

KunnskapsInnhenting Barentshavet–Lofoten–Vesterålen (KILO)

Status og videreutvikling av kunnskapsgrunnlaget for mengde, fordeling og transport av kommersielle fiskearter fra gytende fisk til egg, larver, yngel og ungfisk i nordnorske sokkelområder med vekt på Lofoten og Vesterålen

Svein Sundby, Petter Fossum, Anne Sandvik, Frode B. Vikebø, Asgeir Aglen, Lene Buhl-Mortensen, Arild Folkvord, Kjell Bakkeplass, Pål Buhl-Mortensen, Magnus Johannessen, Martin S. Jørgensen, Trond Kristiansen, Camilla S. Landa, Mari S. Myksvoll og Richard Nash



KunnskapsInnhenting Barentshavet – Lofoten – Vesterålen KILO

Status og videreutvikling av kunnskapsgrunnlaget for mengde, fordeling og transport av kommersielle fiskearter fra gytende fisk til egg, larver, yngel og ungfisk i nordnorske sokkelområder med vekt på Lofoten og Vesterålen.

*Svein Sundby, Petter Fossum, Anne Sandvik, Frode B. Vikebø,
Asgeir Aglen, Lene Buhl-Mortensen, Arild Folkvord*, Kjell Bakkeplass,
Pål Buhl-Mortensen, Magnus Johannessen, Martin S. Jørgensen**,
Trond Kristiansen, Camilla S. Landa, Mari S. Myksvoll og Richard Nash*

* Havforskningsinstituttet og Institutt for biologi, UiB,

** Havforskningsinstituttet og Geofysisk institutt, UiB



Egg: Foto: Anders Thorsen, Havforskningsinstituttet

Forord

Som ledd i oppdatering av forvaltningsplanen for Barentshavet–Lofoten ble det i revidert nasjonalbudsjett for 2011 bevilget ekstra midler til Havforskningsinstituttet på 9 mill. kroner til å styrke kunnskapsgrunnlaget om marine økosystemer og ressurser i området Lofoten–Vesterålen. Det ble spesielt lagt føringer om økt kunnskap om blant annet gytefelt, gytebestander og bunnhabitater. Det ble også påpekt behov for å belyse problemstillinger knyttet til fiskerinæringen og samspillet med andre næringer.

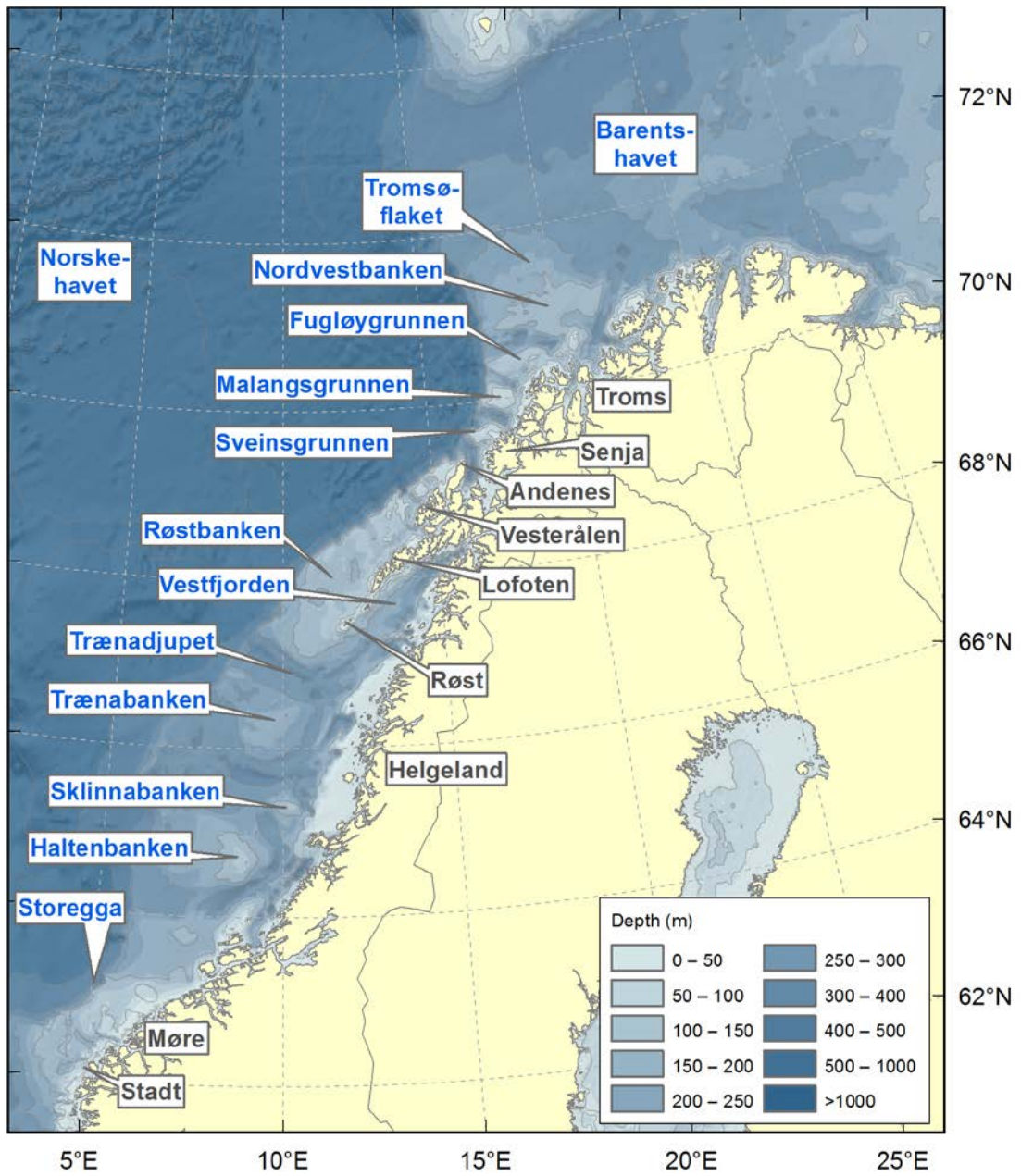
Prosjektet fikk navnet KILO (KunnskapsInnhenting Barentshavet–Lofoten–Vesterålen) med målsetting: ”å fremskaffe kunnskaper som viser områdene i og rundt Lofoten–Vesterålen som gyte- og oppvekstområde for ulike fiskebestander, samt omfanget av fiskerivirksomhet i området. Det skal legges vekt på å få frem de store variasjonene som finner sted i tid og rom – samt den betydning drift av egg, larver og yngel fra dette området har for økosystemenes produktivitet.”

Det ble satt føringer om at prosjektet skulle kunne ut i en rapport publisert i ”Fisken og Havet” i første kvartal 2013 hvor all kunnskap som var generert gjennom prosjektet skulle samles. Det skulle utarbeides faktaark og postere for allmennheten, i tillegg til publisering av resultatene i den vitenskapelige litteraturen. Oversikt over publikasjoner som ble produsert i prosjektperioden er listet i Kapittel 10.

Prosjektet har vært organisert under Barentshavsprogrammet med en styringsgruppe bestående av tre programledere (Barentshavsprogrammet, Olje-fisk-programmet og MAREANO) og én forskningsdirektør. Prosjektet har imidlertid hatt en autonom, forskerstyrt arbeidsform hvor styringsgruppen ikke har lagt føringer i prosjektet etter at toktplan for 2012 var satt og prosjektplan var godkjent 2. februar 2012. MAREANO har i tillegg bidratt til prosjektet med et eget kapittel i denne rapporten (Kapittel 6). Prosjektet er gjennomført som en utredningsoppgave hvor det er utnyttet kunnskap fra en rekke samtidig pågående prosjekter (se Kapittel 10). Det har vært utnyttet kunnskap fra tre doktorgradsprosjekter og tre mastergradsprosjekter. Videre er det utnyttet kunnskap fra forskningsprosjektet BIOWAVE, et NFR-finansiert prosjektsamarbeid mellom Meteorologisk institutt, Geofysisk institutt, Universitetet i Bergen og Havforskningsinstituttet. Det er samarbeidet med MAREANO om informasjon om bunndyrssamfunn. Når det gjelder modellering av drift av egg og larver har vi benyttet NOR KYST800, en nyutviklet sirkulasjonsmodell for norske kystområder med særlig høy oppløsning av finskala sirkulasjonsmønstre. Dette er resultatet av et internt forskningsprosjekt ved Havforskningsinstituttet. Det er blitt gjennomført egne feltundersøkelser i KILO i 2012 for å øke kunnskapen om gytefelt og egenskaper for egg fra utvalgte fiskearter (hyse, sei, øyepål, mesopelagisk fisk og blåkveite) hvor kunnskapsgrunnlaget har vært begrenset, samt eksperimentelle laboratorieundersøkelser for å studere vertikal adferd av sildelarver. Vi retter en takk til en rekke av våre kolleger ved Havforskningsinstituttet som har bidratt i diskusjonene gjennom prosjektet, og en spesiell takk til Kjell Arne Mork og Erling Kåre Stenevik bistått oss med data og informasjon, samt Karen Gjertsen og Eva Marie Skulstad som har bidratt med tegninger.

Prosjektet er avsluttet ved levering av denne rapporten.
Bergen, 11. mars 2013

Navneoversikt anvendt i rapporten



Sammendrag

Bakgrunn for prosjektet

I revidert nasjonalbudsjett 2011 fikk Havforskningsinstituttet i oppdrag å styrke kunnskapsgrunnlaget om marine økosystemer og ressurser i området Lofoten-Vesterålen. Prosjektet ble gjennomført i perioden fra november 2011 til februar 2013 og har hatt som målsetting: *å fremskaffe kunnskaper som viser områdene i og rundt Lofoten – Vesterålen som gyte- og oppvekstområde for ulike fiskebestander, samt omfanget av fiskerivirksomhet i området. Det har vært lagt vekt på å få frem de store variasjonene som finner sted i tid og rom – samt den betydning drift av egg, larver og yngel fra dette området har for økosystemenes produktivitet.*

Prosjektet har vektlagt å syntetisere det omfattende forskningsarbeidet på planktondynamikk og rekrutteringsmekanismer på torsk og sild som har vært gjennomført i Lofoten over de siste 35 årene. Videre er prosjektet gjennomført i samarbeid med en rekke av de pågående forskningsprosjektene ved Havforskningsinstituttet. Det er også gjennomført egne feltundersøkelser på fordeling av fiskeegg og ungfisk i området, samt laboratorie-undersøkelser på egg og larver. Til sist er det gjennomført et omfattende modelleringsarbeid for å simulere transport og spredning av fiskeegg, larver og pelagisk yngel.

Økosystemets særtrekk

I global sammenheng skiller de marine økosystemene for Norges fiskeriområder seg ut med en ekstrem *våroppblomstringsdynamikk*. Det særegne ved våroppblomstringsøkosystemene er en meget sterk sesongmessig svingning i planktonproduktivitet som følge av lysets årlige gang, noe som forsterkes nordover mot Svalbard. Siden planteproduksjonen i havet besørjes av den høye konsentrasjon av mikroskopiske planter som har den egenskapen at de forbruker de tilgjengelige næringssaltene i lyssonen på kort tid, blir våroppblomstringen i havet mye kortere og mer intens enn slik vi kjenner den fra landjorda i Norge. Som et resultat av dette må alle organismer på høyere nivåer i næringsnettet tilpasse seg denne dynamikken. Derfor gyter våre fiskearter i nord i løpet av en avgrenset periode på våren. Også Nordsjøen hører med til marine økosystemer med våroppblomstringsdynamikk med en sesongmessig produksjon av plankton, men der er produksjonssesongen for plankton mer strekt ut i tid; planktonproduksjonen kan også foregå vinterstid og gyting kan for enkelte arter til og med forekomme på høsten. Nord for 62°N er det sjelden at fiskebestander har noen vesentlig gyteaktivitet ut over en to måneders periode i mars og april, mens nord for 70°N er det bare et fåtall av kommersielt viktige arter som gyter. Det gjelder primært lodde, blåkveite og polartorsk. Det store flertallet av kommersielle fiskearter med Norskehavet og Barentshavet som leveområde gyter langs Norskekysten mellom 62°N og 70°N som vårgytere. Vår viktigste sildebestand *norsk vårgytende sild* har dette navnet for å skille den fra nordsjøsild som også opptrer som høstgyter.

Fysiske faktorerers innvirkning på utviklingstrekk for fiskeegg, larver og yngel

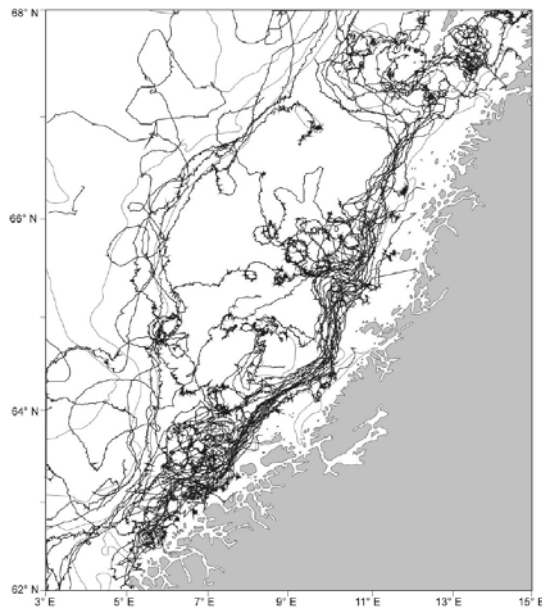
Med unntak av sjøpattedyrene er havets organismer *ektoterme*. Det vil si at de har samme temperatur som det sjøvannet som omgir dem. Således varierer organismenes temperatur fra mer enn 30 °C i tropene til minus 1,5 °C i Arktis. En følge av dette er at hastigheten på basale livsfunksjoner varierer sterkt med omgivelsestemperaturen, selv om ulike arter til dels har tilpasset seg spesifikke regionale temperaturer. Slike livsfunksjoner omfatter energiomsetningen i organismenes celler (metabolisme), organismenes vekst, utvikling, eggproduksjon, og svømmehastighet. Hastighetene på alle disse prosessene avtar med synkende temperatur. Det gjelder også egg og larvers utviklingshastighet som

øker eksponentielt med økende temperatur. I tropene klekkes fiskeeggene etter et par dager, mens i Arktis ved minus 1 °C tar det 2-3 måneder. I området Lofoten-Vesterålen hvor omgivelsestemperaturen for fiskeegg varierer fra 3 til 6 °C varierer inkubasjonstiden fra 24 til 16 dager. Tilsvarende vil også utviklingshastigheten for larver og yngel reduseres med synkende temperatur. For torsk tar det ca. 5 måneder fra eggene blir gytt til yngelen er blitt stor nok til å forlate det øvre pelagiske laget for å søke mot bunnen i Barentshavet. Andre bunnfisk som hyse har noe kortere pelagisk fase, men felles for all fiskeyngel i våre nordlige farvann med forholdsvis lav temperatur er at den pelagiske fasen, hvor yngelen befinner seg i de øverste delene av vannmassene hvor den lever på mindre plankton, varer i 3-5 måneder.

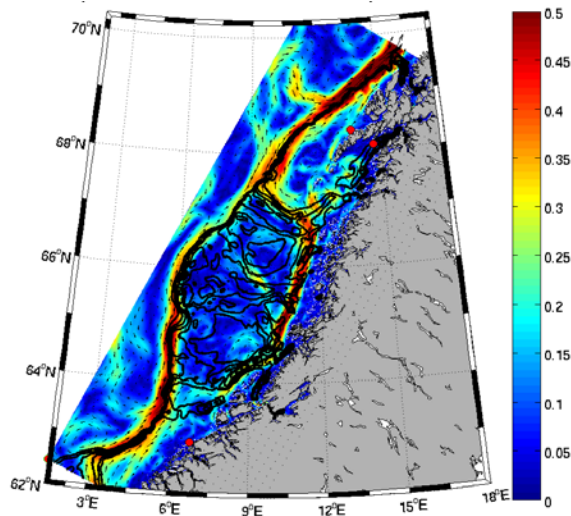
Dette betyr at den sårbare pelagiske fasen for fiskens avkom forplanter seg som en bølge fra gyteperioden med egg i sjøen tidlig på våren til larvefasen på forsommeren og pelagisk yngel fram til sensommeren inntil de har nådd robust og mobil årsyngel. Fiskeplanktonet (egg og larver) skiller seg ut fordelingsmessig fra annet plankton (dyreplankton og planteplankton) ved at det er svært geografisk konsentrert. Dette skyldes at gytefeltene er avgrensede områder hvor den kjønnsmodne fisken konsentrerer seg etter kortere eller lengre gytevandring. Fra disse konsentrerte områdene spres egg og senere pelagiske larver etter hvert som de driver nordover med Den norske kyststrømmen og delvis med Atlanterhavsstrømmen.

