnitt av en sagittalsnittet sagitta fra en S. evermanni 320 X forstørret. Øverst kan ses uregelmessigheter i sonestrukturen omtalt i teksten.

"smeltet sammen" i noen områder av otolitten. Slike fenomener er tidligere tolket som at et vekstskall delvis er blitt resorbert før neste er lagt på (Pannella 1974). Fenomenet er vist på Fig. 4.2.

4.4.1.2 Diaphus diademophilus.

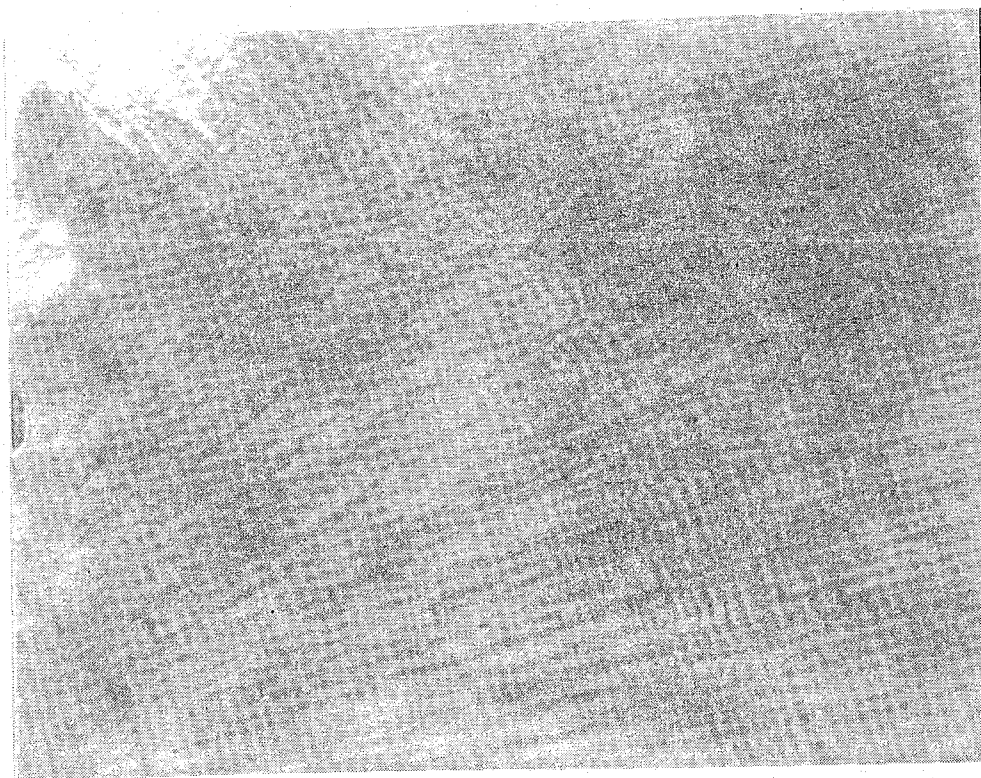
Selv om endel forsøk er gjort har det vist seg vanskelig å lese otolittene fra denne arten. De primære vekstsonene er svært tynne og utydelige. De kan ses nokså tydelig i deler av otolittene, men det er vanskelig å telle kontinuerlig fra kjernen til kanten av otolitten. Kun to eksemplarer var noenlunde leselige. På samme måte kunne bare to kjerner telles, disse hadde 22 og 28 soner. Både indre og ytre kjerne var hos denne arten mindre enn hos noen av de andre myctophidaene jeg har undersøkt. Fig. 4.3 viser et utsnitt av et sagittalsnitt av en av de to leselige otolittene.



Figur 4.3. LM-bilde av et utsnitt av en sagittalsnittet sagitta fra en D. diademophilus 200 X forstørret.

4.4.1.3 Lampanyctos sp.

Også denne artens sagitta er mye lik de andre myctophidaenes av utseende. De har innerst en kjerne med ca 26 soner. Den ytre kjernen er ikke så klart definert som hos de andre artene. Sonene i kjernen kunne bare leses i ca 30% av otolittene. Lesbarheten var heller ikke særlig god i området utenfor kjernen. Antallet soner kunne her leses i knapt halvparten av de preparerte otolittene. Fig. 4.4 viser et utsnitt fra området like utenfor kjernen. På denne arten kunne noen steder finnes sekundære soneringer med periode ca 7 og ca 14 ganger den primære. Noen slike kan ses på figuren. Slike soner var likevel ikke klart definert hverken i alle otolittene eller alle steder i samme otolitt.



Figur 4.4. LM- bilde av et utsnitt av en sagittalsnittet sagitta fra en Lampanyctus sp. 512 X forstørret. Sekundære soneringer med ca 7 og 14 primære soner kan anes på figuren.

4.4.1.4 Myctophum spinosum.

Disse otolittene ligner svært på de fra S. evermanni. Det indre kjerneområdet hadde ca 28 soner, som kunne telles i ca 70% av otolittene. Utenfor denne indre kjernen kom den ytre med ca 6 knapt synbare soner som også kunne telles i ca 70% av otolittene. Den ytre kjernen hadde mindre radius enn hos S. evermanni. Utenfor kjernene var lesbarheten generelt god, men sonene lå svært tett og var noe vanskelige å skille ytterst i disse store eksemplarene.

4.4.2 Vekst

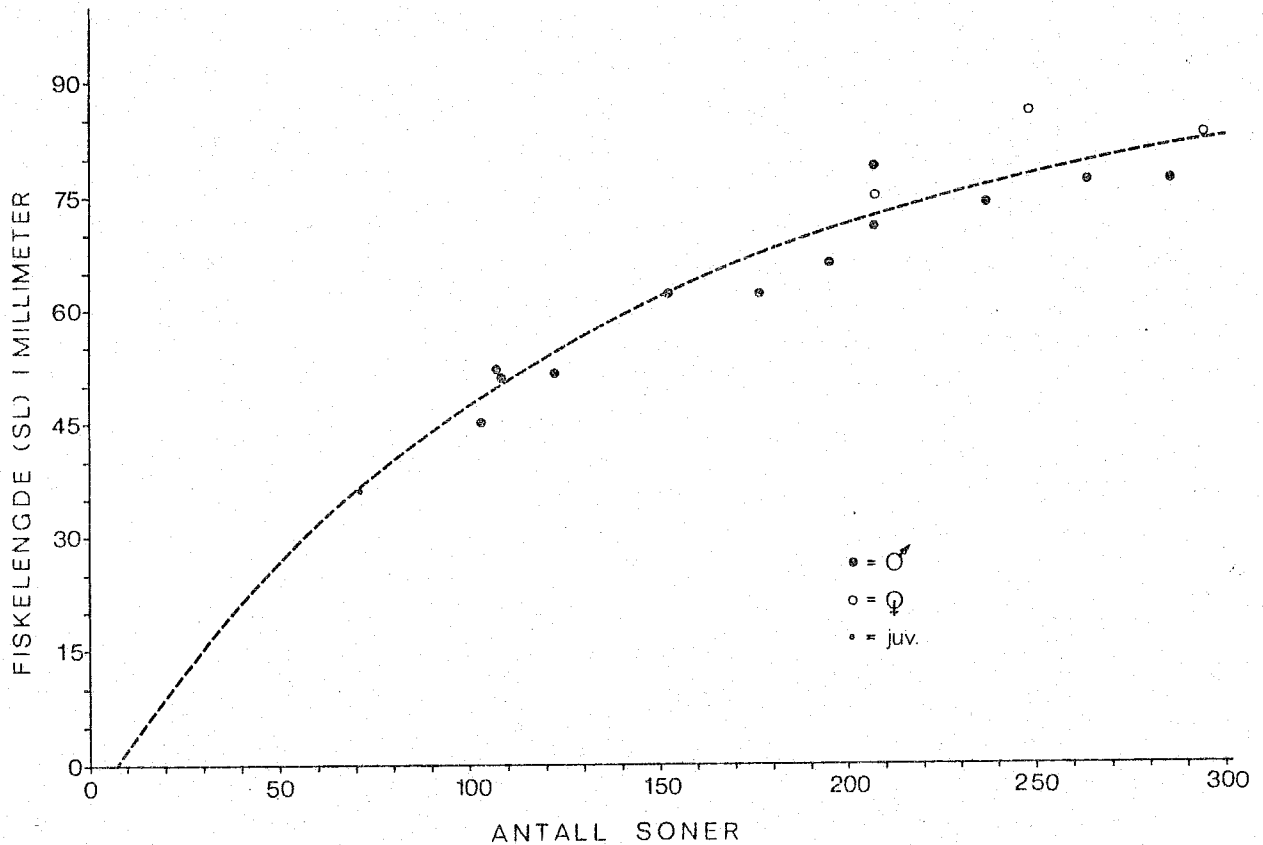
I det følgende antas en daglig periodisitet for de primære vekstsonene.

4.4.2.1 Symbolophorus evermanni

På Fig. 4.5 er plottet lengde mot antall soner for de 16 eksemplarene. Antall soner i kjernen av satt lite middelantall kjernesoner i prøven for de otolittene som var uleselige her. En von Bertalanffy's vekstkurve ble tilpasset dataene etter Allens metode (Allen 1974). Selv om det av Fig. 4.5 kan se ut som om ♀♀ vokser litt raskere enn ♂♂, er tilpassningen av vekstkurven, på grunn av de få data, foretatt for begge kjønn samlet. Resultatet ble:

K_{dag}	$K_{\text{år}}$	t_0 dag	t_0 år	L_{∞} i mm
.0077	2.80	6	.02	92

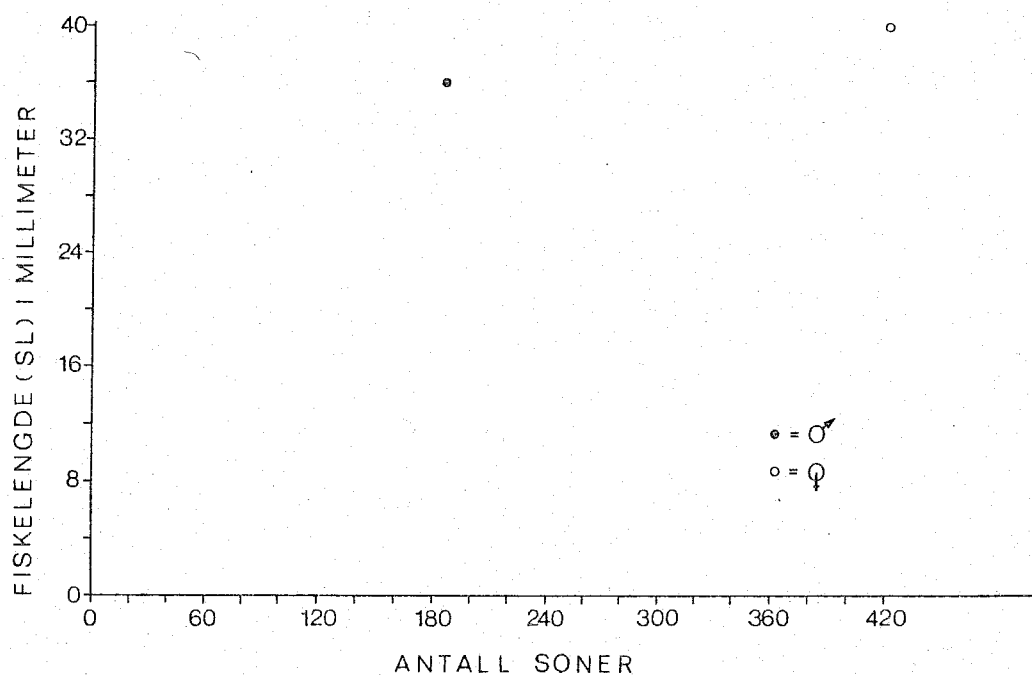
Denne vekstkurven er inntegnet på Fig. 4.5.



Figur 4.5. Fiskelengde plottet mot antall soner for S. evermanni. Symbolene er forklart på figuren.

4.4.2.2 Diaphus diademophilus.

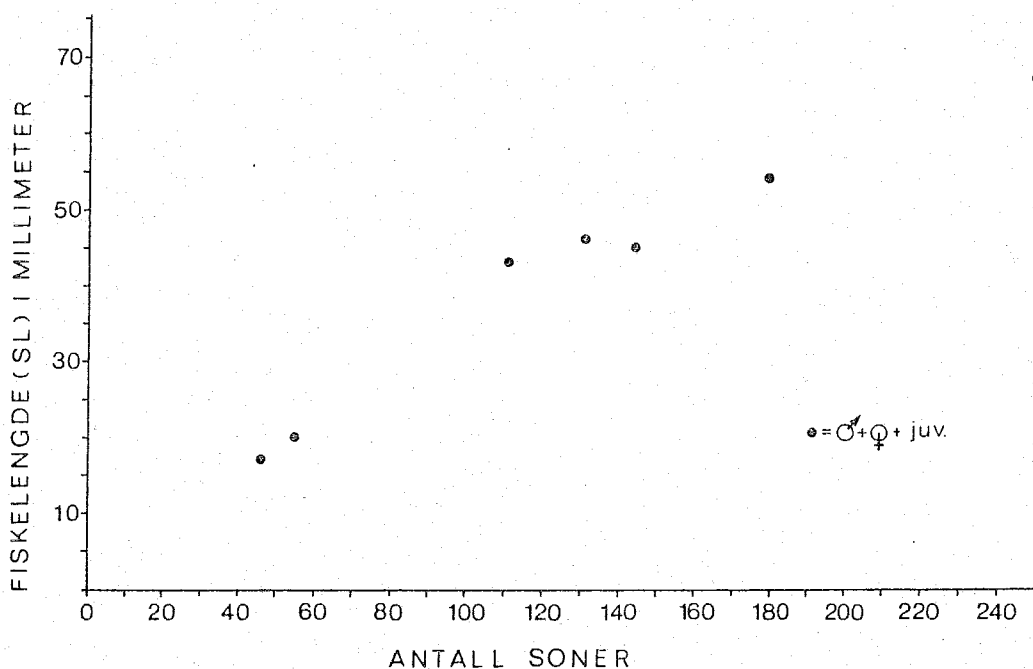
På Fig. 4.6 er plottet lengde mot antall soner for de to eksemplarene med leselige otolitter. Selv om en ikke kan slutte noe på grunnlag av to observasjoner, indikerer dette en svært langsom vekst.



