

9Fj 785  
7

Fiskeri- og  
Bibliotek

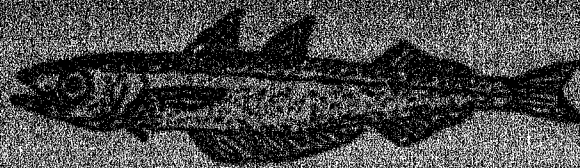
HUNNENS MODNINGSSYKLUS HOS KOLMULE  
MICROMESISTIUS POUTASSOU (RISSO, 1810)

EN STADIEBESTEMMELSE AV QVARTER FRA  
BJORNØYA - NORSKEKYSTEN I MARS 1982

CAND.SCIENT.-OPPGAVE I FISKERIBIOLOGI

AV

OLAV SIGURD KJESBU



Institutt for fiskeribiologi

Universitetet i Bergen

Høsten 1982

I N N H O L D

	Side
1. INNLEDNING	4
1.1 Biologi.....	4
1.2 Fisket.....	6
1.3 Problemstilling og hensikten med oppgaven.....	7
2. MATERIALE OG METODER	9
2.1 Innsamling og fiksering.....	9
2.2 Histologi.....	10
2.3 Måling/veiling etc.....	10
2.4 Forkortelser.....	11
3. BESKRIVELSE AV OVARIET	12
3.1 Makroskopisk beskrivelse.....	12
3.2 Histologisk beskrivelse.....	12
4. OOGENESEN	14
4.1 Innledning.....	14
4.2 Utviklingsfaser.....	15
4.3 Diskusjon.....	19
5. MODNINGSSTADIER	20
5.1 Innledning og definisjoner.....	20
5.2 Inndeling i modningsstadier.....	21
5.3 Diskusjon.....	30
6. OOCYT-DEGENERASJON	36
7. BILDER	39
7.1 Forkortelser.....	39
7.2 Bildeforklaringer.....	39
Bilder.....	41
8. STADIEBESTEMMELSE AV INNSAMLET MATERIALE	44
8.1 Innledning.....	44

	Side
8.2 Hovedgytefeltet vest av De britiske øyer.	
Mars 1981.....	44
8.3 Norskehavet. August 1981.....	45
8.4 Norskekysten. Oktober 1981.....	46
8.5 Bjørnøya - Norskekysten. Mars 1982.....	47
8.6 Diskusjon.....	49
9. SAMMENDRAG	66
10. TAKK	67
11. REFERANSER	68

## 1. INNLEDNING

### 1.1 Biologi

Kolmule, Micromesistius poutassou (RISSO, 1810), er en pelagisk torskefisk (fam. Gadidae). Den lever vanligvis oseanisk og har et vidt utbredelsesområde i Nord-Atlanteren (Fig.1). BLINDHEIM, BRATBERG & DRAGESUND (1971) fant at kolmula unngår vannmasser kaldere enn 2°C og i forhold til andre torskefisker er den en varmtvannsart (ZILANOV 1966).

Arten blir oppdelt i to bestander i det nordøstlige Atlanterhav, den nordlige og den sørlige bestand (USHAKOV & MAZHIRINA 1978, ANON. 1981). Grensen mellom dem er foreløpig satt ved Porcupine-banken (ANON. 1981). Den sørlige bestanden finnes sør til Middelhavet. Kolmula vokser raskere i den nordlige bestanden (USHAKOV & MAZHIRINA 1978, ANON. 1981), men blir senere kjønnsmoden (ANON. 1981). Den nordlige bestanden er klart størst (se ANON. 1981), og bare den omtales videre.

MAZHIRINA (1978) mener at kolmula blir kjønnsmoden når den er 2-3 år og 18-20 cm, mens ZILANOV (1980a) mener at hunnene blir kjønnsmodne ved 3-6 år og 24-28 cm og hannene ved 2 år og 17-20 cm. På hovedgytefeltet fant MONSTAD & MIDTTUN (1981) at de fleste 3-åringer og noen 2-åringer var kjønnsmodne. Hovedgytefeltet er vest av De britiske øyer. Størstedelen av bestanden i Norskehavet vandrer sørover dit, og gytingen foregår langs kontinentalskråningen (ANON. 1980a). Det er også funnet tegn på gyting utenfor Norskekysten og inne i de norske fjordene (se ANON. 1981). I følge PAWSON (s.a) kommer gytingen vest av De britiske øyer i gang tidligst lengst sør og senere desto lenger nord, ved Porcupine-banken i mars og ved Færøyene i mai. ZILANOV (1980a) mener at i området hvor kolmula kan gyte (Fig.1), vil den gyte i februar-mars i den sørlige delen og i mars-juni i den nordlige delen. Gytebestanden vest av De britiske øyer ble i 1981 målt til å

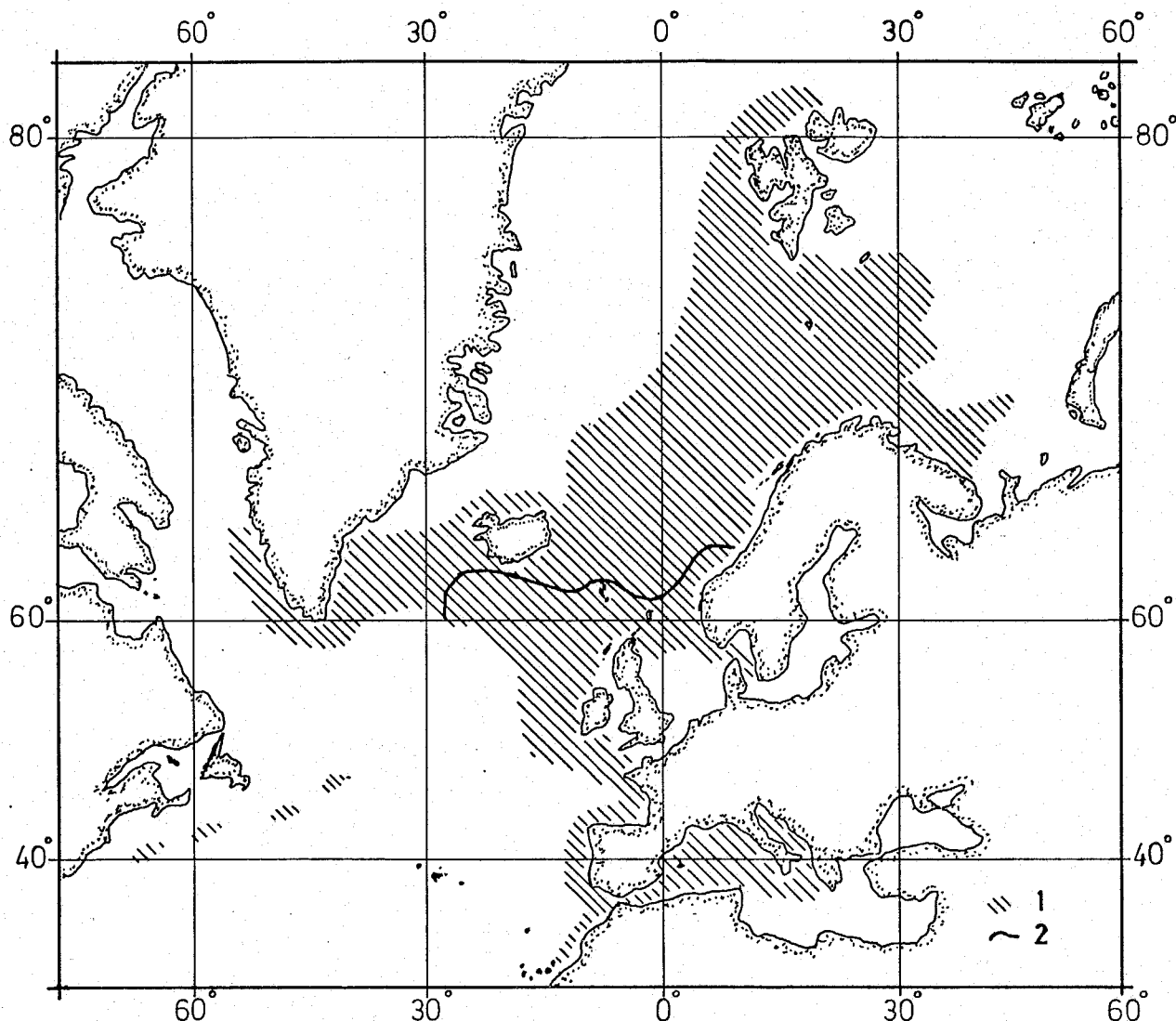


Fig. 1 Utbredelsesområde for kolmule (Micromesistius poutassou). 1: utbredelsesområde og 2: nordlig grense for hvor gyting kan finne sted. Etter ZILANOV (1980a).

være fra 5.7 til 8.7 mill. tonn med et gjennomsnitt på 7.2 mill. tonn. I tillegg ble det målt 1 mill. tonn umoden fisk (ANON. 1982). Bestanden er altså en av de største i det nordøstlige Atlanterhav.

Eggene er bathypelagiske (ZILANOV 1966, POLONSKY 1968). FLÜCHTER & ROSENTHAL (1965) fant at eggdiameteren varierte fra 1.12 til 1.25 mm.

POLONSKY (1968) observerte egg mellom 1.03 og 1.28 mm med en gjennomsnittsverdi på 1.15 mm og fant en absolutt (total) fekunditet fra 12000 til 52000 egg (L= 21-31 cm), men denne er muligens for lav (se tabell av MAZHIRINA 1978).

Yngelen er pelagisk, og det viktigste oppvekstområdet synes å være langs eggakanten av kontinentalsokkelen i det nordøstlige Atlanterhav og utenfor bankområdene ved Færøyene og Island. I tillegg blir også en del yngel ført inn over Tampen, Vikingbanken og langs Revkanten med sannsynlig oppvekst i Norskerenna (MYKLEBUST 1979). En nærmere oversikt over larve- og yngelfordeling fins hos ZILANOV (1980a).

DRAGESUND & JAKUPSSTOVU (1971) fant at kolmula følger to vandringsruter inn i Norskehavet etter at den har gytt vest av De britiske øyer. Den ene ruta går nordvestover langs den varme siden av polarfronten og den andre mer rett inn i de sentrale delene av Norskehavet. I beitesesongen står kolmula spredt over størstedelen av Norskehavet, men med enkelte områder med tettere konsentrasjoner (ANON. 1982). I denne tiden registrerte BLINDHEIM & JAKUPSSTOVU (1976) kolmule ned til ca. 300 m. Hovedovervintringsområdet ligger øst for Island (ZILANOV 1980a). ZILANOV (1980a) mener at kolmulebestanden har økt betraktelig siden 1950- og 1960- årene og at det skyldes at kolmula også har benyttet nisjen til den atlanto-skandiske silda etter at den ble nedfisket.

## 1.2 Fisket

Den kraftige økningen i totalfangsten av kolmule de senere år framgår av Fig.2. I tidsrommet 1971-1975 ble det tatt ca. 100 000 tonn. Etter 1976 utviklet det sovjetiske kolmulefisket i Norskehavet seg hurtig (ANON. 1980a). Både i 1979 og 1980 var totalfangsten ca. 1.1 mill. tonn. I 1980 tok Sovjetunionen 767 000 tonn fulgt av Norge med 175 000 tonn. På gytefeltet vest av De britiske øyer og ved Færøyene fanget Norge 144 000 tonn. I tillegg tok Norge 31 000 tonn hovedsaklig som bifangst i industritrål-

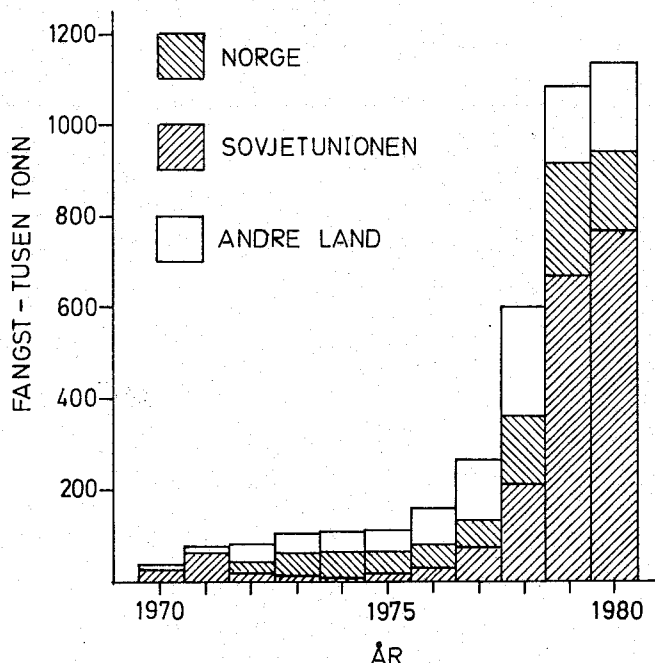


Fig. 2 Fangst av kolmule 1970 - 1980.

fisket i Nordsjøen og på bankene utenfor Møre (ANON. 1982). Fisket er mer omfattende beskrevet i ANON.(1980a).

### 1.3 Problemstilling og hensikten med oppgaven

Selv om størstedelen av bestanden i Norskehavet vandrer sørover til gytefeltet vest av De britiske øyer tidlig om våren, er det likevel en betydningsfull del som blir stående igjen i Norskehavet (ANON. 1980a). I den vestlige delen av Barentshavet fant USHAKOV & MAZHIRINA (1978) at all kolmule var stagnert i kjønnsmodningen med den følge at de ikke kom til å gyte. Dette var hovedsaklig eldre, stor fisk, 6-13 år og 29-37 cm. ZILANOV (1980b) mener at kolmule som kommer til Barentshavet på næringsvandring og blir der, aldri kommer til å gyte senere. På Dohrn-banken vest av Island står det betydelige mengder med stor kolmule (20-48 cm) hele året, og denne kolmule er enten umoden eller i

"hvilestadium" (ANON. 1981). I april/mai observerte MAZHIRINA (1980) kolmule øst av Jan Mayen og mellom 65°-66°N hvor gonadene var lite utviklet slik at mulig gyting først kunne finne sted i juli-august. Hun mente at kolmule med de minst utviklede gonadene sannsynligvis ikke ville gyte i det hele tatt. SCHULTZ, STEIN, NAGEL & VERCH (1980) fant også i mai kolmule som stod igjen i det nordlige Norskehav (70°-73°N 2°V-9°Ø) og hvor gonadene var lite utviklet.

Fiskeridirektoratets Havforskningsinstitutt ville i mars/april 1982 prøve å kartlegge hvor store forekomster av kolmule som stod igjen i det østlige Norskehav og langs Norskekysten. Modenhetsanalyser var her viktige. Hensikten med mitt arbeid var følgende:

- i) å lage en histologisk/mikroskopisk modningsskala for hunner
- ii) å anvende skalaen på det innsamlede materialet fra toktet
- iii) å trekke slutninger om ovarienes utvikling i området.



## 2. MATERIALE OG METODER

### 2.1 Innsamling og fiksering

Innsamling av data og ovarier ble foretatt i tidsrommet mars 1981 - april 1982 fordelt på tokt i følge Tabell 1. Jeg deltok selv på toktene i august 1981 og i mars 1982, men det meste av innsamlingen har Pelagisk avdeling, Nord ved Havforskningsinstituttet stått for. Kolmula ble fanget enten med pelagisk trål eller med bunntål. I tillegg til den nevnte innsamlingen, ble en liten prøve hentet fra sild-oljefabrikken på Horsøy. Dette var kolmule som var tatt vest av De britiske øyer.

Ovariene ble dissekert ut og lagt i en væske inneholdende 2.5% formaldehyd, 2.5% glutaraldehyd og 7% sucrose i destillert vann buffret til pH 7.2 med 0.05 N natriumcacodylat. Alle ovariene fra vanligvis de 30 første hunnene i prøven ble fiksert. For å få ovarier fra alle lengdegruppene, ble prøven deretter stratifisert slik at det ble tatt ovarier fra minimum to hunnfisk i hver lengdegruppe. Fangsten var av og til svært dårlig med den følge at denne "idealiserende" innsamlingsprosedyren ikke kunne følges. En del utplukk ble også gjort. 545 ovarier ble undersøkt på laboratoriet, 64 ble innleiret i plast og snittet.

Tabell 1 Oversikt over tokt hvor kolmulegonader ble innsamlet.

Tid	Skip	Område
9/3 - 4/4 /81	F/F"G.O.Sars"	Irland-Færøyene-Shetland
22/4 - 2/5 /81	F/F"G.O.Sars"	Møre-Nordland
31/7 -19/8 /81	F/F"G.O.Sars"	Norskehavet-Jan Mayen
2/8 -19/8 /81	F/F"Michael Sars"	Norskekysten-Norskehavet
13/10-14/11/81	F/F"Michael Sars"	Norskekysten
5/3 - 7/4 /82	F/F"G.O.Sars"	Østlige Norskehav-Norskekysten

## 2.2 Histologi

Vevsbitene fra ovariene ble dehydrert i aceton og innleiret i Epon (komponent A: komponent B: = 2:1). Plastblokken ble snittet på ultramikrotom (8800 Ultratome III, LKB Bromma) i 2  $\mu$ m tykke snitt. Snittene ble farvet med alkalisk toluidine blå. For nærmere orientering om den histologiske prosedyren, se f.eks. TRONSMO (s.a).

## 2.3 Måling/veiling etc.

### Data på feltet

Ved innsamling av data ble gjeldende prøvetakingsinstruks fulgt (ANON. 1980b). Totalvekt, totallengde, kjønn, makroskopisk modningsstadium og alder ble tatt for hver fisk. Bølger og vibrasjon fra motoren kunne vanskeliggjøre veiingen. Aldersavlesning hos kolmule er usikker (se ANON.1981).

### Veiling av ovariene

Ovariene ble tatt opp av fikseringsvæsken, tørket med filterpapir og veiet på analysevekt (Sartorius 3716), ovarier uten opake egg (dvs. små ovarier) til nærmeste 0.01 g og ovarier med opake egg til nærmeste 0.1 g.

### Oocytdiametermålinger

Oocytene ble tatt fra ovariets midtparti (like bak det sammenvokste området, se Fig.3) og målt, vanligvis ved 10 x 10 forstørrelse og målenøyaktighet ca. 5  $\mu$ m.

Histologisk preparat: Kun de oocytene som ble snittet gjennom kjernen ble målt. Hos avlange oocytter ble middelverdi av lange og korte akse tatt som diameter.

Totalpreparat av oocytter: Mikrometret ble holdt vertikalt med den følge at noen oocytter fikk for stor diameter (lange akse) mens andre fikk for liten (korte akse). Likevel er dette en tilfredsstillende metode (CLARK 1934). Ved et gitt antall oocytter som blir valgt ut tilfeldig og målt, vil

relativ frekvens av de minste oocytene bli for lav da de lett blir oversett ved målingen.