Havstrømmene i økosystemet

De to hovedkomponentene av havsirkulasjonen nord for Stad er Kyststrømmen over kontinentalsokkelen og Atlanterhavsstrømmen som følger eggakanten. Ved innløpet til Barentshavet brer Kystvannet seg ut over Tromsøflaket før det strømmer videre østover langs Finnmarkskysten. Atlanterhavsstrømmen splittes i to grener nordvest for Tromsøflaket: Nordkappstrømmen dreier østover inn i Barentshavet, mens den andre grenen fortsetter videre nordover langs eggakanten vest for Vest-Spitsbergen. Kyststrømmen er hovedåren for transport av egg og larver, men noe av transporten foregår også med Atlanterhavsstrømmen. Bunntopografien har en sterk styrende virkning på begge strømmene. Det resulterer i en sterk, ensrettet og smal Atlanterhavstrøm langs eggakanten med gjennomsnittlig strømhastighet opp mot 50 cm s⁻¹. Mindre grener av Atlanterhavsvann skjærer inn mot øst over sokkelen i tverrdypene, spesielt inn de større og mer markante dypene som Trændjupet, Andfjorddjupet og Malangsdjupet. Langs vestkanten av Atlanterhavsstrømmen genereres transiente virvler som fra tid til annen bidrar til å føre deler av egg og larver ut i Norskehavet. Kyststrømmen på innsiden av Atlanterhavsstrømmen brer seg ut over det meste av sokkelens bredde og er svakere stømsstyrke enn Atlanterhavsstrømmen, fra 10 til 35 cm s⁻¹. Banktopografien genererer permanente og stabile virvler som roterer med urviseren. Mest markante er Haltenbanken, Trænabanken, Sveinsgrunnen, Malangsgrunnen, Nordvestbanken (Fugløygrunnen) og Tromsøflaket. Også mindre bankstrukturer ned mot størrelser på 5 -10 km i diameter kan ha en slik styrende virkning på strømmen. Dypområdene mellom bankene danner virvler som sirkulerer mot urviseren. Et belte med sterkere kyststrøm finnes langs dyprenna vest for skjærgarden utenfor Helgeland ("Helgelands-jetstrømmen"). En mindre komponent av Kyststrømmen, ca. 10 prosent, går inn i Vestfjorden langs østsiden og strømmer ut langs Lofotveggen. I de sentrale delene av Vestfjorden er det flere semi-permanente virvler som tidvis kan rotere med urviseren og tidvis mot urviseren. Virvlene over bankene er områder hvor egg og larver kan konsentreres opp for kortere eller lengre perioder avhengig av de vindforholdene. Det karakteristiske strømbildet fra Møre til Lofoten som beskrevet over avspeiles i driftmønsteret fra satellittposisjonerte drivende bøyer (Figur A), og gjennom havsirkulasjonsmodellen som er brukt til å simulere drift av egg, larver og yngel i dette prosjektet (Figur B).



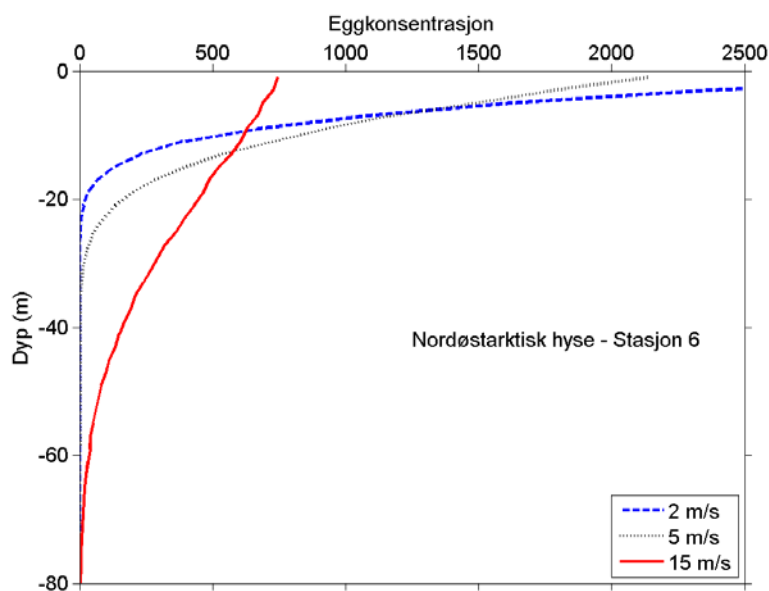
Figur A: Driftmønster for satellittposisjonerte drivende bøyer i overflatelaget i perioden 1982-1994 (Sætre 1999). Drivbanene avspeiler Kyststrømmen inne langs Helgelandskysten mellom Møre og Vestfjorden og Atlanterhavsstrømmen ute langs kontinentalsokkelskråningen. Det brede sokkelområdet mellom disse to strømgrenene er dominert av virvler som "låses fast" av banktopografien. Transporten nordover av egg og yngel fra gytefeltene på Møre splittes i stor grad opp i to langs disse to hovedstrømgrenene. I nordkanten av kartet vises ytre Vestfjorden med flere mindre virvler og Trænadjupet som kobler Kyststrømmen og Atlanterhavsstrømmen sammen med videre transport nord over Vesterålsbankene.



Figur B: Middelstrøm i 10 m dyp, oktober 2009, modellert med NORKYST800. Fargeskalaen viser strømfart i m/s, mens pilene viser strømmens retning. Heltrukne svarte linjer viser dybdekonturer. De røde prikkene viser de faste hydrografiske stasjoner (Bud, Skrova og Eggum) hvor saltholdighet og temperatur fra overflate til bunn har blitt målt mellom 2 og 4 ganger i måneden siden 1935. Hovedtrekkene i strømningsmønsteret fra observasjonene i Figur A kjennes igjen i modellen. I tillegg gir modellresultatene strømningsmønsteret i alle dybdenivåer, løser opp korttidsvariasjoner og gir en betydelig bedre oppløsning av det detaljerte virvelmønsteret. Dette gjør det mulig å bruke modellen til å simulere transport og spredning av egg, larver og pelagisk yngel.

Vertikalfordeling av egg og larver

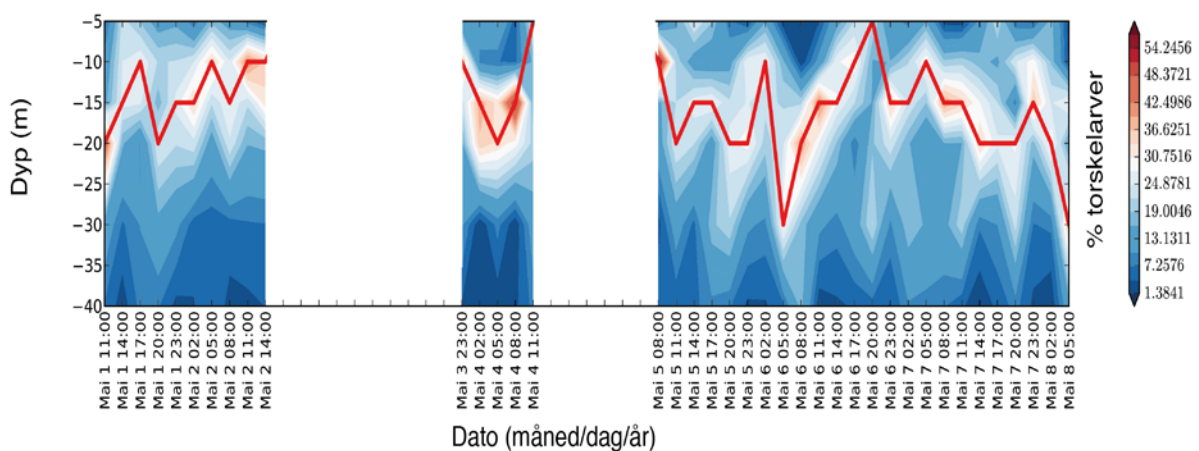
Med noen få unntak har de fleste fiskearter i våre kystfarvann egg som er fordelt i sjøens blandingslag eller planktonlaget som i hovedsak er de øverste 50 m av sjøen, men som kan strekke seg ned mot 100 m. Viktige unntak her er sild og lodde. Sild legger eggene fastklistret i tykke lag på grove bunnsstrukturer, grus og liknende. Dette er gjerne i strømsterke områder som bidrar til god oksygenventilering. Lodda gyter også på bunnen. Eggene er ikke så sterk festet til bunnen som sildeeggene, men også de er tyngre enn bunnvannet, og kan derfor til dels drive med vannmassene helt nær bunnen. Dernest har noen få av våre fiskearter det som vi kaller bathypelagiske eller mesopelagiske egg (se temaboks om "Flytevene og vertikalfordeling av fiskeegg"). Det gjelder egg fra kveite, blåkveite og lysprikkfisk. Disse eggene har en spesifikk vekt som gjør at de flyter nede i dypet mellom Kystvannet og Atlanterhavsvannet. Det store flertallet av fiskearter i kystfarvann har pelagiske egg. Dette er egg som har spesifikk vekt lavere enn vekten på sjøens overflatelag. Konsentrasjonen av slike egg øker mot overflaten. Vertikalfordelingen avhenger av balansen mellom eggens flyteevne og den vertikale omrøringen av vannmassene som primært skyldes vindens virkning. Under vindstille forhold kan eggene konsentreres svært nær overflaten med bare en liten andel av eggene fordelt dypere enn 20 m dyp. Fra kulings vindstyrke (ca 11 m/s) er vindblanding så sterk at de fleste pelagiske fiskeegg vil være jevnt fordelt gjennom hele blandingslaget som kan være fra 50 til 100 m dypt. Figur C viser modellert vertikalfordeling pelagiske fiskeegg, i dette tilfellet hyseegg, midt ute på Vesterålsbankene under nær vindstille forhold (2 m/s), under gjennomsnittlige vindforhold (5 m/s) og under kraftig turbulent vindblanding (12 m/s). I fjordene er forholdene noe annerledes. Der gjør brakkvannslaget i overflaten at egg som på kysten er pelagiske vil være neddykket som bathypelagiske egg under brakkvannslaget. Det gjelder eksempelvis egg fra kysttorsk som gyter i fjordene.



Figur C: Vertikal fordeling av hyseegg på Vesterålsbankene i mars måned under tre ulike situasjoner for vindblanding. Vertikalfordelingen er en balanse mellom 1) oppdriften på eggene som driver dem mot overflaten og 2) turbulens som følge av vindblanding som driver eggene nedover i sjøen. Vertikalprofilen i figuren viser den gjennomsnittlige fordelingen ved ulike vindhastigheter. De enkelte eggene beveger seg opp og ned gjennom vannmassene, noe som betyr at alle eggene vil ha en viss oppholdstid i overflaten.

Etter klekking vil larver fra alle fiskearter, uansett om de som egg befinner seg på bunnen eller i det bathypelagiske sjiktet, befinne seg i det øvre planktonlaget. Det er nødvendig for at larvene skal kunne

finne de planktoniske byttedyrene som alle er fordelt i overflatelagene. Lyset gjør imidlertid at fiskelarver ofte unngår den aller øverste delen av vannsøylen, spesielt fra 5 m dyp til overflaten, da det er forbundet med risiko for selv å bli spist når de går opp i det næringsrike overflatelaget (se egen temaboks om vertikalfordeling av fiskelarver "Opp eller ned? – Å spise eller blir spist"). Imidlertid vil fiskelarver fra flere arter måtte gå helt opp til overflaten for å fylle svømmeblæren første gang. Mens larvene lenger sør langs Norskekysten har en mer markant døgnvandring hvor de ofte går mot overflatelaget om natten, er denne døgnsyklusen mindre markant lenger nord på grunn av midnattssol om sommeren og færre timer med mørke og midnattssol. Vinden vil til dels også påvirke vertikalfordelingen av fiskelarvene, men ikke i så sterk grad som for pelagiske egg. Figur D viser hvordan fordelingen av torskelarver svinger opp og ned mellom overflaten og 30 m dyp som følge av fordelingen av byttedyr, lysvariasjoner gjennom døgnet og variasjoner i vindblanding.



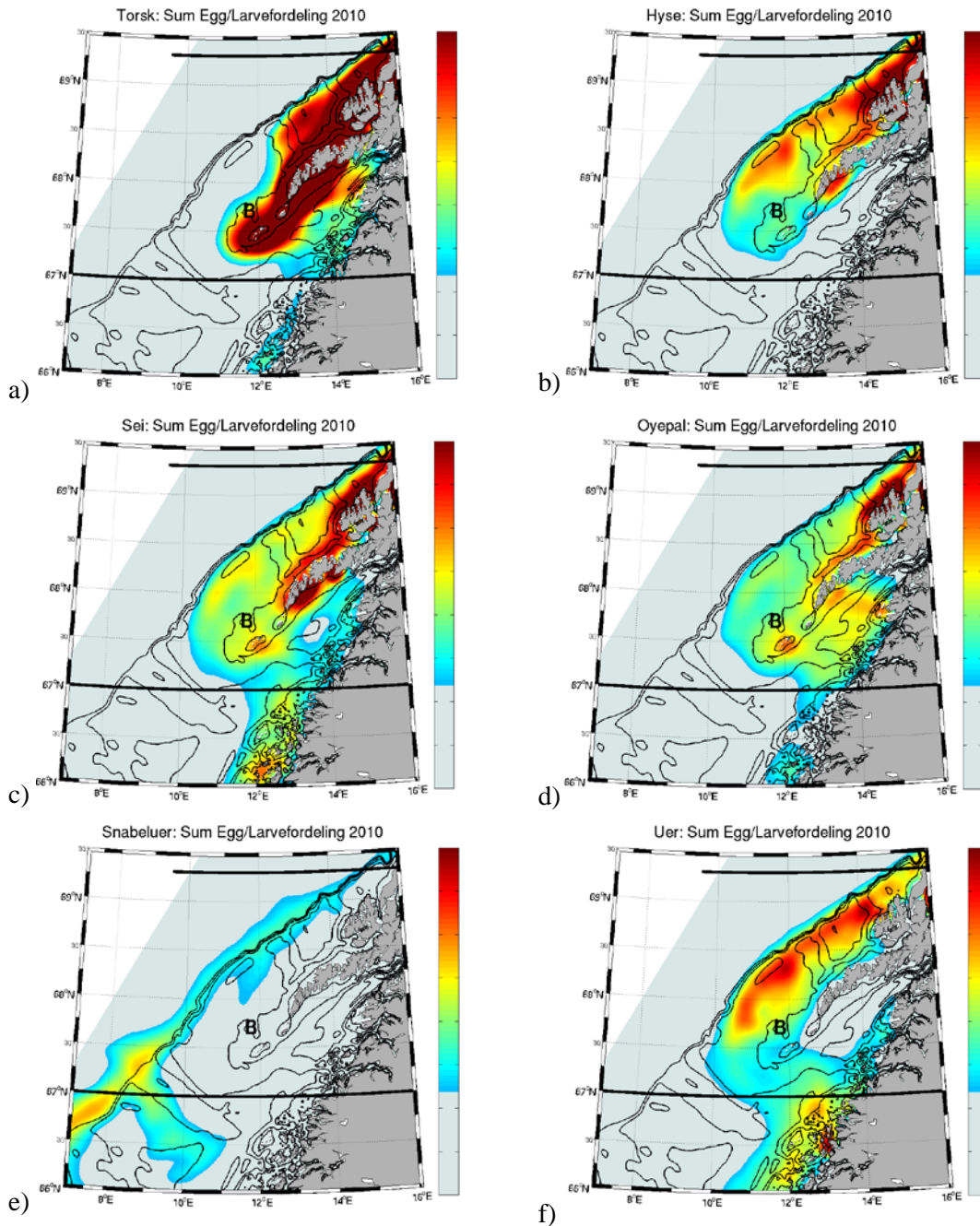
Figur D: Variasjon i vertikalfordeling av torskelarver mellom 5 og 40 m dyp observert over 7 dager i Lofoten i 1991. Rød og oransje: Høye konsentrasjoner. Mørke blå: Lave konsentrasjoner. Den røde linjen viser hvordan tyngdepunktet for larvekonsentrasjonen svinger opp og ned mellom 5 m og 30 m dyp ettersom byttedyrkonsentrasjoner, lys og vindblanding endrer seg. På samme måte som for eggene i Figur C vises gjennomsnittlig vertikalfordeling. De enkelte larvene beveger seg dynamisk opp og ned i vannsøylen slik at alle larvene tilbringer en viss del av tiden i overflatelaget, men ikke så lang tid som de pelagiske eggene. Derimot vil larvene kunne få absorbert fremmedstoffer gjennom kontaminert føde i form av dyreplankton som i større grad oppholder seg nær overflaten.

Tidsakkumulert fordeling av egg, larver og pelagisk yngel for noen viktige fiskearter

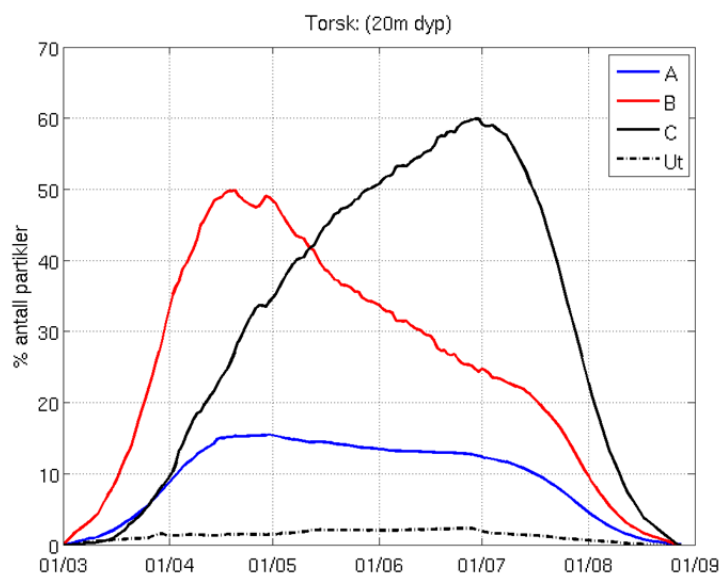
Med bakgrunn i informasjon om gytefeltet, gyteforløp og modellert havsirkulasjon er det beregnet i hvilke områder pelagiske egg, larver og yngel er hyppigst forekommende over hele driftsfasen. Figurene E a) - f) viser fordelingene for torsk, hyse sei, øyepål, snabeluer og vanlig uer. Illustrasjonene viser at Vesterålsbankene er området med høyeste konsentrasjoner. Noen av artene har høyest konsentrasjoner nær land som sei og torsk. Andre har høyeste konsentrasjoner midt over sokkelen som hyse og øyepål, mens noen har høyeste konsentrasjoner ut mot kontinentalskråningen som vanlig uer og snabeluer. Sammert over alle de ulike artene er Vesterålsbankene og den nordvestlige delen av Vestfjorden jevnt fylt opp av pelagisk avkom i perioden fra mars til august.

Tidsrommet for passasje av egg, larver og pelagisk yngel gjennom de ulike delområdene langs kysten varierer også avhengig av fiskeart. Men på grunn av den svært konsentrerte våroppblomstringsdynamikken er starttidspunktet synkronisert til omkring begynnelsen mars som er gytestart for de fleste artene. Det videre forløpet gjennom larve- og yngelstadiene varierer noe mellom

de ulike artene (se kapittel 5.3-5.12), men forløper i store trekk fram til august da hoveddelen av avkommet er drevet gjennom området Lofoten og Vesterålen og inn i Barentshavet. Figur F viser tidsforløpet for egg, larver og pelagisk yngel fra nordøstarktisk torsk (skrei) gjennom de ulike delområdene.