Figur 4.6. Fiskelengde plottet mot antall soner for D. diademophilus. Symbolene er forklart på figuren.

4.4.2.3 Lampanyctus sp.

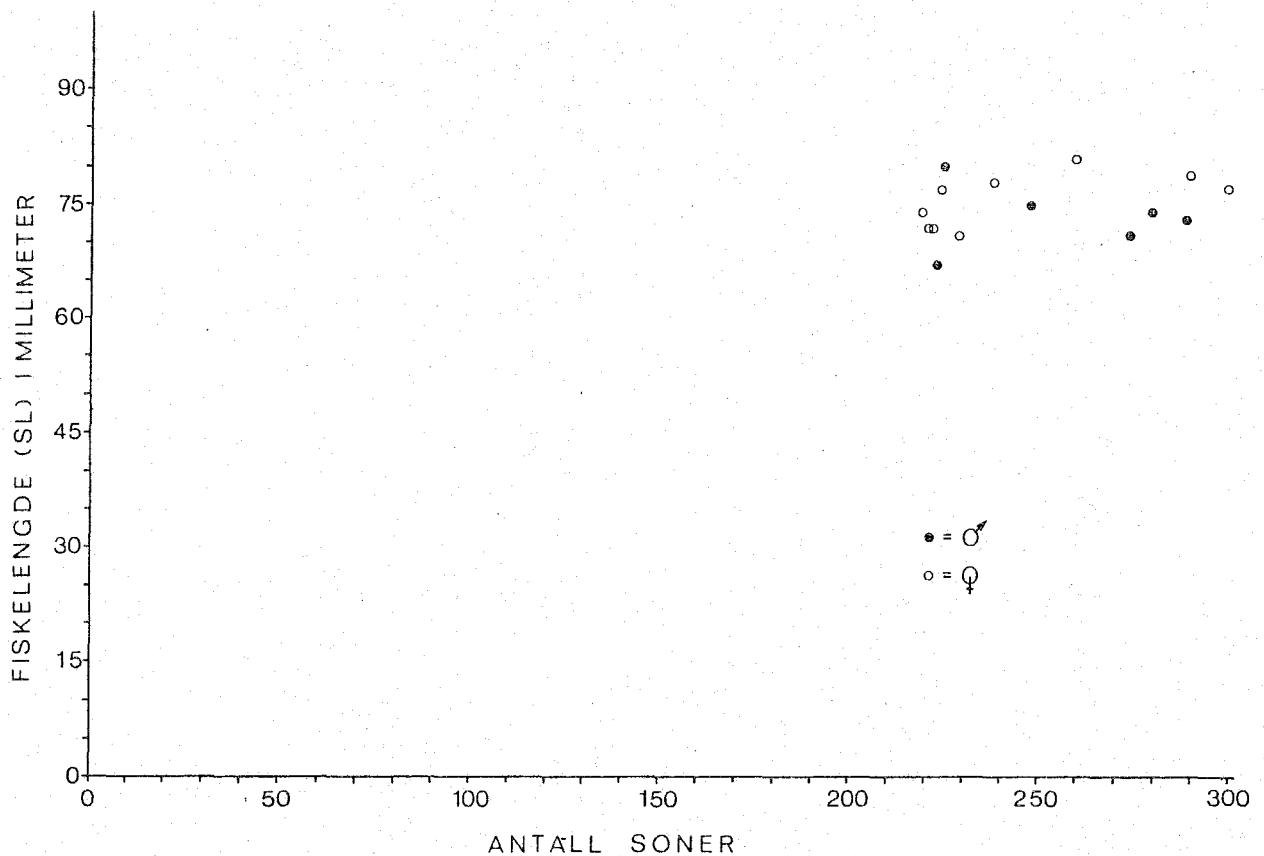
På Fig. 4.7 er plottet lengde mot antall soner for 7 eksemplarer hvor et totalt antall soner var mulig å fastslå. Da datamengden er så liten er det ikke foretatt noen tilpasning av vekstkurver.



Figur 4.7. Fiskelengde plottet mot antall soner for Lampanyctus sp. Symbolene er forklart på figuren.

4.4.2.4 Myctophum spinosum.

Fig. 4.8 viser et plott av lengde mot antall soner for 15 eksemplarer. Da størrelsesspekeret er 67 til 81 mm. er det umulig å tilpasse noen vekstligning til disse dataene. Det kan av figuren se ut som om ♂♂ vokser litt fortere enn ♀♀ .



Figur 4.8. Fiskelengde plottet mot antall soner for M. spinosum. Symbolene er forklart på figuren.

4.5 Diskusjon

4.5.1 Otolittenes utseende og lesbarhet.

Kjernenenes betydning blir diskutert for alle myctophidaene samlet i kap. V 5.1.

Variasjonen i lesbarhet var stor mellom disse fire artene. S. evermanni og M. spinosum hadde otolitter som var like gode som eller bedre enn Benthosema-artenes når det gjelder lesbarhet. Lampanyctus sp. og D. diademophilus hadde derimot svært vanskelige otolitter, særlig sistnevnte hadde soner som i tillegg til at de gav lav optisk kontrast også var tynne.

Dersom vi gir den midlere bredden av sonene i en otolitt fra en ca 40 mm S. evermanni verdien 1.0, blir den relative bredden for M. spinosum ca .5, Lampanyctus sp. .4 og for D. diademophilus ca .2. Til sammenligning vil Benthoosema pterotum og B. fibulatum få verdiene .3 og .4.

Det ser ut til å kunne være en sammenheng mellom graden av vertikalvandring og lesbarheten av sonene. Den beste lesbarheten hadde altså S. evermanni og M. spinosum. I følge Clarke (1973) vandrer begge disse artene fra de øvre 100 m om natten til mesopelagiske dyp om dagen. Dette ble også bekreftet under toktet til det Arabiske Hav 1979. D. diademophilus derimot, og de fleste Lampanyctus-arter har enten liten vertikalvandring eller vandrer opp til midlere dyp om natten (J. Gjøsæter pers. medd.). Den første av disse viser seg å ha bare vanskelig detekterbare soner og den Lampanyctus-arten som inngår i denne undersøkelsen har også vanskeligere lesbare otolitter enn de resterende av de artene jeg har undersøkt. En eventuell sammenheng mellom vertikalvandring og leselighet av otolittene vil imidlertid bli forstyrret av det faktum at i mitt materiale er de som vandrer mest også de som vokser hurtigst, og dette vil virke positivt inn på lesbarheten fordi sonene da blir tykkere og lettere å skille fra hverandre.

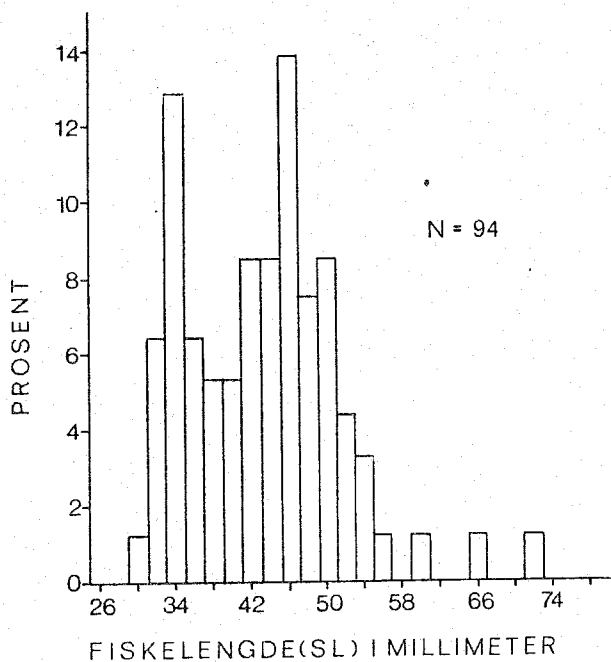
5.2 Vekst.

Som det framgår av plottene av lengde mot alder for de fire artene synes det å være liten forskjell i veksten til S. evermanni og M. spinosum, den førstnevnte har kanskje vokst litt fortere. Lampanyctus sp. synes å ha vokst noe langsommere enn disse to, men skiller seg heller ikke mye fra disse. Dersom en kan feste noen litt til de to observasjonene for D. diademophilus, så indikerer dette at denne arten bare har vokst vel halvparten så fort som de andre det første året.

Det er sparsomt med tidligere undersøkelser å sammenligne denne med. Gjøsæter (1981) gir lengdefrekvensfordelingen for S. evermanni fra områdene utenfor Adengulfen i 1975-76. Den bimodale fordelingen har topper på ca 42 og 75 mm. Om disse fiskene hadde hatt en vekst som de som er aldersbestemt i mitt materiale, så ville disse toppene representert h.h.v. 3 og 9 måneder gammel fisk. Nå er lengdefrekvensdiagrammet sammensatt av observasjoner fra ulike årstider, så dette trenger ikke bety at det rekrutteres til bestanden hvert halvår. Den maksimale lengden observert av Gjøsæter (1981).; 82 mm, og den av Clarke (1973); 86 mm, er omtrent identisk med den observert i mitt materiale fra 1979. Dette kan tyde på at dette er en maksimal lengde for denne arten i området. Fra de aldersbestemte fiskene kan da den maksimale alderen estimeres til omtrent 1 år.

Clarke (1973) oppgir at ved Hawaii blir denne arten kjønnsmoden ved lengde ca 70 mm. I mitt materiale kan det observeres at gonadene begynner å utvikle seg fra det juvenile hvilestadiet når fisken er mellom 40 og 50 mm.

For D. diademophilus er intet kjent om veksten. Fig. 4.9 viser lengdefrekvensdiagram for en prøve på 94 eksemplarer tatt den 14/8-79 i Adengulfen. Den viser en bimodal fordeling med topper ved ca 34 og 46 mm. Lengste målte eksemplar var 72 mm, men fisk lengre enn 55 mm var sparsomme i fangsten. Utfra denne lengdefrekvenskurven og mine to aldersbestemte fisk kan alderen på de 34 mm lange eksemplarene estimeres til ca $\frac{1}{2}$ år. 46 mm lange fisker vil sannsynligvis være over 1 år gamle, og de som har nådd en lengde av 72 mm kan kanskje være over 2 år gamle om veksten avtar ytterligere med alderen.



Figur 4.9. Lengdefrekvensdiagram for 94 D. diademo-philus fra Adengulfen 14-08-79.

Myctophum spinosum hadde høsten 1976 en entoppet lengdefrekvensfordeling i Adengulfen (Gjøsæter 1981). Omtrent halvparten av en prøve på 73 fisk var i lengdegruppen 38 - 42 mm, og minste og største fisk var h.h.v. 30 og 65 mm lange. Utfra mine aldersbestemmelser kan disse fiskene da estimeres til å være mellom 2 og 6 måneder gamle med en aldersfrekvensstop rundt 2-3 måneder. De fangete eksemplarene av denne arten i 1979, hvor mitt materiale er hentet fra, var sannsynligvis ikke representativ for populasjonen, da de ble tatt i et nett i overflaten under lysforsøk. Clarke (1973) opplyser nevnlign at det bare er de største eksemplarene som kan fanges på den måten. Hvorvidt denne arten i det Arabiske Hav som ved Hawaii kan nå en lengde av 115 mm (Clarke 1973) er uvisst. Han oppgir at kjønnsmodning inntreer ved lengde ca 110 mm. Alle fiskene i mitt materiale hadde modnende gonader, men ingen var i et gytemodent stadium.

Det er vanskelig å dra noen sammenligning mellom denne undersøkelsen og andre når det gjelder Lampanyctus sp. da det er uklart hvilken art det dreier seg om.

4.6 Konklusjon

Resultatene viser at det er mulig å telle de primære vekstsonene i otolittene hos Symbolophorus evermanni og Myctophum spinosum. Det er vanskeligere hos Lampanyctus sp. og nærmest umulig hos Diaphus diademophilus. Det er en positiv sammenheng mellom leselighet og graden av vertikalvandring, men også mellom leselighet og veksthastighet. Det er derfor vanskelig å fastslå hvordan disse to faktorere hver for seg ville påvirke leseligheten. Det er også mulig, men uvisst, om veksthastigheten er lavere som en følge av mangelen på et vertikalt vandringsmønster hos de to sistnevnte artene.

Dersom de største fangete eksemplarene for hver art i dette området representerer noenlunde den størrelsen som maksimalt blir oppnådd, har S. evermanni, M. spinosum og Lampanyctus sp. sannsynligvis en livssyklus på ca 1 år, mens D. diademophilus kan bli 2 år eller eldre.

5. SAMMENLIGNING AV VEKST OG LIVSHISTORIE FOR DE UNDERSØKTE MYCTOPHIDAENE.

5.1 Otolittkjernens økologiske betydning

Alle de undersøkte myctophidaene har hva jeg har kalt en kjerne i sine sagittae som skiller seg klart ut fra resten av otolitten. Alle artene har primære vekstsoner i kjernene. I de fleste tilfeller kan kjernen deles i to ulike deler, en indre kjerne med radius r_{ki} og n_{ki} antall soner og en ytre kjerne med tilsvarende parametre r_{ky} og n_{ky} .

Som beskrevet i de enkelte kapitler om otolittenes lesbarhet og utseende og i kap. V 1.3 kan det være nokså markerte

forskjeller på hele otolittenes struktur i disse forskjellige områdene, både m.h.t. farge, sonenes utseende o.a.

Det er rimelig å tenke seg at en så stor forskjell mellom otolittenes ulike deler må ha sin årsak i store forandringer i fiskenes fysiologi. Disse forandringene kan skyldes faktorer som skifte av omgivelser, diett e.l. eller være framkalt av overgang til nye utviklingsstadier. Radtke and Waiwood (1980) viser at hos torsk er det forskjell mellom sonene lagt ned før og etter slutten på plommesekkstadiet.