#### Tykkelse av ovarieveggen

En sektor ble tatt fra ovariets midtparti og innleiret i plast. Ovarieveggen ble målt 5 - 10 steder avhengig av variasjonen i tykkelse og middelveiden utregnet. Denne ble tatt som ovarieveggtykkelsen (OVT).

#### Residuallegg

Ovariet ble delt på langs og residualeggene funnet ved hjelp av binokular. Disse ble siden undersøkt under mikroskop.

#### 2.4 Forkortelser

- A - alder (år)
- L - totallengde (cm)
- $\mu$ m - mikrometer (0.001 mm)
- PX - prøve nr. X
- s - empirisk standardavvik

### 3. BESKRIVELSE AV OVARIET

#### 3.1 Makroskopisk beskrivelse

Hver hunnfisk har to avlange ovarier. Anterior er ovariene mer butte og brede enn posterior. Vanligvis ligger det venstre ovariet mer anterior enn det høyre, og lengden av de er oftest litt forskjellige. Den felles egglederen (oviduct) starter ventralt fra et område hvor de to ovariene er sammenvokst (Fig.3.el). Den går derifra til gattet.

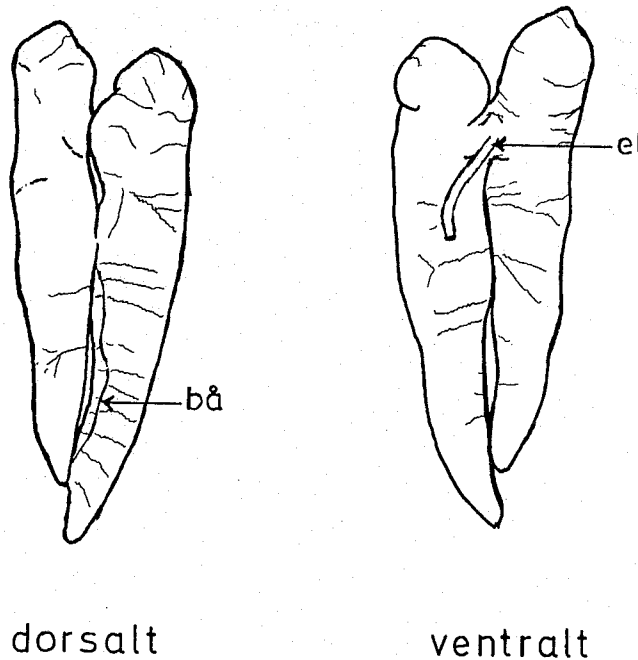


Fig. 3 Modnende ovarium (modningsstadium 4). bå: blodåre, el: eggleder. L = 31.5 cm. Skala: 1:1.

#### 3.2 Histologisk beskrivelse

Ovariet er dekt av peritoneum som er meget tynn. Innenfor peritoneum ligger ovarieveggen (tunica albuginea). Den består av bindevev. Ovariet har et sentralt hulrom. Fra ovarieveggen går det bindevevssepta inn mot hulrommet, men

disse er ufullstendige. De er rikt vaskularisert. På hver side av et septum ligger oocyter i en rekke. Tilsammen danner dette en struktur som kalles en oviger ("eggbærende") lamell (Bilde 12. 01) eller en oviger fold. Oocytene viser ingen differensiering i utvikling fra ovarieveggen mot det sentrale hulrommet. Lamellene er bekledd med tynt epitel, og mellom de går "kanaler" ned til det sentrale hulrommet. Ved ferdig modning vil follikkelene briste og eggene komme ut i "kanalsystemet" og det sentrale hulrommet.

## 4. OOGENESEN

### 4.1 Innledning

Oogenesen er de hunnlige kjønnscellenes utvikling fra primære kjønnsceller til modne egg. Oogonier oppstår ved mitose fra primære kjønnsceller, og de utvikler seg til primære oocyter. Det er generelt akseptert at kromosomene da stopper ved diplotene i første meiotiske profase og at follikkelen vil dannes (WALLACE & SELMAN 1981). Oocytene kan nå begynne å vokse kraftig. Fortsettelsen av meiosen blir påvist av at den store oocytens kjerne løser seg opp, og dette skjer vanligvis kort tid før ovulasjonen (WASSERMAN & SMITH 1978).

Oogoniene dannes første gang alt på larvestadiet. De fleste arter som har årlige gytesykluser, vil ha en topp i dannelsen av oogonier i en kort periode hvert år (TOKARZ 1978). BARR (1963) fant hos rødspette (Pleuronectes platessa) at toppen sannsynligvis var like etter gyting og at et stort antall nye oocyter også da ble dannet.

Det er vanlig å dele oocytens utvikling i to perioder. FORBERG (1982) gir en oversikt over synonymer for de to periodene. Previtellogenese og vitellogenese er en vanlig inndeling. En orientering om disse gis av FORBERG (1977). BARR (1963) og FORBERG (1977) definerer vitellogenese fra det øyeblikk det opptrer plommevakuoler (yolk vesicles) i oocytens cytoplasma. WALLACE & SELMAN (1981) mener at de dannes før vitellogenese. Cortical alveoli hos det modne egg er identisk med plommevakuolene (YAMAMOTO 1955). Innholdet av disse, som er glycoprotein, tømmes ut i perivitellinrommet ved befruktning (WALLACE & SELMAN 1981). Under vitellogenese blir det avsatt plommemasse i oocytten. Vitellogenin dannes i leveren og gir opphav til plommeproteinene (se WALLACE 1978, WALLACE & SELMAN 1981).

Oogenesen deles i utviklingsfaser basert på morfologiske karakterer observert på histologisk preparat.

#### 4.2 Utviklingsfaser

Tabell 2 viser variasjonen i noen histologiske karakterer for de forskjellige utviklingsfasene.

##### Previtellogenese

###### Fase 1. Oogonier

Oogoniene måler 5-10  $\mu\text{m}$ , og det er vanligvis flere sammen (3-10 stk.). De kjennes lett igjen på den relativt store nucleolus (kjernelegeme) (Bilde 1.n). Kjernen er meget stor i forhold til cytoplasma (dk. ca. 75%). FORBERG (1977) innførte betegnelsen dk dvs. kjernediameter i prosent av cellediameter.

Spesielt: Kromatin-nucleolus-stadiet hos YAMAMOTO (1956) deles opp i tre understadier: presynapsis, synapsis og postsynapsis. Før postsynapsis kaller GOKHALE (1957) kjønncellen oogonium og etter for oocyt. Bilde 2 viser sannsynligvis postsynapsis-celler (5-15  $\mu\text{m}$ ). Den store nucleolus forsvinner, mindre nucleoli blir spredt i kjernen og cytoplasmavolumet øker.

###### Fase 2. Perinucleolus

Oocytene i denne fasen har typisk perifere nucleoli i kjernen. Denne fasen tilsvarer primær oocyt-stadiet hos BARR (1963). YAMAMOTO (1956) deler den opp i tidlig perinucleolus-stadium og seint perinucleolus-stadium. Fasen blir her delt opp i tre (under)faser: 2a, 2b og 2c.

Fase 2a. Oocytene måler 10-105  $\mu\text{m}$ , og antall nucleoli er 1-13. For de minste oocytene, er cytoplasma svakt farvet med alkalisk toluidine blå dvs. cytoplasma er svakt basofil. Først dannes et sigdformet basofilt område nær kjernen (Bilde 13. sfo). Området vil øke og hele cytoplasma blir basofil med unntak av et smalt felt rundt kjernen (Bilde 3,13. f2a). Kjernen er jevnt rund og dens nucleoli er runde eller ovale. Et tynt lag av bindevev legger seg rundt

hver oocyt og gir opphav til den primære theca som tilfører follikkelen blod (BOWERS & HOLLIDAY 1961) (Bilde 15. pt). BOWERS & HOLLIDAY (1961) kaller slike oocyter for hvilende oocyter.

Fase 2b. Oocytene måler 85-125  $\mu\text{m}$ , og antall nucleoli er 9-17. Cytoplasma er basofil. Kjernen har små utløpere. Nucleoli får en mer tilfeldig form og kan være meget store med små vakuoler hos enkelte. Chorion dannes (Bilde 3. c). Oocytene blir nå omgitt av granulosa (theca interna) og theca (theca externa) ytterst, men denne differensieringen er vanskelig å se. I følge BOWERS & HOLLIDAY (1961) må granulosa være utviklet før chorion dannes. Chorion avsettes mellom oocytmembranen og granulosa (se BALINSKY 1970, GURAYA 1978).

Fase 2c. Oocytene måler 85-150  $\mu\text{m}$ , og antall nucleoli er 6-32. Cytoplasma er sonert i en indre svak basofil og en ytre sterk basofil ring. GOKHALE (1957) fant tilsvarende hos øyepål (Boreogadus esmarkii) og hvitting (Merlangius merlangus), WOODHEAD & WOODHEAD (1965) og SHIROKOVA (1977) hos torsk (Gadus morhua) og PERSOV (1966) (referert i SHIROKOVA 1977, MAZHIRINA 1978) hos Salmonidae. WOODHEAD & WOODHEAD (1965) kaller den ytre ringen for "circumnuclear" ring, og PERSOV (1966) kaller den for perifer RNA-ring (Bilde 4. rna). RNA-materialet blir sannsynligvis avgitt fra porer i kjerne-membranen og sprer seg derifra ut mot periferien (se WALLACE & SELMAN 1981). Formen på kjernen er lik den for fase 2b, men så store nucleoli ble ikke observert.

### Vitellogenese

Benevnelsen av fasene 3 - 5 er tatt fra HTUN - HAN (1978a).

#### Fase 3. Primær vitellogenese

Oocytene måler 135-185  $\mu\text{m}$ , og antall nucleoli er 38-51. Den perifere RNA-ringen blir mindre, og perifert i oocytten dannes plommevakuoler (Bilde 5. pv). Vakuolene er tomme. Det er mulig at dehydreringsmidlet, som er aceton, har løst opp



innholdet. Kjernen er rund med små utløpere. Noen nucleoli har mistet kontakten med kjernemembranen og ligger nærmere kjernens sentrum. Granulosa begynner å framtre klart.

#### Fase 4. Sekundær vitellogenese

Plommemasse avsettes i oocytene, og nucleoli er fortsatt lett synlige. Fasen deles i to (under)faser: 4a og 4b.

Fase 4a. Oocytene måler 145-245  $\mu\text{m}$ , og det er mange nucleoli i kjernen, 36-70 stk. Den perifere RNA-ringen har forsvunnet. Perifert i cytoplasma avsettes basofil plommemasse i kuleform (plommekorn) og i linseform (plommelinser) blant plommevakuolene (Bilde 6. pm). MAZHIRINA (1978) har vist at plommekornene farves blått og plommelinserne rødt med azan. BOWERS & HOLLIDAY (1961) fant også to slike plommemasse-komponenter i oocytter hos sild (Clupea harengus). Kjernen er lik den for fase 3, men nucleoli er nå tilfeldig spredt rundt i kjernen. Chorion er tolaget ved høy forstørrelse med et ytre sterkt basofilt og et indre mindre basofilt lag. At chorion er tolaget er i overensstemmelse med observasjoner av MAZHIRINA (1978).

Fase 4b. Oocytene måler 225-345  $\mu\text{m}$ , og antall nucleoli er 11-25. Plommekornene og plommelinserne øker i størrelse, men førstnevnte dominerer og til slutt er så å si hele cytoplasma fylt bare av disse. Kjernen har fortsatt små utløpere. Granulosacellenes kjerner sees vanligvis lett. Ved høy forstørrelse har chorion (zona radiata) radiærstriper i begge lag (z.r externa og z.r interna) (Bilde 11. zre, zri). Bilde 7.

#### Fase 5. Tertiær vitellogenese

Oocytene måler 415-650  $\mu\text{m}$ . Det er kun noen få små nucleoli i kjernen. Plommekornene har økt i størrelse og fyller cytoplasma med unntak av en smal ring innenfor chorion hvor det er cortical alveoli. Kjernen er meget svak basofil og har et jevnt omriss. På slutten av fasen vil den bevege seg mot animalsk pol (Bilde 9). Kjernemembranen er vanskelig å se.

Folliklelepitelet løsner flere steder fra chorion. Bilde 8.

Fase 6. Hyaline oocyter

Oocytene måler 340-475  $\mu\text{m}$ . De har skrumpet kraftig inn under dehydreringsprosedyren p.g.a. det store vanninnholdet. Formen er irregulær (Bilde 10). Plommekornene smelter sammen og danner en homogen masse. Kjernen er forsvunnet. Chorions radiærstriper kan ikke sees.

Tabell 2 Histologiske kjennetegn for de forskjellige utviklingsfasene. n: antall målte kjønnsceller,  $\div$ : karakter mangler, +: karakter tilstede, men vanskelig å måle/telle, dk: kjernediameter i prosent av cellediameter.

Ut- vikl. faser	n	Oocyt- diameter min.-maks. verdi ( $\mu\text{m}$ )	dk %	Tykkelse av chorion min.-maks. verdi ( $\mu\text{m}$ )	Antall nucleoli i snitt- planet	Maks. plomme- korn- diameter ( $\mu\text{m}$ )
1	9	5-10	75	$\div$	1	$\div$
2a	31	10-105	60	$\div$	1-13	$\div$
2b	9	85-125	55	+	9-17	$\div$
2c	12	85-150	50	+ -1	6-32	$\div$
3	10	135-185	45	1.5-2	38-51	$\div$
4a	8	145-245	45	1.5-3.5	36-70	2-3
4b	12	225-345	40	2.5-6	11-25	5-10
5	10	415-650	30	6-7.5	+	10-25
6	6	340-475 <sup>1)</sup>	$\div$	2-6	$\div$	60- <sup>2)</sup>

1) kollapser

2) sammensmelting

#### 4.3 Diskusjon

Diametrene av oocytene i fase 4b og 5 overlapper ikke, men det kommer sannsynligvis av at få oocyter ble målt.

Hvis en studerer oogenese-beskrivelsen gitt av MAZHIRINA (1978) med min, vil en finne til dels store forskjeller når det gjelder oocytdiametre for de sammenlignbare oocyt-fasene. Hun får vanligvis høyere tall. Årsaken til dette kan være at vi brukte forskjellig fikseringsvæske, dehydreringsmiddel og innleiringsmedium. Især dehydreringsmidlet er her viktig. Målemetoden har også betydning.

## 5. MODNINGSSTADIER

### 5.1 Innledning og definisjoner

Havforskningsinstituttet (HI) bruker en makroskopisk modnings-skala for kolmulegonader. Den er inndelt i sju modningsstadier: stadium 1, umoden; stadium 2, utgytt/(ny modnende) + førstegangsmodnende; stadium 3, modnende; stadium 4, modnende; stadium 5, modnende/ferdig modnet; stadium 6, gytende/rennende; stadium 7, utgytt. Inndelingen baseres på en visuell vurdering av ovarienes farve, deres størrelse i forhold til kroppshulens, størrelsen av eggene (oocytene) og om disse er opake eller hyaline. Modningsskalaen er nærmere beskrevet i ANON. (1980b).

For å få et nærmere kjennskap til modningssyklus, ble det nødvendig å innføre en stadiebestemmelse ved hjelp av lysmikroskopi. Det ble brukt samme hovedinndeling som for den makroskopiske skalaen, men stadium 2 ble delt opp i stadiene 2A og 2B og stadium 3 i stadiene 3A og 3B. Især ble det lagt vekt på å skille førstegangsmodnende fisk (stadium 2A) fra fisk som er utgytt/ny modnende (stadium 2B). Gytesoner i otolittene kan ikke observeres hos kolmule (MONSTAD, pers. medd.). Et juvenilt stadium ble ikke definert. Det er et stadium hvor gonadene er så lite utviklet at det er vanskelig å skille hann- og hunnfisk fra hverandre makroskopisk. Ved innsamlingen ble det ikke funnet fisk under 18 cm, og det var ikke vanskelig å bestemme kjønn.

Det ble først laget en modningsskala på grunnlag av betraktninger av histologiske preparat fra ovarier. Den histologiske metoden er svært arbeidskrevende. Snittflaten er meget liten slik at metoden blir mindre anvendbar dess større oocytene er. Det er i tillegg tilfeldig hvilke oocytter som snittes. Det er alltid flere utviklingsfaser i et ovarium, men det er oocytene som er mest utviklet som bestemmer stadiet ovariet får. Stadiebestemmelsen kan derfor bli feil. FORBERG (1977), som undersøkte modningssyklus hos lodde (Mallotus villosus), utførte parallelle

mikroskopstudier av histologiske preparat og av hele oocyter (totalpreparat) og laget en modningsskala basert på mikroskopiering av hele oocyter. Stadiebestemmelse ved hjelp av denne metoden har den fordel at den er relativt rask. Dessuten kan et stort antall oocyter fra hvert ovarium undersøkes slik at modningsstadiet kan fastsettes med større grad av sikkerhet. En modningsskala ble derfor laget for hele kolmuleoocyter.

Følgende parametre ble undersøkt for forskjellige modningsstadier: tykkelse av ovarieveggen, oocytdiameter (totalpreparat), ovarievekt og gonosomatisk indeks.

Ovarievegg-tykkelsen (OVT) forandres i løpet av modningssyklus (se HTUN-HAN 1978a). Når ovariet vokser mot gytesesongen, vil veggen strekkes ut og bli tynnere. Etter gyting vil ovariestørrelsen avta og OVT øker kraftig. OVT er essensiell for å skille stadium 2A fra stadium 2B (se GOKHALE 1957, BOWERS & HOLLIDAY 1961, TREASURER & HOLLIDAY 1981).

Ved en visuell vurdering av et totalpreparat vil en lett se at det er flere størrelsesgrupper av oocyter. Hver gruppe vil typisk ha oocyter med et bestemt utseende. De største oocyter vil bli definert som første gruppe (G1), de nest største som andre gruppe (G2) o.s.v. Ved diametermålingene ble det nødvendig å innføre to betegnelser:

- i)  $\bar{D}(N)$ :Middelverdi av diameter fra N tilfeldig valgte oocyter.
- ii)  $\bar{D}G1(N)$ :Middelverdi av diameter fra N oocyter selektert fra første gruppe.

Gonosomatisk indeks (GSI) eller modningskoeffisient defineres som gonadevekt i prosent av total kroppsvekt. Termen blir mye brukt og gir et bilde av gonadenes utvikling i løpet av modningssyklus. NIKOLSKY (1963), FORBERG (1977) og HTUN-HAN (1978b) gir en nærmere orientering.

## 5.2 Inndeling i modningsstadier

For hvert stadium blir det gitt en makroskopisk beskrivelse, en beskrivelse av histologisk preparat og av totalpreparat.

Den makroskopiske beskrivelsen er vanligvis tatt fra ANON. (1980b) og noe supplementert.

Tabell 3 gir en oversikt over ovarievekt og GSI for de forskjellige modningsstadiene. Fig.7 viser forløpet av GSI.  $\bar{D}G1(10)$  for stadiene er gitt i Tabell 5.

#### Stadium 1. Umoden

Makroskopisk beskrivelse: Ovariene er meget små (< 0.15 gram) og helt gjennomsiktige. Ingen synlige egg.