Figur E: Hyppighetsfordeling av egg, larver og yngel for a) torsk, b) hyse, c) sei, d) øyepål, e) snabeluer og f) vanlig uer. Avhengig av hvor gytefeltene befinner seg vil avkommet fra de ulike artene drive gjennom området på ulike steder. Hyse (b) vil drive gjennom området fordelt over størstedelen av kontinentalskellens bredde. Torsk (a), sei (c) og øyepål (d) vil drive nærmere land. Vanlig uer (f) og snabeluer (e) vil i større grad drive gjennom de ytre delene av området



Figur F. Tidsforløpet av pelagisk avkom fra nordøstarktisk torsk (skrei) som omfatter egg-, larve- og yngelstadiene i de ulike delområdene langs Norskekysten. Område A: kontinentalsockelen fra Møre til Trænadjupet. Område B: Vestfjorden og kontinentalsockelen fra Trænadjupet til Andenes. Område C: Kontinentalsockelen nord for Andenes. Den svarte stiplede linjen viser andelen av avkom to transporteres ut i Norskehavet vest for kontinentalsockelskråningen. Det viktige tidsrommet for Lofoten-Vesterålen er mellom mars og august med toppunkt i april, mai og juni. For detaljer om øvrige fiskearter se avsnittene 5.3-5.12.

Lofoten og Vesterålens betydning som egg, larver og yngelområde for fiskeressursene i Norskehavet og Barentshavet

Alle fiskeartene som er beskrevet over har Barentshavet og Norskehavet som beiteområde for ungfisk og voksen fisk. I tillegg er det to andre viktige fiskebestander som til dels utnytter disse to havområdene som sommerbeite. Det gjelder kolmule og makrell. Disse to bestandene har imidlertid ikke nordnorsk sokkel som område for egg, larver og pelagisk yngel. Kolmule gyter vest for De britiske øyer og makrellen gyter til dels i samme område og til dels spredt ut over i Nordsjøen. I tillegg kommer tre fiskearter som har gytefelt nord for Vesterålen. Det gjelder lodde, blåkkeite og polartorsk.

Tabell A viser størrelsen, representert ved gjennomsnittlig kvote/fangst de siste to årene, for alle de viktige kommersielle bestandene i Norskehavet og Barentshavet. Til sammen representerer totalkvotene i hele Norskehavet og Barentshavet et fiske på omtrent 3 millioner tonn. Av dette totalkvantumet vil 70 % av fiskebestandenes egg-, larve- og yngelfaser passere gjennom fokusområdet utenfor Lofoten-Vesterålen. 12 % av fisken har egg-, larve- og yngelfasene i store deler av randen rundt hele Barentshavet med blåkkeite langs vestranden, lodda i sør og polartorsken langs østkanten og nordkanten. For de resterende 18 % av fisken er det områdene rundt De britiske øyer og Nordsjøen som huser egg-, larve- og yngelstadiene. Også dette er spredt ut over et relativt stort geografisk område. Størstedelen av Norskehavets og Barentshavets fiskeressurser passerer således gjennom Lofoten, Vesterålen og kysten av Troms i de mest kritiske tidlige livsfasene mens de er konsentrert til sjøens øvre blandingslag.

Tabell A: Gjennomsnittlige fangstkvoter for 2012 og 2013 for de viktigste fiskeartene som fanges i Norskehavet og Barentshavet fordelt på områdene hvor fisken har egg-, larve- og yngelfasene.

Lofoten-Vesterålen-Troms		Barentshavet		Rundt De britiske øyer og Nordsjøen	
Nordøstarktisk torsk	846	Lodde Barentshavet	320	Makrell 50 %	280
Norsk vårgytende sild	726	Polartorsk	20	Kolmule 50 %	260
Nordøstarktisk hyse	278	Blåkveite	15	Brosme 50 %	10
Norsk arktisk sei	164				
Snabeluer	28				
Nordnorsk kysttorsk	21				
Steinbit	17				
Brosme 50 %	10				
Lange	8				
Øyepål	6				
Vanlig uer	0				
SUM 1000 tonn	2103	SUM 1000 tonn	355	SUM 1000 tonn	550
Prosent andel	70	Prosent andel	12	Prosent andel	18

Levende ressurser på bunnen av kontinentalsokkelen

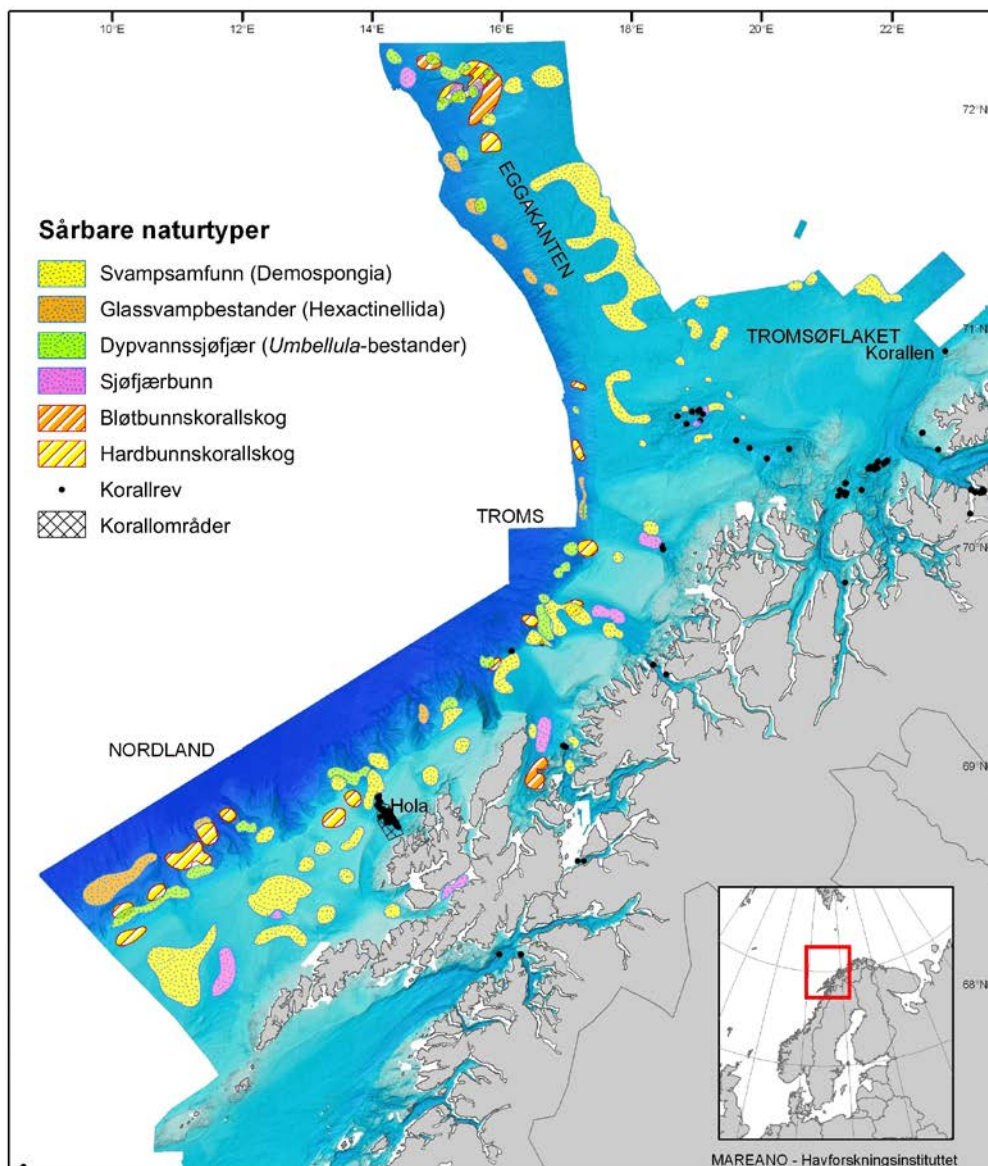
Vi har i denne rapporten fokusert på planktonressursene som den delen av det marine økosystemet som er spesielt utsatt for eventuelle forurensningshendelser fra havets overflate på grunn av planktonets manglende potensial til å unngå. Øvrige levende ressurser uten mulighet eller svært begrenset potensial til å unngå er bunndyr på kontinentalsokkelen og fiskeressurser som er etablert i gruntvannsbeltet langs land.

Sokkelen utenfor Lofoten, Vesterålen og Troms har et variert landskap med et stort tilhørende biologisk mangfold av bunnorganismer. Her er sokkelen inndelt i grunne banker adskilt med dype renner og noen av disse har forbindelser innover i fjordene. Disse rennene er skapt av isbreenes skuring. Generelt forekommer de fineste sedimentene i de dypere delene, mens stein og grus dominerer på grunne deler av sokkelområdet. Kanten på kontinentalsokkelen utgjør et ganske klart avgrenset område som starter på 200-500 meters dyp. Herfra skråner havbunnen bratt ned til 3000 meters i det dype Norskehavet. Utfor skrånningen skjer en jevn transport av organisk materiale fra det produktive området på sokkelen ned til de dype og mer lavproduktive områdene. Dyphavet er avhengig av næringstilførsel fra en produksjon som skjer mange hundre meter opp i vannet. Det er ikke store mengder næringsstoffer som normalt når ned til bunnen mens nær kontinentalskrånningen vil denne transporten ned gå hurtigere og skje i større omfang, dels på grunn av skrånende terreng og dels på grunn av strømmer.

Bunndyr sørger for omsetning og tilbakeføring av sedimentert organisk materiale fra produksjon i vannsøylen over, den såkalte bentisk-pelagiske kobling. I området utenfor Lofoten, Vesterålen og Troms hvor avstanden mellom de produktive fiskebankene og dyphavet er kort blir disse prosesser i særlig grad viktige. Larvene til de aller fleste bunndyr er også pelagiske og spres i øvre vannlag hvor de utgjør en betydelig del av dyreplanktonet som utgjør en viktig fødekilde for dyr som livnærer seg på plankton, inkludert fisk og fiskelarver. Større bunndyr-organismer skaper habitat for andre arter som lever ved bunn. Her er koraller og svamper de mest betydningsfulle på grunn av den varierte

landskapsformen de danner og den store utstrekningen de utgjør i området. Herunder er et av dem, Røstrevet, verdens største dypvannskorallrev. Det er vist at slike rev huser en mengde arter, inklusiv fisk, og at de derfor har en viktig rolle i det marine næringsnett og for marint mangfold. Figur G viser fordeling av sårbare naturtyper i området.

Bunndyr er spesielt følsomme for aktiviteter som fysisk påvirker bunnen dette kan dreie seg om nedslamming, knusing, omveltning av sedimenter eller forurensing. Det er spesielt gjentatt forstyrrelse av korallrev som vi kunne føre til langvarige skader. De fleste revene i området (her finnes > 1000 rev - bare på Røstrevet kan det være flere enn 500 enkeltrev) er 6000-9000 år gamle og forurensing eller knusing kan betraktes som en irreversibel skade.



Figur G: Naturtyper som er vurdert som sårbare av MAREANO.

Gruntvannsbeltet langs kysten

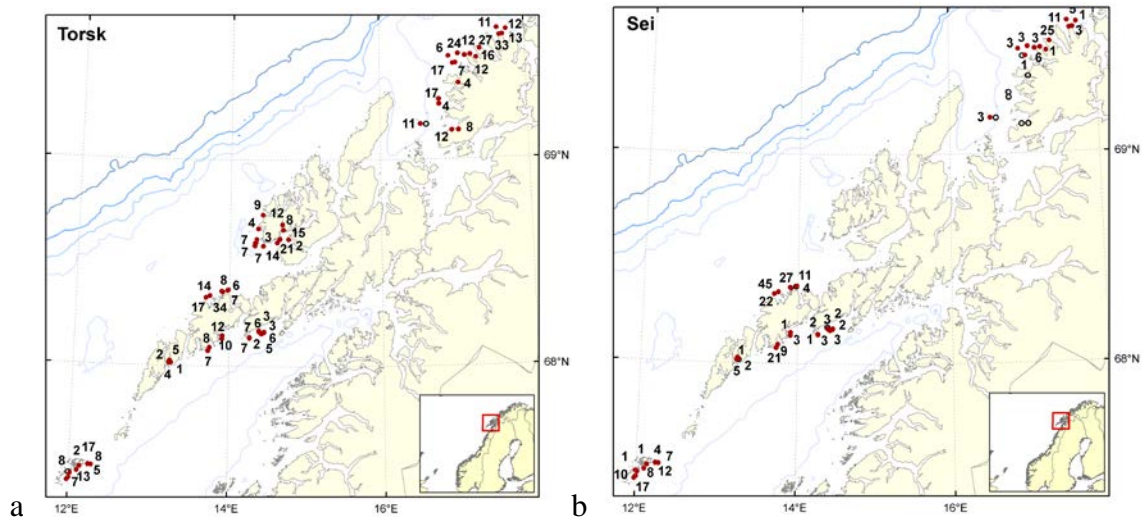
En annen type biotop som er utsatt overfor forurensninger er gruntvannsbeltet langs land som i dette området huser tarearter og fisk fra bunnslått yngel til voksne stadier. Det er gjennomført egne feltundersøkelser av dette i KILO-prosjektet.

Fangster med trollgarn og torskeruse på novembertoktene dekket i hovedsak dybdeområdet 10-30 m med god avstand (>50 m, de fleste >100 m) fra strandsonen. Her var taskekrabbe, torsk og sei de dominerende artene. Fangst fra åleruser i august-september dekket dybdeområdet 5-15 m, ganske nært opp til strandsonen. Her var strandkrabbe, eremittkreps, torsk og taskekrabbe de dominerende artene. Video-observasjoner i august-september dekket både trollgarn/torskeruse-lokaliteter og åleruse-lokaliteter, dog ikke helt inn i strandsonen. Video-observasjonene er så langt bare brukt kvalitativt. De artene som ble hyppigst observert på video var torsk, kutlinger, sei og sandflyndre, mens krabber var vanskelig å observere, trolig fordi de ofte sitter rolig på bunn og er godt kamuflert.

0-gruppe torsk har en tendens til aggregering/stiming nær strandsonen, og de er mer jevnt fordelt på flatere bunn med sand, grus eller småstein med noe vegetasjon. De er derimot sjeldnere å finne på bunn med fjell -og stein (både med og uten vegetasjon). En god del 0-gruppe registrert på Innersida, og sør på Senja, men veldig lite på Yttersida. I de øvrige områdene er materialet for spinkelt til å konkludere noe om forekomstene. Ett år og eldre torsk hadde ingen klare bunntype-preferanser påvist; de beste fangstratene oppnådd på Lofotens ytterside, Vesterålen og Senja. Kysttorsk dominerer i alle prøvene, ca 70 % på Senja og 80-90 % i øvrige områder. Viktige kysttorsk-gytefelt finnes på begge sider av Vestfjorden. 0-gruppe-observasjonene tyder på at en del kysttorsk yngel ender opp på grunt vann på Lofotens innerside, mens nesten ingenting på Yttersida. For ett år og eldre fisk er det ikke en tilsvarende forskjell, trolig på grunn av at fisken vandrer mer etter som den vokser til og dermed også går mellom Lofotøyene til Yttersida. Høyere andeler nordøstarktisk torsk på Senja kan skyldes at noe mer yngel av nordøstarktisk torsk blir transportert dit og vokser opp i området.

0-gruppe sei er kjent for å opptre i strandsonen. Den ble observert visuelt langs kaiene i Stamsund og Svolvær både i august og november. Det var spredte fangster på alle åleruselokaliteter i august, men svært lite ble observert på video, trolig fordi den står for nært land. På grunn av stimdannelse er eldre sei ganske flekkvise både i fangstene og på video. De høyeste fangstratene ble oppnådd på Yttersida.

For en rekke oseaniske bestander er Lofoten-Vesterålen et sted for gyting, klekking og tidlig oppvekst. De fiskeforekomstene som her er beskrevet i gruntvannsområdene kan i større grad sies å bo her, eller eventuelt være på beitevandring. Det er mye usikkerhet med hensyn til bestandstilhørighet for de artene som her er observert. For de mest typiske gruntvannsartene (ulker, tangsprell, tangkutling) vil større bunn-dyp kunne virke som en barriere for utveksling med omverden, og bestandene kan tenkes å være ganske lokale.



Figur H: Forekomster trollgarnfangster av torsk a) og sei b), i november 2011. Det er høyere andel av torsk i strandbeltet langs Senja enn i Lofoten og Vesterålen. Dette er i overensstemmelse med modellresultatene som viser høyere strandingsfrekvens av pelagisk yngel i det nordligste området.

Samlet oppsummering av sårbarhet for fiskeressursene i Lofoten-Vesterålen

Sårbarhet for et økosystem er et både vanskelig og upresist begrep. Det er dessuten svært relativt; det gir liten mening å snakke om sårbarhet i sin alminnelighet. Sårbarhet må relateres til spesifikke påvirkningsfaktorer ("stressorer"). Et økosystem kan ha ulik sårbarhet, eller motsatt - *robusthet*, overfor ulike påvirkningsfaktorer. Og siden et økosystem hele tiden varierer med hensyn til produktivitet og artssammensetning vil også sårbarheten variere avhengig av hvilken tilstand det er i. Sårbarheten overfor spesifikke påvirkningsfaktorer vil først og fremst variere mye mellom ulike typer av marine økosystemer, og derfor er det også viktig å vurdere sårbarhet relativt til de ulike typene av økosystemer.

I denne rapporten har vi begrenset beskrivelsen av økosystemet til bunndyr og fiskeressurser. For fiskeressursene har vi fokusert på de planktoniske stadiene for fisken og for kystnære gruntvannsressurser. Det er fordi dette er ressurser som er spesielt utsatt for påvirkninger fra overflaten av sjøen. I denne konkrete sammenheng er det olje på sjøen i form av en kontinuerlig lekkasje, et enkeltstående utslipp eller en ukontrollert utblåsning som sårbarheten må vurderes opp mot. For bunnfauunaen vil i tillegg også langtidsakkumulering av forurensningskomponenter fra ulike oljekomponenter og andre kjemikalier være en del av sårbarhetsvurderingen.