Andre, bl.a. Brothers (1979) mener at skifte i livsmiljø og ulike utviklingsstadier vil sette merker etter seg i otolittenes vekstmønster. Kjerneområdene hos disse myctohidaene synes være av noenlunde ens størrelse og inneholde omtrent samme antall soner innenfor hver art. Disse parametrene varierer heller ikke mye fra art til art. I tabell 5.1. er gitt verdier av n_{ki} og n_{ky} for hver art. På grunnlag av disse og tilsvarende radier er så tilbakeberegnet fiskenes lengde ved ferdig nedlagt indre og ytre kjerne; h.h.v. L_{ki} og L_{ky} . Disse lengdene er også gitt i tabellen. Som det framgår av tabellen skjer den første overgangen ved alderen 3-4 uker, den andre ca en uke senere. Fiskelengden er i første tilfellet fra 5 til 8 mm, i det andre er den fra 8 til 10 mm unntatt hos Lampanyctus sp. og Symbolophorus evermanni, hvor den er h.h.v. 16 og 19 mm.

Da lengden ved klekking for fire av artene vanskelig lar seg estimere utfra de data jeg har, er det ikke mulig å sammenligne veksthastighetene i tidsrommet hvor kjernene blir lagt ned. Det ser likevel ut til at mønsteret fra Benthoosema-artene gjentar seg for de andre fire artene; en langsom men økende vekst fram mot skifte mellom indre og ytre kjerne, så en kraftig økning som danner ytre kjerne, hvoretter veksten faller av enten langsomt eller mer plutselig utenfor kjernene.

Det er usikkert hvilke begivenheter i larvenes liv som kan forårsake dette vekstmønsteret. Egg og de tidligste larvestadier er svært lite kjent for de fleste myctophidaer, noe som også gjelder de som inngår i denne undersøkelsen.

I Adengulfen ble det i en Bongonettfangst funnet 5 larver som ble bestemt til Benthoosema sp. Etter området de ble funnet i var det mest sannsynligvis B. fabilatam. Disse larvene var fra 5 til 7 mm og hadde ikke metamorfosert. De hadde fra 11 til 17 soner i otolittene, og indre kjerne var ikke ferdig dannet. Moser and Ahlstrøm (1970) gir lengden ved metamorfose for endel myctophidaer i Californiastrømmen. Myctophum spinosum er representert der, og når en lengde på fra 11.7 og 14.7 mm ved metamorfose. Ellers gir arbeidet eksempler fra arter av samme slekter som inngår i denne undersøkelsen; nevnlige Benthoosema og Symbolophorus. Disse nådde h.h.v. ca 12 og 24 mm ved metamorfose. Forfatteren mener at sistnevnte slekt har de største lengder ved metamorfose blant myctophidaene. Clarke (1973) fant ved Hawaii indikasjoner på at eksemplarer av Symbolophorus evermanni under ca 20 mm ikke vertkikalvandrer.

På bakgrunn av dette synes det som om metamorfose kan være begivenheten som forårsaker kjernedannelsen i otolittene. Foruten at metamorfose betyr en markert biologiske forandring, er det antatt at den også kan markere store forandringer i levevis når det gjelder vertkikalvandring (Clarke loc. cit.), diett o.a.

5.2 Vekst

I Tabell 5.2. er vist parametrene i von Bertalanffys vekstligning for tre av artene. I tillegg er gitt ca lengde ved 100, 200 og maksimal observert alder for å kunne sammenligne med de tre andre artene. Disse verdiene er hentet fra plottene av lengde mot alder. Av tabellen framgår det at S. evermanni og M. spinosum er de mest hurtigvoksende artene,

og de ser ut til å nå en maksimal lengde på 80 til 85 mm. Lampanyctus sp. vokser litt langsommere. Noen maksimal lengde er vanskelig å estimere, da det mangler eksemplarer eldre enn 250 dager. Benthoosema-artene vokser omtrent like fort og synes nå lengder på ca 60 mm i Omangulfen og sannsynligvis noe mer i Adengulfen, hvor også veksten er raskere.

Da materialet omtrent bare omfatter prøver tatt i løpet av juli-august, er det likevel ikke mulig å si noe om den generelle maksimale lengde og alder, da de observerte verdiene kan være avhengig av når på året populasjonen samples.

Tabell 5.1
Kjerneparametre og tilsvarende fiskelengder for
myctophidaene.

Art	N_{ki}	N_{ky}	L_{ki} mm	L_{ky} mm
<u>B. pterotum</u> 1)	19	28	4.8	8.3
	26	32	6.2	10.4
<u>B. fibulatum</u> 1)	22	29	6.9	10.8
	28	38	8.2	11.7
<u>D. diademophilus</u>	29	-	5.5	8.4 ²⁾
<u>Lampanyctus</u> sp.	26	-	8.5	16.4 ²⁾
<u>M. spinosum</u>	28	34	7.5	11.9 ²⁾
<u>S. evermanni</u>	26	36	6.9	19.2 ²⁾

1) Verdier er gitt for minste og største prøve
middel.

2) Tilbakeberegnet lineært gjennom origo. L-
verdiene er sannsynligvis noe underestimert.

TABELL 5.2

Noen vekstdata for myctophidaene; von Bertalanffy's vekst-
parametre og observerte lengder ved ulike aldre.

Art	t_0 dager	L_∞ mm	K.	L_{100} mm	L_{100} mm	Største observerte alder / lengde
<u>B. pterotum</u> Oman	32	59	.00573	19	36	290 47
" Aden	4	85	.00389	26	46	210 49
<u>B. fabulatum</u>	-3	61	.00628	30	44	415 60
<u>S. evermanni</u>	6	92	.00768	45	65	290 81
<u>M. spinosum</u>	-	-	-	-	70	300 80
<u>Lampanyctus</u> sp.	-	-	-	36	58	250 66

VI ANDRE TROPISKE ARTER

1. INNLEDNING

Fire arter fra fire ulike familier inngår i denne delen av undersøkelsen, alle hentet fra det Arabiske Hav:

Stolephorus sp. fra fam. Engraulidae

Sardinella longiceps fra fam. Clupeidae

Nemipterus japonicus fra fam. Nemipteridae

Epinnula sp. fra fam. Gemphylidae

De utgjør også representanter for tre ulike biotoper, idet engraulidaer og clupeidaer er epipelagiske, gemphylidaer er meso/bathypelagiske og nemipteridaer har et demersalt levevis. Dette siste er også en av grunnene til at disse fire artene ble valgt. De var ellers noenlunde lett tilgjengelige, samtidig som de tre første er av en viss kommersiell interesse. Dette gjør dem interessante av to grunner. For det første er det selvsagt viktig å bruke mest mulig innsats på arter som er eller kan bli en matressurs, og for det andre er det i en undersøkelse som dette viktig å kunne sammenligne med tidligere arbeid, og disse er naturlig nok konsentrert om de artene som utnyttet kommersielt.

Deres ulike levevis gjør dem interessante fordi en av målsettingene med denne undersøkelsen er å se om habitat og levevis innvirker på nedleggelsen av primære vekstsoner i otolittene.

I sammenligning med resten av denne oppgaven er disse artene, og i særdeleshet to av dem; Nemipterus japonicus og Epinnula sp. viet liten oppmerksomhet. Dette mest av tids- og plass-hensyn. Hovedmålsettingen med denne delen av oppgaven er da også å undersøke muligheten av å ta i bruk disse metodene, dersom det skulle være aktuelt med grundigere undersøkelser av disse artene.

2. STOLEPHORUS sp.

2.1 Innledning

Ansjos av slekten Stolephorus er både i Stillehavet og i det Indiske Hav en viktig ressurs; som menneskeføde (Burhanuddin and Hutomo 1975) og som levende agn ved fiske etter tuna (Muller 1977 og Strushaker and Uchiyama 1976).

2.2 Materiale og Metoder

Materialet er samlet på toktet med "Dr. Fridtjof Nansen" i Adengulfen 23/8 1979. Prøven ble tatt i overflaten i en håv dradd langs skutensiden da fisk samlet seg i skinnen fra deksbelysningen. Prøven bestod av 17 eksemplarer fra 24 til 49 mm F.L.

Systematisk status:

I den bestemmelseslitteraturen jeg har brukt for engraulidaer i dette området, Whitehead (1972), kommer den innsamlede arten ut i tabellen på Stolephorus "sp. A". Dette er en art som ligner svært mye på S. heterolobus. Den skiller seg fra denne ved antall gjellegitterstaver, forholdet hodelengde/kropslengde og maksillartennenes utseende. Whitehead unnlot å gi den noe navn da han avventet en grundigere gjennomgåelse av hele denne slekten i det Indiske Hav. Jeg vil i det følgende kalle den innsamlede arten Stolephorus sp.

Metodene under opparbeidelsen av disse otolittene skiller seg lite fra de gjennomgått i kapittel II 2.1. Otolitter fra eksemplarer mindre enn 30 mm lot seg lese uten noen form for preparering. De ble lagt i Canadabalsam for oppklaring. De fra fisk større enn 30 mm måtte slipes. Dette var imidlertid svært vanskelig å gjennomføre. Formen på otolitten gjorde at

et av rostrae knakk av enten sliping foregikk på den distale eller proximale side. Otolittene var i tillegg svært sprø og måtte slipes med største forsiktighet. Disse forhold førte til at 5 av de 17 eksemplarene måtte forkastes på grunn av at begge otolittene ble ødelagt.

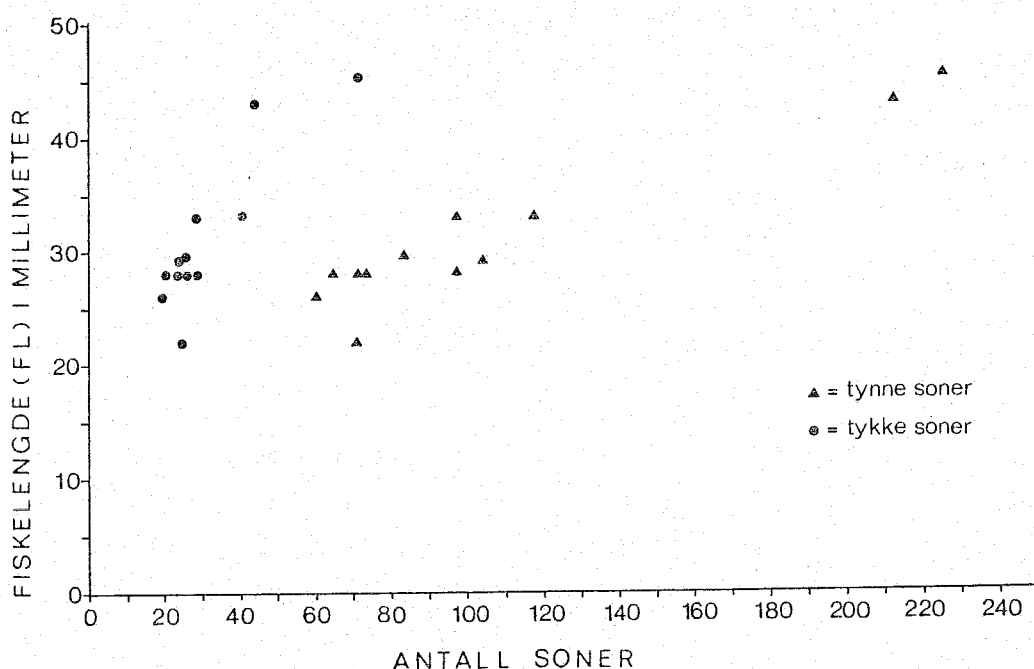
2.3 Resultater

2.3.1 Otolittenes lesbarhet.

Otolittene var vanskelige å lese. Ikke først og fremst fordi det var vanskelig å se soner, men fordi flere "typer" soner syntest opptre. Problemene bestod da i å avgjøre hvilke soner som var de egentlige primære vekstsonene. Det kunne ses tynne soner, med en tykkelse på fra 2 til 4 μm , men også tykkere soner, mer diffuse enn de tynne, med en tykkelse på fra 6 til 10 μm . De tykkere sonene var "overlagret" de tynnere slik at det kunne være fra 1 til 4-5 tynnere mellom hver tykk sone. For å teste om et av sonetyperne var et optisk fenomen ble et par otolitter preparert for acetatavtrykk. Denne metoden viste seg å være vanskelig med så små otolitter. Avtrykkene syntest likevel vise både tykke og tynne soner, de første tydeligst. Dette tyder på at begge sonetyperne er reelle. De tynneste må da anses være de primære sonene, mens de tykke er en sekundær sonering.

2.3.2 Vekst.

På figur 2.1 er plottet antall soner i otolittene mot fiskens gaffellengde. Begge sonetyper er tegnet inn. Da datamengden er liten, og konsentrert i et lite størrelsespekter, er det ikke forsøkt tilpasset noen vekstkurve til disse dataene.



Figur 2.1. Fiskelengde plottet mot antall soner for 12 Stolephorus sp. Symbolene er forklart på figuren.