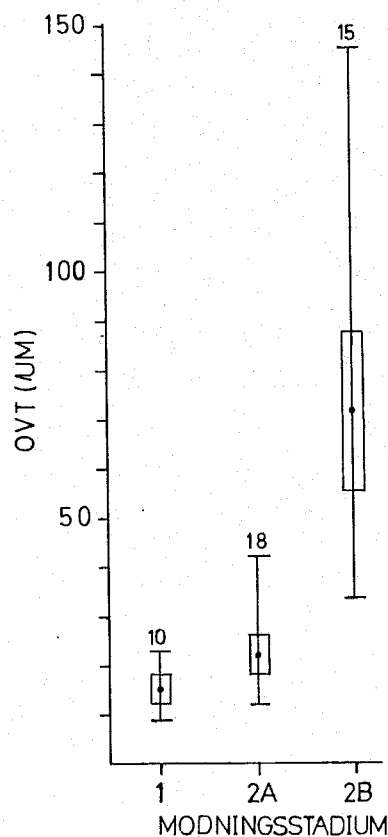


Fig. 4 Tykkelse av ovarievegg (OVT) for modningsstadiene 1, 2A og 2B. Punkt: middelværdi, histogram: 95% konfidensintervall, vertikale linjer: variasjonsbredde. Tallene representerer antall ovarier målt.

Histologisk preparat: Hvilende oocytter (fase 2a) ligger tett mot hverandre i lamellene. Ovarieveggen, 9-23  $\mu\text{m}$ , er tynn (Bilde 12. ov, Fig.4). Blodårene er små.

Totalpreparat: Oocytene er transparente, og både de og kjernen har et glatt omriss (Bilde 18. ho).  $\bar{D}G1(10) < 125 \mu\text{m}$  (se under stadium 2A).

#### Stadium 2A. Førstegangsmodnende

Makroskopisk beskrivelse: Makroskopisk er ovariene lik de for stadium 1, men noe større (0.1-0.7 gram). Av den grunn blir de vanligvis klassifisert som stadium 1 av HI, men stadium 2 kan også forekomme.

Histologisk preparat: De største oocytene er i fase 2b eller 2c. SHIROKOVA (1977), som undersøkte kjønnsmodning hos baltisk torsk (Gadus morhua callarias), skilte også ikke-kjønnsmoden fisk fra kjønnsmoden ved at sistnevnte hadde oocytter med perifer RNA-ring. Ovarieveggen er litt tykkere, 12-42  $\mu\text{m}$  (Bilde 13. Fig.4).

Totalpreparat: Fase 2b eller 2c vil i et totalpreparat kjennes igjen ved følgende karakter: litt mindre transparent enn fase 2a, oocytene omriss er delvis "frynsete", kjernemembranen bukker seg og nucleoli blir mer ovale til rektangulære (Bilde 19. f2c, se også Fig.8. punkt 5).

Det kan være vanskelig visuelt å skille oocytter i fase 2b eller 2c fra de i fase 2a. Av den grunn ble det ønskelig å finne en grenseverdi i diameter. Fig.5 viser diameterfordelingen av 30 oocytter fra G1 for fisk i stadium 1 og stadium 2A i to lengdegrupper (21 og 23 cm). Det ble utført en tosidig t-test (1% signifikansnivå) i hver lengdegruppe - diametrene var signifikant forskjellige for stadium 1 og stadium 2A. Av Tabell 4 ser en at både  $\bar{D}(100)$  og  $\bar{D}G1(30)$  for de to stadiene viser en tendens til økende diameter med økende fiskelengde. Hos stadium 2A har  $\bar{D}G1(30)$

den klareste trenden. Grenseverdier ble funnet ved hjelp av  $\bar{D}G1(10)$ . (Ved sammenligning av  $\bar{D}G1(30)$  og  $\bar{D}G1(10)$  var sistnevnte like velegnet.) Mellom stadium 1 og stadium 2A ble grenseverdien 125  $\mu\text{m}$  (se Tabell 5). Denne gjelder kun innenfor de oppsatte fiskelengde-intervallene. En bør også være klar over at bare 10 ovarier i stadium 1 ble undersøkt. Middelerverdi av  $\bar{D}G1(10) \pm 2$  standardavvik: stadium 1,  $(100 \pm 20) \mu\text{m}$ ; stadium 2A,  $(160 \pm 38) \mu\text{m}$ .

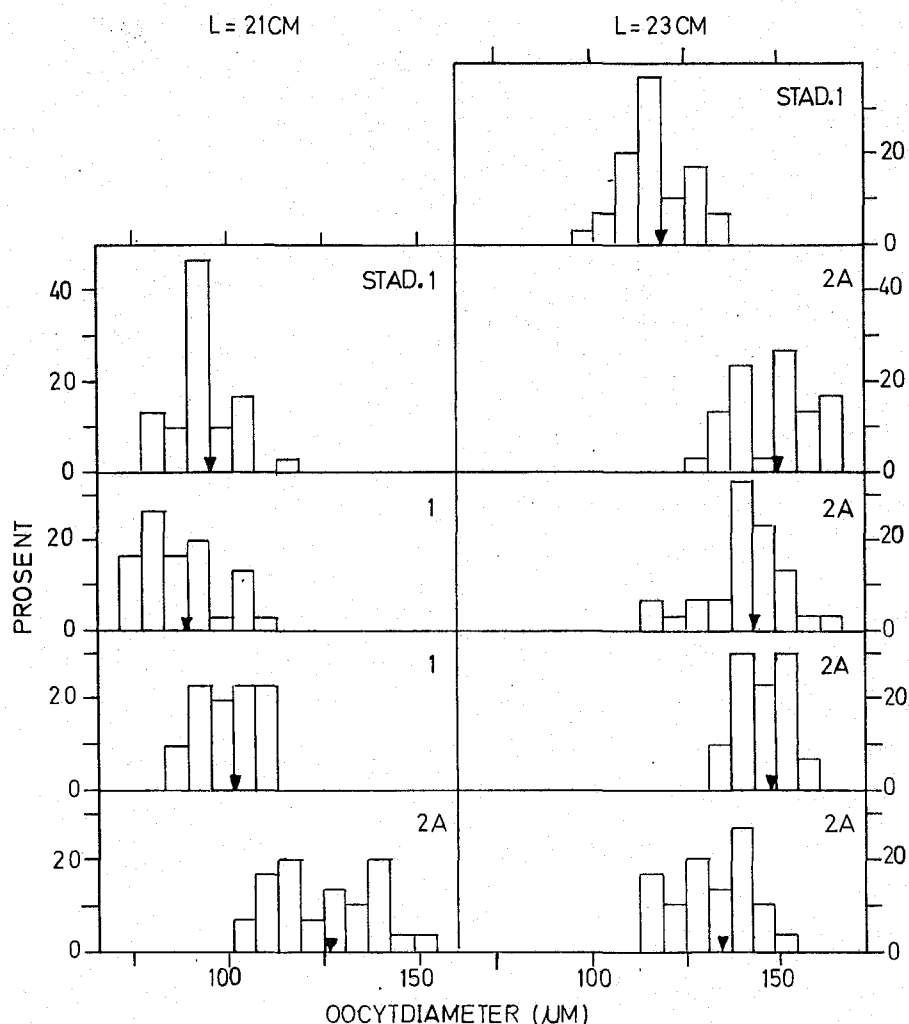


Fig. 5 Frekvensfordeling av diameter av 30 oocytter fra G1 for modningsstadiene 1 og 2A i lengdegruppene 21 og 23 cm. Hvert histogram representerer et ovarium. Trekant anviser  $\bar{D}G1(30)$ .



### Stadium 2B. Utgytt/ny modnende

Makroskopisk beskrivelse: Ovariene er gjennomsluktige orange/rød og noe spettet. De er kompakte, og noen residual egg kan av og til sees. Det beste makroskopiske kriterium for å identifisere en "recovering spent" gonade er den fortykkede ovarieveggen (BOWERS & HOLLIDAY 1961). Ovarievekten er 0.4-3.5 gram.

Histologisk preparat: De største oocytene er i fase 2c. Ovarieveggen er blitt mye tykkere, 33-145  $\mu\text{m}$  (Bilde 14). Konfidensintervallet (95%) ligger langt fra det til stadium 2A (Fig.4). Det er generelt mer bindevev i hele ovariet. Vaskulariseringen er også rikere, og noen blodkar kan være svært store (Bilde 4, 14. bk).

Totalpreparat: Oocyt-morfologi er lik den for stadium 2A.  $\overline{\text{DG}}1(10)$  ligger i intervallet 145-235  $\mu\text{m}$ . Det er overlapping med stadium 2A mellom 145-195  $\mu\text{m}$ .

### Stadium 3A. Modnende I

Makroskopisk beskrivelse: Dette stadiet er vanskelig å skille fra stadium 2B, og av den grunn blir det vanligvis klassifisert som stadium 2 av HI. Ved fikseringen vil ovariet få en mer gul farve enn stadium 2-ovariet som vil være mer brunlig. Ovarievekten (0.7-4.3 gram) har økt litt, men den ligger for en stor del innenfor intervallet til stadium 2B.

Histologisk preparat: De største oocytene er i fase 3 eller 4a.

Totalpreparat: Oocytene er lysebrune-brune. Det er mange små og runde nucleoli i kjernen - dette er den beste karakteren. Små plommevakuoler og/eller plommekorn kan sees perifert. Bilde 20. Nedre og øvre grense for  $\overline{\text{DG}}1(10)$

er 215 og 285  $\mu\text{m}$ , henholdsvis. I et lite område, 215-235  $\mu\text{m}$ , er det overlapping med stadium 2B.

#### Stadium 3B. Modnende II

Makroskopisk beskrivelse: Ovariene er orange/rosa, og opake egg er såvidt synlige. Ovarievekten øker markert, 1.9-13.1 gram. Se også forløpet av GSI (Fig.7). GSI overlapper ikke med den for stadium 3A.

Histologisk preparat: De største oocytene er i fase 4b.

Totalpreparat: Oocytene (G1) er mørkebrune-svarte. Sentrum av de skal alltid være gjennomskinnelig. Hos tidlig stadium 3B vil det ligge en perifer brun ring i oocytene. Hos seint stadium 3B vil oocytene virke helt svarte, men ved økt lysstyrke vil sentrum bli klart gul. G2-oocytene er brune. Bilde 21.  $\bar{D}G1(10)$  ligger i intervallet 310-465  $\mu\text{m}$  (ingen overlapping med andre stadier).

#### Stadium 4. Modnende III

Makroskopisk beskrivelse: Ovariene er faste og orange/rosa. Opake egg er tydelig synlige. Det er fortsatt kraftig økning i ovarievekt og GSI. Ovariene veier 2.9-28.8 gram. Konfidensintervall (95%) for GSI ligger langt fra det for stadium 3B, men overlapper med stadium 5.

Histologisk preparat: De største oocytene er i fase 5.

Totalpreparat: Oocytene (G1) er svarte. De kan være gjennomskinnelige perifert, men ellers ikke. G2-oocytene er også svarte. Bilde 22.  $\bar{D}G1(10)$ , 480-750  $\mu\text{m}$ , viser ingen overlapping.

Stadium 5. Modnende/ferdig modnet

Makroskopisk beskrivelse: Ovariene er orange/rosa. Noen hyaline egg sees. Ovarievekt: 10.6-41.5 gram. GSI når et maksimum.

Histologisk preparat: De største oocytene er i fase 6.

Totalpreparat: Oocytene er lysebrune og kjennes lett igjen p.g.a. sin størrelse og gjennomskinnelighet. Bilde 23.  $\bar{D}G1(10) > 1$  mm.

Stadium 6. Gytende/rennende

Makroskopisk beskrivelse: Ovariene er rosa/hvit. Hovedsakelig hyaline egg kan sees og disse er lett å presse ut. Ovarievekten er meget høy. GSI viser en avtagende tendens.

Histologisk beskrivelse: Som stadium 5.

Totalpreparat: Som stadium 5 - den eneste forskjellen er antallet av hyaline oocyter.

Stadium 7. Utgytt

Makroskopisk beskrivelse: Ovariene er spettet rosa/rød og blodsprenget. De virker slappe og delvis tomme. Det er typisk noen gjenværende egg. Ovarievekten og GSI har avtatt dramatisk.

Histologi: Det fins utallige residual-follikler i ovariets stroma (MAZHIRINA 1978).

Totalpreparat: Mange tomme og innskrunpede follikler ligger blant oocyter i fase 2 (Bilde 24. tf). Antallet av disse oocytene ser ut til å være relativt lavt.

Tabell 3 Ovarievekt og midlere gonosomatisk indeks ( $\overline{GSI}$ ) for modningsstadiene. For sistnevnte er også standardfeilen ( $s/\sqrt{n}$ ) utregnet. n(tot.): totalt antall fisk undersøkt, parentes: antall fisk undersøkt i vedkommende måned.

Modn. stad.	n (tot.)	Ovarievekt min.-maks. verdi (gram)	L min.-maks. verdi (cm)	$\overline{GSI} \pm$ standardfeilen til $\overline{GSI}$		
				mars	august	oktober
1	10	0.05 - 0.12	18 - 23	0.16 $\pm$ 0.01 (9)	0.12 (1)	
2A	29	0.10 - 0.70	21 - 32	0.29 $\pm$ 0.01 (19)	0.24 $\pm$ 0.03 (7)	0.33 $\pm$ 0.02 (3)
2B	61	0.43 - 3.50	28 - 43	0.52 $\pm$ 0.03 (15)	0.59 $\pm$ 0.02 (25)	0.63 $\pm$ 0.03 (21)
3A	27	0.72 - 4.30	28 - 42	0.87 $\pm$ 0.07 (7)	0.50 $\pm$ 0.06 (6)	0.66 $\pm$ 0.03 (14)
3B	11	1.9 -13.1	26 - 40	2.1 $\pm$ 0.2		
4	31	2.9 -28.8	24 - 38	7.0 $\pm$ 0.5		
5	7	10.6 -41.5	24 - 42	9.0 $\pm$ 1.4		
6	2	20.5 -41.0	33 - 45	7.2 $\pm$ 2.1		
7	3	0.65 - 1.50	28 - 34	0.71 $\pm$ 0.06		

Tabell 4 Oocytdiameter mot fiskelengde for modningsstadiene 1 og 2A. n: antall fisk undersøkt i hver lengdegruppe for hvert stadium.

L (cm)	Modningsstadium 1			Modningsstadium 2A		
	n	$\bar{D}(100)$ ( $\mu\text{m}$ )	$\bar{DG1}(30)$ ( $\mu\text{m}$ )	n	$\bar{D}(100)$ ( $\mu\text{m}$ )	$\bar{DG1}(30)$ ( $\mu\text{m}$ )
18	2	54	95			
19	1	64	97			
20	3	69	104			
21	3	65	97	1	80	128
22				2	86	141
23	1	73	120	4	83	145
24				2	80	148
25				2	87	153
26				3	96	169
27				1	100	176
28				2	98	171

Tabell 5 Grenseverdier for  $\bar{DG1}(10)$  og største og minste oocytdiameter i G1 for ulike modningsstadier. n: antall fisk undersøkt i hvert stadium.

Modn.	n	$\bar{DG1}(10)$ Nedre og øvre grense ( $\mu\text{m}$ )	Min.-maks. oocytdiameter i G1 ( $\mu\text{m}$ )	L (cm)
1	10	85 - 125	75 - 135	18 - 23
2A	26	125 - 195	105 - 215	21 - 30
2B	24	145 - 235	135 - 240	28 - 40
3A	14	215 - 285	200 - 315	28 - 35
3B	13	310 - 465	300 - 525	26 - 40
4	20	480 - 750	450 - 870	24 - 38
5	6	> 1000	955 - 1190	24 - 42
6	2	> 1000	1035 - 1310	33 - 45

5.3 Diskusjon

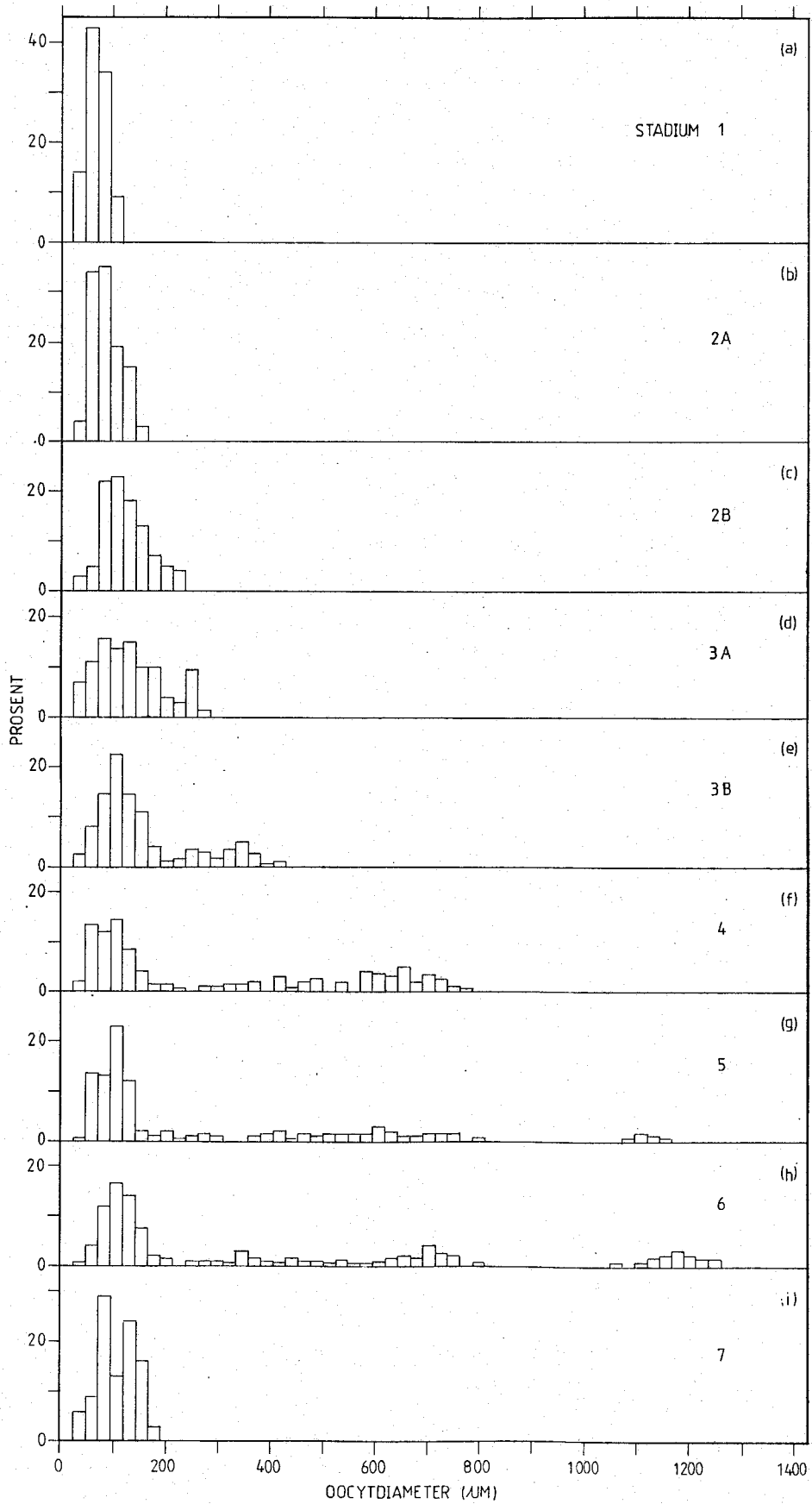
Hos kolmule fins det, som nevnt tidligere, to hovedtyper av oocytter - de i previtellogene og de i vitellogene. BOWERS & LLIDAY (1961) skiller mellom hvilende og modnende oocytter. Disse vil danne "reserve-fondet" og "gyte-fondet", henholdsvis (se ALEKSEYEVA & TORMOSOVA 1979). Hvilende oocytter vil alltid finnes på alle stadier i et ovarium. I Fig.6 er den store "toppen" ved 100 µm -diameter for alle modningsstadiene oocytter i vitellogenese. Hvorvidt fase 2b og fase 2c tilhører hvilende eller modnende oocytter er ikke avklart her. "Enlaget" ovarium hos MAZHIRINA (1978) svarer sannsynligvis til fase 2c, og det ble observert at denne fasen opptrer fra stadium IV (se Tabell 6). Dette skulle tyde på at oocytene er modnende. "Vitellogenese varer lenger i de tempererte soner noe mindre enn i de kalde områder, men i regel med at oocytene blir gytt" (MOMBERG 1974). I tillegg opptrer i oocytene er det små tommevakuoler opptrer i oocytene er det som er typisk for gyting kommende sesong (MOMBERG 1974, FORBERG 1982).

for hvert modnings-  
representerer et ovarium.