1. Konsentrasjonen av fiskeplankton i Lofoten, Vesterålen og kysten av Sør-Troms er enestående på norsk kontinentalsokkel. Ingen andre steder har en så fullstendig dominerende rolle for de tidlige stadiene for fiskeressursene i Barentshavet og Norskehavet. Disse to økosystemene gir for tiden en årlig avkastning i form av fiske på ca. 3 millioner tonn; 70 % av disse fiskeressursene har Lofoten, Vesterålen og kysten av Sør-Troms som gytefelt eller som område hvor larvene og den pelagiske yngelen driver gjennom. Det er bankene mellom Lofotodden og Andenes som har de aller største konsentrasjonene av fiskeplankton. Området kan sies å være viktigst i fiskerisammenheng for nordøstarktisk torsk (skrei) og norsk vårgytende sild, fordi dette utgjør de to største bestandene. Men området er like viktig for en rekke andre arter selv om disse ikke utgjør fiskerimessig like stor økonomisk betydning. Det gjelder først og fremst nordøstarktisk hyse og nordøstarktisk sei, men også arter som nordnorsk kysttorsk, snabeluer, steinbit, brosme og lange. I sum er disse øvrige artene

økonomisk av samme betydningen som den ene av artene sild eller torsk. De artene som området har minimal betydning for i de planktoniske stadiene er kolmule og makrell som gyter langt sør for fokusområdet. I tillegg kommer artene med gyting nord for fokusområdet. Det gjelder blåkveite og lodde. Av disse to artene kan lodde bli influert i begrenset grad i perioder når gyting foregår på kysten av Sør-Troms.

2. De høye konsentrasjonene av plankton i produksjonssesongen avspeiles også i livet på bunnen av kontinentalsokkelen og langs strandsonen. Sedimentering av biomasse i vannmassene gir grunnlag for livsformene på bunnen og i strandsonen gjennom det som kalles bentisk-pelagisk kopling. Korallrevene i området er en viktig del av dette bunndyrssamfunnet, og langs den bratte kontinentalskråningen finnes det undervannsraviner som gir et strømningsmønster som konsentrerer marine organismer i området og gjør det attraktivt som fødeområde for sjøpattedyr. Røstrevet er verdens største dypvannskorallrev.

3. Våroppblomstringsdynamikken med konsentrert forekomst i tid for de planktoniske stadiene fra gytingen starter tidlig vår til den pelagiske yngelen går ut av overflatelagene på seinsommeren er det andre særegne trekket for området. Det er knyttet til den sesongmessige svingningen mellom sommerlys og vintermørke som bare finnes i havområder på høye bredder. Tilsvarende våroppblomstringsdynamikk i verdenshavene finnes bare lenger nord i Norskehavet og i Barentshavet, helt nord i Beringhavet og i selve Polhavet; i tillegg finnes slike forhold i den sørligste delen av den sørlige halvkule mot det antarktiske kontinentet. Men i disse andre våroppblomstringsområdene finnes ikke egg-, larve- og yngelområder med en slik konsentrasjon som i Lofoten og Vesterålen. Det finnes imidlertid andre områder i verdenshavet med like høy og til dels høyere fiskeproduksjon. Det er de store oppstrømningsøkosystemene (Humboldtstrømmen utenfor Chile-Peru; Benguleastrømmen utenfor Namibia og Sør-Afrika, samt Kanaristrømmen utenfor Nordvest-Afrika). Men her er til gjengjeld den årlige produksjonssyklusen helt forskjellig med planktonproduksjon og gyting største delen av året. Mens gytingen i våroppblomstringssystemer er avgrenset til 2 måneder er det i de store oppstrømingssystemene kun 2 måneder i året at gyting ikke forekommer. Derfor er risikoen fra en eventuell akutt forurensningssituasjon betydelig lavere i disse andre høyproduktive områdene.

Samlet sett utgjør området Lofoten-Vesterålen – kysten av Sør-Troms norske havområders mest konsentrerte og varierte biotop for marine levende ressurser, og våroppblomstrings-dynamikken gjør at fiskeegg, larver og pelagisk yngel er konsentrert i tid i en grad som ikke finnes for øvrig i verdenshavene.

Innholdholdsfortegnelse

Forord	3
Navneoversikt anvendt i rapporten.....	4
Sammendrag	5
Innholdholdsfortegnelse	17
1. Innledning.....	18
2. Historisk oversikt over tidligere prosjekter på fiskeplankton.....	25
3. Nyere undersøkelser av vertikalfordelingen til fiskeegg og fiskelarver.....	35
4. Planktonsystemenes dynamikk.....	39
5. Reproduksjon og rekruttering for de viktigste kommersielle fiskeartene	42
5.1 Innledning.....	42
5.2 Materiale og metoder.....	48
5.3 Torsk.....	54
5.4 Norsk vårgytende sild.....	67
5.5 Hyse.....	76
5.6 Sei.....	81
5.7 Øyepål	85
5.8 Blåkveite.....	89
5.9 Lodde.....	92
5.10 Vanlig uer	93
5.11 Snabeluer	96
5.12 Sammendrag	100
6. Benthos og bunnforhold	105
7. Fiskeforekomster på grunt vann i området Lofoten-Vesterålen-Senja.....	122
8. Virkninger av klimaendringer på gytefeltet og fordelingsmønstre	143
9. Samlet vurdering av nøkkelområder	147
10. Samarbeidende prosjekter inkludert liste over vitenskapelige publikasjoner, dr.grader, hovedfagsoppgaver og rapporter som er gjennomført i samarbeid med KILO.....	156
11. Litteraturliste	160
Appendix.	172
KILO Temabokser.....	172

1. Innledning

Særtrekk ved arktisk-boreale våroppblomstringsøkosystemer i forhold til andre typer av økosystemer i verdenshavene

Omtrent halvparten av organisk produksjon på vår klode skjer i havet. Men i motsetning til på landjorden hvor fotosyntesen skjer i ”store” planter som gress og trær, foregår det vesentlige av havets fotosyntese i det mikroskopiske frittdrivende planteplanktonet. For at organismene på høyere nivåer i næringskjeden som fisk og sjøpattedyr skal kunne utnytte denne produksjonen, er de små organismene av dyreplankton som lever av planteplanktonet et nødvendig bindeledd. Dyreplanktonet er næringsgrunnlaget for larver og yngel av fisk samt planktonspisende fisk høyere opp i næringskjeden som sild, kolmule og lodde i våre farvann.

Marint liv er organisert på ulike vis i de forskjellige områdene av verdenshavene. Havfysikken og havkjemien setter rammebetingelsen for hvordan organismene er strukturert i funksjonelle marine økosystemer i de ulike havene. Dette fører til store variasjoner i de ulike økosystemenes organisering av næringskjedene, forskjeller i sesongmessige og mellomårslige svingninger, samt forskjeller i produktivitet (Longhurst 1998). Som på landjorda finnes det skrinne områder i havet hvor produktiviteten er svært lav. Slike ”havets ørkener” utgjør de største delene av verdenshavenes arealer. Spesielt i de store midthavsgyrene i Stillehavet, Atlanterhavet og Det indiske hav er produktiviteten lav og bare 8 % av verdens fiskefangster blir tatt i disse områdene som utgjør mer enn 40 % av verdenshavenes areal. Langs kontinentalsoklene finner vi de høyproduktive områdene (”havets regnskoger”) hvor 75 % av verdens fiskefangster blir tatt på et område som bare utgjør 10 % av verdenshavenes areal. Disse produktive sokkelområdene kan deles i tre hovedgrupper: 1) *de fire store østlige oppstrømningsøkosystemene* (Kanaristrømmen og Benguelastrømmen i Atlanterhavet og Californiastrømmen og Humboldtstrømmen i Stillehavet), 2) *de vestlige oppstrømningssystemene* i Stillehavet, Atlanterhavet og Det indiske havet, og 3) *våroppblomstringsøkosystemene* i det nordlige Stillehavet og det nordlige Atlanterhavet.

Til den siste kategorien av økosystemer hører Norges fiskeriområder. Det særegne ved våroppblomstringsøkosystemene – til forskjell fra oppstrømningsøkosystemene - er en meget sterk sesongmessig svingning i planktonproduktivitet som følge av lysets årlige gang (Skjoldal *et al.* 2004). Denne sesongmessige svingningen forsterkes nordover og har dessuten en betydelig kraftigere amplitude enn for økosystemer på landjorda på tilsvarende høye breddegrader. Det er fordi det tallrike mikroskopiske planteplanktonet har et svært stort overflateareal som forbruker nærings saltene raskere enn de kan fornyes gjennom tilførsel fra havdypet når lyset kommer tilbake om våren. Resultatet er en eksplosiv økning i planktonproduksjonen fra mars som så kollapser i mai, fordi nærings saltene da er oppbrukt i de øvre lagene av sjøen (den fotiske sonen) hvor det er lys nok til at fotosyntesen kan foregå. En begrenset produksjon opprettholdes imidlertid utover sommeren ved at planteplanktonet utnytter ekskresjonen fra dyreplanktonet som beiter på planteplanktonet (regenerert produksjon). Men uansett må organismene på alle nivåer oppover i næringskjeden tilpasse seg denne særegne årssyklusen i produksjonen av planteplankton med en konsentrert hektisk planktonproduksjon på våren og en svært lav planktonproduksjon i de mørke vintermånedene. Som følge av dette er alle fiskearter i dette området ”vårgytere”. Fiskeartene gyter i mars og april, og delvis i mai, og de små og sårbare fiskelarvene blir klekket omtrent 3 uker etter gytingen. Tidspunktet for gytingen er bestemt av larvenes behov for å være tilstede i rett tid for å få et tilfredsstillende mattilbud i form av de yngste stadiene av det mikroskopiske dyreplanktonet. Dyreplanktonet blir gytt i rett tid for at de skal få store nok mengder planteplankton og muligheten til å vokse raskt (Ellertsen *et al.* 1989). Raudåte (*Calanus*

finmarchicus) er den viktigste dyreplanktonarten i den nordlige Nord-Atlanteren, en art som fiskelarver fra alle våre kommersielle boreale arter er avhengige av som næringsemne fra vår til sommer. Ettersom fiskelarvene vokser går de over til å beite på større og eldre stadier av raudåta (Sysoeva og Degtereva 1965). I juni er fiskelarvene fra de store fiskeartene som torsk og hyse blitt store nok til å skifte til å beite på større organismer som krill og små fisk, mens de planktivore fiskeartene som sild, makrell og kolmule også som voksen fisk fortsetter å beite på raudåta.

Når planteplanktonproduksjonen stopper opp på ettersommeren er det tiden for raudåta å forsvinne ut av det tynne øvre sjiktet hvor planteplanktonet var konsentrert. I overvintringsfasen som varer fra september til mars er raudåta fordelt på store havdyp, fra 400 til 2500 m dyp. Den årlige svingningen i produksjon av plankton er altså særegen for høye breddegrader og blir bare mer markant dess lenger nord man kommer. Allerede fra omtrent 30°N begynner vi å se sesongmessige svingninger i produksjonen, men det er først når man passerer 60°N at svingningen blir så stor at fiskeartene utlukkende må basere seg på gyting avgrenset i tid om våren for at de sårbare larvene skal kunne få nok plankton til å overleve de kristiske tidlige stadiene. Fra 60°N til 70°N blir økosystemet ”rendyrket” som et våroppblomstringssystem. På lavere breddegrader strekker planteplanktonproduksjonen seg over store deler av året med den følge at dyreplanktonet er aktivt beitende også gjennom tilsvarende lengde av året. Dette medfører at også fiskeartene strekker ut perioden for gyting tilsvarende. Til sammenligning foregår fiskens gyting i de store oppstrømningsområdene, som eksempelvis i Benguelastrømmen utenfor Namibia og Angola, nesten hele året gjennom.

I våre farvann er derfor vårparten fra mars til juni en særlig kritisk fase for planktonorganismene. Størrelsen på fiskebestandenes årsklasser avhenger i særlig grad av gunstige forhold for overleving av de små og sårbare larver og yngel i dette tidsrommet. Fra naturens side er det to faktorer som gir høy overlevelse: God tilgang på byttedyr som fører til rask vekst og som raskest mulig gir livskraftige larver og yngel.

Lavest mulig forekomst av predatorer som kan bidra til minst mulig dødelighet på larvene. De to faktorene er ikke uavhengige av hverandre. Dårlige næringsforhold for fiskelarvene gjør dem i dårligere stand til å unngå predatorer. Ved høyere havtemperaturer øker også behovet for mat for både larvene og deres predatorer. Av menneskeskapt påvirkning er det også ulike typer av forurensning som kan bidra til økt dødelighet.

Betydningen av temperatur for utviklingshastigheter (fra 3 dager til 3 måneder)

Med unntak av sjøpattedyrene er havets organismer *ektoterme*. Det vil si at de har samme temperatur som det sjøvannet som omgir dem. Således varierer organismenes temperatur fra mer enn 30 °C i tropene til minus 1,5 °C i Arktis. En følge av dette er at hastigheten på basale livsfunksjoner varierer sterkt med omgivelsestemperaturen, selv om ulike arter til dels har tilpasset seg spesifikke regionale temperaturer. Slike livsfunksjoner omfatter energiomsetningen i organismenes celler (metabolisme), organismenes vekst, utvikling, eggproduksjon, og svømmehastighet. Hastighetene på alle disse prosessene avtar med synkende temperatur. Det gjelder også egg og larvers utviklingshastighet som øker eksponentielt med økende temperatur. I tropene klekkes fiskeeggene etter et par dager, mens i Arktis ved minus 1 °C tar det 2–3 måneder. I området Lofoten–Vesterålen hvor omgivelsestemperaturen for fiskeegg varierer fra 3 til 6 °C varierer inkubasjonstiden fra 24 til 16 dager. Tilsvarende vil også utviklingshastigheten for larver og yngel reduseres med synkende temperatur. For torsk tar det ca. 5 måneder fra eggene blir gytt til yngelen er blitt stor nok til å forlate

det øvre pelagiske laget for å søke mot bunnen i Barentshavet. Andre bunnfisk som hyse har noe kortere pelagisk fase, men felles for all fiskeyngel i våre nordlige farvann med forholdsvis lav temperatur er at den pelagiske fasen, hvor yngelen befinner seg i de øverste delene av vannmassene hvor den lever på mindre plankton, varer i 3–5 måneder.

Lofoten-Vesterålens betydning for Barentshavet-Norskehavet

Våre økonomisk viktige fiskebestander, pelagiske så vel som bunnfiskebestander, hører alle til *boreale* eller *kald-tempererte* bestander. Det gjelder kolmule, makrell og norsk vårgytende sild av de pelagiske bestandene. Av bunnfiskebestandene har vi nordøstarktisk torsk, nordøstarktisk hyse, nordøstarktisk sei, og blåkveite. I den voksne fasen er disse bestandene spredt utover ulike deler av Norskehavet og Barentshavet, mens på våren konsentrerer de gytemodne delene av bestandene seg langs ulike deler av Norskekysten fra de helt kystnære områdene og ut over kontinentalsokkelen til eggakanten. Det gjelder primært fra Mørekyten i sør til Tromsøflaket i nord, men det er i særlig grad i området fra Røstbanken til Nordvestbanken (eller Fugløygrunnen) at gyteintensiteten er særlig stor (Bergstad *et al.* 1987). Gjennom dette kjerneområdet driver også alle larver og pelagiske yngel som er gytt fra sør for Røstbanken til Møre. Således vil Lofoten og kontinentalsokkelområdet i Vesterålen huse pelagiske gyteprodukter fra en rekke fiskearter i ulike stadier fra begynnelsen av mars til ut i juli.

Topografi og bunndyr

Den 1100 km lange kontinentalsokkelen fra Møre i sør til Tromsøflaket i nord spenner over flere marinøkologiske klimasoner. Den har sin største bredde på 260 km utenfor Sør-Helgeland og smalner av mot nordspissen av Andøya til bare 10 km. Videre nordover mot Tromsøflaket øker bredden igjen til 80 km før det vide Barentshavet brer seg ut 1200 km bredde fra Tromsøflaket i vest til Novaja Semlja i øst. Sokkelen har et variert landskap med et stort tilhørende biomangfold og med enestående store dypvannskorallrev. Dette er et landskap med rikt næringsgrunnlag for organismer i alle ledd i næringskjeden – fra plankton og korallrev til hval og torsk. Sokkelen er inndelt i grunne banker adskilt med dyprenner, og noen av disse har forbindelser innover i fjordene. Generelt forekommer de fineste sedimentene i de dypere delene, mens stein og grus dominerer på grunne deler av sokkelområdet. Bunnen på bankene består til dels av kompakt moreneleire innleiret med grus og store sand og grusbølger sammen med en del morene rygger bestående av store stein. Landskapet kan mange steder virke goldt med få organismer og trollhummer (*Munida sarsi*) dominerer sammen med armfotinger (*Terebratulina retusa*), men steinblokker dekket av alger, svamper og fastsittende dyr kan her utgjøre artsrike områder. På kantene av bankene er både sediment og dyreliv mer variert, i dette overgangsområdet mot de dypere liggende bløte bunner er svamper vanlige. Svamper tilhørende slektene *Asbestopluma* og *Stylocordyla* er typiske arter her.

Mellom bankene finner man grøfter eller renner som på de dypeste stedene har bløt mudderbunn, her dominerer sjøfjær, sjøpølser og reker. I de ytre deler av rennene kan strømmen på enkelte steder bli meget sterk og føre til at sanden forflytter seg i store bølger. I disse strømssterke områdene eller på ryggene mellom bankene finner man ofte korallrev og sjøtrær. På ryggen mellom Malangsgrunnen og Fugløybanken ble det i 2007 oppdaget et friskt og godt utviklet korallrev det såkalte Malangsrevet. I området "Hola" mellom Vesterålsgrunnen og Eggagrunden ble det i 2008 dokumentert mer enn 300 korallrev. På sokkelkanten utenfor Røstbanken finnes verdens største kaldtvannskorallrev, Røstrevet, bestående av en rad enkeltrev. Flere nye korallrev er de seneste årene blitt oppdaget på sokkelen nord for banken. Livet i dyphavet er avhengig av næringstilførsel fra en produksjon som skjer mange hundre meter lenger opp i vannet. Det er ikke store mengder næringsstoffer som normalt når ned til de

store dyp mens på grunnere vann, nær kontinentalskråningen går transporten hurtigere og skjer i større omfang, delvis styrt av bunnhelning, terreng og strømforhold.