2.4 Diskusjon

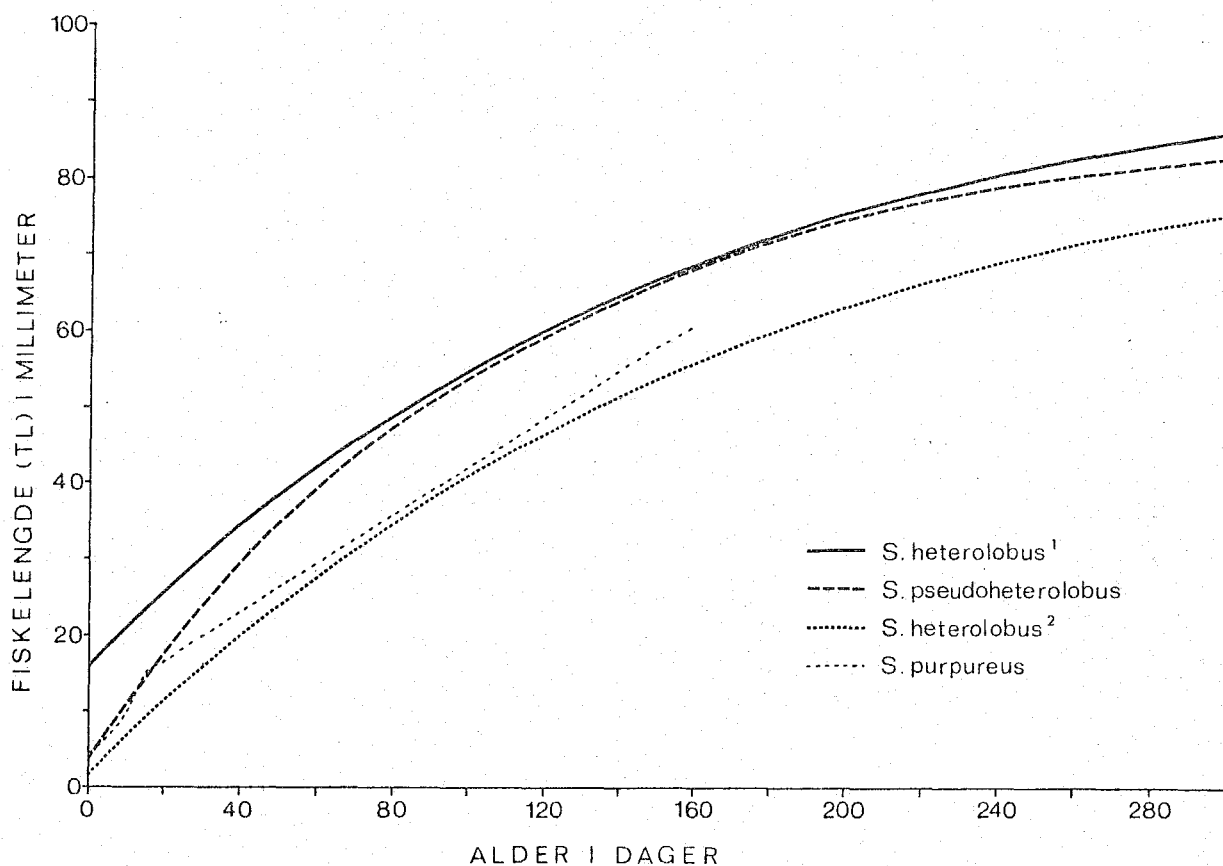
Otolittenes utseende og lesbarhet.

Strushaker and Uchiyama (1976) studerte veksten av Stolephorus purpureus ved Hawaii v.h.a. aldersbestemmelse basert på dagsonelesing av otolittene. De rapporterer ingenting om problemer med ulike sonetyper, men skriver at de teller "de minste vekstsonene som består av et uorganisk og et organisk lag". De fant at disse to lagene tilsammen målte fra 1-4 μm , og verifiserte at de ble dannet ved en daglig periode. De tynneste sonene i mitt materiale er 2-4 μm . Dette viser at det er disse sonene i mitt materiale som best samsvarer med dagsonene i S. purpureus. Dette er imidlertid noe uklart. Strushaker and Uchiyama (1976) presenterer et plott av "total sagittal length" mot fiskens lengde. Om vi så går inn på deres plott av antall soner mot fiskelengde, og deler

verdiene av halve otolittlengden for en gitt fiskelengde med tilsvarende antall soner, finner vi at gjennomsnittlig sonebredde fram til lengde 40 mm blir fra 5-7 μm og fram til 30 mm ca 5 μm . Da rostrums radius er lengre enn de andre radiene, vil sonene her være litt mindre enn i andre deler av otolitten. Det er i alle fall usikkert hvorvidt tykkelsen av daglige soner er sammenlignbare hos de to artene, da de kan ha ulik vekst og ulikt forhold mellom otolittstørrelsen og fiskelengden.

Vekst.

På Fig. 2.2 er resultatene av tellingene sammenlignet med opplysninger i litteraturen om vekst av de nærbeslektede



Figur 2.2. Vekstkurver for Stolephorus spp. hentet fra litteraturen. 1: fra Jakarta Bay. 2: fra Palau. Alle unnatt kurven for S. purpureus er von Bertalanffy's vekstkurver.

artene S. heterolobus og S. pseudoheterolobus. I følge Whitehead (1966, sitert av Muller 1977) er dette to synonyme navn på samme art. De viste kurvene er von Bertalanffy's vekstkurver for områdene Jakarta Bay (Burhanuddin and Hutomo 1975), Singapore Straits (Tham 1966) og Palau (Muller 1977). Disse sammenligningene viser at om de bredeste sonene i mitt materiale skulle representere dager, er veksten omtrent lik eller litt hurtigere enn den observert i Jakarta Bay for S. heterolobus og S. pseudoheterolobus. Skulle de tynneste sonene være dagsoner vil veksten i mitt materiale være betydelig langsommere enn den observert for de beslektede artene i Stillehavet og i det østlige Indiske Hav. Da ingen opplysninger om veksten i det vestlige Indiske Hav har vært tilgjengelige, og da den systematiske status av mitt materiale i tillegg er usikker, kan jeg ikke på grunnlag av vekstbetraktninger argumentere for at den ene eller den andre av sonetyperne i mitt materiale er dagsoner. Det er derfor heller ikke mulig å dra noen konklusjoner angående veksten av fisken i mitt materiale.

Konklusjon.

Da flere sonetyper opptrer i otolittene av denne arten, og ingen muligheter for å verifisere noen av dem som dagsoner foreligger, er det foreløpig ikke mulig å fastslå om denne arten lar seg aldersbestemme v.h.a. slike soner eller ikke. Da det hos en representant for den samme slekten i et annet tropisk område er påvist dagsoner, og da det i mitt materiale er mulig å skille fra hverandre de ulike sonetyperne i en otolitt, synes likevel muligheten være tilstede for slik aldersbestemmelse. Det trengs imidlertid data som kan brukes til å påvise hva som eventuelt er dagsoner, enten indirekte via vekst dedusert fra lengdefrekvensdiagrammer eller andre aldersbestemmelsesmetoder, eller direkte ved oppdrett eller prøvetaking av en populasjon holdt i fangenskap over noen tid.

3. SARDINELLA LONGICEPS - Indian oil sardinella

3.1 Innledning

Denne arten er en av de viktige kommersielle artene i Indiske farvann (Nair 1949, Qasim 1973). Den ble også funnet å utgjøre en viktig del av forekomstene av små pelagiske fisker i det Arabiske Hav under toktene med "Dr. Fridtjof Nansen" i 1975/1976 (Anon 1976).

3.2 Materiale og metoder

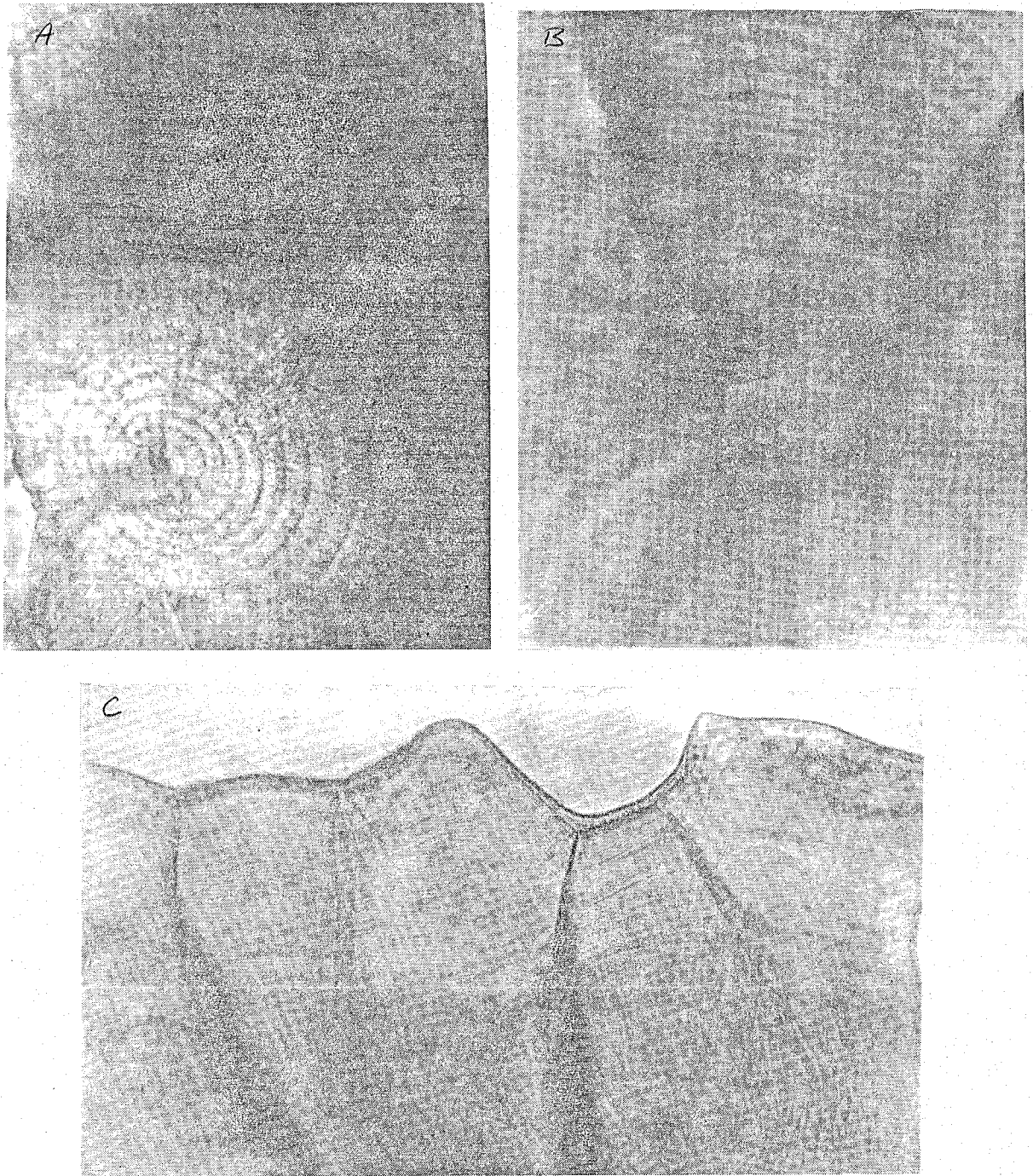
Mitt materiale består av en prøve samlet ytterst i Adengulfen 18. august. Fiskene ble fanget ved skutesiden om natten da de samlet seg i skinnet fra dekklysene. Prøven bestod av 61 eksemplarer. Otolittene ble plukket ut ombord og lagt i plastmapper. De ble oppbevart tørt i disse mappene. Alle fiskene i prøven var i lengdeintervallet 9.9 - 12.4 cm. Deres FL ble målt til nærmeste mm.

Sliping var vanskelig grunnet otolittenes sprøhet og fasong. Det viste seg at ved grundig dehydrering i alkohol før innleiring i oppklaringsmiddel kunne selv de største otolittene i denne prøven leses uten sliping.

3.3 Resultater

3.3.1 Otolittenes utseende og lesbarhet.

Sagittae fra denne arten ligner mye på en sildeotolitt. Rundt sentrum er otolitten tynn. Så kommer på den ene siden et tykt belte, og rundt dette igjen en lavere "brem" rundt kanten. Den andre siden er nesten flat. De to rostrae, som er av ulik lengde, er orientert i litt forskjellige plan. Sonene fra sentrum og ut mot det tykke området av otolittene synes være av varierende tykkelse, men er for det meste gode å telle. Sonene i det tykke området er svært brede og kraftige. De kan likevel være noe vanskelige å telle p.g.a. otolit-



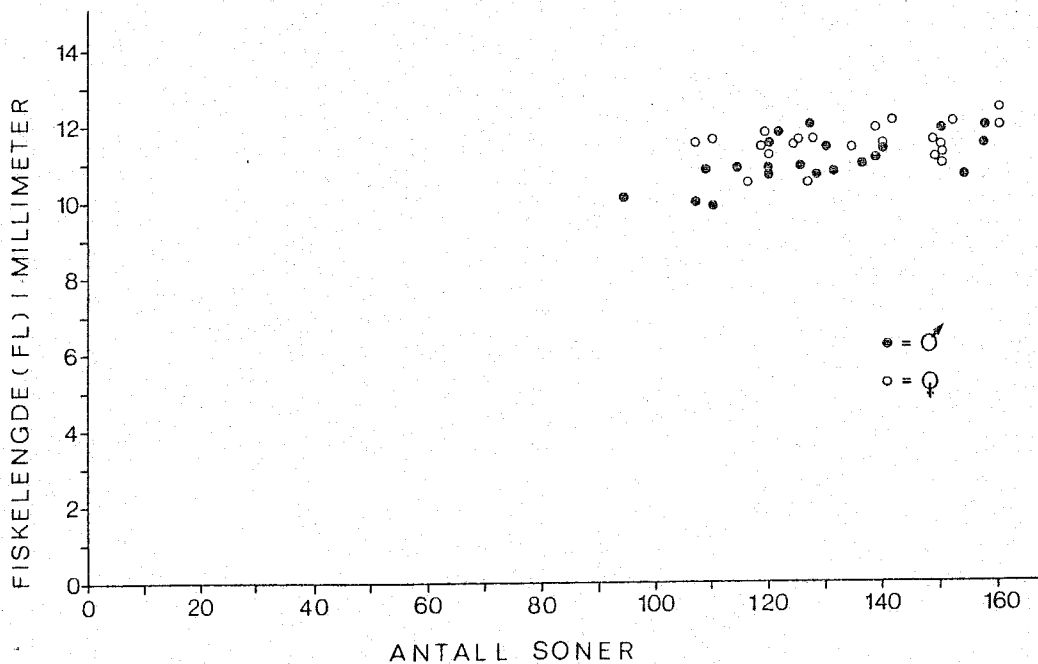
Figur 3.1. Lysmikroskopi- (LM)- bilde av en sagittal-
snittet sagitta fra en S. longiceps. A: Området rundt
kjernen. B: Midtveis mellom kjernen og kanten. C: Kanten.
Alle 280 X forstørret.

tenes tykkelse her. Utenfor dette området blir sonene tynnere, og er tildels svært tynne og vanskelige å telle ute ved kanten. Fig. 3.1 illustrerer otolittens utseende.