- 19.5 cm, 13/ 3/81.
- 24 cm, 5/ 8/81.
- 36.5 cm, 16/ 8/81.
- 27/10/81.
- 31/ 3/81.
- 25/ 2/81.

(0.05/0.05)=

(0.05/0.05)=



Et sikrere kriterium er plommekorn-avsetning. HTUN-HAN (1978a) fant oocyter med plommevakuoler i ovariet hos sandflyndre (Limanda limanda) hele året slik at oocyter med plommekorn er der den første indikasjon på modnende oocyter. Hos kolmule opptrer friske plommevakuole-oocyter om høsten (se avsnitt 8, stadium 3A). Fordi plommevakuoler er vanskelig å se og å skille fra små plommekorn i hele oocyter, er stadium 3A definert med en av eller begge disse karakterene. Stadium 3A er altså det første tegn på at fisken har modnende oocyter.

De eneste oocytene som er klart separert fra de andre med hensyn til diameter, er de hyaline oocytene (Fig. 6. g, h). Årsaken til det er at de sveller (hydratiseres). Det framgår også av Fig.6 at kolmule har en asynkron utvikling av oocytene i løpet av modningssyklus. WALLACE & SELMAN (1981) gir en generell orientering om de tre utviklingsrytmene som finnes hos fisk (synkron, gruppe-synkron og asynkron). Asynkron utvikling er typisk for de fleste beinfisker som har intermitterende gyting (ALEKSEYEVA & TORMOSOVA 1979). Intermitterende gyting vil si at det gytes flere porsjoner ("batches") med egg. Rekrutteringen av modnende oocyter fra hvilende oocyter er viktig for varigheten av gyteperioden. Når det er skarp separasjon mellom de, iallfall ved fremskredet modning, er den kort og bestemt ellers lang og ubestemt (HICKLING & RUTENBERG 1936). Hyse (Melanogrammus aeglefinus) har en asynkron utvikling og en diskontinuerlig rekruttering (ALEKSEYEVA & TORMOSOVA 1979, ROBB 1982). At rekrutteringen er diskontinuerlig hos hyse ble først vist av HICKLING & RUTENBERG (1936). ZILANOV (1980a) skriver at Gadidae blir referert til de med "unbroken cycle of ovocytes' maturing" - det er feil å hevde det generelt. Lysing (Merluccius merluccius) (fam. Merlucciidae) er eksempel på asynkron utvikling og kontinuerlig rekruttering (se HICKLING & RUTENBERG 1936). Kolmule har sannsynligvis en diskontinuerlig rekruttering av modnende oocyter ut fra følgende: i) Det er meget få observasjoner av oocyter like til høyre for den store "toppen" i Fig.6. e-h. Frekvenskurven for hyse, vist av HICKLING & RUTENBERG 1936, har det samme mønsteret. Hos fisk med en kontinuerlig rekruttering



har "toppen" en utpreget positiv skjevhet som hos California-sardin (Sardina caerulea) (CLARK 1934) og taggmakrell (Trachurus trachurus) (MACER 1974). ii) "Enlaget follikel-fase" forsvinner i stadium IV (MAZHIRINA 1978). ROBB (1982) fant tilsvarende hos hyse bortsett fra at det var oocyter med plommevakuoler.

Diametermålinger av hele oocyter gir ikke svar på hvor mange porsjoner av egg som gytes på gytefeltet (se YAMAMOTO & YAMAZAKI 1961, MACER 1974). Ut fra betraktninger av totalpreparat gyter kolmule minst tre porsjoner (Bilde 23). Dette er i overensstemmelse med MAZHIRINA (1978). POLONSKY (1968) mener at det er tre, men at den siste porsjonen muligens resorberes. Det er mulig å dele opp stadium 7 (utgytt) i understadier etter hvor mange porsjoner som er gytt (se ALEKSEYEVA & TORMOSOVA 1979), men det er ikke forsøkt her.

MAZHIRINA (1978) har laget en modningsskala som er inndelt i seks stadier. I tillegg defineres et juvenilt stadium. Det blir gitt en kombinert makroskopisk/histologisk beskrivelse av stadiene. Den sannsynlige sammenhengen mellom denne skalaen og den som er basert på "HI-skalaen" vises i Tabell 6.

Tabell 6 Sammenheng mellom modningsskala utviklet for kolmule av MAZHIRINA (1978) og modningsskala basert på "HI-skalaen".

MAZHIRINA (1978)	"EGEN SKALA"
STADIUM	STADIUM
I	1
II	2A, 2B
III	3A
IVA	3B
IVB	4
IVC	5
V	6
VI	7
(VI-II)	(2B)

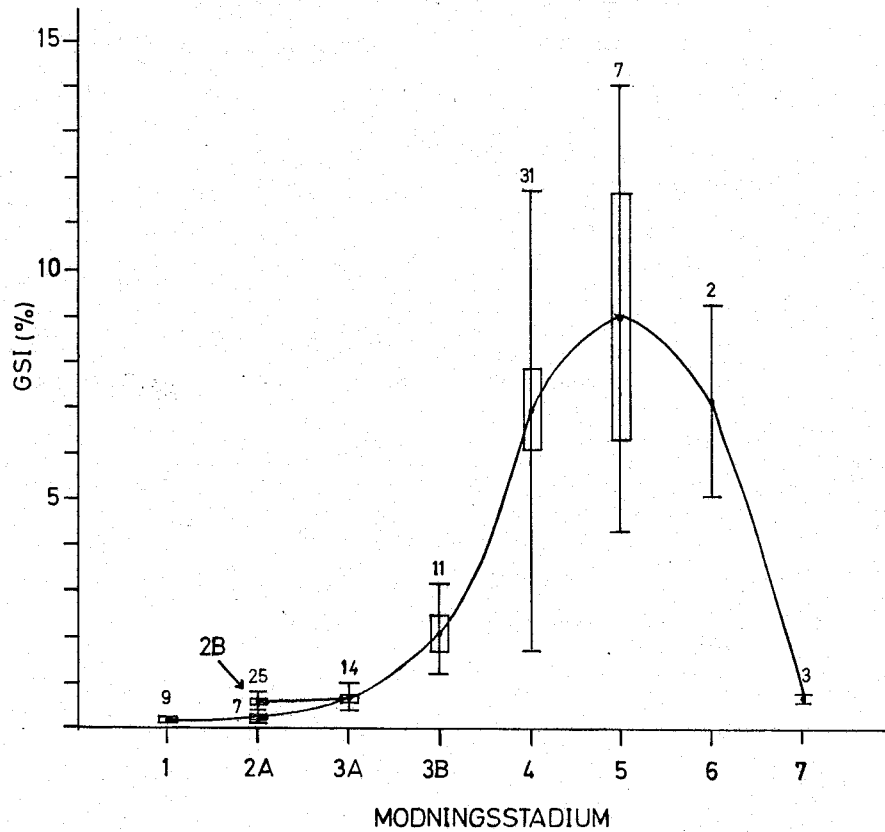


Fig. 7 Gonosomatisk indeks (GSI) for de forskjellige modningsstadiene. Håndtilpasset kurve er trukket mellom middelveiene. Punkt: middelvei, histogram: 95% konfidensintervall, vertikale linjer: variasjonsbredde. Tallene representerer antall ovarier. GSI er beregnet for mars mnd., untatt for stadiene 2A og 2B (aug.) og 3A (okt.).

Av Fig.7 ser en at GSI følger det generelle mønsteret med en rask økning og høye verdier mot gyting og en lav verdi etter gyting. Dette gjelder ikke for tropfisk (se NIKOLSKY 1963). Kun to ovarier ble observert i stadium 6, men det er trolig riktig at GSI avtar fra stadium 5 til stadium 6. Både hanner og hunner vil sannsynligvis bli nødt til å kvitte seg med sine modne gameter når trålen hales opp

fra dypet hvor de gyter fordi svømmeblæren utvider seg (PAWSON s.a). MAZHIRINA (1978) har også målt GSI (modningskoeffisient) for de forskjellige stadiene. Våre resultater er markert forskjellige for stadium III (GSI: 0.8 - 5.0 %) - stadium 3A (GSI: 0.4 - 1.1 %) og stadium IV (GSI: 18 - 19 %) - stadiene 3B, 4 og 5 (GSI: 1.2 - 14.1 %). For stadium IV menes det sannsynligvis maks. GSI. I dette stadiet blir maks. ovarievekt oppgitt til 30 gram. I tilsvarende stadium fant jeg denne til å være 41.5 gram (Tabell 3). Maks. GSI hos MAZHIRINA (1978) skulle altså vært lavere. En del av forskjellene, i tillegg til eventuell feilveing av fisken på feltet, kan tilskrives bruk av ulik fikseringsvæske til gonadene og en mulig forskjell i definisjon av GSI. I definisjonen av GSI kan det med "kroppsvekt" menes totalvekt eller totalvekt minus indre organer (se NIKOLSKY 1963). MACER (1974) igjen bruker totalvekt minus gonadevekt. MAZHIRINA (1978) definerer ikke GSI.

## 6. OOCYTT-DEGENERASJON

I tillegg til normale oocyter i et ovarium vil det ofte finnes oocyter som viser avvikende karakterer. Degenerasjon er den prosessen hvorved oocytene brytes ned og tilslutt forsvinner. Prosessen blir også kalt resorpsjon, atresia eller oolysis. Under degenerasjonen vil det dannes corpora atretica (se BARR 1963). BARR (1963) gir en god beskrivelse av hvordan oocytene degenereres hos rødspette (Pleuronectes platessa), og TREASURER & HOLLIDAY (1981) henviser til mange artikler om forskjellige fiskearter hvor oocyt-degenerasjon blir beskrevet og årsakene diskutert.

Ved beskrivelse av oocyt-degenerasjon hos kolmule, blir det skilt mellom degenerering av oocyter med og uten plommemasse. Det blir gitt en mer omfattende beskrivelse av degenerasjon hos oocyter uten plommemasse på grunn av oppgavens problemstilling.

### Degenerering av oocyter uten plommemasse

Fenomenet er vanlig i stadiene 2A, 2B, 3A og 7. Oocytene som degenereres, er enten i fase 2 eller fase 3 (sistnevnte kun for stadium 3A). Det er typisk bare de aller største oocytene i ovariet som blir degenerert.

Histologisk preparat: Døde oocyter i fase 2 blant normale oocyter blir vist i Bilde 17 (do). Bilde 16 viser degenerasjon av en oocyt i fase 3, og en ser hvordan granulosa-cellene (gc) bryter ned oocytten. "Denne fagocytose-aktiviteten hos granulosa-cellene har ofte blitt beskrevet av histologer siden forrige århundre" (HOAR 1969). Chorion (c) brytes ned, og granulosa-cellene øker voldsomt i antall (hypertrofi). Ved ytterligere degenerasjon, vil det dannes et degenerasjonsprodukt (Bilde 15, 17, dp). Denne betegnelsen blir her brukt i stedet for corpus atreticum fordi corpus atreticum skal være omgitt av "follikkel-membraner" (se BARR

1963) - disse ble ikke alltid observert. De svært små, runde og sterkt basofile og de noe større, ovale og svakt-middels basofile "legemene" er typiske strukturer som observeres i degenerasjonsproduktet (Bilde 15).

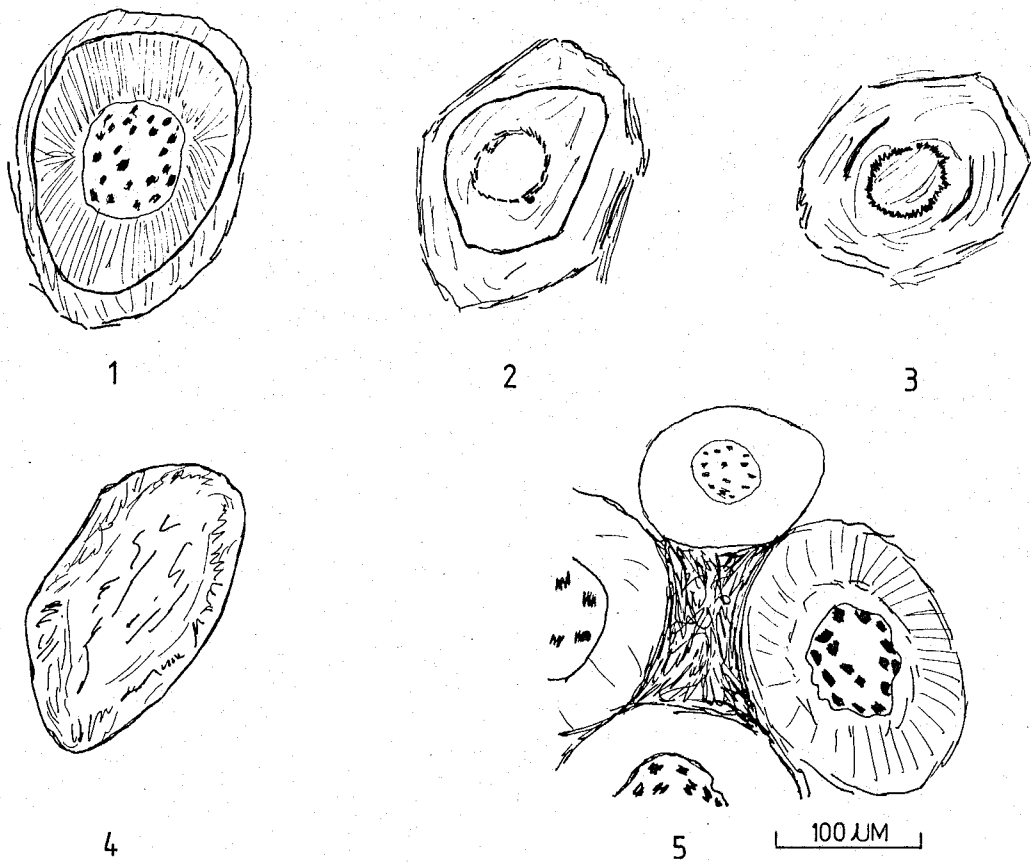


Fig. 8 Totalpreparat-skisse (mikroskop) av oocyter uten plommemasse som degenereres. 1-4: økende degenerasjonsgrad, 5: i sentrum sees et degenerasjonsprodukt, over dette en normal oocyt i fase 2a og til høyre en normal oocyt i fase 2c.

Totalpreparat: Degenererende oocyter ble undersøkt både i mikroskop og binokular.

i) Mikroskop. I Fig.8 er vist en skisse av de forskjellige trinnene i degenerasjonen. Ved økende grad av degenerasjon, vil oocytene bli brunere og degenerasjonsproduktet er brun-svart. Det er degenerasjonsproduktene som gjør at ovariene makroskopisk virker "spettet", se ANON.(1980b).

ii) Binokular. Hos normale oocyter er kjernen farveløs og cytoplasma svakt hvitaktig, men hos degenererende oocyter har kjernen blitt helt hvit. Ved ytterligere degenerasjon blir oocytene gule, og degenerasjonsproduktet framtrer som en kraftig gul og irregulær struktur i lamellene. For å få et inntrykk av hvor mange oocyter som degenereres i forhold til normale oocyter, er binokularet best. Det ble laget en visuell skala (delvis subjektiv):

	Kode
Ingen degenerasjon	0
Noen få degenererende oocyter (< ca. 5%)	1
Degenererende oocyter vanlig og lett synlig (ca: 5-25%)	2
Mange degenererende oocyter (> ca. 25%)	3

#### Degenerering av oocyter med plommemasse

I totalpreparat fra ovarier som er i stadium 3B,4,5 eller 6, kan "plommemasse-oocyter" med uvanlige karakterer av og til observeres. Uvanlige karakterer kan være for eksempel at oocytene er innskumpet, eller at plommemassen er ulikt fordelt i oocytten. Et residual egg ble snittet, og strukturene i det lignet de som ble beskrevet i degenerasjonsproduktet fra oocyter uten plommemasse.

## 7. BILDER

### 7.1 Forkortelser

bk,	blodkar;	ol,	oviger lamell;
c,	chorion;	ov,	ovarievegg;
do,	død oocyt;	pk,	plommekorn;
dp,	degenerasjonsprodukt;	pm,	plommemasse;
f2a,	fase 2a;	pt,	primær theca;
f2c,	fase 2c;	pv,	plommevakuole;
f2c-3,	fase 2c-3;	rna,	perifer RNA-ring;
f3-4a,	fase 3-4a;	sfo,	sigdformet basofilt område;
gc,	granulosa-celler;	t,	theca;
ho,	hvilende oocyt;	tf,	tom follikkel;
n,	nucleolus;	zre,	zona radiata externa;
		zri,	zona radiata interna.