Fordelinger av planteplankton og dyreplankton– lokal produksjon vs. advektiv transport og planktonets sårbarhet til lokale forurensningskilder

Fiskeplanktonet (egg og larver) skiller seg ut fordelingsmessig fra annet plankton (dyreplankton og planteplankton) ved at det er svært geografisk konsentrert. Dette skyldes at gytefeltene er avgrensede områder hvor den kjønnsmodne fisken konsentrerer seg etter kortere eller lengre gytevandring. Fra disse konsentrerte områdene spres egg og senere pelagiske larver etter hvert som de driver nordover med Den norske kyststrømmen og delvis med Atlanterhavsstrømmen. Dyreplankton som utgjør næringsgrunnlaget for fiskeplanktonet er også flekkvis fordelt, men i mye større grad spredt utover et betydelig større område. Således er ikke dyreplankton så sårbart overfor lokale forurensninger da det alltid vil være en betydelig del av en bestand som befinner seg i andre områder. Dyreplankton har også en forholdsvis lang pelagisk driftfase, og kan derfor transporteres over lange avstander. Raudåte, vår viktigste dyreplanktonart, har sitt kjerneområde ute i selve Norskehavet og transporteres fra hovedproduksjonsområdet inn på kontinentalsokkelen hvor den kan bli mat for fiskelarvene (Sundby 2000). Det er spesielt dypområdene (eksempelvis Trænadjupet og Malangsdjupet) som skjærer seg inn fra kontinentalsokkelskråningen som utgjør transportveiene for dyreplankton fra Norskehavet inn på kystens sokkelområde. Planteplanktonet er i enda større grad fordelt ut over hele havet og har således lav sårbarhet for lokal forurensning. Det er primært den lokale produksjonen av planteplankton som bestemmer konsentrasjon og fordeling av planteplankton, siden livssyklus er betydelig kortere enn for plankton på høyere nivå i næringsnett, dvs. dyreplankton og fiskeplankton. Felles for alt plankton er imidlertid at fordelingene er flekkvise, og at det vil konsentrere seg langs frontområder som følge av kombinasjonen av vertikal- og horisontalsirkulasjonen i vannmassene, flyteevne for planktonet samt tilførsel av næringsalter, næringssemner og byttedyr.

Naturlig dødelighet på egg/larver/ungel vs. dødelighet fra forurensningskilder

I havet er den naturlige dødeligheten på de planktoniske stadiene svært høy. Det gjelder hele veien gjennom næringsnett fra planteplankton til fiskeplankton. Og det er i særlig grad de aller yngste stadiene som har den aller høyeste dødeligheten. Kombinasjonen av høye konsentrasjoner og lav individuell mobilitet (se temaboks om vertikal fordeling av fiskelarver "Opp eller ned? – Å spise eller bli spist") gjør de minste organismene til lette bytter for de litt større organismene, som befinner seg på neste nivå i næringsnett. Etter hvert som planktonorganismene vokser, beveger de seg raskere og utnytter bedre unnvikelsesteknikkene for angrep, noe som gjør at dødeligheten avtar raskt med økende larvestørrelse.

I en typisk planteplanktonoppblomstring på våre breddegrader er konsentrasjonen på omtrent 1 million alger pr. liter. Da er avstanden mellom hver celle ca. 1 millimeter (Sundby 1997). Størrelsen av hver alge varierer fra en tusendels millimeter til ca. en hundredels millimeter. På neste nivå i næringsnett finner vi de herbivore kopepodene (planteplanktonspisende dyreplankton) som eksempelvis raudåte. De yngste stadiene for raudåte (de såkalte naupliestadiene) har en størrelse på noen tiendels millimeter og en typisk konsentrasjon på 1–10 nauplier pr. liter. Da er den gjennomsnittlige avstanden mellom hvert individ på 3–10 cm. På neste nivå i næringsnett finner vi fiskelarvene som har naupliene som byttedyr. Typisk størrelse for nyklekkede fiskelarver er noen millimeter (3–5 mm). På dette nivået i næringskjeden er imidlertid konsentrasjonen avtatt til noen få larver pr. m³. Da blir en vanlig avstand mellom hvert individ på ca. 1 m.

En kjønnsmoden skreihunn, avhengig av størrelse, alder og kondisjonsfaktor, har potensial til å produsere mer enn 10 millioner egg i løpet av 6 uker (Thorsen et al. 2010). På de mest konsentrerte gytefeltene i Lofoten og Vesterålen resulterer gytingen i eggkonsentrasjoner på 1000 til 10 000 egg pr. m² sjøoverflate (Sundby and Bratland 1987). Rekordregistreringen fra Henningsværstraumen i april 2011 var på 15 800 egg pr. m². Dette er den høyeste kjente konsentrasjonen av pelagiske fiskeegg (Sundby og Johannessen 2011). Nær overflaten hvor eggkonsentrasjonen er høyest kan det finnes fra 30 til 300 egg pr. m³. I løpet av den ca. 3 uker lange inkubasjonstiden dør 90 % av eggene, hovedsakelig på grunn av predasjon fra større plankton men også på grunn av feilutvikling. Når larvene klekkes er det ca. 10 % tilbake. Samtidig har transport og spredning under inkubasjonstiden resultert i fortykning slik at høyeste konsentrasjoner av de nykklekkede torskelarvene er på ca. en hundredel av konsentrasjonen av nygytte egg. Gjennom larve- og de pelagiske yngelstadiene er dødeligheten fremdeles stor men altså stadig eksponentielt avtagende (Sundby *et al.* 1989). Etter ca. 2-3 måneder, når torskeyngelen har nådd størrelse fra 2 til 5 cm lengde og det meste av dem er fordelt ut over den vestlige delen av Barentshavet, begynner vi å se resultatet av årets produksjon. Man får et første inntrykk av hvor vellykket gytingen var og et aller første anslag av årsklassestyrken. På dette stadiet er tallrikhetsforholdet mellom en sterk og en svak årsklasse på omtrent 70:1. Med utgangspunkt i at selv små endringer i dødelighet gjennom dette tidsrommet kan gi svært store forskjeller i akkumulert dødelighet er det imidlertid overraskende at forholdet mellom de svakeste og sterkeste årsklassene ikke er større (Houde 1987). Forklaringen ligger i at tetthetsavhengig dødelighet etter hvert kommer inn i sterkere grad og demper forskjellene i tallrikhet ettersom yngelen blir større. I september når torskeyngelen går ut av den pelagiske fasen og søker mot bunnen er forskjellen mellom sterkeste og svakeste årsklasser redusert til 10:1. Likevel er dette betydelige forskjeller for den rekrutterende årsklassen og har sin årsak i to hovedfaktorer: 1) utgangskonsentrasjonen av egg, eller gytebestandens størrelse, 2) de miljømessige forholdene i de første egg- og larvefasene med pelagisk drift over kontinentalsokkelen fra gytefeltene og nordover mot oppvekstområdene. Med en slik stor naturlig dødelighet er det selvsagt en usædvanlig sterk seleksjonsprosess på de mest livskraftige individene. Dødelighet som følge av en eventuell forurensning kommer ikke i stedet for, men i tillegg til den akkumulerte naturlige dødeligheten. Og dødeligheten som følge av en akutt forurensning vil i like sterk grad føre til økt dødelighet av de sterke så vel som de svake individene.

Betydningen av vertikal fordeling på pelagiske egg, bathypelagiske egg, larver, og yngel – Lys, vind, og predatorer

Med noen få unntak har de fleste fiskearter i våre kystfarvann egg som er fordelt i sjøens blandingslag eller planktonlaget som i hovedsak er de øverste 50 m av sjøen, men som kan strekke seg ned mot 100 m. Viktige unntak her er sild og lodde. Sild legger eggene fastklistret i tykke lag på grove bunnsstrukturer, grus og liknende. Dette er gjerne i strømssterke områder som bidrar til god oksygenventilering. Lodda gyter også på bunnen. Eggene er ikke så sterk festet til bunnen som sildeeggene, men også de er tyngre enn bunnvannet, og kan derfor til dels drive med vannmassene helt nær bunnen. Dernest har noen få av våre fiskearter det som vi kaller bathypelagiske eller mesopelagiske egg. Det gjelder egg fra kveite, blåkveite og lysprikkfisk. Disse eggene har en spesifikk vekt som gjør at de flyter nede i dypet mellom Kystvannet og Atlanterhavsvannet. Det store flertallet av fiskearter i kystfarvann har pelagiske egg (se temaboks om "Flyteevne og vertikalfordeling av fiskeegg"). Dette er egg som har spesifikk vekt lavere enn vekten på sjøens overflatelag. Konsentrasjonen av slike egg øker mot overflaten. Vertikalfordelingen avhenger av balansen mellom eggenes flyteevne og den vertikale blandingen som primært skyldes vindens virkning. Under vindstille forhold kan eggene konsentreres svært nær overflaten med bare en liten andel av eggene fordelt dypere enn 20 m dyp. Fra kulings vindstyrke er vindblandingens så sterk at de fleste pelagiske fiskeegg vil

være jevnt fordelt gjennom hele blandingslaget som kan være fra 50 til 100 m dypt. I fjordene er forholdene noe annerledes. Der gjør brakkvannslaget i overflaten at egg som på kysten er vertikalt fordelt som pelagiske egg vil være neddykket som *bathypelagiske* egg under brakkvannslaget. Det gjelder eksempelvis egg fra kysttorsk som gyter i fjordene.

Etter klekking vil larver fra alle fiskearter, uansett om de som egg befinner seg på bunnen eller i det bathypeliske sjiktet, befinne seg i det øvre planktonlaget. Det er nødvendig for at larvene skal kunne finne de planktoniske byttedyrene som alle er fordelt i overflatelagene. Lyset gjør imidlertid at fiskelarver ofte unngår den aller øverste delen av vannsøylen, spesielt fra 5 m dyp til overflaten, da det er forbundet med risiko for selv å bli spist når de går opp i det næringsrike overflatelaget (se temaboksen om vertikalfordeling av fiskelarver "Opp eller ned? – Å spise eller bli spist"). Mens larvene lenger sør langs Norskekysten har en mer markant døgnvandring hvor de ofte går mot overflatelaget om natten, er denne døgnsyklusen mindre markant lenger nord på grunn færre timer med mørke og midnattssol i nord i den aktuelle larve- og yngelperiden fra mai måned. Vinden vil til dels også påvirke vertikalfordelingen av fiskelarvene, men ikke i så sterk grad som for pelagiske egg.

Det generelle sirkulasjonsmønsteret – transportveier, konsentrasjonsområder, strandingsområder – Horisontale/vertikale konsentrasjonsmekanismer over bankene for plankton med oppdrift

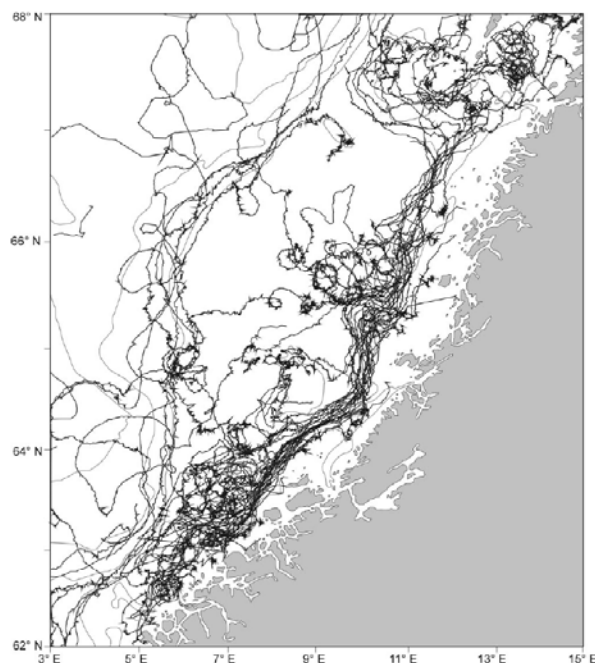
De to hovedkomponentene av havsirkulasjonen nord for Stad er Kyststrømmen over kontinentalsokkelen og Atlanterhavsstrømmen utenfor langs eggakanten. Ved innløpet til Barentshavet brer Kystvannet seg ut over Tromsøflaket før det strømmer videre østover langs Finnmarkskysten. Atlanterhavsstrømmen splittes i to grener nordvest for Tromsøflaket: Nordkappstrømmen dreier østover inn i Barentshavet, mens den andre grenen fortsetter videre nordover langs eggene vest for Vest-Spitsbergen. Kyststrømmen er hovedåren for transport av egg og larver, men noe av transporten foregår også med Atlanterhavsstrømmen. Bunntopografien har en sterk styrende virkning på begge strømmene. Det resulterer i en sterk, ensrettet og smal Atlanterhavsstrøm langs eggakanten med gjennomsnittlig strømhastighet opp mot 50 cm s^{-1} . Mindre grener av Atlanterhavsvann skjærer inn mot øst over sokkelen i tverrdypene, spesielt inn de større og mer markante dypene som Trænedjupet, Andfjorddjupet og Malangsdjupet (Sundby 1984). Langs vestkanten av Atlanterhavsstrømmen genereres transiente virvler som bidrar fra tid til annen til å føre deler av egg og larver ut i Norskehavet. Kyststrømmen på innsiden av Atlanterhavsstrømmen brer seg ut over det meste av sokkelens bredde og er svakere enn Atlanterhavsstrømmen, fra 10 til 35 cm s^{-1} . Banktopografien genererer permanente og stabile virvler som roterer med urviseren. Mest markante er Haltenbanken, Trænebanken, Sveinsgrunnen, Malangsgrunnen, Nordvestbanken og Tromsøflaket. Også mindre bankstrukturer ned mot størrelser på 5-10 km i diameter kan ha en slik styrende virkning på strømmen. Dypområdene mellom bankene danner virvler som sirkulerer mot urviseren. Et belte med sterkere kyststrøm finnes langs dyprenna vest for skjærgarden utenfor Helgeland ("Helgelands-jetstrømmen"). En mindre komponent av Kyststrømmen, ca. 10 prosent går inn i Vestfjorden langs østsiden og strømmer ut langs Lofotveggen. I de sentrale delene av Vestfjorden er det flere semi-permanente virvler som tidvis kan rotere med urviseren og tidvis mot urviseren (Figur 5.1.3). Virvlene over bankene er områder hvor egg og larver kan konsentreres opp for kortere eller lengre perioder avhengig av de atmosfæriske forholdene. Det karakteristiske strømbildet fra Møre til Lofoten som beskrevet over avspeiles godt i driftmønsteret fra satellittposisjonerte drivende bøyer (Sætre 1999) i perioden 1982-1994 (Figur 1.1).

Tidevannets vekslende retning bidrar til å øke spredningen av egg og larver, men også til den generelle transporten nordover langs kysten. I Vestfjorden bidrar de sterke tidevanns-strømmene mellom

Moskenes og Værøy (Moskenesstraumen) og mellom Værøy og Røst til å pumpe egg og larver fra gytefeltene i Vestfjorden ut til sokkelområdene på Yttersida (Michelson-Jacob and Sundby 2001). Langs land og eggakanten svinger tidevannsstrømmen mellom to retninger (smal tidevannsellipse i retning NØ-SV), mens over sokkelen oppviser tidevannsstrømmen en jevnere retningsendring rundt hele urviseren. I Vestfjorden dreier tidevannsellipsen med urviseren sørøst for den sentrale lengderetningen, mens den dreier mot urviseren på den andre siden av fjorden nordvest for denne akse.

Grunnleggende drivkrefter i strømsystemene

Både Atlanterhavsstrømmen og Kyststrømmen viser sesongmessige svingninger med sterke strøm om vinteren og svakest om sommeren. Atlanterhavsstrømmen er sterkt preget av de store trykksystemene over Nord-Atlanteren, i særlig grad det såkalte vestavindsbeltet



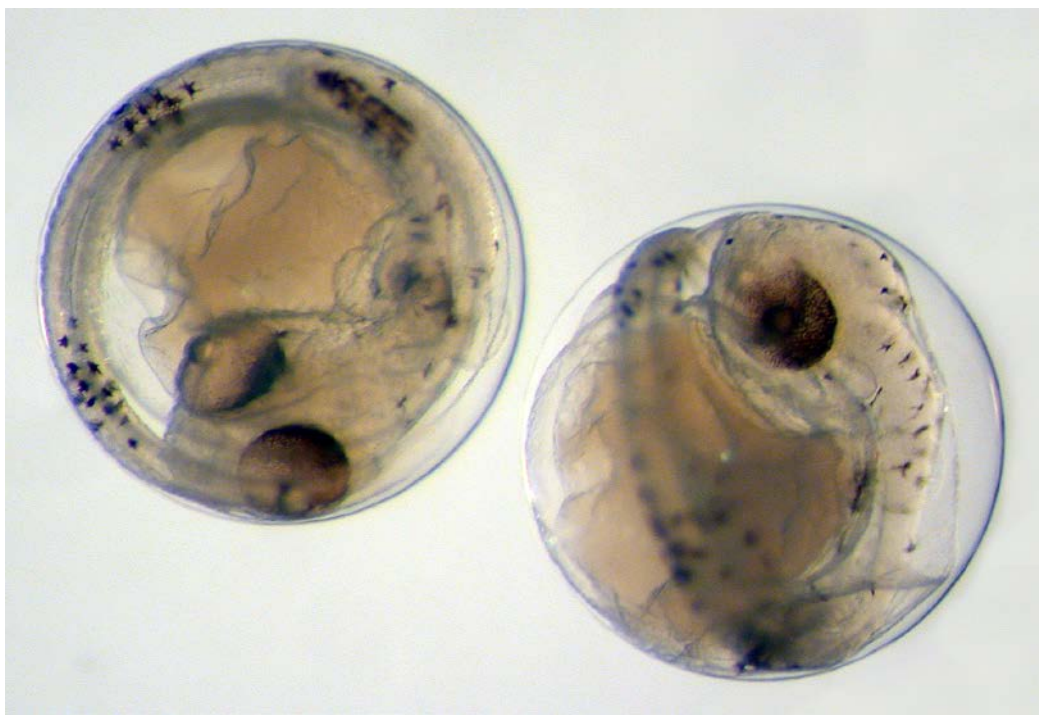
Figur 1.1: Driftmønster for satellittposisjonerte drivende bøyer i overflatelaget i perioden 1982-1994 (Sætre 1999).

som er mye sterkere om vinteren enn om sommeren. I tillegg bidrar dypvannsdannelsen vinterstid i Norskehavet, Grønlandshavet og Barentshavet til å trekke det atlantiske vannet inn i de Nordiske hav. Kyststrømmen er delvis drevet av det barokline trykkfeltet som oppstår som følge av ferskvannstilførselen fra Østersjøen og avrenningen fra hele Norskekysten og delvis av det mer lokale vindfeltet langs kysten som om vinteren har størst energi fra sørvest. Sommerstid er det de svakere vindene fra nord som dominerer. De kan tidvis bli så sterke at Kyststrømmen i lokale områder for kortere perioder kan reversere og skape oppstrømning langs land. Til sist vil også tidevannet bidra til en netto transport nordover langs kysten, både i Kyststrømmen og i Atlanterhavsstrømmen.