Lesbarheten var generelt tilfredsstillende, idet svært få otolitter måtte forkastes p.g.a. at gjentatte tellinger gav dårlig overensstemmelse. Kun 43 av fiskene hadde en eller to lesbare otolitter, men de fleste av de resterende 18 fikk begge otolittene knust.

3.3.2 Vekst.

Et plott av fiskelengde mot antall soner i otolittene er vist på Fig. 3.2. Da alle fiskene faller innenfor et snevert lengdespektrum lar det seg ikke gjøre å tilpasse noen vekstkurve til dataene. Innenfor området 10-12 cm synes det være en økning i antall soner med økende lengde. Figuren viser at denne arten vokser til en lengde av 10-12 cm i løpet av 4-5 måneder.



Figur 3.2. Fiskelengde plottet mot antall soner for prøven av S. longiceps. Symbolene er forklart på figuren.

Da disse data ikke gir grunnlag for å beregne forfoldet mellom otolittvekst og lengdevekst, er det ikke mulig å tilbakeberegne lengder. På bakgrunn av otolittenes vekstmønster kan en likevel si følgende: Dersom forholdet mellom otolittvekst og lengdevekst er lineært eller tilnærmet så, har fiskene en langsomt økende vekst den første måneden etter klekking. De får så en meget hurtig vekst (brede soner) til de er ca 2 måneder gamle, hvoretter veksten avtar noe når alderen blir 4-5 måneder. Om vi antar en klekkelengde ca 5 mm, blir den gjennomsnittlige veksthastigheten fra klekking til 4 måneder fra 0.8 til 1.0 mm/dag. Om sonene er daglige og er dannet fra klekking betyr dette at disse fiskene er klekket fra begynnelsen av mars til begynnelsen av mai 1979.

3.4 Diskusjon

Otolittenes lesbarhet.

Sagittae hos S. longiceps har en form som gjør dem vanskelige å slippe uten først å innleire dem. Sliping synes være nødvendig for otolitter fra fisk mindre enn 12 cm, da de kan leses hele. Det er likevel mulig at lesbarheten ville blitt forbedret endel om sliping hadde vært foretatt. Det viste seg at rostrum svært ofte ble brukket av under utplukking av otolittene eller under lagringen i plastmappene. Det er mulig at den tørre lagringen i disse mappene hadde en ugunstig virkning på otolittene ved at de ble enda mer fragile. Nå spiller tap av rostrum og/eller antirostrum liten rolle for lesingen av otolittene, fordi vekstsonene alltid er enklere å lese i retning av den ventrale, dorsale og posteriale kant.

Vekst.

Fra toktene med "Dr. Fridtjof Nansen" i det Arabiske Hav i 1975-1976 foreligger det lengdefrekvenskurver for endel fangster av denne arten. Det er vanskelig å gjøre vekstbe-

traktninger på grunnlag av disse, da lengdefordelingen varierer mye fra stasjon til stasjon.

Dette har sannsynligvis sammenheng med at det synes være en sammenheng mellom størrelsen på fisken og dypet den befinner seg over (ANON 1976). Selv om det for endel områder foreligger data fra flere sesonger er det på grunn av dette umulig å si noe om veksten.

På grunnlag av de observerte gonadestadier synes det som om denne arten på østkysten av Saudi Arabia gyter hovedsaklig om høsten, i oktober etter SW-monsunen. Arten ble også funnet gytende utenfor østkysten av Somalia sent om høsten. Det ble imidlertid også funnet modnende eksemplarer i februar og mars, så det er sannsynlig at det også foregår noe gyting om våren/sommeren i dette området (Anon 1976).

Mitt materiale er fra nordkysten av Somalia. Aldersbestemmelsen basert på dagsoner indikerer klekking fra midten av april til midten av mai.

Av data i ANON (1976) framgår det at arten er funnet gytemoden og gytende 16-20 cm lang.

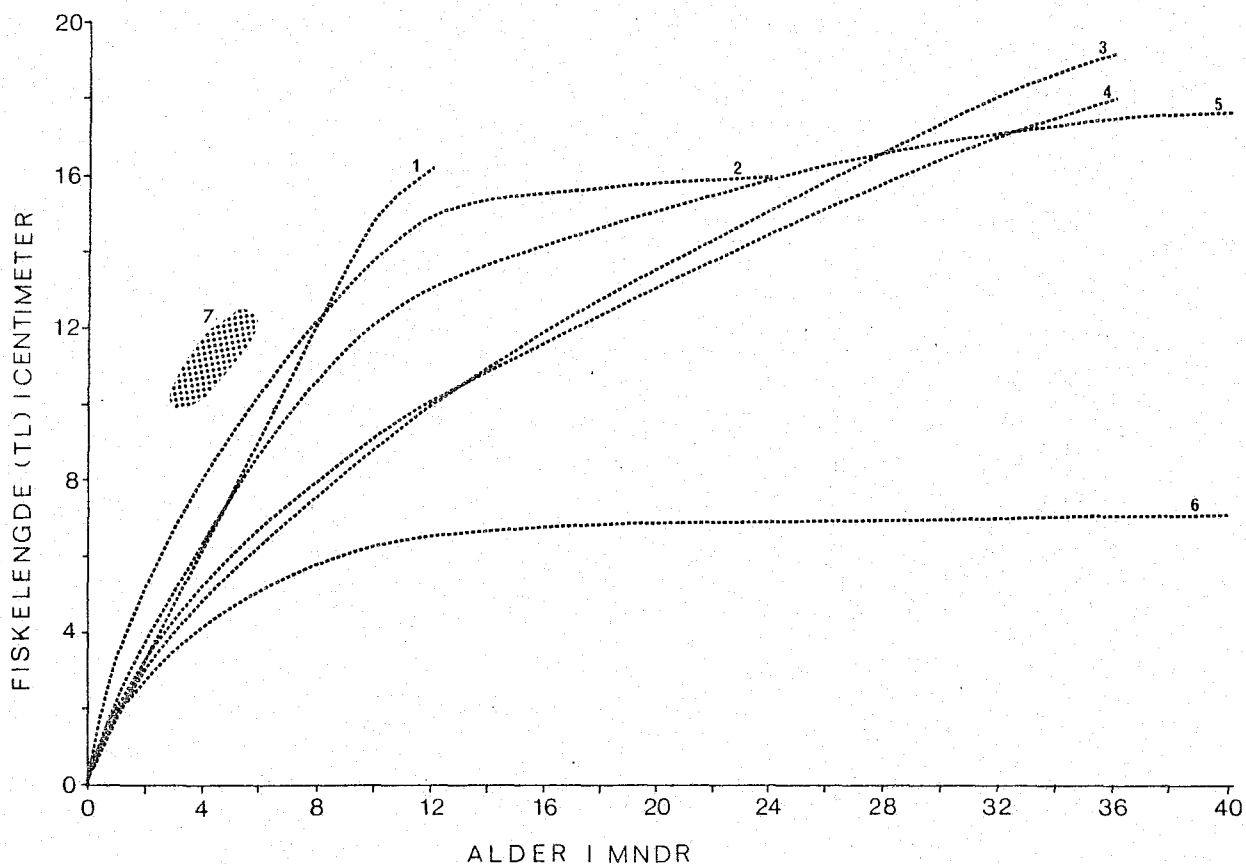
I litteraturen ellers er rapportert endel om veksten av S. longiceps, hovedsaklig fra Indiske farvann. Blant disse arbeidene kan nevnes Hornell & Nayudu (1923), Devanesan (1943), Chidambaram (1950), Nair (1949, 1952 og 1960), Balan (1959, 1968), Quasim (1973) og I-Hsun Ni (1979). Den vanligste metoden for vekststudier har vært lengdefrekvensmetoder, men aldersbestemmelse v.h.a. årringer i skjell og otolitter har også vært forsøkt. Resultatene av disse undersøkelsene viser stor spredning. Maksimal alder varierer fra 2.5 til 14 (!) år, lengde etter 1 år fra 6.5 til 17 cm, og lengde ved 1. gyting fra 12-15 til 18 cm.

Balan (1968) foretok en grundig opparbeidelse av et stort materiale av lengdefordelinger og skjell. Han viste at rundt India ble det dannet en sone i skjellene mellom februar og

juni hvert år. Vekststudier v.h.a. denne metoden gav resultater som avvek lite fra dem han fikk ved lengdefrekvensmetoden på det samme materialet. Disse resultatene tyder på at arten når lengder på ca 14.3, 16.4 og 18.4 cm som h.h.v. ett-, to- og tre-åringer.

Quasim (1973) mener at S. longiceps gyter før den er ett år gammel, og at en svært stor del av dens vekst skjer før denne tid, d.v.s. at den vokser 15-20 mm pr. måned til den er 12-15 cm lang etter 8 til 10 måneder, før den gyter første gang.

På Fig. 3.3 er plottet opp resultatene av noen ulike vekststudier fra Indiske farvann sammen med mine egne resultater fra Adengulfen.



Figur 3.3. Vekst av S. longiceps referert i litteraturen. 1. Quasim (1973), 2. Hornell & Nayudu (1928), 3. Nair (1949, 1952 og 1960), 4. Chidambaram (1950), 5. Balan (1968), 6. Devanesan (1943). 7. Området for egne observasjoner.

Som det framgår av figuren indikerer mitt materiale en noe hurtigere vekst enn den hurtigste kalkulert for arten i Indiske farvann.

Fra dataene fra det vestlige Arabiske Hav i 1975-76 (ANON 1976) synes det som om gyting er konsentrert til en årlig sesong. Dette medfører at fiskene ved første gangs gyting kan være ca 1 år gamle, og deres lengde er da 16-20 cm. Dette tyder på at veksten i dette området er noe raskere enn lengre øst i det Indiske Hav, og en slik lengde ved alder 1 år stemmer godt overens med mitt aldersbestemte materiale.

Konklusjon.

Otolitter fra eksemplarer mindre enn 12 cm av S. longiceps kan leses m.h.p. primære vekstsoner uten annen forbehandling enn dehydrering og oppklaring. Sonene virker stort sett entydige, og det var små variasjoner mellom gjenntatte tellinger av samme otolitt.

Sammenligning med andre studier av alder og vekst gir ingen muligheter for en verifisering av daglig perioder på de primære vekstsonene, men en slik periodisitet indikerer en vekst og alder ved første gyting som stemmer godt med de opplysninger som litteraturer gir.

4. NEMIPTERUS JAPONICUS

4.1 Innledning

Slekten Nemipterus er utbredt i den Indopacifiske regionen fra Japan til Østafrika, og har også utvidet utbredelsesområdet ved å vandre ut gjennom Suezkanalen til Middelhavet. N. japonicus er den viktigste arten rundt India (Vinci and Nair 1974), i Rødehavet (Ben Tuvia 1968) og er også blant de mest dominerende i Sørkinahavet (Eggleston 1972). På toktene med "Dr. Fridtjof Nansen" i det vestlige Arabiske Hav i 1975-76 var denne arten vanlig i fangstene (Anon 1976), noe

som også var tilfelle i de få bunntrekkene vi foretok på toktet med "Dr. Fridtjof Nansen" til det Arabiske Hav i 1979.

Tross den fremtredende rollen i fiskeriene ulike steder i det Indiske Hav er kunnskapen om Nemipteridaenes biologi sparsom (Eggleston 1972, Kuthalingam 1965). Formålet med denne delen av undersøkelsen var å undersøke mulighetene for å bruke primære vekstsoner til aldersbestemmelse av denne arten.

4.2 Materiale og Metoder

Materialet ble samlet inn på toktet med "Dr. Fridtjof Nansen" i det vestlige Arabiske Hav juli/august 1979 på en bunntrekkstasjon i Omangulfen og to i Adengulfen. I alt bestod materialet av 80 eksemplarer i lengdespekteret 10 til 25 cm F.L. Tidshensyn har gjort det nødvendig bare å opparbeide noen få eksemplarer av denne arten.

Det opparbeidete materialet består av sju eksemplarer; fire ♂♂ og tre ♀♀ med lengder fra 10 til 16 cm. Sagittae ble plukket ut ombord og lagt i 80% etanol på små glass eller i plastmapper. Fiskene ble målt til nærmeste 0.5 cm gaffellengde (F.L.).

Otolittene var forholdsvis store og vanskelige å slippe. Den best egnete slipemetoden var å bruke våtslipepapir nr 400 til 800 plassert under vann i en stor petriskål. Den første siden ble slipt ved at otolitten samtidig ble trykket mot og rotert på papiret ved hjelp av en finger. Den slipte siden ble så festet til et objektglass med lynlim og den andre siden ble slipt. Det ferdige snittet ble observert i mikroskopet enten under immersjonsolje eller i Canadabalsam under dekkglass. Det ble også forsøkt preparering for elektronmikroskopi og acetatavtrykk.

4.3 Resultater

4.3.1 Otolittens utseende og lesbarhet.

Lengste radius i en sagitta fra individer på 10 til 16 cm er 2.3 til 3.2 mm. Slipingen til sagittalsnitt som var tynne nok til lysmikroskopering ble vanskelig gjort av at otolitten er litt "skålformet". Dette gjør det problematisk å legge et snitt gjennom kjernen og langs en hel radius samtidig i et sagittalsnitt. For scanning elektronmikroskopi ble det slipt en transversal flate gjennom kjernen. Denne flaten ble så etset i HCl eller EDTA (Se kap. II 2.1). Fig. 4.1 viser et SEM (Scanning elektronmikroskop)- bilde av et slipt transversalsnitt forstørret 195 ganger. Sonene ses tydelig i den innerste delen av snittet, men blir lengre ute mot kanten forstyrret av mer eller mindre regulære fordypninger i flaten. Disse er forårsaket av kraftigere bortetsing av kalsium. Det samme fenomenet gjorde det vanskelig å få gode acetatavtrykk. Det virker som om noen områder av otolitten tåler/ behøver mindre etsing enn andre. Det samme fenomenet er bestkrevet også tidligere, (Pannella 1971) men det er uvisst hva årsaken er eller hvordan en kan unngå problemet.