### 7.2 Bildeforklaringer

#### Histologisk preparat

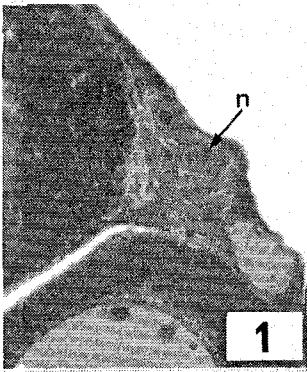
- Bilde 1. Fase 1, oogonier. Nucleolus (n) sees. ca.x1120.
- Bilde 2. Tidlig postsynapsis-oocyter. ca.x1120.
- Bilde 3. Fase 2a (f2a) og fase 2b. Chorion (c) sees hos fase 2b. ca.x168.
- Bilde 4. Fase 2a og fase 2c. Perifer RNA-ring (rna) sees hos fase 2c. Store blodkar (bk) - typisk for modningsstadium 2B. ca.x168.
- Bilde 5. Fase 3. Plommevakuoler (pv) dannes. ca.x200.
- Bilde 6. Fase 4a. Plommemasse (pm) (plommekorn og -linser) avsettes perifert. ca.x168.
- Bilde 7. Fase 4b. Plommekornene (pk) sees tydelig. ca.x168.
- Bilde 8. Fase 5. Plommekorn fyller det meste av cytoplasma og ingen lett synlige nucleoli i kjernen. ca.x64.
- Bilde 9. Fase 5. Asentral kjerne. ca.x64.
- Bilde 10. Fase 6. Kollapset hyalin oocyt. ca.x64.

- Bilde 11. Tolaget chorion, zona radiata externa (zre) og zona radiata interna (zri). Radiærstrukturen i chorion kan sees. To oocyter i fase 4b ligger mot hverandre. ca.x1120.
- Bilde 12. Modningsstadium 1. Oviger lamell (ol) med oocyter i fase 2a (f2a). Tynn ovarievegg (ov). ca.x252.
- Bilde 13. Modningsstadium 2A. Oocyter med perifer RNA-sone dvs. fase 2c (f2c), tynn ovarievegg. ca.x252.
- Bilde 14. Modningsstadium 2B. Oocyter med perifer RNA-sone, tykk ovarievegg og store blodkar (bk). ca.x96.
- Bilde 15. Degenerasjonsprodukt (dp). Oocyt i fase 2a (f2a) omgitt av primær theca (pt). ca.x605.
- Bilde 16. Degenerering av oocyt i fase 3. Chorion (c) brytes ned, og granulosa-cellene (gc) fagocyter oocytten. ca.x200.
- Bilde 17. Døde oocyter (do) i fase 2 i et ovarium i modningsstadium 2A. ca.x96.

Totalpreparat av oocyter

- Bilde 18. Modningsstadium 1. Oocyter i fase 2a dvs. hvilende oocyter (ho). ca.x96.
- Bilde 19. Modningsstadium 2. Ser en oocyt i fase 2c (f2c), men også en oocyt i overgang til fase 3 (f2c-3) - dette sees ved det høyere antall av nucleoli. To hvilende oocyter (ho) sees også. ca.x96.
- Bilde 20. Modningsstadium 3A. Ser en oocyt i fase 3-4a (f3a-4) (legg spesielt merke til det høye antall nucleoli i kjernen). ca.x96.
- Bilde 21. Modningsstadium 3B. ca.x24.
- Bilde 22. Modningsstadium 4. ca.x24.
- Bilde 23. Modningsstadium 5 eller 6. Ser en hyalin oocyt (modent egg). ca.x24.
- Bilde 24. Modningsstadium 7. Tomme follikler (tf) blant oocyter i fase 2. ca.x63.

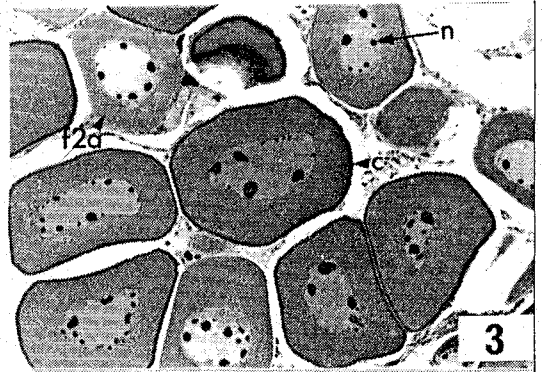




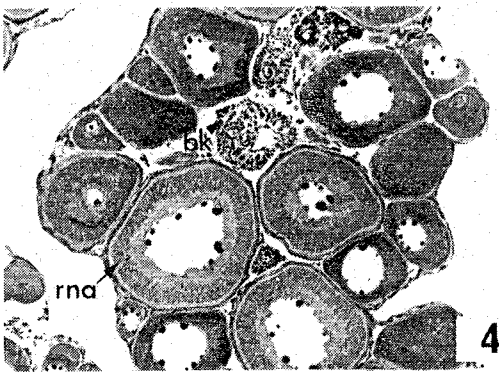
30 μm



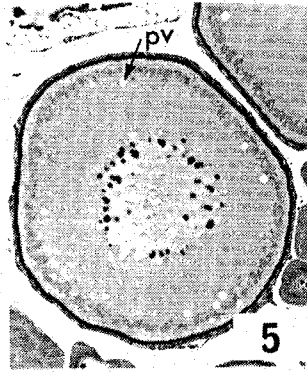
30 μm



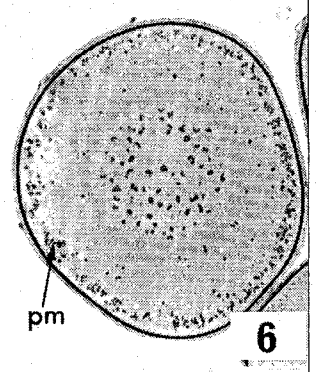
120 μm



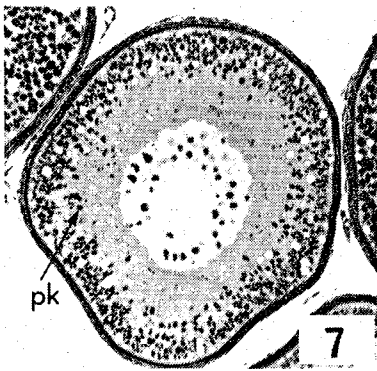
120 μm



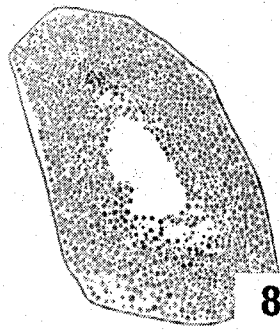
90 μm



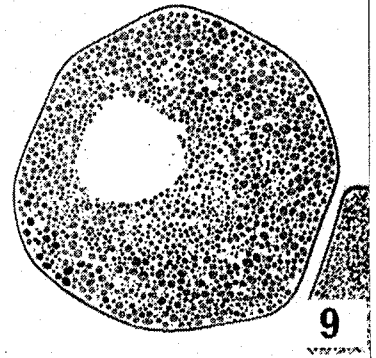
120 μm



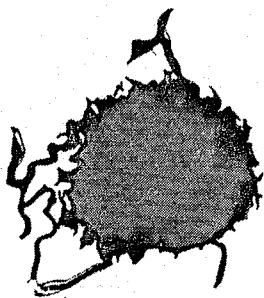
120 μm



300 μm

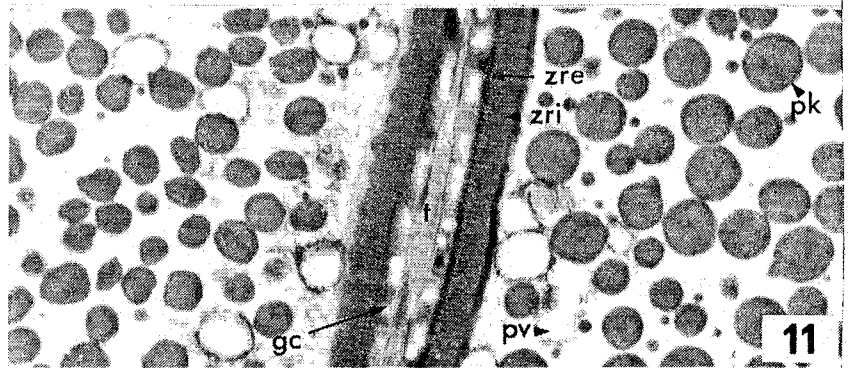


300 μm



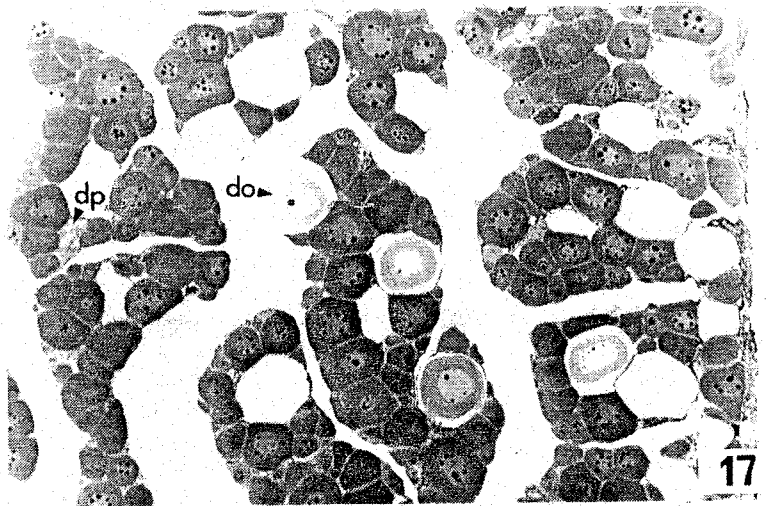
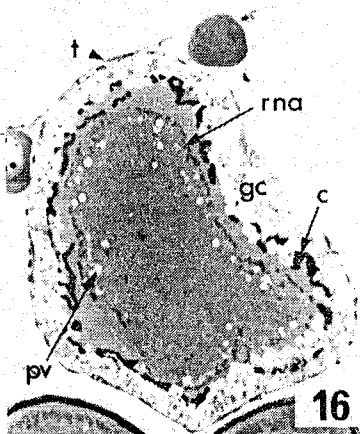
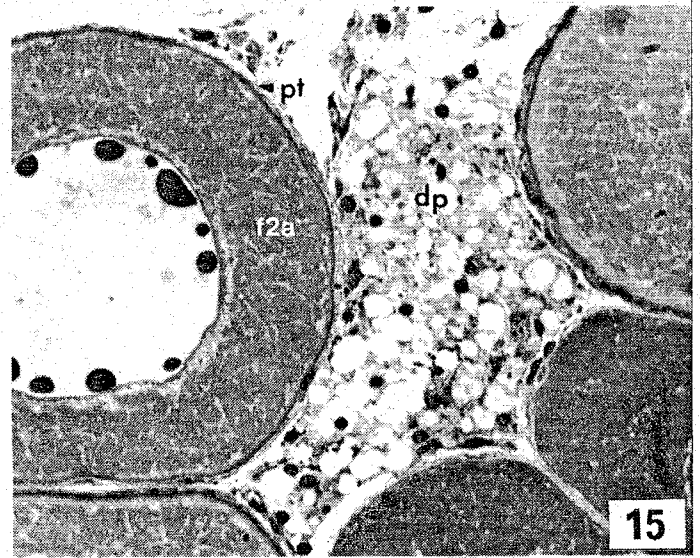
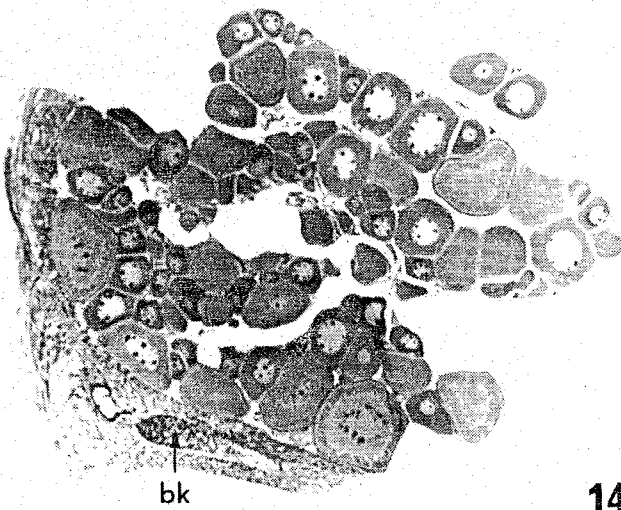
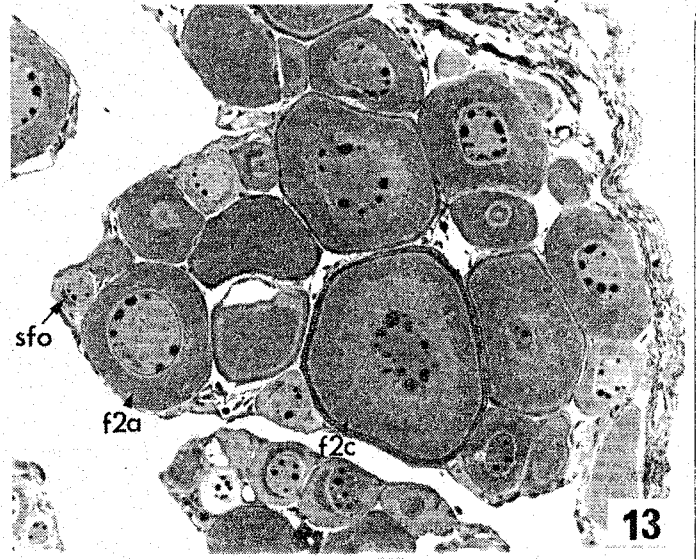
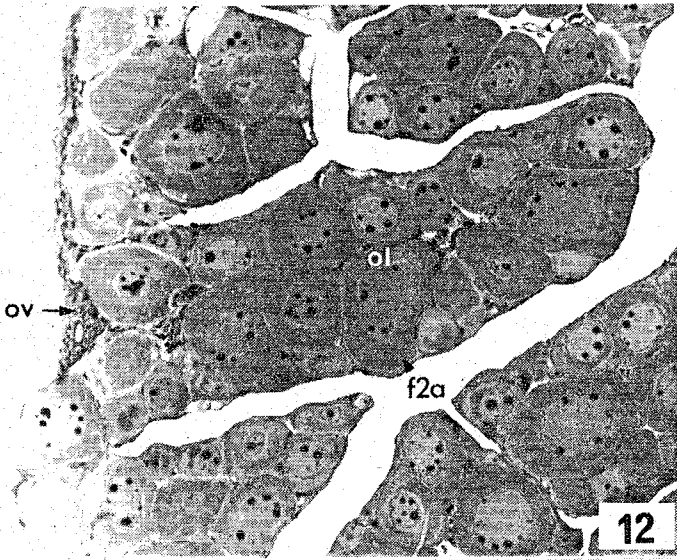
10

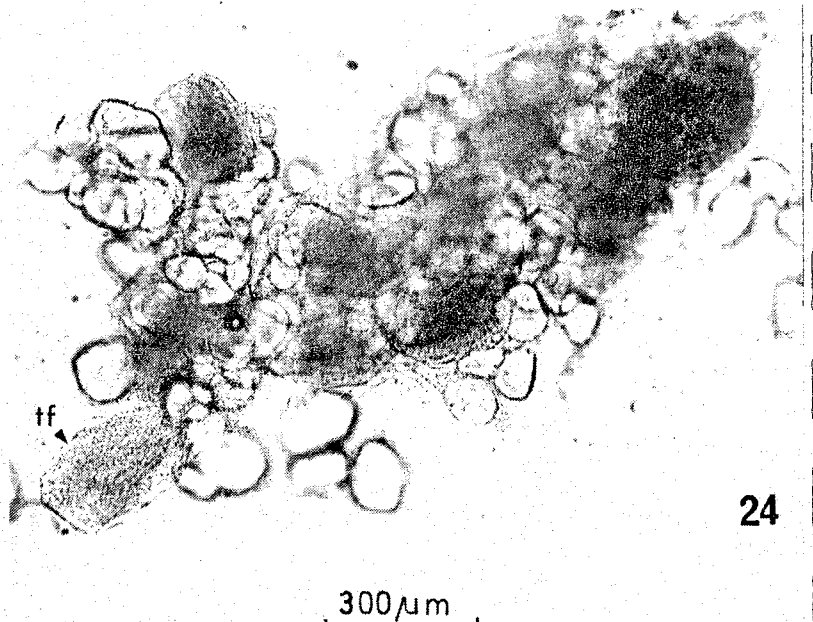
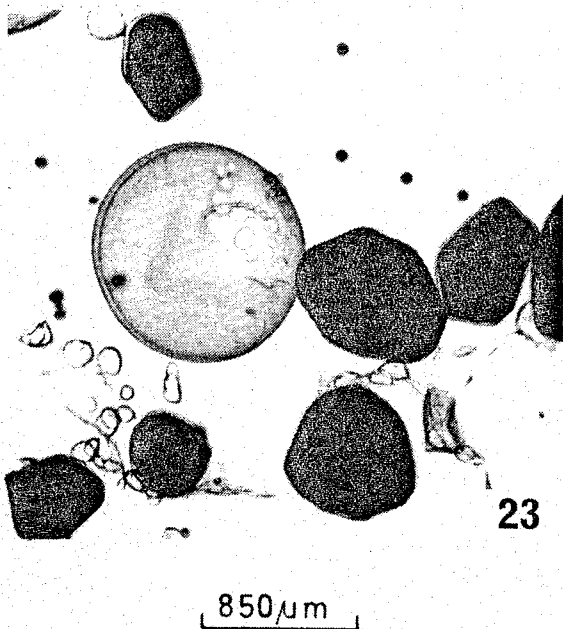
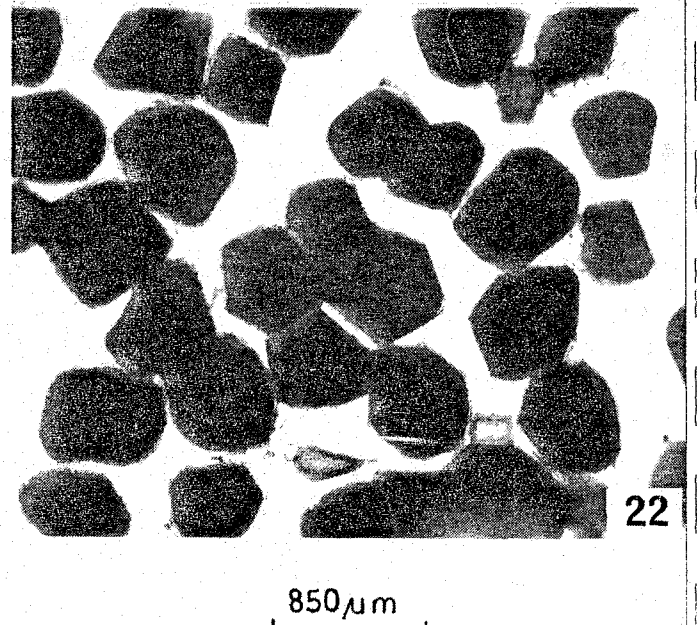
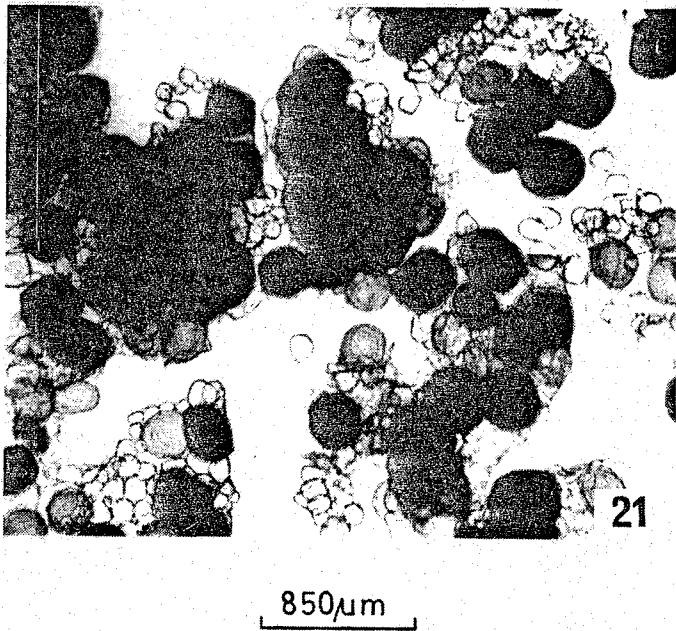
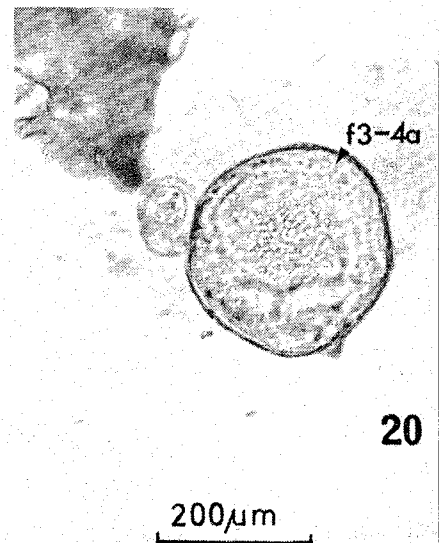
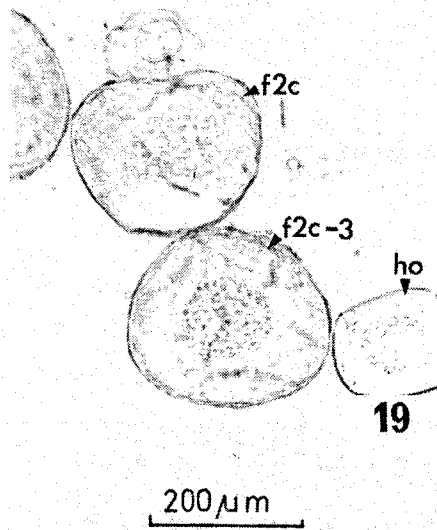
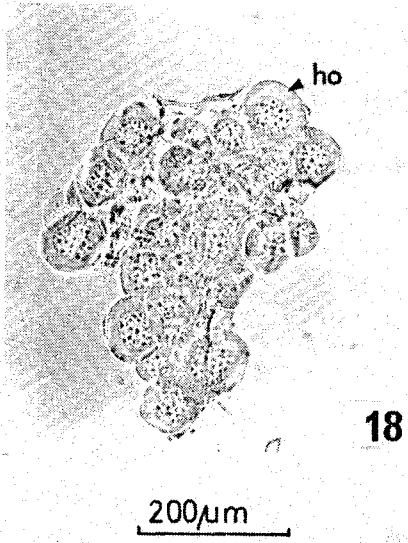
300 μm