2. Historisk oversikt over tidligere prosjekter på fiskeplankton

Fiskeegg og fiskelarveundersøkelser i våre farvann fikk en pangstart da Georg Ossian Sars i 1865 oppdaget at torskeeggene var pelagiske. Fritt skrevet etter G.O. Sars selv:

”Ved å fiske med et fint nett helt oppe i overflaten fanget jeg noen små, helt gjennomsiktige kuler som fløt på vannet, og som jeg først tok for noen laverestående dyreorganismer, siden jeg var helt ukjent med torskens gyteprosess, som jeg ikke skal komme inn på her. Jeg hadde tidligere hørt fra fiskere at rognen kunne bli sett flytende på vannet, og at den i deler av året kunne fylle hele sjøen slik at den virket tyktflytende; men dette var så motstridende til alt jeg tidligere hadde lært om gyteprosessen hos fisk, at jeg kunne ikke anta annet enn at det de hadde sett var disse laverestående dyrene som (er vel kjent) ofte fyller sjøen... Den mikroskopiske undersøkelsen av kulene viste imidlertid uten tvil at de var egg, selv om de var for lite utviklet til å fastslå om de var fiskeegg. Gradvis ble disse frittflytende eggene mer tallrike, inntil, de i slutten av mars fylte sjøen, slik at jeg kunne få så mange jeg ønsket. Nå kunne jeg følge eggutviklingen steg for steg inntil en liten larve unnslopp eggskallet og svømte rundt i sjøen. Det er helt sikkert at disse eggene virkelig var torskkeegg, og ikke egg fra noen annen fisk, først og fremst fra tallrikheten de forekom i, men også ved en sammenligning mellom dem og eggene som rant ut av gytmodne hunner når en presset dem over buken” (Sars 1869).



Figur 2.1: To torskkeegg som nærmer seg klekking.

At G.O. Sars tidligere hadde trodd at torskkeeggene ble gytt på bunnen er ikke så rart. Han hadde bakgrunn som ferskvannsbiolog, og i ferskvann gyter så å si all fisk eggene sine på bunnen slik at de enten blir liggende der eller klistrer seg til bunnssubstratet som steiner, røtter eller vannplanter. Dette var også anerkjent i vitenskapen på den tiden. G.O. Sars oppdagelse førte til at en ble klar over at det motsatte er regelen i sjøen; der gyter de fleste store kommersielle bestandene pelagisk og eggene er pelagiske gjennom hele utviklingen. Unntak er sild, lodde, tobis, rognkjeks, gråsteinbit og flekksteinbit som gyter ved bunnen eller graver ned eggene slik at de utvikler seg klistret til eller nedgravd i substratet.

Bakgrunnen for G.O. Sars sine undersøkelser både på torsk og sild fra slutten av 1950-årene var ikke noe internt akademisk initiativ fra Det Kongelige Fredriks Universitet. Det var Regjering og Storting som presset på for å få i gang undersøkelser på årsakene til svingningene i de økonomisk viktige fiskeriene, og G.O. Sars ble ansatt som fiskeristipendiat av Departementet for Det Indre. Mens hans far, Michael Sars, ble den første professor i marinbiologi i Norge, ble Georg Ossian grunnleggeren av norsk fiskeribiologi.

Det ble raskt erkjent at forholdet mellom de yngste eggstadiene og de klekkeferdige var som en pyramide der de yngste var svært tallrike og danner bunnen av pyramiden mens de klekkeferdige var sjeldne og danner spissen på pyramiden. Dette kunne ha to forklaringer, eggene kunne raskt drive bort fra gytefeltet der gytefiskene ble stående og fortsatte å gyte, eller det kunne være en enorm dødelighet i form av predasjon på eggene gjennom hele eggutviklingsperioden. I ettertid har det vist seg at begge deler er riktig, men det er den store dødeligheten som er det viktigste. Inne i Lofoten fant en også alle de mellomliggende stadiene mellom nygytte og klekkeferdige egg i avtagende tetthet som også er en indikasjon på den store dødeligheten. Senere studier har vist at fiskeegg og larver til og med har en høyere gjennomsnittlig dødelighet i forhold til andre like store organismer i sjøen, om det er næringsinnholdet eller smaken vites ikke (McGurk 1986). Viktige predatorer kan være geleplankton (maneter), store dyreplankton eller fisk. Spist blir de i hvert fall (Paradis et al. 1996).

Neste steg opp for norsk fiskeriforskning kom da Fiskeridirektoratet ble etablert i år 1900 med Johan Hjort som første direktør. Ved å følge utviklingen av den rekordstore 1904 årsklassen av sild, fant Johan Hjort ut at det var årsklassenes størrelse som var avgjørende for hvor mye fisk som senere vandret inn til kysten for å gyte. Han studerte sildeskjellet og fant at det hadde årringer som årringer i et tre. Slik kunne han bestemme alderen på fisken og følge en årsklasse fra den kom inn i fisket og til de som ikke var fisket opp døde av naturlige årsaker etter 10-20 år. Tidligere hadde en trodd at det var store oseaniske bestander av fisk, og at det var deres vandringsrute, nær eller lenger fra kysten som bestemte hvordan fisket skulle bli. Johan Hjort fikk sterk motbør i det vitenskapelige miljøet ute i Europa, men etter hvert fikk hans hypotese om årsklassevariasjon innpass og ble anerkjent som den riktige (Hjort 1914).

Men hva var det så som var årsaken til at det var så store forskjeller mellom årsklassene. Et år kunne hele havet være fylt av yngel, andre år var det så å si tomt. Var det gytebestandens størrelse som var avgjørende, var det variabel dødelighet på eggstadiet eller var det forhold i larve-yngelperioden som bestemte årsklassens størrelse? G.O. Sars var utrolig god til å beskrive egne observasjoner, og i helt spesiell grad på tegnebrettet. Johan Hjort var mer av den analytiske typen som ville vite hvorfor, og hans idé om årsaken til årsklassevariasjonen har han formulert slik:

”Den taanke slog meg under mine siste undersøkelser, at det måtte være vel værd at undersøke, om denne de mikroskopiske planters hurtige og plutselige opblomstring kan spille nogen betydelig rolle for spørsmålet om, hvor mange av de nyutklækkede larver vil komme til at vokse op. Saafremt nemlig baade tidspunktet for gytingen av fiskenes egg og tidspunktet for planternes opblomstring begge varierer, er det ikke sannsynlig, at disse to ting altid vil variere samtidig og paa samme maate. Det kan tvert imot vel tenkes, at der kan oppstå et maaske kun kortvarig mellemrum mellem det tidspunkt, da de unge larver maa ha næring og det tidspunkt, da denne næring kommer tilstede. Isaafald maa det ansees som i høieste grad sandsynlig, at der blant larverne vil indtræde en enorm dødelighet. Og det vil i saafald være let tænkelig, at selv den rikeste gytning kun kan gi et meget fattig utbytte av

opvoksende dyr, mens en fattig gyting, som falder i et slikt tidspunkt, at larverne netop utvikler seg under gunstige ernæringsforhold, kan bli oprindelsen til en av de rikeste aarsklasser”.



Figur 2.2: Kopepodenauplie (av raudåte), det viktigste byttedyret til fiskelarver i første næringsopptak.

Johan Hjorts epokegjørende verk fra 1914 er en av de mest siterte bøker i internasjonal havforskning. Hjort rekrutteringshypotese ble senere modifisert av den kjente engelske fiskeribiologen David Cushing som ga den navnet ”match/mismatch” hypotesen, ble formulert ut ifra den lokale økosystemkonteksten i Lofoten og Vesterålen: Her på høye bredder med lysets kraftige sesongmessige svingning skjer planktonproduksjonen innen et smalt tidsvindu. Produksjonen av dyreplankton og gyting hos fisk må være tilpasset dette tidsvinduet; en liten forskyvning kan være nok til at ”mismatch” oppstår. Det betyr selvsagt også at planktonet, fra planteplankton til fiskeplankton, har konsentrert sårbarheten for ytre påvirkninger i et tilsvarende smalt ”tidsvindu” (Cushing 1969; 1990).

I mellomtiden har man utført mye feltarbeid for å se om man kan bevise denne hypotesen, og det har ikke vært enkelt. Det er først i dag med utviklingen innen bl.a. aldersbestemmelse av larver ved bruk av dagsoner i fiskens øresteiner, eksperimentell marin yngelproduksjon og fysisk-biologisk modellering at det har blitt mulig å gjøre den nødvendige kvantifiseringen av de kritiske prosessene. Når det gjelder gytebestandens størrelse så hadde Hjort sett at gytebestandene både av sild og torsk hadde fått seg et knekk rundt det forrige århundreskiftet. Det var uår, med selinvasjon og mager fisk med liten lever, en situasjon veldig lik det en senere så på midten av 1980-tallet. Likevel klarte gytebestanden av sild å produsere en meget sterk 1904-årsklasse, og Hjort skriver også at en fattig gyting kan bli opprinnelsen til en av de sterkeste årsklassene. Sannsynligvis var det 1904-årsklassen

han tenkte på. Derfor ble kanskje tanken på at kvaliteten på gytebestanden kan ha en betydning for rekrutteringen lagt på hylla av alle bortsett fra russiske forskere. I de siste 20 år har den også blitt mer internasjonalt anerkjent og en mener at den såkalt ”maternaleffekten”, at en har en gytebestand i god kondisjon og med en bred alderssammensetning som produserer mange og store egg, kan ha betydning for den kommende årsklassens styrke (Solemdal 1997; Green 2008).

Hjorts tanker ble umiddelbart anerkjent her hjemme, men internasjonalt skulle det ta litt lengre tid. Det var imidlertid en annen sterk norsk personlighet som bare var delvis enig med Hjort, og det var Dannevig som var bestyrer på utklekkingsanstalten i Flødevigen, utenfor Arendal. Hjort gjorde flere feltundersøkelser i Lofoten på denne tiden og Dannevig fikk tilsendt eggmaterialet fra Hjort (Dannevig 1919). Dannevig tolket funnene litt annerledes enn Hjort og han mente at det var den store og varierende dødeligheten på eggstadiet som var årsaken til de store variasjonene i årsklassestyrke ikke match/mismatch. Dette var jo også hele fundamentet utklekkingsanstalten var bygget på. At hvis en kunne berge de sårbare eggene gjennom hele inkubasjonsperioden, og så sette ut plommesecklarver, kunne en styrke rekrutteringen. Det ble etter hvert så stor konflikt mellom disse ”høvdingene” at Hjort ville ha sin egen assistent Knut Dahl med for å kontrollere resultatet av strandnottrekkene som ble gjort for å undersøke om det var noen effekt av utsettingen av de nyklekkete larvene. Resultatene av disse undersøkelsene og senere undersøkelser i kystnære områder har vært at det er veldig usikkert om dette har noen betydning, og at det er områdets bæreevne som bestemmer rekrutteringen og ikke antallet nyklekkete larver.

Dette hendte i det som man kaller ”gullalderen” i norsk havforskning. I 1914 ble fartøyet ”Michael Sars” inndratt av myndighetene, og havforskerne hadde ikke lenger noe havgående fartøy. Dette varte gjennom hele krigen og mellomkrigstiden og det var ikke før etter den andre verdenskrig at havforskerne igjen kom på sjøen. Kjente navn fra den tiden var Gunnar Rollefsen som senere var direktør ved havforskningsinstituttet, Fredrik Beyer og Peder A. Soleim. Klassiske arbeider fra denne tiden er nettopp Rollefsens arbeid med torskeotolitter (Rollefsen 1933). Han er også en forløper for oppdrettsindustrien og hans skildring av hvordan en rødspettelarve får øye på en artemianauplie og fanger denne er svært lesverdig (Rollefsen 1940). Artemia ble senere helt avgjørende for utviklingen av oppdrettsnæringen, men dette visste selvsagt ikke Rollefsen når han gjorde sin observasjon, og det er jo også en helt annen historie. Typisk er det også når Soleim (1942) skriver om undersøkelser for å studere årsaken til rike og fattige årsklasser, så benytter han sildelarver som er klekket i laboratoriet og som fores med plankton samlet i nærheten. Dette arbeidet fortsetter Runnstrøms undersøkelser på sildelarver i perioden 1932-35 (Runnstrøm 1941). Han påpeker at både larvene i laboratoriet og ute i sjøen går gjennom en vanskelig periode når plommesekken er brukt opp. Han skriver også at sildelarvene ikke ble påtruffet helt oppe i overflaten når det var solskinn, men derimot et stykke nede i sjøen. En svært tidlig observasjon av vertikalfordelingen av fiskelarver. Han skriver også at den kritiske perioden inntreffer i slutten av mars. Klimaet i den perioden Soleim arbeidet var svært varmt, og det kan forklare hvorfor dette skjer så tidlig på året. Dragesund (1970) viser i sin doktorgrad at klekkingen av sildelarver fant sted fra 20. mars til 15. april, med en kritisk periode ca. en uke senere. Soleim beskriver også funnet av døde og døende larver ute i felt. Dette er ganske enestående da en har regnet med at utsultede larver raskt blir fjernet av rovdyr. Han finner at mageinnholdet hos sildelarvene består av egg og nauplier av hoppekreps, hovedsakelig raudåte og at larvene transporteres langs kysten og inn i fjorder. Alt dette stemmer veldig godt med det senere undersøkelser på sildelarver har vist. Noe arbeid på leiefartøy ble utført i denne perioden og det ble gjort interessante observasjoner av Thor Iversen om rennende torsk funnet ut for Isfjorden på Svalbard i 1930 (Iversen 1933). Senere arbeid av Sundby og Nakken (2008) viser jo akkurat hvordan torskegytingen flytter seg langs kysten avhengig

av de klimatiske forholdene. Som tidligere nevnt var 30 årene en varm periode der gytingen foregår langt mot nord.

Etter krigen ble flere fartøy satt inn i havforskningens tjeneste. Det var gamle trålere som "Johan Hjort" og "G.O. Sars" men også mindre fartøy som "Oscar Sund" og "Asterias", men det gikk 25 år (1970) før vi fikk det første moderne havforskningsfartøyet bygget med havforskning for øye og med alt det nyeste innen utstyr, nemlig nye "G.O. Sars".

Egg og larveundersøkelsene etter krigen ble utført med vertikaltrekk med planktonhåv som ikke ga noen informasjon om vertikalfordelingen av egg og larver. Man benyttet også overflatetrekk og en sammenligning mellom disse to kunne si noe om hvordan egg og larver var fordelt. En forbedring for å studere vertikalfordelingen var Clarke-Bumpus planktonsamlerne. Dette var små planktonsamlerne som var koblet i serie og hvor en kjørte samtidige skråtrekk i forskjellige dyp slik at en fikk informasjon om vertikalfordelingen. Dragesund gir for eksempel informasjon i sin doktorgrad om vertikalfordelingen av sildelarver i 10 m dybdeintervaller fra overflaten til 70 m. Per Hognestad, Kristian Fredrik Wiborg, Steinar Olsen, Olav Dragesund, Odd Nakken og Herman Bjørke var involvert i disse undersøkelsene fra 1948 og fram til 1983, som gikk ut på å kartlegge fordelingen av egg og fiskelarver over norsk kontinentalsokkel fra Stad til Tromsøflaket (Bjørke 1981, Dragesund 1970, Hognestad 1969, Dragesund og Hognestad 1966, Wiborg 1954, 1956, 1957, 1960, 1961, 1962a, 1962b). Den geografiske dekingen var litt avhengig av hva som var målarten for undersøkelsen. Hvis det var torsk, var det Lofoten og Vesterålen. Hvis det var sild, var det hele området fra Stad til Vesterålen med hovedvekt på Møreområdet. De seneste årene benyttet Bjørke, Gulf-III, et hurtiggående redskap som ble kjørt med skråtrekk ned til 75 m. Dette gir ingen informasjon om vertikaloppløsning, men dette redskapet fanger de yngste stadiene av sildelarver godt, så det er blitt benyttet helt fram til i dag for å fremskaffe en indeks over antallet sildelarver. Denne indeksen varierer med gytebestandens størrelse og den brukes i bestandsberegningen av sild (Stenevik et al. 2012).