Bruk av transversal og frontalsnitt til lysmikroskopering begrenses av at det er arbeidskrevende å slipe slike snitt. Det er ikke forsøkt å snitte otolittene med dertil egnet utstyr, og det er mulig at dette kunne være en aktuell metode for disse otolittene. Transversalsnitt må anses som mindre egnet til sonetelling enn frontal og sagittalsnitt, fordi veksten er lav i alle retninger i et transversalplan. Sonene vil dermed bli tynne og muligens ufullstendig dannet, særlig på eldre fisk.

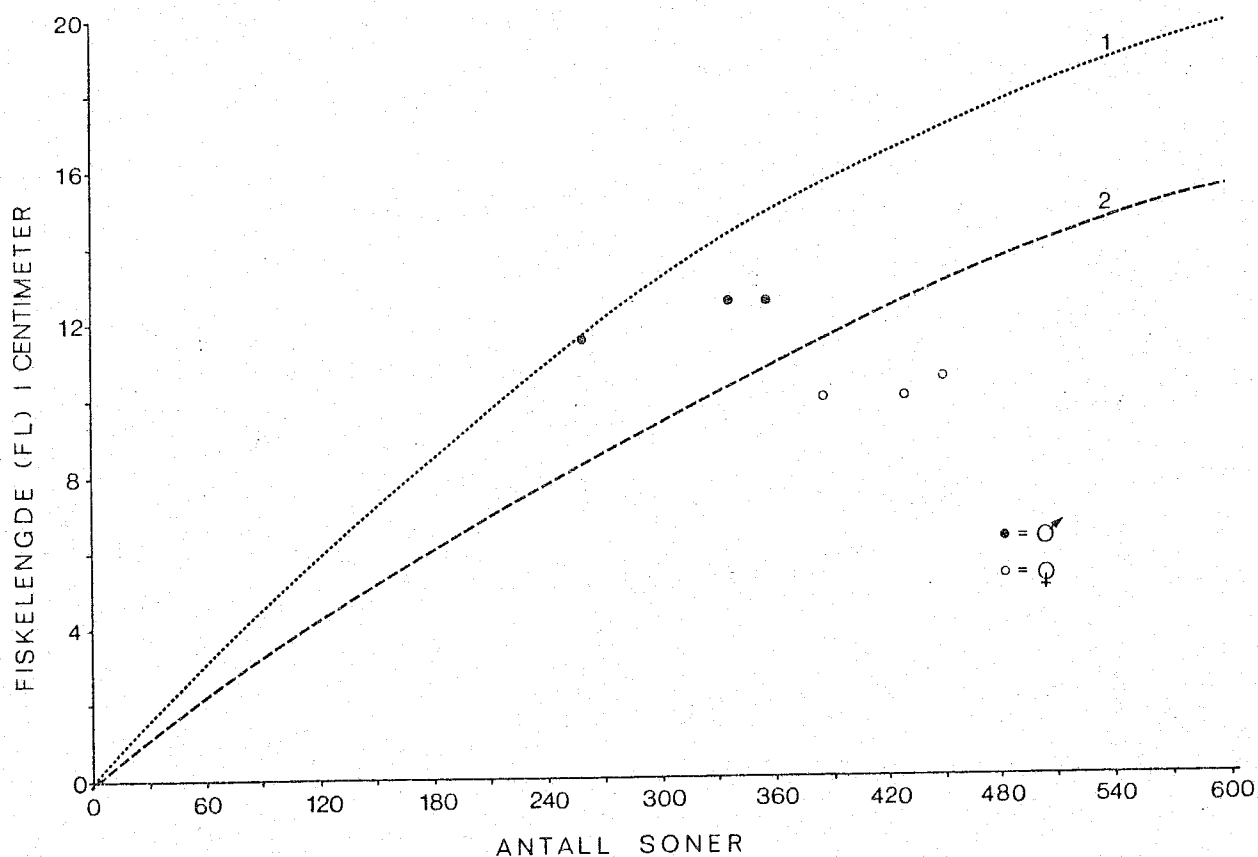
De fleste tellingene på mitt materiale er gjort på sagittalsnitt under lysmikroskop.

Figur 4.1. Scanning elektron-
mikroskopi- (SEM)- bilde av en
transversalsnittet sagitta fra
en N. japonicus, 195 X for-
størret. Kjernen nederst på
bildet, otolittens rand øverst.



4.3.2 Vekst.

På figur 4.2 er plottet lengde mot antall soner for de sju eksemplarene som ble funnet leselige. På samme figur er inntegnet von Bertalanffy's vekstkurver beskrevet av Krishnamoorthi (1971) for denne arten i Indiske farvann og av Weber and Jothy (1977) for Malaysia. De tre ♀♀ i mitt materiale har hatt en langsommere vekst enn de tre ♂♂.



Figur 4.2. Fiskelengde plottet mot antall soner for seks N. japonicus. Symbolene er forklart på figuren. De to kurvene som er inntegnet er to vekstkurver referert i litteraturen; 1. Krishnamoorthi (1976), 2. Weber & Jothy (1977).

4.4 Diskusjon

Vekst.

Noen få vekstundersøkelser foreligger, men ingen fra det vestlige Arabiske Hav. Krishnamoorthi (1971) undersøkte denne artens biologi på Østkysten av India. Hans vekstberegninger bygger på analyser av lengdefrekvenskurver plottet hver måned i tre år på basis av ca 7000 fisk. Han fant at arten nådde en lengde på 14-17 cm i løpet av første året, 20-23 cm etter det andre og 22-26 cm etter de tredje. Han beregnet på grunnlag av resultatene den von Bertalanffy's vekstligning som er gitt på figur 4.2. Parametrene er:

$$K = 0.31$$

$$L_{\infty} = 30.5 \text{ cm}$$

$$t_0 = -1.1 \text{ år.}$$

Det store avviket fra 0 for t_0 kan skyldes at fisken ikke vokser i henhold til en slik vekstkurve første året, eller at det innsamlede materialet er størrelsesselektert. Hans undersøkelse ble foretatt for ♂♂ og ♀♀ kombinert. Samme forfatter (Krishnamoorthi 1976) gjør senere oppmerksom på at ved en ny gjennomgang av data, der han skilte mellom kjønnene, viste det seg at ♂♂ var signifikant lengre enn ♀♀. Forskjellene på middellengdene for de to kjønnene i årene 1964 til 1967 var h.h.v. 17, 15 og 19 mm. Forholdet mellom antall ♂♂ og ♀♀ i prøvene var alle år ca 1.5:1. Disse resultatene vil påvirke hans vekstberegninger, men disse er ikke revidert. Pauly (1980) gir vekstparametrene K og L_{∞} beregnet av Weber & Jothy (1977). Disse er h.h.v. 0.458 (år) og 29.5 cm. Denne kurven er også gitt på figuren med antatt $t_0=0$. Heller ikke i denne undersøkelsen ble det skilt mellom kjønnene. Ben-Tuvia (1968) gir lengdefrekvenser for fangster tatt i Rødehavet høsten 1957. Vel 500 fisk ble lengdemålt,

og lengdefrekvensene viste en bimodal fordeling med topper på 13 og 17 cm. Prøvene omfattet fisk fra 10 til 23 cm. Forfatteren mener at den første toppen representerer 0-gruppen. Dette kan indikere at arten vokser til 14-15 cm første året og 18-20 cm andre året. Det er ikke skjelnet mellom kjønnene i denne undersøkelsen. Disse resultatene er svært nær de fra India (Krishnamoorthi 1971), og er også sammenlignbare med mine resultater fra Adengulfen. Eggleston (1972) har undersøkt noen nemipteridaer fra Hong Kong. Han gjør ingen vekstberegninger for N. japonicus, men oppgir at ♂♂ vokser forttere og blir lengre enn ♀♀. Den største N. japonicus han fant var en 29 cm lang hann. Selv om disse vekstundersøkelsene ikke er direkte sammenlignbare med mine resultater, kan den gode overensstemmelsen mellom veksten dedusert fra lesing av primære otolittsoner og den fra lengdefrekvensanalyser indikere at de primære vekstsonene har en daglig periodisitet. Den antydete forskjellen mellom veksten hos ♂♂ og ♀♀ på grunnlag av vekstsonetellingene tyder også på at sonene legges ned med en fast periode.

Konklusjon.

Sagittae hos N. japonicus kan leses med hensyn på de primære vekstsonene etter de beskrevne metoder for preparering. Enklere metoder for snitting kunne med fordel undersøkes. Dedusert vekst sammenlignbar med tidligere undersøkelser både når det gjelder hastighet og kjønnsforskjeller indikerer at de primære vekstsonene er daglige.

Vanskeligheter med å telle sonene i fisk som overstiger 12-15 cm med de benyttede metoder viser at som eventuell standardmetode til aldersbestemmelse er dagsonelesing best egnet på 0-gruppe fisk. På bakgrunn av det lave antallet opparbeidete otolitter må likevel disse konklusjonene anses for å være kun foreløbige.

5. EPINNULA SP.

5.1 Innledning

Individer av slekten Epinnula, familie Gemphylidae, ble ikke bestemt til art på toktet med "Dr. Fr. Nansen" i det Arabiske Hav 1979. Disse fiskene forekom særlig i fangstene i fra mesopelagiske dyp både dag og natt sammen med andre rovfisker tilhørende dypvannsfaunaen. Juvenile eksemplarer ble også fanget så grunt som 30 m om natten. Det er uvisst om det forekom noen regulær vertikalvandring på døgnbasis hos denne slekten.

23
Ingenting er påtruffet av biologiske eller økologiske opplysninger om disse fiskene. De har sannsynligvis ingen kommersiell interesse, verken som høstbar ressurs eller som konkurrent om byttedyr som inngår i næringskjedene til de i dag beskattede fiskeressursene.

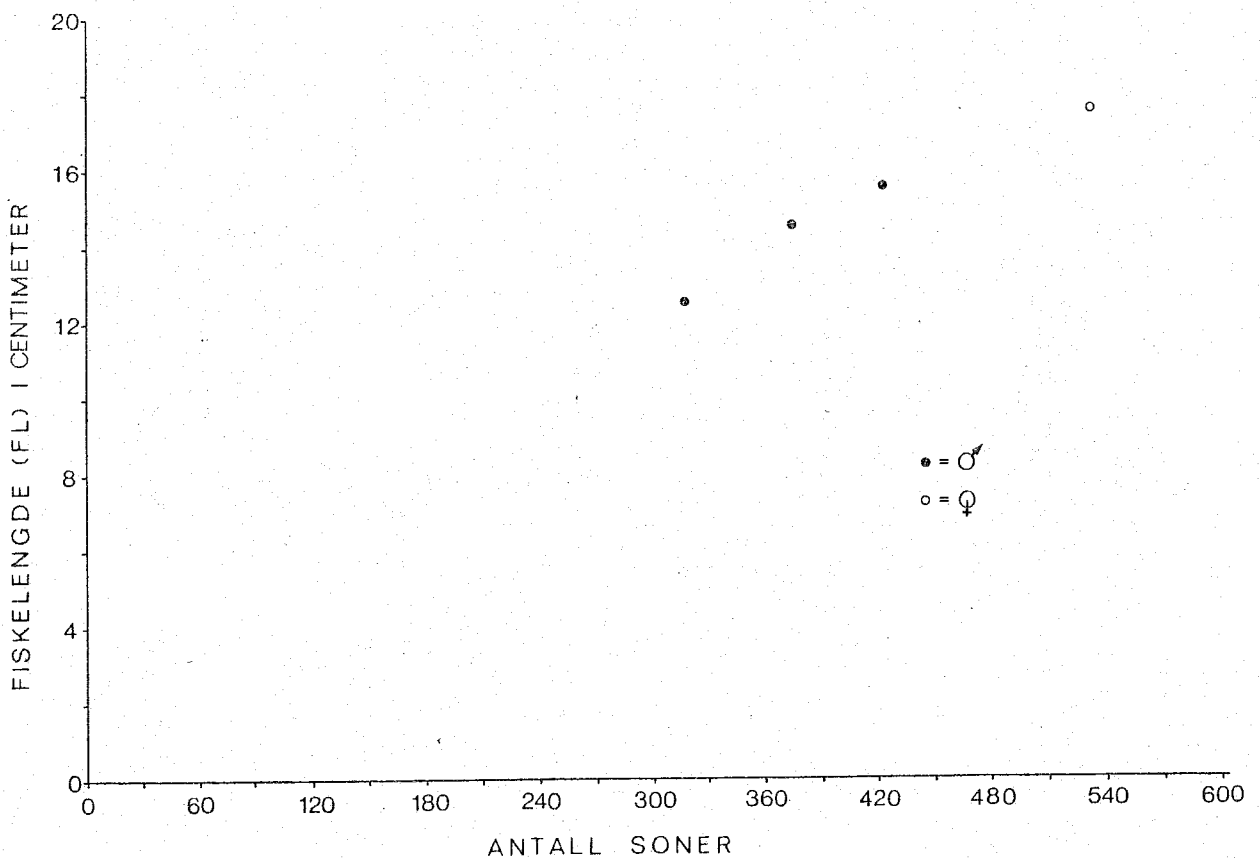
Formålet med å samle inn og opparbeide noen eksemplarer av denne arten var å undersøke hvorvidt en art som vel kan betraktes som en som lever permanent på store dyp har primære vekstsoner i otolittene, og om disse eventuelt kan ha en daglig periode.

5.2 Materiale og metoder

Otolittene (sagittae) fra fem eksemplarer fra en trålstasjon i Adengulfen, (11°04' N, 44°27' E) ble plukket ut og opparbeidet med samme metoder som de beskrevet for N. japonicus. De fem fiskene var fra 12.5 til 17.5 cm lange, målt til nærmeste .5 cm gaffellengde. Det ble ikke forsøkt scanning elektronmikroskopi på disse otolittene.

5.3 Resultater.

Otolittenes størrelse relatert til fiskens lengde var omtrent som hos N. japonicus. Sagittae hos Epinnula sp. var noe flatere og mer langstakte med et rostrum. Fire av de fem otolittene kunne leses, den femte ble slipt for mye i de sentrale deler. Alle otolittene inneholdt primære vekstsoner, som var lett detekterbare der snittet var tynt nok. Det var likevel vanskelig å fastsette et totalt antall soner, fordi antallet var så stort, fra 310 til 530. Sonene var også svært tynne i de ytterste deler av otolittene. Fiskelengden er plottet mot antall soner på figur 5.1. Om disse sonene skulle være daglige indikerer dette plottet at fiskene vokser 13-15 cm det første året, altså med en gjennomsnittshastighet på 0.38 mm/dag.