11

30 μm





## 8. STADIEBESTEMMELSE AV INNSAMLET MARERIALE

### 8.1 Innledning

Resultatene fra stadiebestemmelse av ovarier fra fire tokt blir gjennomgått. Disse toktene var i mars, august, oktober (-november) 1981 og mars 1982. Den primære hensikten med det innsamlede materialet fra de tre første toktene var å lage en modningskala. Skalaen skulle så anvendes på materialet fra mars 1982. Som en konsekvens av dette, ble langt færre ovarier stadiebestemt fra hver av toktene i 1981 enn fra toktet i 1982. Kun utvalgte prøver fra toktene i 1981 blir gjennomgått, mens fra toktet i 1982 blir alle prøvene hvor det ble innsamlet ovarier gjennomgått.

### 8.2 Hovedgytefeltet vest av De britiske øyer. Mars 1981

Formålet med toktet fra Havforskningsinstituttets side var å estimere gytebestanden. Toktet er beskrevet av MONSTAD & MIDTTUN (1981). Undersøkellesområdet deles i fire underområder, og fordelingen av modningsstadier i hvert underområde gis i rapporten. Jeg gjennomgår her to prøver, P6 og P27 som ble tatt i posisjon  $61^{\circ}55'N$   $0^{\circ}33'V$  og  $60^{\circ}23'N$   $4^{\circ}12'V$ , henholdsvis. P6 ble valgt fordi det ble innsamlet ovarier fra store hunner (opptil 32 cm) som på toktet ble klassifisert som stadium 1, og P27 ble valgt da to av de innsamlede ovariene ble klassifisert som utgytt, og i tillegg ble det der også funnet store hunner med svært små ovarier.

### Resultater

P6: De minste hunnene var i stadium 1, og stadium 2A ble funnet helt opp til 32 cm (Tabell 7). De omtalte store hunnene var altså ikke umodne. Bilde 17 viser en typisk representant for stadium 2A i denne prøven - kompakte lameller og lite-middels med oocyt-degenerasjon. I de to

ovariene i stadium 3A var det massedegenerasjon. Verken i dette stadiet eller i stadium 2B ble det funnet tomme follikler.

P27: Stadium 2A ble her funnet opptil 29 cm (Tabell 8). Bilde 14 viser et ovarium i stadium 2B som ble klassifisert som stadium 1 på toktet. Også i denne prøven var det massedegenerasjon i ovariene i stadium 3A. Med hensyn til de to ovariene som ble bestemt som utgytt, viste det ene seg å være i stadium 3B og det andre i stadium 2B. I det sistnevnte kunne jeg verken finne tomme follikler eller f.eks. antydning til blodsprengning, men det hadde middels med oocyt-degenerasjon.

Fig.9 viser de to lengdefordelingene for alle hunnene i P6 og P27. Hunnene var jevnt over større i P27 enn i P6. P27 ligger i underområdet "N og V av Hebridene" - den største kolmula ble funnet der (MONSTAD & MIDDTUN 1981). I begge prøvene ble det observert flest 3-åringer, men i P27 var midlere alder vesentlig større (Fig.13).

### 8.3 Norskehavet. August 1981

Toktet hadde som hensikt å kartlegge utbredelse av kolmule i Norskehavet i beitesesongen, gjennomførelse og resultater er gitt av BLINDHEIM & MONSTAD (1982). I rapporten er lengdedata fra prøver innenfor det samme norske statistiske område (OMR) slått sammen. Tilsvarende er også gjort for aldersdata. Fra den nordlige delen av undersøkelsesområdet, OMR 39, stadiebestemte jeg to prøver. De to prøvene var P34 og P37, og de ble tatt i posisjon  $71^{\circ}40'N$   $8^{\circ}0'Ø$  og  $72^{\circ}50'N$   $7^{\circ}59'Ø$ , henholdsvis. Deres lengde- og aldersfordelinger ble slått sammen. Ovariene i P34 ble samlet inn på vanlig måte, men i P37 ble det kun tatt store hunner (8 stk. som målte 32-35 cm). Sør i undersøkelsesområdet, OMR 30, ble en liten prøve stadiebestemt. Dette var P2 som ble tatt i posisjon  $63^{\circ}05'N$   $2^{\circ}23'V$ . Det ble altså valgt prøver fra langt nord og sør i undersøkelsesområdet, og det

ble gjort for å se om det var noen forskjell i ovariene.

### Resultater

P34 og P37: I begge prøvene ble det funnet ovarier i stadium 3A (P34, Tabell 9; P37, 1 stk. i stadium 3A og 7stk. i stadium 2B), men stadiet kunne være vanskelig å skille fra stadium 2B. I 65% av ovariene i stadium 2B var det residualegg.

P2: Det ble ikke funnet stadium 3A (Tabell 10), men det kommer sannsynligvis av at få ovarier ble undersøkt.

Det var mest oocyt-degenerasjon i P37 og minst i P2.

Gjennomsnittslengden av alle hunnene i P34 og P37 var ganske høy, men variasjonsbredden var liten (Fig.10). De fleste var fra 4-10 år, men aldersgruppene 3-16 år var representert (Fig.14). I P2 var gjennomsnittslengden 30.9 cm og gjennomsnittsalderen 4.5 år.

### 8.4 Norskekysten. Oktober 1981

Et av formålene med toktet var å kartlegge forekomstene av kolmule langs kysten fra Stadt til Varangerfjorden og på kontinentalsokkelen fra Stadt til Senja, se WIBORG, MONSTAD & JOHANSEN (1982). Jeg gjennomgår her en prøve som ble stadiebestemt. Prøven ble tatt i Vestfjorden i posisjon 68°02'N 14°53'Ø. Grunnen til at den blir gjennomgått er at det ble fanget store hunner, og at en prøve ble tatt på akkurat samme sted i mars 1982 (neste avsnitt).

### Resultater

Det ble funnet ovarier i stadium 3A (Tabell 11), og de var vanligvis lett å skille fra ovarier i stadium 2B. Stadium 3A var altså mer typisk i denne prøven enn i de to nevnte prøvene fra august (forrige avsnitt). 71% av ovariene i stadium 2B

hadde residualegg. Det ble ikke observert masse-degenerasjon av oocytter i noen av ovariene, men de fleste (58%) hadde middels med degenerasjon.

Fig.11 og Fig.15 viser lengde- og aldersfordeling for alle hunnene, henholdsvis. Gjennomsnittslengden var høy, men gjennomsnittsalderen var lavere enn forventet. Kolmule i Vestfjorden har et annet vekstmønster (MONSTAD, pers. medd.). Aldersgruppene 2-14 år var tilstede, men 5- og 6-åringene dominerte.

#### 8.5 Bjørnøya - Norskekysten. Mars 1982

På dette toktet skulle Havforskningsinstituttet undersøke hvor stor del av kolmule-bestanden som stod igjen i det østlige Norskehav og langs Norskekysten. MONSTAD (1982) beskriver toktet og resultatene fra det. Mengdeanslaget av kolmule er ikke gjort kjent i rapporten da resultatene var for lite pålitelige, men kolmula stod spredt i hele undersøkelsesområdet med de beste forekomster innerst i Vestfjorden (Fig.17). I rapporten er prøvene gruppert i fem områder, men de er også skilt med hensyn til fangstdyp. Jeg bruker samme områdeinndeling, men tar ikke hensyn til fangstdypet. Områdene med tilhørende prøver hvor ovarier ble stadiebestemt er følgende: Nord av  $71^{\circ}\text{N}$ , P1-P6; Vestfjorden, P7;  $68^{\circ}$ - $65^{\circ}\text{N}$ , P8 og P10 - P20 og syd av  $65^{\circ}\text{N}$ , P21 og P23. I området  $71^{\circ}$ - $68^{\circ}\text{N}$  ble det tatt en prøve (P9), og den bestod bare av to fisk hvorav den ene var en hunn. Alle prøvene er avmerket på Fig.17. Samtlige innsamlede ovarier ble stadiebestemt ved totalpreparat-metoden.

#### Resultater

Tabellene 12-15 viser hvilke modningsstadier som ble funnet og i hvilke lengdegrupper for de forskjellige områdene. En ser at i ingen av områdene ble det funnet umodne hunner. I hele undersøkelsesområdet var det meget lite småfisk. Det ble fanget bare en hunn under 25 cm (se Fig.12). Nord av  $71^{\circ}\text{N}$  og i Vestfjorden ble det ikke observert noen første-

gangsmodnende fisk.

Av Tabell 16 framgår det at stadium 2B var dominerende i alle områdene, fra 50-97%. Området nord av  $71^{\circ}\text{N}$  var spesielt fordi det der var kun to stadier, stadiene 2B og 3A.

Det ble funnet residualegg i de fleste ovariene i stadium 2B fra de forskjellige områdene (Tabell 17). Residualeggene (typisk fase 5 og 6) var døde og så relativt gamle ut, forøvrig var de lik de som ble observert i ovarier fra oktober 1981. I tre ovarier i stadium 2B fra P19, var det noen helt normale oocytter i fase 5 (Tabell 14). Det ble ikke letet etter residualegg i modnende ovarier, men av og til ble det også funnet slike der. I de to ovariene i stadium 3A fra området nord av  $71^{\circ}\text{N}$ , var det residualegg slik at samtlige hunner i dette området har gytt minst en gang tidligere. Alle ovariene i stadium 2B i hele undersøkelsesområdet var kompakte, og det ble ikke funnet tomme follikler i noen av dem.

Tabell 18 viser hvor mye oocyt-degenerasjon det var i stadiene 2B og 3A (og stadium 2A hvis tilstede) i de forskjellige områdene. Kode 2 dominerte i alle områdene, 63.2-77.4%. Kode 3 var mest utbredt nord av  $71^{\circ}\text{N}$  og manglet syd av  $65^{\circ}\text{N}$ , for kode 0 var forholdet omvendt. Men en ser av tabellen at det likevel ikke var noen markert forskjell i graden av oocyt-degenerasjon i de forskjellige områdene.

Gjennomsnittslengden av alle hunnene i hvert område var høy og høyest i Vestfjorden (Fig.12). En ser at standardavviket øker klart fra nord mot sør; både mindre og større hunner ble målt lenger sør. Fig.16 viser aldersfordelingen i de tilsvarende områdene. Den klart største gjennomsnittsalderen ble funnet nord av  $71^{\circ}\text{N}$ . Der dominerte 9-åringene, men hunner fra 3-16 år var representert, de fleste 7-10 år. I Vestfjorden var de fleste 5-10 år. I oktober 1981 (Fig.15) var hunnene i Vestfjorden jevnt over yngre, men derimot var gjennomsnittslengden og lengdens variasjonsbredde nesten identiske (oktober 1981, Fig.11). Mellom  $68^{\circ}$ - $65^{\circ}\text{N}$  var de fleste 4-10 år. Syd av  $65^{\circ}\text{N}$  var det mest 4-åringer i de to prøvene. 10-åringene manglet der helt og av figuren sees to markerte topper.



## 8.6 Diskusjon

### Bjørnøya - Norskekysten. Mars 1982

Fra dette toktet skiller jeg mellom tre grupper av ovarier:  
a) ovarier i stadiene 3B, 4 og 5, b) ovarier i stadiene 2B og 3A og c) ovarier i stadium 2A.

a) Alle ovariene i stadiene 3B, 4 og 5 var helt normale, og det er derfor grunn til å anta at gyting vil foregå litt senere på våren. De klart modnende ovariene ble observert fra Vestfjorden og sørover, men ikke nord for 71°N.

b) For stadiene 2B og 3A er det tre muligheter:

- i) Kolmula vil gyte senere på året
- ii) Kolmula har gytt tidligere på våren
- iii) Kolmula "står over" dvs. ikke gyter

i) Tidlig modnende ovarier ble funnet både av MAZHIRINA (1978) og av meg i august-oktober. Hvis en antar at denne kolmula gyter i mars neste år, tar videre utvikling fram til modne egg ca. seks-åtte måneder. Temperaturen kommer også inn, raskere modning ved høyere vanntemperatur (innen visse grenser) (HELA & LAEVASTU 1962), men likevel synes det lite sannsynlig at kolmule med ovarier i stadium 2B eller 3A i mars vil gyte senere på året. De skulle altså ha kommet lenger i utvikling.

ii) Som nevnt tidligere mener ZILANOV (1980a) at gyting finner sted i mars-juni i den nordlige delen av det området hvor han mener at kolmula kan gyte (Fig.1). Generelt vil en art gyte senere i nord enn i sør i sitt mulige gyte-område (se HELA & LAEVASTU 1962). Et annet moment som skulle tyde på at kolmula ikke har gytt før mars, er at det framgår fra MAZHIRINA (1980) at det tar opptil fire måneder før tomme follikler er forsvunnet. Hos torsk (WOODHEAD & WOODHEAD 1965) tar dette fire-fem måneder. Derimot hos Liopsetta obscura (YAMAMOTO 1956), hvitting og øyepål

(GOKHALE 1957) og hos taggmakrell (MACER 1974) forsvinner de raskt. Taggmakrell gyter flere relativt små porsjoner med egg, og MACER (1974) mener at det kan være den andre grunnen til at det er vanskelig å finne tomme follikler hos denne arten. Kolmule gyter også flere porsjoner, og det har generelt vært vanskelig å finne tomme follikler. (Faktisk har jeg bare funnet tre kolmuler som var i stadium 7 (sild-oljefabrikken på Horsøy). Toktet på gytefeltet i mars 1981 foregikk i følge MONSTAD & MIDTTUN (1981) før hovedgytingen hadde kommet skikkelig i gang). Av MAZHIRINA (1980) ser en at oppbyggingen av ovariet etter gyting kan ta fire måneder hos kolmule. Ved fullført oppbygging var det ikke mulig å se (makroskopisk) det sentrale hulrommet i et tverrsnitt av ovariet. Med hensyn til residualegg forteller disse at vedkommende hunn har gytt tidligere, men ikke at den nødvendigvis er utgytt (stadium 7) da det også var residual-egg i de fleste ovariene i stadium 2B om høsten. Også hos Benthoosema glaciale kan residualeggene være lenge i ovariene da de på en måte blir innkapslet (GJØSÆTER, J. pers. medd.). Det var ikke mulig å se forskjell på residualeggene fra august og oktober 1981 og fra alle prøvene, unntatt en, fra mars 1982. Tre hunner i P19, relativt langt sør i undersøkelsesområdet, må ha gytt tidligere på våren i 1982 dvs. rask oppbygging av ovarier kan altså forekomme hos kolmule.

iii) USHAKOV & MAZHIRINA (1978) fant "resorpsjon av kjønnsproduktene" hos eldre fisk i det vestlige Barentshav. De mener at denne kolmula "står over" og at det skyldes lavere temperatur i disse områdene. Fisk med asynkron utvikling av oocytene vil generelt ha mange degenererende oocytter i ovariet når den er utgytt (YAMAMOTO & YAMAZAKI 1961, WALLACE & SELMAN 1981). MAZHIRINA (1980) fant i mai måned masse-degenerasjon av "tilsluttende stadier" hos utgytt/ny modnende kolmule, og POLONSKY (1968) mener at den siste porsjonen med oocytter muligens degenereres. Jeg fant oocyt-degenerasjon også i månedene august og oktober - degenerasjon kan altså ikke bare foregå etter gyting. Degenerasjons-produkt dannes som en konsekvens av at

gonadotropin-nivået blir lavt (BARR 1963). Gonadotropin er et hormon som utskilles av hypofysen. WALLACE & SELMAN (1981) kaller vitellogenese gonadotropin-avhengig vekst-fase. Hos kolmule degenereres bare de største oocytene dvs. de er ved overgangen previtellogenese - vitellogenese. Nivået av gonadotropin er avhengig av ytre faktorer (se WALLACE & SELMAN 1981). Hos Perca og Stizostedion spp. kan ovariene forbli i stadium VI-II (tilsvarer stadium 2B) ved ugunstige forhold (HOKANSON 1977). Vitellogenese kommer først i gang når degenerasjonsprosessen er helt ferdig (VOLODIN et al. 1974, referert i TREASURER & HOLLIDAY 1981).

c) Stadium 2A (L=25-33cm) var kun tilstede i områdene 68°- 65°N og syd av 65°N. Ovariene hadde samme form for oocyt-degenerasjon som de i stadiene 2B og 3A. Etter som disse hunnene var kjønnsmodne skulle de ha utviklet modnende ovarier. I det vestlige Barentshav fant USHAKOV & MAZHIRINA (1978) umodne hunner (L=17-24cm) med forsinket kjønnsmodning.