Torskelarveprosjektet pågikk fra 1975-1985. Dette var et oppsving i forskningen på torskeegg og larver og kan nesten sammenlignes med en ny gullalder. Forskerne Per Solemdal, Svein Sundby, Snorre Tilseth, Victor Øiestad og Bjørnar Ellertsen brakte norske havforskere helt fram i forskningsfronten når det gjaldt rekrutteringsforskningen. Arbeidshypotesen var å teste Hjorts hypotese om et kritisk stadium for torskelarver, nemlig match/mismatch hypotesen. Torskelarveprosjektet besto egentlig av fire forskjellige NFFR prosjekter;

1975-1978: "Torskelarvens første næringsopptak". I denne perioden var virksomheten fordelt på tre områder, laboratoriet, basseng og felteksperimenter, med omtrent lik innsats. Mye arbeid ble i denne perioden lagt ned for å finne den kritiske byttedyrtettheten ved første næringsopptak. Resultater fra laboratoriet viste mye høyere verdier enn hva som ble funnet i felt og i basseng. At det fantes tynne vertikale sjikt med ekstremt høy byttedyrstetthet, ute i sjøen ble gitt som en forklaring på dette (Lasker 1975, Owen 1981). Bassengforsøk som ble utført uten predatorer, men med lave byttedyrtettheter ga forbausende høy overleving. Predasjon ble derfor vurdert som også å være en svært viktig rekrutteringsmekanisme. Feltarbeidet fokuserte på såkalte "case studies" hvor en pumpet opp vann med forskjellige byttedyrtettheter og satte til torskelarver i første næringsopptak for å se hvordan næringsopptaket varierte med byttedyrtetthet og lys. Gyteforløpsundersøkelser på de klassiske gytefeltene; Austnesfjorden, Hølla og Henningsværstrømmen ble gjennomført i hele perioden torskelarveprosjektene pågikk.

1979-1981: "Fiskelarvens næringsforhold og transport i kyststrømmen". Feltundersøkelsene fikk i denne perioden et mer kvantitativt og storskala preg, og de biologiske og oseanografiske dataene ble sett i sammenheng. Det var publisert arbeider under kyststrømprosjektet som viste at torskeeggfordelingen lå helt inntil land i Vestfjorden under en situasjon uten oppstrømning. Det gamle stasjonsnettet for dette området som var benyttet fra Hjorts tid fanget overhodet ikke opp dette fordelingsmønsteret og derfor planla "Torskelarvegruppen" et helt nytt innsamlingsprogram for dette området. Det nye programmet besto av snitt der stasjonene lå tett i tett inn mot land. Det ble også utviklet instrumentering for automatisk telling av partikler i naupliestørrelse. I tillegg gjorde store filtrerende pumpesystemer det mulig å skaffe punktsamplere av torskeegg, torskelarver og deres byttedyr.



Figur 2.3: Geleplankton er noen av de viktigste predatorene på fiskeegg og nyklekkete larver.

1982-1984: "Torskelarvens oppvekstvilkår i kyststrømmen" I denne perioden ble det gjennomført årlige tokt i Lofoten-Vesterålen i begynnelsen av mai da mesteparten av torskelarvene begynner å spise. I denne perioden var det også et typisk år (1983) der det var overlapp mellom byttedyr og torskelarver (match) og en meget sterk årsklasse ble produsert. Resultatet av dette kunne observeres allerede på larvestadiet da de larvene som hadde klekket tidligst i sesongen hadde funnet mat og var i god vekst, slik at larveprøvene var mer varierte og besto av både små og store larver. Mesteparten av larvene befinner seg fremdeles inne i Vestfjorden, altså 40 dager etter at eggene ble gytt, noe som betyr at vannmassene blir holdt tilbake i dette området.

1985: ”Oppsummering av torskelarveprosjektene.

Hva var de viktigste resultatene fra torskelarveprosjektene:

- Match/mismatch er en viktig potensiell rekrutteringsmekanisme
- Predasjon er en viktig rekrutteringsmekanisme
- Biologi og fysisk oseanografi må sees i sammenheng, høy temperatur er en nødvendig men ikke tilstrekkelig betingelse for en god årsklasse
- Vertikalprofilene til torskeegg og larver i første næringsopptak ble studert
- Laboratoriestudier fulgte torskelarvens utvikling
- Det ble vist at gytebestanden kan måles fra eggtokt
- Småskala turbulens er en viktig potensiell rekrutteringsmekanisme
- Kritisk byttedyrtetthet ligger på 5-10 nauplier pr liter
- Maternaleffekter kan ha betydning for rekrutteringen

Mange publikasjoner kom ut av prosjektene, av disse kan nevnes Ellertsen et al. (1980), Ellertsen et al. (1984), Ellertsen et al. (1989), Solemdal og Ellertsen (1984), Tilseth og Ellertsen (1984).



Figur 2.4: Torskelarve med plommesekk, lengde ca 3,5 mm.

Prosjektet ”Den norske kyststrømmen” ble startet i 1975 etter initiativ fra Norsk oseanografisk komité (NOK). Prosjektet ga en mye bedre forståelse av den norske kyststrømmen som er transportruten for egg og larver av våre viktigste fiskebestander. Viktige arbeider i denne sammenhengen er Bjørke (1981) og Ellertsen et al. (1981).

Etter hvert som oljevirkosomheten kom nærmere og ”worst-case” konsekvensene av en ulykke (som Bravo 22. april 1977) gikk opp for oss på 70-80 tallet, så vi at det var store kunnskapshull når det gjaldt fordelingen av våre viktigste kommersielle arter på egg- og larvenivået. Dette førte til en

storsatsing på egg og larver i 5-årsperioden 1986-1991 gjennom Havforskningsinstituttets Egg og Larve-Program (HELP). Det som allerede pågikk av larveundersøkelser ble slått sammen med nye undersøkelser. Alle våre fartøyer ble tatt i bruk og andre fartøy ble leiet inn. Gjentatte synoptiske dekninger sammen med prosesstudier ble benyttet for å trenge til bunns i denne problemstillingen. Et problem en hadde stridd med i lang tid var at det var overlapp i størrelsesfordelingen mellom nygytte egg av torsk, hyse, sei og øyepål. De tidligste stadiene ser helt like ut, så det er ikke mulig å skille dem før de er nesten klekkeferdige. Å bruke fordelingen mellom klekkeferdige egg til å si noe om fordelingen av nygytte er ikke godt nok, siden det kan være veldig få klekkeferdige egg og at driften vekk fra gytefeltene kan variere mye fra art til art. Den vil være avhengig av den artsspesifikke oppdriften til eggene og dypet de er gytt på. På grunn av dette ville en bruke genetikk, nærmere bestemt isoelektrisk fokusering. Dette var helt nødvendig for å kunne skille de ulike artene, men metoden var ikke presis nok. Nøyaktigheten spesielt på små egg var for dårlig. I dag benytter en DNA-teknikker som i arbeidet av Fox et al. (2008), som gir en fantastisk nøyaktighet på over 99 %.



Figur 2.5: Ringtrål (MIK) som brukes til å fange større larver og postlarver.

Resultatene fra HELP-programmet var betydelige og Fossum og Øiestad (1992) summerer det opp slik i sluttrapporten ” De tidlige livsstadiene hos fisk i møte med trusselen fra petroleumsvirksomheten”: ” Gjennomføringen av HELP har gitt en betydelig økt innsikt i de tidlige livsstadiene hos en rekke kommersielle fiskeslag i nordlige farvann,

bl.a.:

- Mer kunnskap om reproduksjonsstrategi hos hyse og sei
- Bedre innsikt i ”importmekanismene” fra andre populasjoner for marin yngel
- Beregninger av tallrikheten av egg, larver og yngel og derav dødeligheten gjennom disse stadiene

- Store årsklasser kan komme fra små gytebestander og små fra store
- Nye forskningsfelt som krever mer innsats ble identifisert
- Betydningen av predasjon som en viktig rekrutteringsmekanisme ble understreket
- Artsspesifikke forskjeller i sårbarhet overfor olje
- Peker på torsk som særlig sårbar på egg og larvestadiet
- Vedlikeholdt og bygget opp tidsserier

Når det gjelder feltundersøkelsene som ble foretatt under HELP, så dreide disse seg i første rekke om horisontalfordelingen av gyteproduktene. Det ble ikke gjort så mye på vertikalfordeling. Bjørke kjørte delte trekk i noen år under postlarvetoktene og har skrevet en rapport om vertikalfordelingen av fiskeyngel utenfor Nord-Norge i juni-august (nr. 40).

Fossum gjorde noen målinger av vertikalfordelingen til hyseeegg og loddelarver og en del undersøkelser av vertikalfordelingen av sildelarver ble gjort under sildelarveundersøkelsene på Møre. I tillegg til dette skriver Sundby (1990) om faktorer som virker inn på vertikalfordelingen av egg. Det ble totalt publisert 43 rapporter (42 pluss sluttrapport) i en egen rapportserie under HELP-programmet. De aller fleste av disse artiklene dreide seg om fordeling av fiskeegg, -larver og yngel. Et annet viktig arbeid som ble publisert i denne perioden var arbeidet om mikroturbulensens betydning for larvenes ernæring (Sundby og Fossum 1990).

Mare Nord programmet startet i 1990 og det ble avholdt et seminar for å oppsummere det mot slutten av 1994. Dette programmet var mer økologisk rettet og en ville studere variasjonene i produksjonen i de Nordnorske økosystemene. Nordnorske fjorder og kontinentalsokkel er svært produktive med en næringskjede fra planteplankton og tareskog via dyreplankton og pelagisk fisk og som igjen opprettholder store bestander av annen fisk, sjøfugl og sjøpattedyr. Produksjonen kan variere en del på bakgrunn av variasjonen i klimaet på en skala fra år til 10-år. Denne variasjonen virker inn på rekrutteringen av bl.a sild og lodde som er viktige energibærere gjennom systemet. Det er imidlertid ikke så lett å se hvordan disse syklusene virker inn på nedbeitingen av tareskogen som var et av de viktigste temaene en ville belyse gjennom Mare Nord programmet. Det ble avholdt et symposium i Tromsø på slutten av dette programmet. Viktige artikler derfra var i denne sammenhengen Dragesund (1995), Johannessen et al. (1995a) og Johannessen et al. (1995b).

Parallelt med Mare Nord programmet startet Småskala turbulensprosjektet. Dette prosjektet skulle vise at de teoretiske beregningene som var gjort av Sundby i forbindelse med kontaktraten mellom torskelarven og dens byttedyr ved forskjellige grader av turbulens var riktige. Bakgrunnen til dette var at en tidligere under "Torskelarveprosjektet" hadde funnet en viss grad av sammenheng mellom magefyllingen til torskelarver og byttedyrtettheten ute i sjøen, men ikke så god sammenheng som en ville ønske. Dersom man inkluderte effekten av vindhastigheten og mikroturbulensen den skapte med i bildet, falt alle brikkene på plass, og en fant en svært god sammenheng mellom byttedyrtetthet og magefylling ved en gitt vindstyrke. Dette ville man teste videre med feltundersøkelser. Under dette prosjektet ble det tatt utallige pumpeprøver av byttedyr og torskelarver i forskjellige dyp, noe som bidro til et stort materiale og grunnlag for å kunne si noe om vertikalfordelingen til torskelarver i tiden omkring første næringsopptak.

I hele perioden fra 1965 til i dag har det blitt drevet pre-rekruttundersøkelser ved Havforskningsinstituttet der 0-gruppeundersøkelser i Barentshavet i august-september er den mest

kjente. Videre så har det vært drevet postlarveundersøkelser fra 1975 til 1991 med litt varierende dekningsgrad. Noen år i starten gikk toktet helt fra Stad, men etter at det ble bestemt at undersøkelsen skulle fokusere på postlarver av torsk, har dekket området fra Lofoten til Nordkappbanken. Yttergrensen for snittene ble satt når man ikke fant flere postlarver av torsk. I 1985-1993 ble det forsøkt å få et mål på pre-rekrutter av sei og hele den midtnorske sokkelen ble undersøkt med pelagisk trål. Undersøkelsene virket lovende og det ble gjort gode fangster av bl.a. sei- og sildeyngel. Undersøkelsene ble imidlertid terminert da en ikke fant noen sammenheng mellom årsklassestyrken og den forutgående pre-rekruttmålingen.

Etter at småskala turbulensprosjektet var over i 1995 stoppet feltaktiviteten i Lofoten-Vesterålen opp. Flere prosjekt har blitt gjennomført i Barentshavet for å studere drift og predasjon av loddelarver i regi av Tromsø-miljøet gjennom for eksempel BASECOEX prosjektet. Hovedmål for dette programmet var å etablere ny kunnskap om lodde-sild interaksjoner i Barentshavet siden den mellomårlege tettheten av disse bestandene fluktuerer inverst. Ved Universitetet i Bergen gjennomførte man et strategisk universitetsprogram ”Teori- og eksperimentbaserte studier av rekruttering hos marin fisk” i perioden 1995-2001 der bl.a. grunnleggende temperaturavhengige vekstrelasjoner hos torske- og sildeelarver ble kartlagt (Otterlei et al. 1999, Fiksen og Folkvord 1999, Folkvord et al. 2000, Folkvord 2005).

Sildelarvetoktet har pågått fram til i dag mens loddelarvetoktet ble stoppet i 2006.

3. Nyere undersøkelser av vertikalfordelingen til fiskeegg og fiskelarver

Vi vet at vertikalfordelingen til fiskeegget er avhengig av eggets flyteevne og de rådende hydrografiske forhold. Når det gjelder fiskelarver så kommer egenbevegelse og adferd inn i bildet, i tillegg til flyteevne og fysikk. Larver er i den første delen av plommesekkperioden lite bevegelige, men når plommesekken begynner å bli brukt opp, så må de bevege seg for å finne mat. Dette er en sannhet med visse modifikasjoner, for torskelarven kan holde seg ganske mye i ro mens mikroturbulensen bringer næringspartikler inn i synsfeltet (se faktaboks om vertikalfordeling av larver). Det kan være en god strategi å holde seg i ro hvis det er mye mat, men svømme hvis næringstilbudet avtar. En annen faktor som spiller inn og som gjør dette enda mer komplisert er livshistoriestrategien til arten. Noen er forsiktige og tar få sjanser. De holder seg i dypet hvor det er mørkt og ikke så lett å få øye på byttedyrene, men der de ikke så lett blir oppdaget selv. De lever under mottoet: ” Det er bedre å vokse litt sakte og unngå å bli spist”. Andre tar sjansen og oppholder seg i overflaten der de lett får øye på byttedyrene, men der de selv blir lett oppdaget. De lever under mottoet: ” Det er bedre å vokse fort ut av rovdirenes rekkevidde selv om sjansen er stor for at jeg blir spist underveis”. En ganske utbredt strategi er å holde seg nede om dagen for så å svømme opp mot overflaten i skumringen, og holde seg der gjennom natten for så å synke nedover når lyset har kommet tilbake. Sjansen for å lykkes er i alle fall små, i størrelsesområdet en av en million vil overleve fram til 3-årsalder.



Figur 3.1: Krill er også en av de viktigste predatorne på fiskelarver.

Et pionerarbeid innen dette feltet, som det blir referert mye til, er arbeidet til Ahlstrom (1959). Han arbeidet i Californiabukten på 50-tallet og tok delte håvtrekk hvor han benyttet en lukkemekanisme. Han delte vannsøylen opp i fra 6-11 trekk avhengig av dypet. Han tok i alt 22 serier med 15 stasjoner i hver serie. Hans to hovedkonklusjoner var at flest egg og larver befant seg i det øvre gjennomblandede laget eller i det øverste sjiktet av termoklinen mellom overflaten og 125 meters dyp. Av de 15 vanligste artene var 12 fordelt på denne måten. En annen observasjon han gjorde var at vertikalfordelingen varierte mye fra område til område.

I våre farvann undersøkte Wiborg og flere av hans kolleger kystbankene etter egg og larver (Wiborg 1954, 1956, 1957, 1960, 1961, 1962a, 1962b). De benyttet et profilerende redskap Clark-Bumpus som kunne ta prøver i 10 m dybdeintervaller. Konklusjonen var at nesten alle egg og larver ble funnet mellom 50 m dyp og overflaten, som regel konsentrert i de øverste meterne. Dragesund (1970) konkluderte i doktorgraden sin med at sildelarvene var oppe i overflaten om natten og fordelt mellom 10-40 m om dagen. Hognestad (1969) fant også de fleste loddelarvene over 50 m. Et interessant arbeid ble utført av Beltestad og kolleger midt på 70-tallet (Beltestad et al. 1975). De dykket ned og så på vertikalfordelingen av 0-gruppe fisk. De fant at ueryngelen sto oppe om natten og vandret ned om dagen, mens loddeyngelen var helt oppe i små knuter om dagen og gikk ned til termoklinen om natten. Det var stort sett lodde og ueryngel de fant det året de gjorde denne undersøkelsen.

Bjørke og kolleger (HELP rapportserie 3,12,28,37,40,42) brukte delte trekk de første årene av postlarvetoktene. De fant at 80-90 % av yngelen befant seg over 15 m. Det var artsspesifikt, og sei og sildeyngel var de som var høyest oppe. Senere undersøkelser med sild på rundt 40-50 mm viser at de går i stimer i 5 til 10 meters dyp (Axelsen et al. 2001). Sildelarver klekkes jo nede ved bunnen og stiger sakte opp gjennom vannmassene slik at de er oppe i den sonen der det er lyst når de skal begynne å spise. Når de har kommet inn i et godt beitemønster oppholder de seg gjerne der byttedyrene finnes om dagen og sprer seg utover om natten. Munk et al. (1989) og Heath et al. (1988) studerte begge vertikalfordelingen til sildelarver. Heath og kolleger arbeidet med larver i størrelsesgruppen 6-18 mm i et område som var utsatt for mye gjennomrøring. De fant at larvene samlet seg i sjikt om dagen mens de spredde seg mer utover om natten. Gjennomsnittsdypet til larvene i dette værutsatte området nord i Nordsjøen var imidlertid avhengig av de fysiske faktorene, som turbulens. Munk og kolleger arbeidet lenger sør i Nordsjøen, i et mindre værutsatt område. De arbeidet med tre størrelsesgrupper av sildelarver på 8, 15 og 19 mm. Larvene på 15 mm samlet seg rundt pyknoklinen om dagen der det også var mest kopepoder. I skumringen vandret de opp mot overflaten, så vandret de ned igjen om natten og opp neste morgen. Midt på dagen neste dag var de igjen samlet rundt pyknoklinen. De gjennomførte dermed en full vertikalvandring fra pyknoklinen opp i overflaten og ned igjen hver 12te time. I de andre undersøkelsene var kopepodene jevnt fordelt og da vandret larvene opp til overflaten om morgenen hvor de var så lenge det var lyst og så ned igjen om kvelden. Disse forfatterne mener altså at vertikalfordelingen er styrt av mattilbudet under rolige værforhold.



Figur 3.2: To uker gammel feltinnsamlet sildelarve.