Figur 5.1. Fiskelengde plottet mot antall soner for fire Epinnula sp. Symbolene er forklart på figuren.

5.4 Diskusjon

Da ingen opplysninger om vekst har vært tilgjengelige er det ikke mulig å si om den deduserte veksten under antagelsen om en daglig periodisitet på sonene er sannsynlig er ikke. Denne veksten er i samme størrelsesorden som den funnet for Nemipterus japonicus og andre bunnfisk i området. Vekstundersøkelser for andre meso- eller bathypelagiske fisker av denne størrelsen har ikke vært tilgjengelige.

Den eneste konklusjon som derfor kan dras foreløbig for Epinnula sp. er av metodisk art; at arten har primære vekstsoner i otolittene som kan telles etter preparering med de beskrevne metoder.

VII SAMMENDRAG

1. METODER

- i) Metoder for utplukking av otolitter fra larver av torsk og sild ned til ca 4 mm SL er beskrevet.
- ii) Preparering av otolitter fra 12 arter for lysmikroskopering av snitt og acetatavtrykk og scanning elektronmikroskopi med hensyn på studier av primære vekstsoner er beskrevet.
- iii) De tre nevnte observasjonsmetodene i ii) er vurdert i forhold til hverandre for ulike størrelser av de ulike artene.

2. RESULTATER

- i) De primære vekstsonene i otolittene på sild yngre enn 135 dager og torsk yngre enn 35 dager gamle er vist å være av en daglig natur.
- ii) Torskelarver fra den Norsk-arktiske bestanden vokst opp i Lofoten-området under lysforhold der lysintensiteten ikke til noen tid på døgnet kom under terskelen for visuelt fødeopptak ble funnet å ha primære vekstsoner i otolittene. Antallet soner viste en lineær sammenheng med estimert alder på grunnlag av utviklingsstadier, med en proporsjonalitetsfaktor på ca 1.0.
- iii) Otolittene hos seks arter lysprikkfisk fra det Arabiske Hav er vist å inneholde primære vekst-

soner av samme utforming som de som er funnet å være daglige hos slike fisk i tempererte områder. Vekstberegninger av artene under antagelsen av at sonene er daglige gir "fornuftige" resultater, vurdert utfra kunnskapen om deres økologi og biologi.

- iv) Lesbarheten av otolittene ble funnet å være ulik for de seks undersøkte myctophidaene, og det ble påvist en sammenheng mellom vertikalt vandringsmønster og/eller vekst og lesbarhet.

- v) Otolittene fra fire tropiske arter; en clupeid, en engraulid, en nemipterid og en gemphylid fra det Arabiske Hav ble funnet å inneholde primære vekstsoner av samme type som er vist å være daglige hos slektninger av disse og andre fisker fra tropiske og tempererte områder. Sonene ble funnet å være vanskelige å tyde hos engraulidaen. Veksten beregnet under forutsetningen av at sonene er daglige gav resultater i overensstemmelse med vekstberegninger kjent fra litteraturen for clupeidaen Sardinella longiceps og nemipteridaen Nemipterus japonicus.

VIII TAKK

Jeg vil takke

Direktør Gunnar Sætersdal for gjennomlesing og konstruktiv kritikk av hele oppgaven, og for veiledende råd og vink under arbeidet.

Min bror Dr. philos. Jakob Gjørseter for god praktisk veiledning like fra valg av oppgave til ferdig manuskript.

Snorre Tilseth for innsamling av larvematerialet fra Lofoten og for å ha stilt materialet til disposisjon sammen med sine resultater på generell opparbeidelse av larvene.

Victor Øiestad for å ha stilt til disposisjon larver av sild og torsk fra forsøkene i Flødevigen og for kritisk gjennomlesing av kapittel III 3.

Per Gunnar Kvenseth for å ha skaffet tilveie torskelarver fra Hyltrollen.

Helge Ullebust for hjelp med fotografering i elektronmikroskopet og reproduksjon av fotografiene til oppgaven.

Min kone Anne Gurine for hjelp under korrekturlesingen av manuskriptet.

og sist men viktig nok:

Jessie Pereira for vel utført maskinskriving av oppgaven.

IX LITTERATURLISTE

- Aglen, A., J. Gjørseter, B. Myrseth and S. Tilseth 1981: Surveys of mesopelagic fish resources in the Gulf of Oman and the Gulf of Aden. Jul.-Aug. 1979 and Jan.-Febr. 1981. Reports on surveys with R/V "Dr. Fridtjof Nansen". (in press)
- Allen, K.R. 1966: A method of Fitting Growth Curves of the von Bertalanffy Type to Observed Data. J. Fish. Res. Board Can. 23(2): 163-179.
- Anon, 1976: Status report no 1. Survey results of "Dr. Fridtjof Nansen" 1975. Indian Ocean Fishery and Development Programme Pelagic Fish Assessment Survey North Arabian Sea. FAO: 1-18. [Mimeo].
- Bagenal, T.B. and F.W. Tesch 1978: Age and Growth. Kap. 5 i: T.B. Bagenal (ed.). Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters. IBP Handbook No 3 3. edition 1978. Blackwell Scientific Publications Oxford,
- Balan, V. 1959: Age-determination of the Indian oil-sardine Sardinella longiceps Val. by means of scales. Curr. Sci. 28: 122-23.
- 1968: Studies on the age and growth of the oil sardine Sardinella longiceps by means of scales. Indian J. Fish 11: 663-86.
- Barkman, R. C. 1978: The use of Otolith Growth Rings to Age Young Atlantic Silversides, Menidia menidia. Trans. Am. Fish. Soc. 107(6): 790-92.

Ben-Tuvia, A. 1968: Report on the fisheries investigations on the Israel South Sea Expedition 1962. Bull. Sea Fish. Res. Sta. Haifa 52: 21-55

Blacker, R.W. 1974: Recent advances in otolith studies. S. 67-90 i F.R. Harden Jones (ed.): Sea Fisheries Research. Elek. Science, London.

Brothers, E.B. 1979: What can otolith microstructure tell us about daily and subdaily events in the early life history of fish? Presentert på ICES/ELH Symposium i Woods Hole USA 1979. SD Poster 1 2 s. [Mimeo].

- , C.P. Mathews and R. Lasker 1976: Daily growth increments in otoliths from larval and adult fishes. Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S. 74(1): 1-8.

Brown, M.B. and A.B. Forsythe 1974: The Small Sample Behaviour of Some Statistics Which Test the Equality of Several Means. Technometrics 16: 129-32.

Burhanuddin, S.M., M. Hutomo 1975: A preliminary study on the growth and food of Stolephorus spp from Jakarta Bay. Mar. Res. Indonesia 14: 1-30.

Chidambaram, K. 1950: Studies of the oil-sardine Sardinella longiceps Cuv. & Val. and on certain factors influencing their appearance on the Calicut coast of Madras Presidency. Proc. Indian Acad. Sci. 31(5): 252-86.

- Clarke, T.A. 1973: Some aspects of the ecology of lanternfishes (Myctophidae) in the Pacific Ocean near Hawaii. Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S. 71(2): 401-34.
- Degens, E.T., W.G. Deuser and R.L. Haedrich 1969: Molecular structure and composition of fish otoliths. Mar. Biol. 2(2): 105-13.
- Devanesan, D.W. 1943: A brief investigation into the causes of the fluctuation of the annual fishery of the oil-sardin of Malabar, Sardinella longiceps Cuv. & Val., determination of its age and an account of the discovery of its eggs and spawning grounds. Madras Fish. Bull. 28(1): 1-38.
- Eggleston, D. 1972: Patterns of biology in the Nemipteridae. J. Mar. Biol. Ass. India 14(1): 357-64.
- Ellertsen, B., E. Moksness, P. Solemdal, S. Tilseth, T. Westgård, V. Øiestad 1979: Growth and Survival of three larval populations of cod (Gadus morhua) in an enclosure. Presentert på ICES/ELH Symposium Woods Hole USA 1979. I: Poster 1 48 s. [Mimeo].
- , E. Moksness, P. Solemdal, T. Strømme, S. Tilseth, T. Westgård and V. Øiestad 1980: Some biological aspects of cod larvae (Gadus morhua L.). FiskDir. Skr. Ser. HavUnders., 17: 29-47.

Gjøsaeter, J. 1973: Age, growth and mortality of the myctophid fish, Benthoosema glaciale (Reinhardt), from western Norway. Sarsia 52: 1-14.

- 1981: Abundance and production of lanternfishes (Myctophidae) in the western and northern Arabian Sea. FiskDir. Skr. Ser. HavUnders., 17 (in press).

- and K. Kawaguchi 1980: A review of the world resources of mesopelagic fish. FAO Fish. Tech. Pap., 193: 151 s.

Gulland, J.A. 1969: Manual of methods for fish stock assessment. Part 1. Fish population analysis. FAO Man. Fish. Sci. FRs/M4 154 s.

Hornell, J. and M. R. Nayudu 1923: A contribution to the life history of the sardine with notes on the plankton of the Malabar Coast. Madras Fish. Bull. 17(5): 129-97.

Hussain, S.M. (in prep.): Reproduction of some myctophid fishes from the Arabian Sea. (Thesis).

I-hsun, N. 1979: Comparative fish population dynamics - A feasibility study. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea. 1979 (H:34) 49 s. [Mimeo].

Krishnamoorthi, B. 1971: Biology of the threadfin bream, Nemipterus japonicus (Block). Indian J. Fish. 18(1,2): 1-21.

- 1976: A note on the size difference between males and females of Nemipterus japonicus (Block). Indian J. Fish. 21(2): 608-9.

Kuthalingam, M.D.K. 1965: Notes on some aspects of the fishery and biology of Nemipterus japonicus (Block) with special reference to feeding behaviour. Indian J. Fish. 12(2): 500-06.

Lough, P.G., M.R. Pennington, G.R. Bolz and A.S. Rosenberg 1980: A growth model for larval sea herring Clupea harengus in the Georges Bank - Gulf of Maine area based on otolith growth increments. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea. 1980 (H:65) 22 s. [Mimeo].

Mendiola, B.R. de, O. Gómez C. 1979: Daily rings in otoliths of larval anchovy Engraulis ringens J. Presentert på ICES/ELH Symposium Woods Hole USA 1979. SD: Poster 12. 7 s. [Mimeo].

Methot, R.D. jr. 1979: Spatial covariation of daily growth rates of larval northern anchovy Engraulis mordax and northern lampfish Stenobrachius leucopsaurus. Presentert på ICES/ELH Symposium Woods Hole USA 1979. SD: 11 25 s. [Mimeo].

Moser, H.G. and E.H. Ahlstrøm 1970: Development of lanternfishes (family Myctophidae) in the California Current. Pt. 1. Species with narrow-eyed larvae. Bull. Los Angeles County Mus. Nat. Hist. (Sci.) 7: 1-145.

Mugiya, Y. 1964: Calcification in fish and shellfish III. Seasonal occurrence of a prealbumin fraction in the otolith fluid of some fish, corresponding to the period of opaque zone formation in the otolith. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 30(12): 955-67.

- 1965: Calcification in fish and shellfish IV. The difference in nitrogen content between the translucent and opaque zones of otoliths in some fishes. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 31(11): 896-901.

- 1966a: Calcification in fish and shellfish V. A study on paper elektroforetic patterns of the acid mucopolysaccharids and pas-positive materials in the otolith fluid of some fishes. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 32(2): 117-23.

- 1966b: Calcification in fish and shellfish VI. Seasonal change in calcium and magnesium concentrations of the otolith fluid in some fish, with special reference to the zone formation of their otolith. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 32(7): 549-57.

Muller, R.G. 1977: Some aspects of the population biology of Stolephorus heterolobus from Palau. Circ. U.S. Dep. Commer., Natl. Oceanic and Atmos. Adm. Nat. Mar. Fish. Serv. 408: 119-126.

Nair, R.V. 1949: The growth rings on the otoliths of the oil sardine Sardinella longiceps Cuc. and Val. Curr. Sci. 18: 9-11.

- 1952: Studies on the revival of the Indian oil-sardine fishery. Proc. I.P.F.C. Sec. 2: 1-15.

- 1960: Synopsis on the biology and fishery of the Indian sardines. Species synopsis No 11, FAO Fisheries Biology Synopsis No. 16(2): 329-414.

Pannella, G. 1971: Fish Otoliths: Daily Growth Layers and Periodical Patterns. Science 173: 1124-27.

- 1974: Otolith growth patterns: an aid in age determination in temperate and tropical fishes. S. 28-39 i Bagenal, T.B. (ed.). The Ageing of Fish. Unwin Brothers Ltd. Surrey.

Pauly, D. 1980: On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperatures in 175 fish stocks. J. Cons. int. Explor. Mer. 39(2): 175-92.

Quasim, S.Z. 1973: Some implications of the problem of age and growth in marine fishes from the Indian waters. Indian J. Fish. 20(2): 351-71.

Radtke, R.L. 1980: The Formation and Growth of Otoliths from Redfish (Sebastes spp.) Larvae from the Flemish Cap (Division S.M.). NAFO SCR Doc. 80/19 153. Ser No N225. 6 s.

- and K.G. Waiwood 1980: Otolith formation and Body Shrinkage due to Fixation in Larval Cod (Gadus morhua). Can. Tech. Rep. Fish. Ag. Sci. No 929. 10 s.

Rannou, M. et C. Thiriou-Quievreux 1975: Structure des otolithes d'un Macrouridae (Poisson Gadiforme) bathyal. Etude au microscope électronique a balayage. Ann. Inst. océanogr. Paris, 1975, 51(2): 195-201.

Ricker, W.E. 1973: Linear regressions in Fishery Research. J. Fish. Res. Board Can. 30: 409-34.