Konklusjon: Sannsynligvis står alle hunnene nord for 71°N over. Dette ut fra eventuelt forventet gytetidspunkt og at det i tillegg ikke ble observert noen klart modnende ovarier. Fra Vestfjorden og sørover er det mer usikkert om alle hunner med ovarier i stadium 2B eller 3A "står over" da gyting kan ha foregått litt tidligere på våren; oppbygningstiden av ovarier etter gyting kan være kort. Alle i stadium 2A er stagnert i kjønnsmodningen.

Hovedgytefeltet vest av De britiske øyer. Mars 1981

Stadium 2A ble funnet på hovedgytefeltet. POLONSKY (1968) mener at ovariene blir ekstremt små etter gyting (L: 20-26 cm). Dette er ikke i overensstemmelse med mine histologiske undersøkelser, og jeg mener at de er stagnert i kjønnsmodningen. Hvorvidt stadiene 2B eller 3A på hovedgytefeltet "står over" eller har gytt tidligere på våren er ikke avklart her. MAZHIRINA (1978) fant at en stor del av kolmule på Porcupine-banken og ved Rockall var i "før-gytende og gytende stadium" allerede i midten av februar.

Tabell 7 Mars 1981. Nord og nordøst av Shetland, P6.  
Lengde mot modningsstadium. N: antall hunner i prøven, n: antall stadiebestemte ovarier.

L (cm)	N	Modningsstadium						n
		1	2A	2B	3A	3B	4	
18	2	2						2
19	1	1						1
20	2	2						2
21								
22	2		1					1
23	4		3					3
24	7		2					2
25	4		2					2
26	5		1				1	2
27	5		2					2
28	4		2	1				3
29	6				2			2
30	7					1	1	2
31	2			1				1
32	3		1	1				2
33								
34	1			1				1
35	2					1	1	2
36	1						1	1
37								
38								
39								
40	1			1				1
<b>Totalt</b>	<b>59</b>	<b>5</b>	<b>14</b>	<b>5</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>32</b>

Tabell 8 Mars 1981. Nord og vest av Hebridene, P27.  
(tabellforklaring, se Tabell 7)

L (cm)	N	Modningsstadium							n
		1	2A	2B	3A	3B	4	5	
21	1	1							1
22									
23									
24									
25	3		2						2
26	3		1					1	2
27	3		1				1		2
28	9		2						2
29	5		1	1					2
30	3			1	1				2
31	4			1			1		2
32	4					1	1		2
33	5			1			1		2
34	9				1			1	2
35	4			1		2			3
36	2			2					2
37									
38	1							1	1
39									
40	1					1			1
<b>Totalt</b>	<b>57</b>	<b>1</b>	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>28</b>

Tabell 9 August 1981. OMR 39, P34.  
(tabellforklaring, se Tabell 7)

L (cm)	N	Modningsstadium			n
		2A	2B	3A	
28	5	1	1		2
29					
30	6		2	2	4
31	6		3	1	4
32	3		2		2
33	2		2		2
34	4		1	1	2
35	3		1	1	2
36	1		1		1
<b>Totalt</b>	<b>30</b>	<b>1</b>	<b>13</b>	<b>5</b>	<b>19</b>

Tabell 10 August 1981. OMR 30, P2.  
(tabellforklaring, se Tabell 7)

L (cm)	N	Modningsstadium		n
		2A	2B	
27	1	1		1
28	1	1		1
29				
30	2	1	1	2
31				
32	2		2	2
33	2		2	2
<b>Totalt</b>	<b>8</b>	<b>3</b>	<b>5</b>	<b>8</b>

Tabell 11 Oktober 1981. Vestfjorden.  
(tabellforklaring, se Tabell 7)

L (cm)	N	Modningsstadium			n
		2A	2B	3A	
28	2	1		1	2
29	1		1		1
30	1		1		1
31	2	1		1	2
32	5		1	1	2
33	3			2	2
34	2		1	1	2
35	13		2		2
36	14		2	3	5
37	14		3	2	5
38	13		2	2	4
39	6		3	1	4
40	6		2		2
41	2		2		2
42	1			1	1
43	1		1		1
<b>Totalt</b>	<b>86</b>	<b>2</b>	<b>21</b>	<b>15</b>	<b>38</b>

Tabell 12 Mars 1982. Nord av 71°N. Lengde mot modningsstadium.  
N: antall hunner i prøvene, n: antall stadiebestemte ovarier.

L (cm)	N	Modningsstadium		n
		2B	3A	
28	1	1		1
29	1	1		1
30				
31				
32	2	2		2
33	12	12		12
34	12	12		12
35	13	12	1	13
36	14	14		14
37	9	8	1	9
38	1	1		1
39	1	1		1
<b>Totalt</b>	66	64	2	66



Tabell 13 Mars 1982. Vestfjorden.  
(tabellforklaring, se Tabell 12)

L (cm)	N	Modningsstadium				n
		2B	3A	3B	4	
29	1			1		1
30						
31	1			1		1
32	3	1	1			2
33	1	1				1
34	9	1	1	1		3
35	14	5		1		6
36	30	8	1	1	2	12
37	9	3				3
38	6	1		1		2
39	3	2				2
40	3			1	1	2
41	2			1	1	2
42	1	1				1
43	1			1		1
<b>Totalt</b>	<b>84</b>	<b>23</b>	<b>3</b>	<b>9</b>	<b>4</b>	<b>39</b>

Tabell 14 Mars 1982. Mellom 68° og 65°N. Parantes: antall ovarier hvor residualeggene var levende.  
(ytterlige tabellforklaring, se Tabell 12)

L (cm)	N	Modningsstadium						n
		2A	2B	3A	3B	4	5	
25	2	2						2
26	4	2						2
27	8	6	1					7
28	14	9	2(1)					11
29	12	6	2	1				9
30	20	8	2					10
31	20	2	7	1			1	11
32	24	1	9		1	1		12
33	18	1	10					11
34	40		17	1	1			19
35	50		18		3			21
36	49		23	1	3			27
37	33		16(2)	2	1			19
38	18		11	1		1		13
39	18		8	3	3			14
40	6			2	2	2		6
41	3		1	1		1		3
42	1		1					1
43	2			1	1			2
44	1			1				1
45	2			2				2
<b>Totalt</b>	<b>345</b>	<b>37</b>	<b>128</b>	<b>17</b>	<b>15</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>203</b>

Tabell 15 Mars 1982. Syd av 65°N.  
(tabellforklaring, se Tabell 12)

L (cm)	N	Modningsstadium					n
		2A	2B	3A	3B	4	
27	2	1	1				2
28	1						
29	3		1				1
30	4	1	2				3
31	7	2	2				4
32	5	1	2				3
33	5		3				3
34	3		2		1		3
35	1			1			1
36	3		2				2
37	4			1		1	2
38	4		2			1	3
39	1		1				1
40	4		1	2	1		4
41	3		1		1	1	3
42							
43	2				1		1
44	3			1	1	1	3
45							
46							
47	1			1			1
<b>Totalt</b>	<b>57<sup>x</sup></b>	<b>5</b>	<b>20</b>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>40</b>

x-inkludert 1 hunn på 22 cm

Tabell 16 Mars 1982. Prosentvis fordeling av modningsstadier i de forskjellige områdene. n: antall hunner.

Område	n	Modningsstadium					
		2A	2B	3A	3B	4	5
Nord av 71°N	66		97.0	3.0			
Vestfjorden	29		65.5	7.0	17.2	10.3	
68° - 65°N	150	6.0	73.3	8.7	8.7	2.7	0.7
Syd av 65°N	40	12.5	50.0	15.0	12.5	10.0	

Tabell 17 Mars 1982. Prosent av ovariene i stadium 2B som hadde residualegg i de forskjellige områdene.

Område	Nord av 71°N	Vestfjorden	68° - 65°N	Syd av 65°N
%	78	83	90	80

Tabell 18 Mars 1982. Prosentvis fordeling av oocyt-degenerasjon for stadiene 2B og 3A (og stadium 2A hvis tilstede) i de forskjellige områdene.

Område	Oocyt-degenerasjon (kode)			
	0	1	2	3
Nord av 71°N		16.7	66.6	16.7
Vestfjorden	7.7	7.7	73.1	11.5
68° - 65°N	6.0	20.3	63.2	10.5
Syd av 65°N	9.7	12.9	77.4	

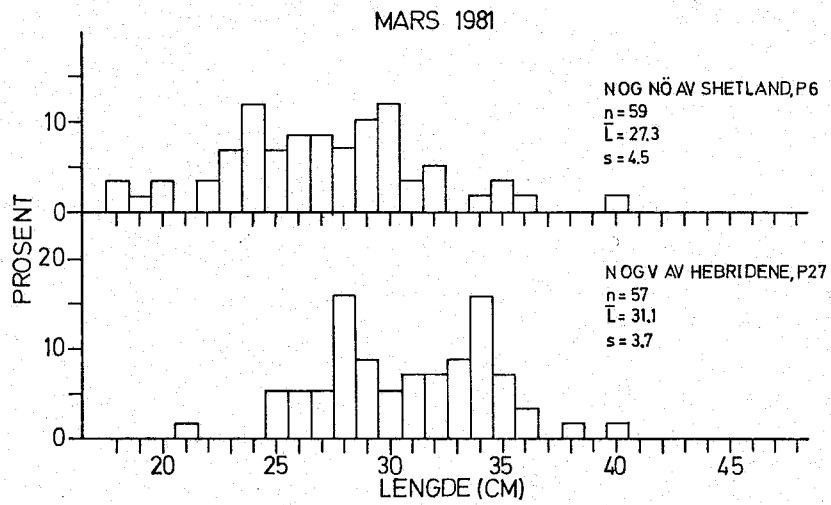


Fig. 9 Lengdefordeling av hunnene. Mars 1981, P6 og P27.

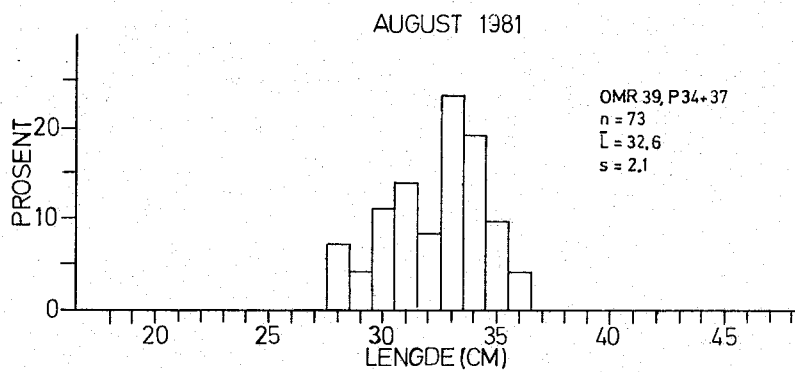


Fig. 10 Lengdefordeling av hunnene. August 1981, P34 og P37 (sammenslått).

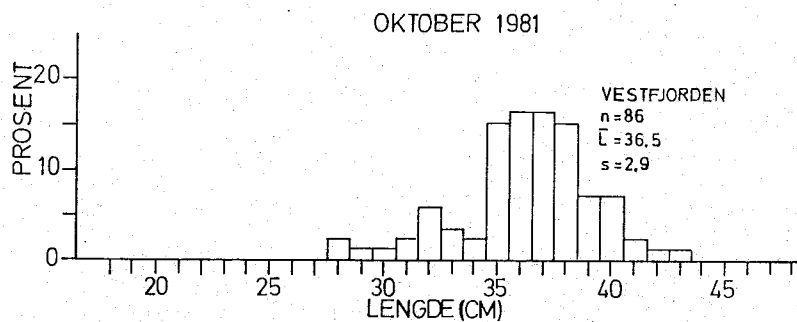


Fig. 11 Lengdefordeling av hunnene. Oktober 1981, Vestfjorden.

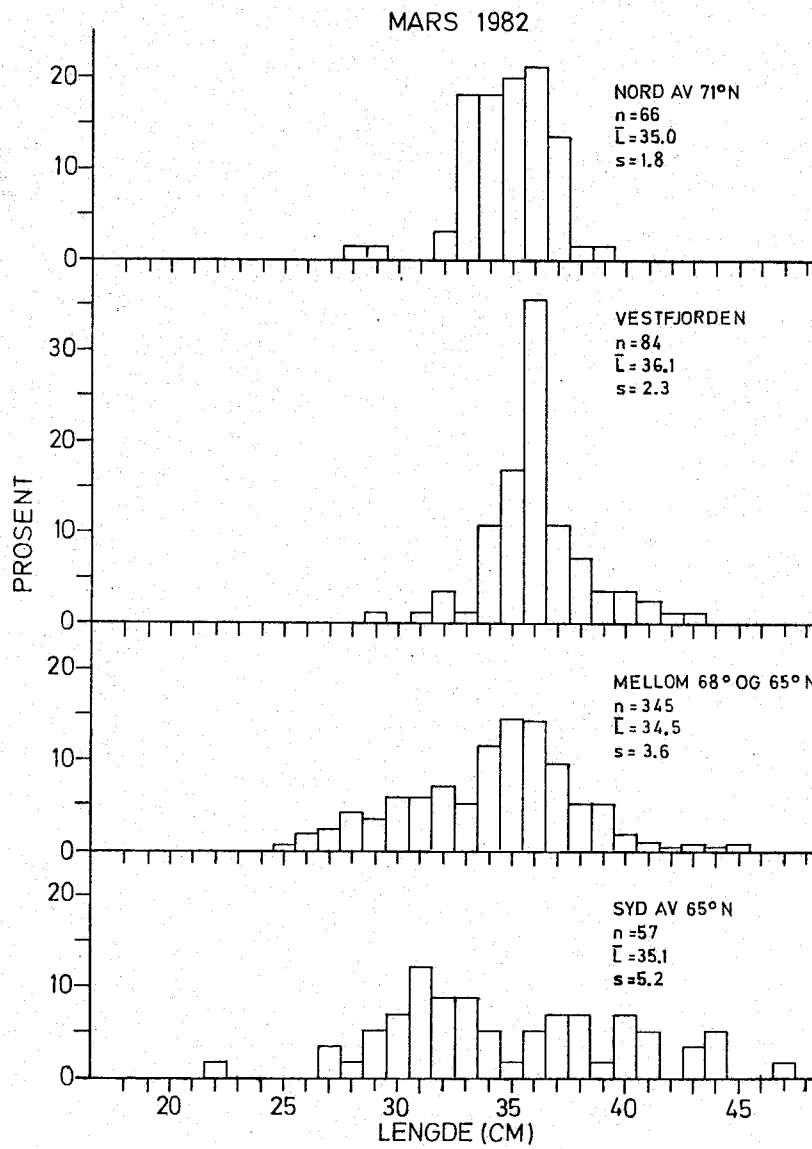


Fig. 12 Lengdefordeling av hunnene. Mars 1982.

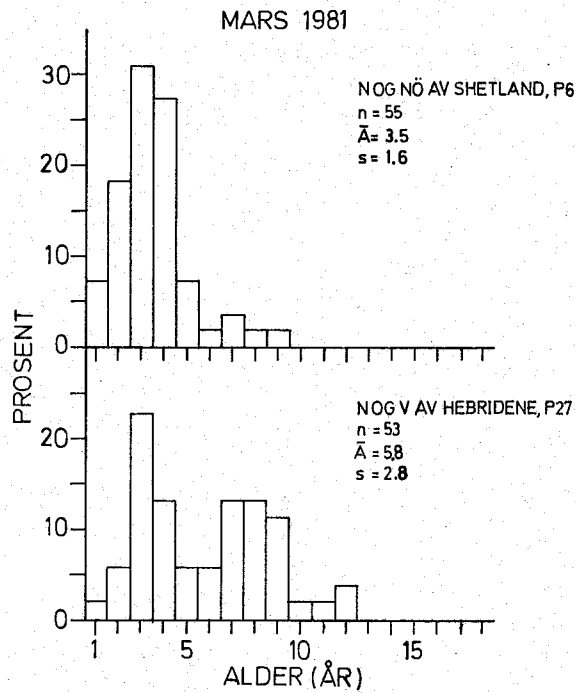


Fig. 13 Aldersfordeling av hunnene. Mars 1981, P6 og P27.

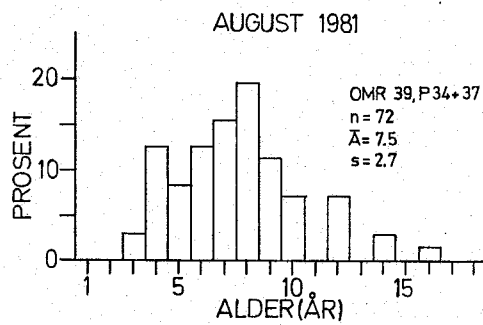


Fig. 14 Aldersfordeling av hunnene. August 1981, P34 og P37 (sammenslått).

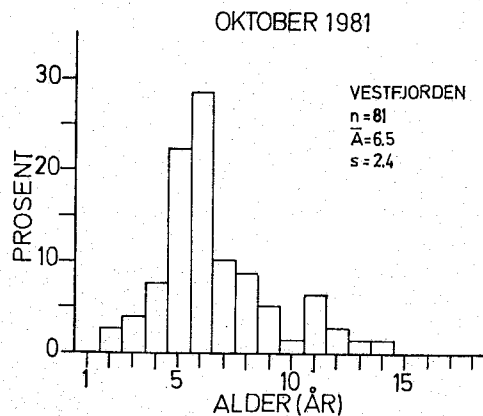


Fig. 15 Aldersfordeling av hunnene. Oktober 1981, Vestfjorden.