- 1977: The Historical Development. Side 1-26 i J.A. Gulland (ed.). Fish Population Dynamics. John Wiley & Sons. Chichester,

Rosenberg, A.S. and R.G. Lough 1977: A preliminary report on the age and growth of larval herring (Clupea harengus) from daily growth increments in otoliths. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea. 1977 (L:26) 16 s. [Mimeo].

- Struhsaker, P. and J.H. Uchiyama 1976: Age and growth of the NEHU, Stolephorus purpureus (Pisces, Engraulidae), from the Hawaiian Islands as indicated by daily growth increments of sagittae. Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S. 74(1): 9-17.
- Sætersdal, G.S. 1953: The Haddock in Norwegian Waters II: Methods in Age and Growth Investigations. FiskDir. Skr. Ser. HavUnders. 10(9): 1-41
- Taubert, B.D. and D.W. Coble 1977: Daily Rings in Otoliths of Three Species of Lepomis and Tilapia mosambica. J. Fish. Res. Board Can. 34: 332-40.
- Tham, A.K. 1966: A contribution to the study of the growth of members of the genus Stolephorus LACEPEDE in Singapore Straits. Proc. Indo-Pacific Fish. Coun. 12(2): 1-25.
- Timola, O. 1977: Scanning electron microscope studies on the growth patterns of smelt Osmerus eperlanus (L) otoliths. Aquilo Ser. Zool. 17: 57-60.
- Vinci, G.K. and A.K.K. Nair 1974: Length weight relationships in the threadfin bream, Nemipterus japonicus along the Kerala coast. Indian J. Fish 21(1): 299-302.

Weber, W. and A.A. Jothy 1977: Observations on the fish Nemipterus spp. (Family: Nemipteridae) in the coastal waters of East Malaysia. Arch. Fischwiss. 28: 109-22.

Whitehead, P.J.P. 1972: A Synopsis of the Clupeid Fishes of India. J. mar. biol. Ass. India 14(1): 160-256.

Zar, J.H. 1974: Biostatistical analysis. Prentice Hall Inc. Englewood Cliffs, N.J. 620 s.

Øiestad, V. and E. Moksness 1979a: Study of growth and survival of herring larvae Clupea harengus using plastic bag and concrete enclosure methods combined. Presentert på ICES/ELH symposium Woods Hole USA 1979. I: 2. 24 s. [Mimeo].

- and - 1979b: Interaction between Atlanto-Scandian herring larvae (Clupea harengus L.) and Capelin larvae (Mallotus villosus) in a concrete enclosure experiment. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea 1979 (F:52) 10 s. [Mimeo].

Appendixtabell I. Larve og otolittkarakteristika for torskematerialet fra Flødevigen.

Gruppe betegnelse	Prøve nummer	Nr i prøven	Alder ¹ dager	SL ² mm	Otol. ³ diam.	Middel antall soner	Største/ minste	SE ⁴
USG II	1	1	5	6.1	.032	2	1-2	.50
		2	5	5.9	.037	3	-	-
		3	5	5.9	.041	-	-	-
		4	5	5.5	-	2	-	-
		5	5	5.9	.036	3	2-3	.50
	2	1	6	5.7	.033	3	2-3	.33
		2	6	5.9	.045	2	2-2	.00
		3	6	5.7	.043	3	2-4	.58
		4	6	5.7	-	2	-	-
	3	1	8	5.7	-	4	3-5	.58
		2	8	6.2	.048	6	5-6	.50
		3	8	6.2	-	5	-	-
		4	8	6.1	.050	5	5-5	.00
	4	1	9	6.5	.040	5	5-7	1.00
		2	9	6.2	-	5	5-6	.50
	5	1	10	6.5	.048	7	6-7	.50
		2	10	6.5	.050	8	7-8	.50
		3	10	6.7	-	7	6-7	.50
	6	1	11	7.3	.043	8	8-9	.50
		2	11	6.7	.043	7	6-7	.50
	7	1	15	7.8	.053	12	12-12	.00
USG I	1	1	38	12.4	.164	30	28-34	2.00
	2	1	44	13.9	.246	40	37-43	3.00
HYLTRO 80	1	1	17	5.9	.055	13	12-14	.58
	2	1	25	6.0	.055	21	20-22	.33
	3	1	35	11.8	.165	31	29-34	.71

- 1 = Beregnet fra 50% klekking
 2 = Lengden er justert for skrumpning
 3 = Middell av sagittae
 4 = Tellingenes standard feil, dvs. standardavvik m.h.p. middelet.

Appendixtabell II. Larve og otolittkarakteristika for sildematerialet fra Flødevigen.

Dato samlet	Nr i prøven	Alder ¹ dager	SL mm	Otol. ² radius mm	Middel antall soner	Standard feil
30-04-77	1	6	12.4	.015	2	1.00
	2	6	11.4	.015	2	.50
	3	6	10.4	.012	2	-
	4	6	10.8	.012	3	.50
	5	6	11.4	.012	3	.00
01-05-77	1	7	10.8	.012	4	-
	2	7	11.4	.013	3	.50
	3	7	12.4	.013	3	.50
04-05-77	1	10	12.3	.013	6	1.00
13-06-78	1	64	35.1	.24	56	3.00
	2	64	33.9	.23	58	.50
	3	64	35.5	.26	58	3.00
	4	64	26.3	.19	53	1.00
24-08-78	1	135	53.7	.42	118	2.02
	2	135	45.5	.37	124	1.45
	3	135	53.7	.38	119	3.93
	4	135	53.7	.42	123	2.60
	5	135	50.4	-	125	1.73
	6	135	50.4	.39	125	2.26
	7	135	57.1	.40	124	1.15
	8	135	50.4	.38	125	2.89
13-07-79	1	100	56.2	.41	94	2.31
	2	100	47.9	.35	96	.57
	3	100	43.0	.35	94	1.15
	4	100	43.8	.37	92	2.31
	5	100	53.7	.42	95	1.75
	6	100	49.6	.39	96	2.31
	7	100	46.3	.39	90	2.98
	8	100	43.8	.39	91	2.31
	9	100	42.1	.35	89	1.16
	10	100	48.8	.40	96	2.31

1 = Beregnet fra 50% klekking
 2 = Middel av sagittae.

Appendixtabell III. Resultatene fra opparbeidelsen
av larver og otolitter på torskelarver fra Lofoten.

Kolonne	LARVE								OTOLITT			
	Dato	Prøve nummer	Kl	Larve nr	SL mm	Pl.sekk ¹ stadium	FI ²	FDG ³	Estimert alder	Radius ⁴ mm	Antall soner	Største/ minste
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
	01-05	559	09.00	1	4.7	-	-	-	-	.019	7	6-8
	=	=	=	2	3.9	6-7	-	-	8-9	.019	6	5-6
	=	=	=	3	4.6	7	+	3	9-12	.019	6	5-6
	=	561	13.10	1	4.5	-	-	-	-	-	5	3-5
	=	=	=	2	4.4	6	+	1-3	7-8	.018	9	5-9
	=	563	15.00	1	5.4	7	+	3	12	.021	7	7-7
	=	=	=	2	4.5	7	+	2-3	9-12	.018	6	5-8
	=	=	=	3	3.9	7	-	-	9-12	.018	6	6-7
	=	=	=	4	4.8	7	+	1-2	9-10	.017	7	7-7
	=	577	?	1	4.3	6	-	-	7-9	-	4	2-4
	03-05	603	00.35	1	6.2	7	+	3	12	.020	5	3-5
	=	=	=	2	5.6	7	+	3	12	.016	6	6-6
	=	=	=	3	4.8	7	+	3	9-10	.018	3	3-3
	=	=	=	4	4.6	7	+	3	12	.015	3	3-3
	=	=	=	5	4.6	7	+	3	9-10	.019	4	3-4
	=	606	02.30	1	4.2	7	-	-	9	.016	-	-
	=	=	=	2	4.5	7	-	-	9-10	.018	3	2-3
	=	=	=	3	5.0	7	-	-	12	-	5	3-5

fortsettes neste side

Appendixtabell III - fortsettelse.

Kolonne	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
	03-05	609	08.30	1	4.8	7	+	3	9-10	.018	8	3-8
	=	=	=	2	4.7	3-4	-	-	3-5	.013	3	2-3
	=	=	=	3	4.8	3-4	-	-	3-5	.014	2	1-2
	=	=	=	4	4.2	3-4	-	-	3-5	.015	2	1-2
	=	615	18.00	1	4.4	6	+	3	7-9	.016	3	2-4
	=	=	=	2	4.2	5	+	3	5-7	.015	-	-
	=	=	=	3	4.2	3-4	-	-	3-5	.015	-	-
	=	=	=	4	4.6	-	-	-	-	.017	2	2-2
	=	=	=	5	4.5	7	+	1	9-10	.022	5	5-5
	=	616	20.35	1	4.2	6	-	-	7-9	.017	-	-
	=	=	=	2	4.4	-	-	-	-	.018	6	3-7
	=	=	=	3	4.4	6	+	3	7-9	.017	3	1-3
	=	=	=	4	4.5	5	+	3	5-7	.016	2	1-2
	=	=	=	5	3.8	6	+	3	7-9	.016	2	2-2
	=	617	22.35	1	4.4	6	+	3	7-9	.017	3	3-3
	=	=	=	2	5.7	7	+	3	9-12	.021	5	3-5
	=	=	=	3	5.2	6	-	-	7-9	.019	3	3-3
	=	=	=	4	4.4	6	+	3	7-9	.017	3	3-3
	=	=	=	5	4.6	6	-	-	7-9	-	4	2-5
	04-05	618	00.35	1	4.6	7	+	2-3	9-12	.022	5	5-5
	=	=	=	2	4.2	6	-	-	7-9	-	3	2-4
	=	=	=	3	3.8	6	-	-	7-9	.018	4	2-4
	=	620	04.30	1	5.1	7	+	3	9-10	.022	8	5-8
	=	621	06.30	1	4.1	6	-	-	7-9	.033	2	1-2
	=	=	=	2	4.6	6	+	3	7-9	.031	2	0-2
	=	=	=	3	3.8	6	+	3	7-9	-	-	-
	?	680	?	1	5.1	7				.021	7	4-7
	=	=	=	2	4.6	7				.020	4	2-4
	?	683	?	1	5.4	7				.022	7	6-9
	=	=	=	2	4.1	7				.017	5	3-5
	=	=	=	3	5.7	7				.024	9	9-10
	?	810	?	1	5.4	7				.022	6	5-6

fortsettes neste side

Appendixtabell III - fortsettelse

Kolonne	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
04-05	810	?	2	6.8	7					.030	7	6-8
?	813	?	1	5.2	7					.019	3	2-4

- 1 = Stadiene brukt her er beskrevet i Ellertsen et al. (1980)
 2 = Feeding Incidence: Hvorvidt en larve har spist eller ikke.
 3 = Filling Degree: Tarmfyllingsgrad, fra 1 til 3.
 4 = Midlene av sagittae.

Appendixtabell IV. Kjerneparametre midlet over prøvene
for Benthosema pterotum.

Prøve nummer	r_{ki} mm	N	SD $\times 10^3$	r_{ky} mm	N	SD $\times 10^3$	n_{ki}	N	SD	n_{ky}	N	SD
O 1	.095	12	.5	.169	10	2.6	24.6	8	3.2	29.5	4	1.0
O 3	.090	9	.3	.165	6	2.5	21.6	5	2.1	29.0	2	1.4
O 4	.095	12	.7	.169	8	1.7	20.3	8	2.3	28.0	1	-
O 5	.086	22	.7	.154	21	2.1	23.4	11	5.1	31.6	5	6.5
A 1	.102	15	2.5	.193	15	2.8	19.3	4	1.0	31.0	3	2.0
A 2	.101	12	.6	.176	12	1.1	23.5	2	.7	30.0	1	-
A 3	.098	14	.8	.172	15	1.1	24.3	7	3.1	31.2	6	1.6

Prøve nummer	l_{ki} mm	N	SD	l_{ky} mm	N	SD	v_{ki} mm/ dag	N	SD $\times 10^2$	v_{ky} mm/ dag	N	SD $\times 10^2$	$v(l_{ky}-l_{ki})$ mm/dag	N	SD $\times 10^2$
O 1	5.23	12	.23	8.48	10	1.12	.17	8	2.9	.27	4	5.0	.54	5	7.7
O 3	5.01	9	.15	8.32	6	1.11	.19	5	1.9	.24	2	2.5	.52	2	9.8
O 4	5.23	11	.29	8.50	8	.75	.20	8	2.6	.26	1	-	.52	1	-
O 5	4.83	22	.30	7.85	21	.93	.17	11	4.4	.24	5	7.4	.43	8	12.5
A 1	5.82	15	.73	9.54	15	1.24	.24	4	2.5	.30	3	8.5	.41	9	18.1
A 2	5.49	12	.26	8.79	12	.50	.20	2	2.5	.26	1	-	.51	11	11.0
A 3	5.40	14	.30	8.64	15	.49	.18	7	2.6	.25	6	2.1	.54	9	10.8

Appendixtabell V. Kjerneparametre midlet over prøvene
for Benthoosema fibulatum.

Prøve nummer	r_{ki} mm	N	SD $\times 10^2$	r_{ky} mm	N	SD $\times 10^2$	n_{ki}	N	SD	n_{ky}	N	SD
O 1	.12	14	.4	.19	3	1.0	28.0	6	1.6	37.5	2	2.1
A 1	.13	20	2.4	.21	13	3.7	22.0	16	3.5	30.8	10	2.9
A 2	.09	9	2.5	.19	9	2.0	26.0	7	3.0	38.4	5	3.2

Prøve nummer	l_{ki} mm	N	SD	l_{ky} mm	N	SD	v_{ki} mm/ dag	N	SD $\times 10^2$	v_{ky} mm/ dag	N	SD $\times 10^2$	$v(l_{ky}-l_{ki})$ mm/dag	N	SD
O 1	7.97	14	.19	10.9	3	.40	.19	6	1.0	.21	2	5.0	.34	2	.04
A 1	8.21	21	.97	11.7	13	1.60	.24	14	4.3	.29	10	5.0	.42	11	.13
A 2	6.90	9	1.1	10.8	9	.83	.14	7	3.9	.22	5	3.0	.37	7	.15