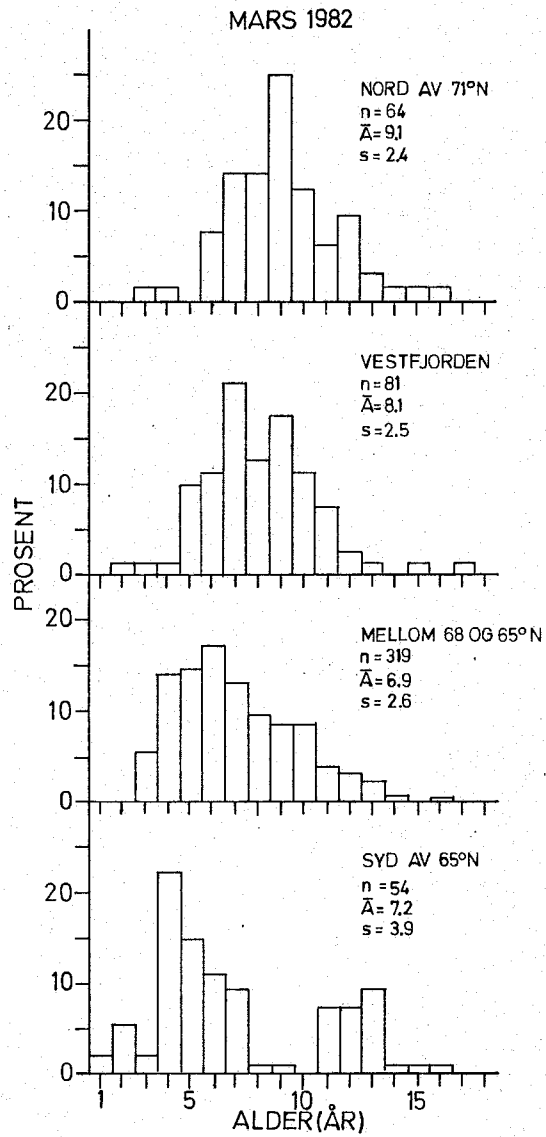


Fig. 16 Aldersfordeling av hunnene. Mars 1982.



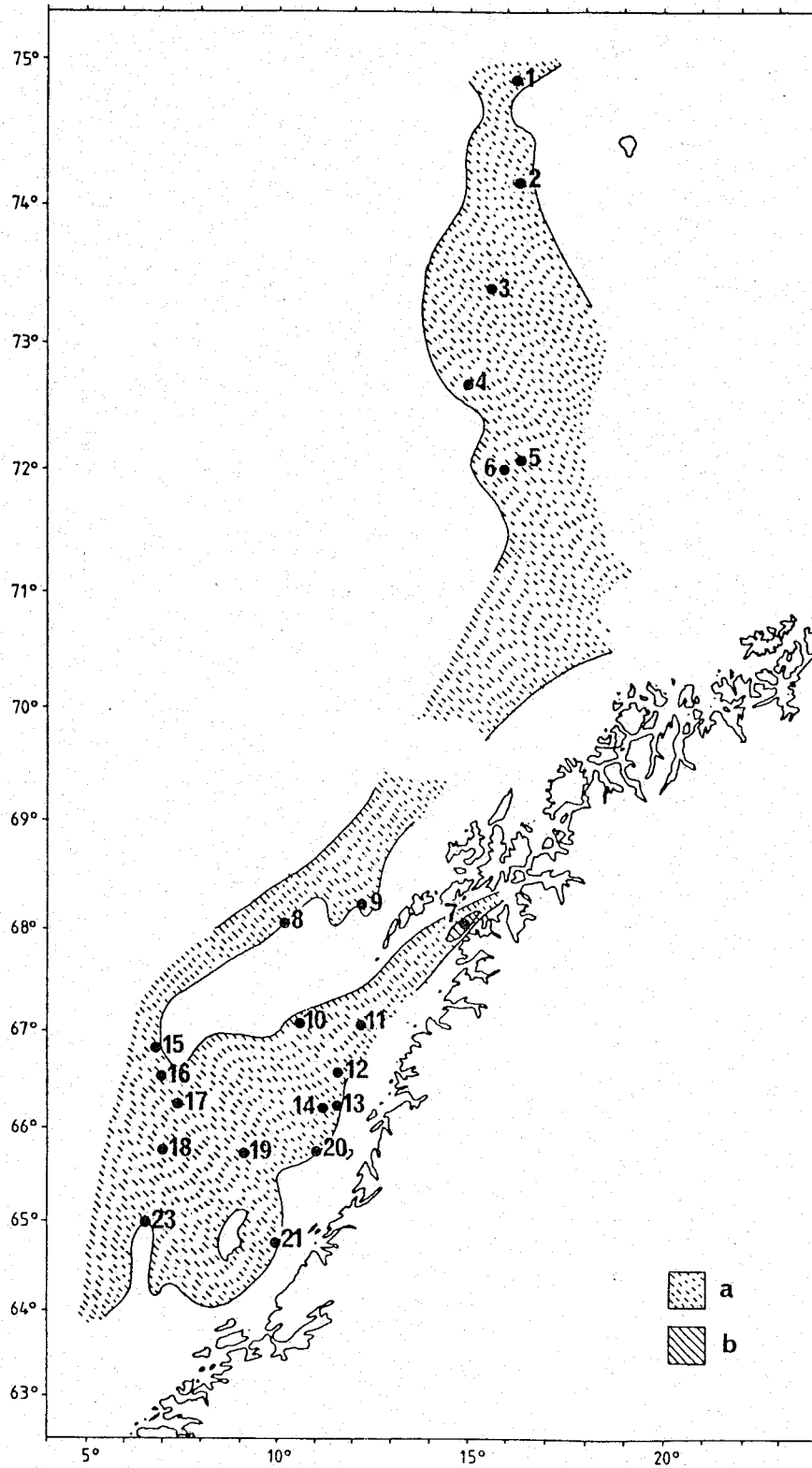


Fig. 17 Utbredelse av kolmule, mars 1982. a: meget spredt og b: spredt. Tall: prøvenummer. Etter MONSTAD (1982) (litt modifisert).

## 9. SAMMENDRAG

Materialet til oppgaven er samlet inn på tokt vest av De britiske øyer, i Norskehavet og langs Norskekysten i tidsrommet mars 1981 - april 1982. Ca. 550 ovarier er undersøkt.

En makroskopisk og histologisk beskrivelse av ovariet er gitt.

Oogenesen er delt inn i ni utviklingsfaser basert på morfologiske karakterer observert på histologiske preparat.

En modningsskala, med utgangspunkt i skalaen som Havforskningsinstituttet bruker, er beskrevet. For hvert stadium er gitt en makroskopisk beskrivelse, en beskrivelse av histologisk preparat og av totalpreparat av hele oocyter. Det er lagt vekt på å skille førstegangsmodnende og utgytt/ny modnende hunner. Ovarievekt, gonosomatisk indeks og oocytdiameter er funnet for de forskjellige modningsstadiene.

Det er vist at kolmula har en asynkron utvikling av oocytene dvs. den er porsjonsgyter. Minst tre porsjoner med egg gytes - sannsynligvis i løpet av relativt kort tid.

En histologisk/mikroskopisk beskrivelse er gitt av oocytdegenerasjon.

Ovarier fra fire tokt er stadiebestemt, men med hovedvekt på toktet i området Bjørnøya - Norskekysten i mars 1982. Fra dette toktet er det funnet at sannsynligvis alle hunnene nord for  $71^{\circ}\text{N}$  er stagnert i kjønnsmodningen. Fra Vestfjorden og sørover i undersøkelsesområdet fantes klart modnende ovarier, men en ikke uvesentlig del av kolmula står sannsynligvis også i dette området over. I hele undersøkelsesområdet var det meget lite småfisk.

10. TAKK

Jeg vil takke:

Veilederne, professor Olav Dragesund ved Institutt for fiskeribiologi og forskningssjef Johannes Hamre ved Havforskningsinstituttet.

Havforsker Terje Monstad for å ha lagt forholdene til rette for innsamling av materiale til oppgaven og for å ha kommet med mange gode råd underveis.

Univ. stip. Tor Dale, Zoologisk lab. Univ. i Bergen for veiledning innen histologisk teknikk.

Zoologisk lab. v/styrer Claus Clausen for å ha stilt laboratorie plass og kostbart utstyr til disposisjon.

Preparant Kjell Toklum, Zoologisk lab. for praktisk hjelp.

Fiskeribiolog Knut Forberg, Univ. i Tromsø for gode råd under første del av oppgaven.

Ingeniør Helge Ullebust for hjelp med fotograferingen.

Norunn Gjeraldstveit for maskinskriving av oppgaven.

11. REFERANSER

- ALEKSEYEVA, Y.I. & TORMOSOVA, I.D. 1979. Maturation, spawning and fecundity of the North Sea haddock, Melanogrammus aeglefinus. J. Ichthyol., 19(3): 56-64.
- ANON. 1980a. Report of the blue whiting assessment working group. Bergen, 5-10 May 1980. Coun. Meet.int. Coun. Explor. Sea, 1980 (H:5) : 1-64. [Mimeo.]
- ANON. 1980b. Pelagisk fisk, individskjema. Prøvetakings- og utfyllingsinstruks for korttype A & B. Fiskeridirektoratets Havforskningsinstitutt, Bergen. 15s. [Upubl., mimeo.]
- ANON. 1981. Blue whiting assessment working group report. Copenhagen, 6-12 May 1981. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea, 1981 (H:12) : 1-47. [Mimeo.]
- ANON. 1982. Ressursoversikt for 1981-1982. Fisken Hav., Særnummer 1 : 1-119.
- BALINSKY, B.I. 1970. An introduction to embryology. W.B. Saunders Company, Philadelphia, London & Toronto. 725pp.
- BARR, W.A. 1963 The endocrine control of the sexual cycle in the plaice, Pleuronectes platessa (L). I. Cyclial changes in the normal ovary. Gen. Comp. Endocrinol., 3: 197-204.

- BLINDHEIM, J., BRATBERG, E. & DRAGESUND, O. 1971. Fiskeriundersøkelser med F/F "G.O. Sars" i Irmingersjøen og Norskehavet 28. juli - 21. august 1970. Fiskets Gang, 57: 168-173.
- BLINDHEIM, J. & JAKUPSSTOVU, S.H. 1976. Kolmulen sprer seg i Norskehavet om sommeren. Tokt i Norskehavet med "G.O.Sars" i tiden 11.juli - 11.august 1976. Fiskets Gang, 62: 602-603.
- BLINDHEIM, J. & MONSTAD, T. 1982. Kolmule- og O-gruppeundersøkelser i Norskehavet sommeren 1981. "G.O.Sars" og "Michael Sars". Intern toktrapport. Fiskeridirektoratets Havforskningsinstitutt, Bergen. 22s. [Upubl., mimeo.]
- BOWERS, A.B. & HOLLIDAY, F.G.T. 1961. Histological changes in the gonad associated with the reproductive cycle of the herring (Clupea harengus L.). Mar. Res., 5: 1-16.
- CLARK, F.N. 1934. Maturity of the California sardine (Sardina caerulea), determined by ova diameter measurements. Fish Bull. Calif., 42: 1-49.
- DRAGESUND, O. & JAKUPSSTOVU, S.H. 1971. Observations on distribution and migration of Micromesistius poutassou (RISSO, 1810) in the Northeast Atlantic. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea, 1971 (H:26): 1-12. [Mimeo.]

- FLÜCHTER, J. & ROSENTHAL, H. 1965. Beobachtungen über das Vorkommen und Laichen des Blauen Wittlings (Micromesistius poutassou Risso) in der Deutschen Bucht. Helgoländer Wiss. Meeresunters., 12: 149-155.
- FORBERG, K.G. 1977. Modningscyklus hos lodde, Mallotus villosus (Müller). Cand. real. thesis Univ. Bergen. 78s. [Unpubl., mimeo.]
- FORBERG, K.G. 1982. A histological study of development of oocytes in capelin, Mallotus villosus villosus (Müller). J. Fish Biol., 20: 143-154.
- GOKHALE, S.V. 1957. Seasonal histological changes in the gonads of the whiting (Gadus merlangus L.) and the Norway pout (G. esmarkii Nilsson). Indian J. Fish., 4: 92-112.
- GURAYA, S.S. 1978. Maturation of the follicular wall of nonmammalian vertebrates. In Jones, R.E. (ed.) The vertebrate ovary. Plenum Press, New York & London. pp. 261-330.
- HELA, J. & LAEVASTU, T. 1962. Fisheries hydrography. Whitefriars Press Ltd., London & Tonbridge. 137 pp.
- HICKLING, C.F. & RUTENBERG, E. 1936. The ovary as an indicator of the spawning period in fishes. J. mar. biol. Ass. U.K., 21: 311-317.
- HOAR, W.S. 1969. Reproduction. In Hoar, W.S. & Randall, D.J. (eds.) Fish physiology. Academic Press, New York & London. Vol. 3, pp. 1-72.

- HOKANSON, K.E.F. 1977. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle. J. Fish. Res. Bd Can., 34: 1524-1550.
- HTUN-HAN, M. 1978a. The reproductive biology of the dab Limanda limanda (L.) in the North Sea: Seasonal changes in the ovary. J. Fish Biol., 13: 351-359.
- HTUN-HAN, M. 1978b. The reproductive biology of the dab Limanda limanda (L.) in the North Sea: gonosomatic index, hepatosomatic index and condition factor. J. Fish Biol., 13: 369-378.
- MACER, C.T. 1974. The reproductive biology of the horse mackerel Trachurus trachurus (L.) in the North Sea and English Channel. J. Fish Biol., 6: 415-438.
- MAZHIRINA, G.P. 1978. Sexual cycle of the blue whiting of the North-East Atlantic. Trudy PINRO, 41: 89-96. (på russisk, oversatt til engelsk)
- MAZHIRINA, G.P. 1980. State of the reproductive system of blue whiting from the North-East Atlantic in the spring/summer period of 1979. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea, 1980 (H:16): 1-8. [Mimeo.]
- MONSTAD, T. 1982. F/F "G.O.Sars". 5.-24. mars 1982. Bjørnøya - Møre. Formål: Kartlegge forekomster av vassild, kolmule, torsk, hyse og annen bunnfisk. Innsamling av gonader og gjellesvull hos kolmule. Hydrografi. Miljøovervåking. Intern toktrapport. Fiskeridirektoratets Havforskningsinstitutt, Bergen. 32s. [Upubl., mimeo.]

- MONSTAD, T. & MIDTTUN, L. 1981. Norwegian blue whiting investigation in March/April 1981. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea, 1981 (H:38): 1-28. [Mimeo.]
- MYKLEBUST, B. 1979. Norske fisker i sjøen Fiskeribiologi. Fabritius Forlagshus, Oslo. 261s.
- NIKOLSKY, G.V. 1963. The ecology of fishes. Academic Press, London & New York. 352pp.
- PAWSON, M.G. s.a Blue whiting (Micromesistius poutassou) maturity staging. ICES blue whiting planning group report. [Mimeo.]
- PERSOV, G.M. 1966. The early period of gametogenesis in diadromous salmon. The reproduction and acclimatization of Salmonidae in the Barents Sea and the White Sea. Nauka Press, Moscow. (på russisk, ikke lest)
- POLONSKY, A.S. 1968. 1. Materials on the biology of poutassou. Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer, 158: 105-108.
- ROBB, A.P. 1982. Histological observations on the reproductive biology of the haddock, Melanogrammus aeglefinus (L.). J. Fish Biol., 20: 397-408.
- SCHULTZ, H., STEIN, H., NAGEL, C. & VERCH, N. 1980. Blue whiting investigations in the Norwegian Sea in spring 1979 and 1980. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea, 1980 (H:56): 1-20. [Mimeo.]



- SHIROKOVA, M.Y. 1977. Peculiarities of the sexual maturation of females of the Baltic Cod, Gadus morhua callarias. J. Ichthyol., 17: 574-581.
- TOKARZ, R.R. 1978. Oogonial proliferation, oogenesis, and folliculogenesis in nonmammalian vertebrates. In Jones, R.E. (ed.) The vertebrate ovary. Plenum Press, New York & London. pp.145-179.
- TREASURER, J.W. & HOLLIDAY, F.G.T. 1981. Some aspects of the reproductive biology of perch Perca fluviatilis L. A histological description of the reproductive cycle. J. Fish Biol., 18:359-376.
- TRONSMO, A. s.a Instruksjonshefte i elektronmikroskopi. Institutt for biologi og geologi, Univ. Tromsø. 37s. [Unpubl., mimeo.]
- USHAKOV, N.G. & MAZHIRINA, G.P. 1978. Data on growth, age and structure of the blue whiting population in the North-East Atlantic. Trudy PINRO, 41: 74-88. (på russisk, oversatt til engelsk)
- VOLODIN, V.M., MEZHIN, F.I. & KUZMINA, V.V. 1974. An experimental study of egg resorption in the bream (Abramis brama). Vopr. Ikhtiolog., 14: 219-231. (på russisk, ikke lest)
- WALLACE, R.A. 1978. Oocyte growth in nonmammalian vertebrates. In Jones, R.E. (ed.) The vertebrate ovary. Plenum Press, New York & London. pp.469-502.
- WALLACE, R.A. & SELMAN, K. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. Amer. Zool., 21: 325-343.

- WASSERMAN, W.J. & SMITH, L.D. 1978. Oocyte maturation in non-mammalian vertebrates. In Jones, R.E. (ed.) The vertebrate ovary. Plenum Press, New York & London. pp. 443-468.
- WIBORG, K.F., MONSTAD, T. & JOHANSEN, P.O. 1982. På tokt etter vassild, kolmule og akkar mellom anna. Fiskets Gang, 68: 164-173.
- WOODHEAD, A.D. & WOODHEAD, P.M.J. 1965. Seasonal changes in the physiology of the Barents Sea cod, Gadus morhua L., in relation to its environment. I. Endocrine changes particularly affecting migration and maturation. Spec. Publs int. Commn NW. Atlant. Fish., 6: 691-715.
- YAMAMOTO, K. 1956. Studies on the formation of fish eggs. I. Annual cycle in the development of ovarian eggs in the flounder, Liopsetta obscura. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 6, Zoology, 12: 362-373.
- YAMAMOTO, K. & YAMAZAKI, F. 1961. Rhythm of development in the oocyte of the gold-fish, Carassius auratus. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 12: 93-110.
- YAMAMOTO, T.S. 1955. Morphological and cytochemical studies on the oogenesis of the fresh-water fish, medaka (Oryzias latipes). Jap. J. Ichthyol., 4: 170-181.
- ZILANOV, V.K. 1966. Biology and prospects for a fishery for blue whiting (Micromesistius poutassou Risso) in the northern Atlantic Ocean. J. Fish. Res. Board Can. Transl. ser. 860, 11pp. (1967). [Mimeo.]

ZILANOV, V.K. 1980a. Short results of the Soviet study of blue whiting (Micromesistius poutassou (Risso)) ecology in North Atlantic. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea, 1980 (H:32): 1-23. [Mimeo.]

ZILANOV, V.K. 1980b. The results of Soviet research of blue whiting (Micromesistius poutassou (Risso)) of the Barents Sea (based on the materials of 1947-1978). Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea, 1980 (H:39): 1-11. [Mimeo.]