Boehlert (1985) oppgir 10-30 meter som dybdeintervallet der 33 arter larver oppholdt seg mens Olivar et al. (2001) har studert sardin og ansjos og konkluderer med at eggene blir holdt tilbake i gytedefelt og at ansjoslarvene er oppe om natten, mens sardinlarvene synker ned om natten. I Californiabukten har Brewer og Keppel (1986) observert at store ansjoslarver er oppe om natten. De mener det har med gassfylling av svømmeblæren ved overflaten å gjøre. De små larvene holdt seg oppe hele tiden. Coombs et al. (2001) finner at makrelleggene er enda lettere enn torskelarvene og en finner dem høyt oppe i vannmassene.

Et i denne sammenheng viktig arbeid er utført av Saborido-Rey et al. (2003) ved Havforskningsinstituttet. De bedøvet plommesekkelarver av torsk og beregnet flyteevnen til larvene gjennom hele plommesekkstadiet. Larvene ble tyngre utover i dette stadiet for så å bli lettere igjen. Dette vil påvirke hvor i vannsøylen larven vil befinne seg, og data om disse forhold er viktige for å modellere driftmønsteret til fiskelarver.

Stenevik et al. (2008) fant forskjeller i flyteevne mellom forskjellige bestander av kysttorsk og mente at dette hjalp til med å opprettholde bestandene i sine respektive fjordsystemer. Dette har senere blitt tilbakevist i en nylig innlevert doktorgrad som ikke finner forskjeller i flyteevne mellom forskjellige kysttorskbestander (Jung 2012).

Som en oppsummering kan en igjen si at en har god kunnskap om torskeeggets flyteevne, men mangler mye informasjon om flyteevnen til hyseeegg, seiegg og øyepålegg. En har også god kunnskap om vertikalfordelingen av torskelarver og sildelarver i første næringsopptaksperioden, men mangler kunnskap om vertikalfordelingen av større larver og andre arter.

Etter at ”Småskala turbulensprosjektet” var ferdig, har det ikke vært kjørt flere prosessstudier for fiskelarver i Havforskningsinstituttets regi. En har i stedet satset på modellering. Det en kaller individbasert modellering (IBM, Grim og Railback 2005) har blitt svært aktuelt. Her følger en for eksempel det en kaller ”superlarver” som representerer et stort antall larver og modellerer drift, vekst og dødelighet til disse.

Store numeriske modeller har blitt utviklet bl.a. for å simulere driften av gyteprodukter. Eksempler på dette finner en i arbeidene til Skogen et al. (1999) og Ådlandsvik et al. (2001). Dette har aktualisert gode målinger på flyteevnen til fiskeeggene. Målinger av flyteevnen til torskeegg har tidligere blitt utført i en såkalt tetthetskolon. Her lages en tetthetsgradient ved hjelp av sjøvann med høy saltholdighet som blandes med destillert vann. I begynnelsen tilføres vann med lav saltholdighet og etter hvert økes saltholdigheten i det tilsatte vannet. Vannet fylles fra bunnen av kolonnen slik at det letteste vannet blir liggende på toppen og vannet blir tyngre og tyngre nedover i kolonnen. Gradienten måles ved å slippe kuler med kjent tetthet ned i kolonnen. Senere kan fiskeeggene settes forsiktig inn på toppen av kolonnen og så synke ned til det dypet der de er i likevekt med det omkringliggende vannet. Når eggene har stabilisert seg, kan tettheten av eggene leses av. Ved å kjenne eggenes tetthet kan en beregne analytisk hvor de vil plassere seg i vannsøylen ved de gjeldende værforholdene. Sundby (1983, 1991) og Ådlandsvik og Sundby (1994) har gjort disse beregningene for flere arter og typer fiskeegg. Egg kan være pelagiske, det vil si at de er lettere enn sjøvann og vil flyte opp hvis det ikke er noen bevegelser i vannet som bringer dem nedover. Egg kan også være bathypelagiske, dvs at de er i likevekt med sjøvannet i et spesielt dyp nede i sjøen. Ved å introdusere denne informasjonen inn i de store modellene, vil en kunne prediktere hvor eggene vil drive ved forskjellige værscenarier.

Her har Vikebø et al. (2005,2007,2010,2011) utført flere arbeider som belyser dette temaet. Modeller for fødeopptak, vekst og overlevelse for fiskelarver har også skutt fart som følge av utviklingen av numerisk regnekapasitet (eksempelvis Fiksen et al. 1998). Dette er kritiske prosesser som også er sterkt knyttet til problemstillingene omkring vertikal fordeling av fiskelarver (se temaboks om vertikalfordeling av torskelarver). Modellene er basert på en rekke laboratoriestudier av fiskelarver ved ulike størrelse og ulike byttedyrskonsentrasjoner. Tanken er at ved å kvantifisere livsforløpet til tusenvis av larver i biofysiske modeller under ulike klimatiske forhold kan man trekke slutninger for hvordan dette påvirker rekruttering til fiskebestandene. Modellene har vært i en stadig utvikling med hensyn til kompleksitet og omfatter i dag både modeller som spesifikt adresserer tidlig livshistorie for fisk (eksempelvis Kristiansen et al. 2009) og modeller som samtidig dekker flere trofiske nivåer og arter (planktoniske stadier og voksen fisk; eksempelvis Utne et al. 2012). Vi har i dag til og med en operasjonell modell som følger driften av fiskeplanktonet (egg og/eller larver) fra dag til dag ved å ta hensyn til den reelle vær-situasjonen. Dette er et godt verktøy hvis en skal planlegge hvordan en skal legge opp et tokt eller må kartlegge behov for tiltak ved uhellsutslipp av forurensing. Vi har i dag god informasjon om torskkeegg, plommesekkklarver av torsk og sild samt flyteevnen til sild- og torskelarver i første næringsopptak. KILO prosjektet har tilført ny kunnskap om flyteevnen til sei, hyse, øyepål og blåkveiteegg. Men selv om vi løser de fleste problemstillingene så vil sikkert nye oppstå, og vi vil til slutt gjerne sitere Johan Hjort:

”I virkeligheten vil saadanne undersøkelser aldrig helt naa sitt maal, de vil stadig føre videre til nye spørsmaal, fordi fordringerne til en stadig klarere forstaaelse vil vokse med de oppnaadde resultater, og fordi der altid vil kunne vindes videre og dypere forstaaelse av organismernes livsbetingelser. Studiet av de store vekslinger i dyrenes, fiskenes samfund og dermed i havets produktion er derfor det bedste program som nogensinde kan opstilles saavel for en teoretisk som for en praktisk interessert havforskning”. (Hjort 1914).

4. Planktonsystemenes dynamikk

Havets planktonsystem fra alger til fiskelarver

I økosystemene på land foregår primærproduksjonen i makroskopiske organismer som gress, busker og trær som kan direkte utnyttes av store herbivore organismer (planteetere). I marine økosystemer foregår derimot det alt vesentlige av primærproduksjonen i mikroskopiske alger, frittdrivende planteplankton. Størrelsen på algene ligger omtrent i området mellom 1 og 100 mikron og forekommer i konsentrasjoner på fra hundre tusen til noen millioner celler pr. liter sjøvann under blomstringsperioden fra vårparten og gjennom sommeren. Det betyr at avstanden mellom hver alge vil være på fra noen få millimeter til litt under én millimeter. Produksjonen av algene er begrenset til havets øvre lag hvor det er lyst nok til at fotosyntesen kan foregå. I norske havområder vil det i praksis si fra overflaten ned mot ca. 50 m dyp. Bare svært små organismer, det herbivore dyreplanktonet, kan utnytte den marine primærproduksjonen som mat. Dyreplanktonet utgjør derfor det nødvendige bindeleddet for overføring av planteproduksjonen til høyere nivåer i næringskjeden til fisk, sjøfugl, sel og hval. Til sammen utgjør disse to laveste nivåene i næringskjeden omtrent 99 % av havets biomasse. Men det meste av det herbivore dyreplankton er også for lite til å bli utnyttet direkte av de fleste fiskearter. Typisk størrelse er på 0,5–5 millimeter, og i konsentrasjoner som varierer mellom lavere enn 1 organisme pr. liter til opp mot 100 pr. liter. Det utgjør derfor først næringsgrunnlaget for større dyreplankton og fiskelarver. Også disse organismene er konsentrert til havets øvre vannlag og er frittdrivende. Først når fiskelarvene har vokst seg gjennom de mest sårbare stadiene og blitt yngel på noen centimeter er de blitt store nok til å få full kontroll over vertikal posisjon i sjøen og vil i større grad søke mot dypere vannlag. Derfor er de første tre leddene i den marine næringskjeden i stor grad konsentrert til sjøens tynne øvre lag.

Planteplankton i norske havområder

Primærproduksjonen i norske havområder er kraftig styrt av lysets årlige gang, slik som den også er på landjorda. Det medfører en tilsvarende sesongmessig variasjon i primærproduksjonen. Denne sesongmessige svingningen trer tydelig fram allerede på breddegrader nord og sør for 30°. Men fra 60° blir den sesongmessige svingningen så stor at det blir et tilnærmet fravær av produksjon i de mørke vintermånedene. Dette er særegent for økosystemer nord for 60°N og blir bare mer ekstrem videre nordover i åpent farvann. Et tilsvarende trekk på den sørlige halvkule finnes ikke, da vi her nærmer oss det antarktiske kontinentet ved 60°S. Marine økosystemer på høye bredder blir følgelig betegnet som *våroppblomstringssystemer*, fordi primærproduksjonen ”eksploderer” når lyset kommer tilbake. De øvre vannlagene er dessuten prekonisjonerte for denne kraftige økningen om våren fordi de nødvendige næringssaltene i form av nitrat, fosfat og silikat, som alltid finnes i overskudd i havdypet under lyssonen, er blitt blandet opp i lyssonen som følge av vindblanding i løpet av vinteren. Til forskjell fra økosystemene på land er økningen i produksjonen er så intens på grunn av de lett tilgjengelige næringssaltene for de store konsentrasjonene av de mikroskopiske plantene at de raskt blir oppbrukt og produksjonen kollapser allerede før midtsommer. Deretter holder produksjonen seg på et begrenset nivå gjennom sommeren fram til høsten når fraværet av lys avslutter den for sesongen.

Det finnes et stort antall arter av planteplankton i våre farvann med sine spesifikke blomstringsforløp. Det er imidlertid tre hovedklasser med sine spesielle egenskaper i forhold til havfysikk og havkjemi: *Diatoméene* eller *kiselalgene* tilhører klassen av planteplankton som danner silikatskall omkring seg, og som er klassen som innleder våroppblomstringen. De tåler i sterkere grad kraftig turbulens som er vanlig tidlig på våren før lavtrykkssystemene med kraftig vind begynner å avta. Når den første bølgen av kiselalger har brukt opp silikatene i det øvre laget, vinden avtar og lagdelingen i vannmassene øker, blir forholdene gunstigere for *flagellatene* som er uten skall og som produserer på det som er igjen av

nitrater og fosfater. Flagellatene har et større overflate-til-volum forhold og kan således fotosyntetisere ved lavere konsentrasjoner av næringsalter. I den lyssterke perioden fram mot midtsommer er forholdene gunstige for den tredje klassen av planteplankton, *coccolithoforidene*, som danner kalkskall. I motsetning til diatomeenes silikatskall er coccolithoforidenes kalkskall opake og trenger sterkere lys for fotosyntesen enn det som forekommer tidlig på våren.

Tidspunktet for oppstart av våroppblomstringen er som nevnt i stor grad styrt av lysstyrken og lagdelingen (tetthetssjiktningen) i vannmassene. Det betyr at våroppblomstringen starter først lengst sør på kysten og brer seg nordover, fordi både lagdelingen etablerer seg først lengst sør og fordi lyset også kommer litt tidligere lenger sør (se temaboks om "Våroppblomstring og tilgang på byttedyr langs Norskekysten"). I området Lofoten-Vesterålen starter den i slutten av mars. Den brer seg videre derifra både nordøstover langs kysten mot Barentshavet og nordvestover over Norskehavet mot Grønlandshavet. I Barentshavet starter den i slutten av mai. Blomstringen kulminerer i løpet av mindre enn en måned. Deretter faller produksjonen som følge av at næringssaltene blir forbrukt under fotosyntesen og av at det herbivore dyreplanktonet beiter ned bestanden av planteplankton.

Dyreplankton i norske havområder

Dyreplanktonet omfatter et stort spekter av arter, klasser, former og størrelsesgrupper. De ulike dyreplanktonorganismene kan være rent herbivore (planteplanktonspisere), carnivore (dyreplanktonspisere) og omnivore (altspisende). Generelt er de minste formene herbivore mens de største formene er carnivore.

Blant *mikrozooplanktonet* hører protozoene som består av foraminiferer, ciliater og radiolarier. I de nordligste områdene dominerer ciliatene og radiolariene framfor foraminiferene (Melle et al. 2004). Blant *mesozooplanktonet* er det kopepodene som er den største gruppen. Samlet sett utgjør kopepodene den største biomassen av dyr i havet etter protozoene. De tre viktigste gruppene av kopepoder er calanoide, cyclopoide og harpacticoide kopepoder. Nøkkelarten *raudåte* (*Calanus finmarchicus*) er en calanoid kopepode som i voksen tilstand er omtrent 5 mm lang. Dette er den viktigste dyreplanktonarten i norske havområder. Blant *makrozooplankton* finnes *euphasider* eller *krill* som i våre områder i et titalls arter, hvorav 3 av dem (*Meganyctiphanes norvegica*, *Thyssanoessa inermis* og *Thyssanoessa longicaudata*) er de vanligste. De er mye større enn kopepodene, 2–4 cm lange. *Amphipodene* er en annen gruppe av makrozooplankton som finnes i samme størrelsesområde og til dels større enn krill. I tillegg finnes det tre andre viktige grupper av makrozooplankton: pilormer (*Chaetognatha*), geleplankton (*Medusae* og *Siphonophorae*) og vingesnegl som hører inn under gastropodene.

Som nevnt over er det kopepodene som er den viktigste gruppen av dyreplankton i norske havområder, og da i særdeleshet raudåta (*Calanus finmarchicus*). Sammen med den noe større kopepoden *Calanus hyperboreus* er dette nøkkelartene i våre nordlige deler av Norskehavet. Dette er begge herbivore arter som er viktige bidragsyttere til å overføre biomasse fra primærproduksjonen til fisk, og de er i særdeleshet tilpasset den eksplosive våroppblomstringen på nordlige breddegrader. Den største delen av året når planteplanktonproduksjonen er minimal finnes de voksne individene i overvintringstilstand på store havdyp. Om våren vandrer de opp mot overflatelaget for å beite og gyte. På den måten utnytter de våroppblomstringen som skaffer matgrunnlaget for både den voksne gytebestanden og for avkommet. Når blomstringssesongen avsluttes på seinsommeren har de nye generasjonene lagt på seg store mengder fett og er klar for overvintringen.

Fiskeegg og larver

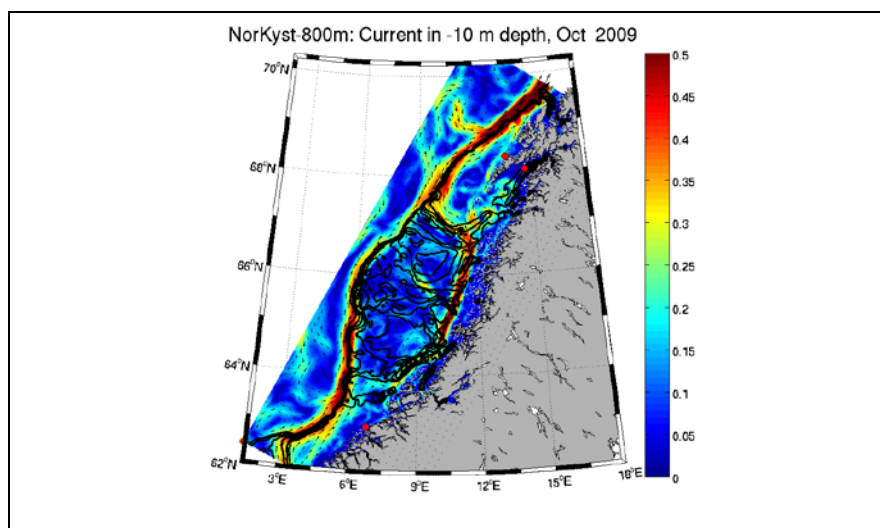
Reproduksjonen for alle våre kommersielle fiskearter i nordlige farvann er nøye tilpasset livssyklusen til overvintrende dyreplankton og spesielt til raudåta. Når fiskeeggene klekkes er de sårbare fiskelarvene avhengige av å starte næringsopptak innen et par dager. Riktig startnæring består av dyreplankton med riktig størrelse, det vil si plankton i størrelsesområdet fra 0,2 til 0,6 mm (Ellertsen et al. 1977). Det omfatter de minste artene av calanoide kopepoder samt avkommet, de såkalte naupliestadiene, fra de større kopepodene, særlig raudåta. Derfor må alle fiskeartene i våre nordlige farvann synkronisere gytingen slik at de nyklekkede larvene finnes oppe i det øvre laget av sjøen i det snevre tidsrommet når dyreplanktonet har gytt. Deretter vokser larvene seg etter hvert større gjennom de pelagiske planktoniske yngelstadiene i løpet av forsommeren og ettersommeren til de er blitt stor yngel med en egenbevegelse som gjør at de fullt ut kan kontrollere strømforholdene.

Lengre sør som i Nordsjøen er våroppblomstringen ikke så markant som i nordområdene. Den starter tidligere om våren og strekker seg ut over en stor del av sommeren og høsten. Derfor finnes det beitende dyreplankton i pelagisk tilstand gjennom større deler av sesongen: Dette kan fiskeartene utnytte ved å fordele gyting over et mye lengre tidsrom. Enkelte arter gyter her om høsten, og larvene har sitt første fødeopptak før vinteren setter inn. Den største forskjellen i planktondynamikk og fiskegyting på våre sørlige og nordlige farvann er således en mye mer hektisk og konsentrert bølgeartet planktonproduksjon og gyting i nordlige farvann. Dette gjenspeiles også i at rekrutteringen til fiskeartene i nord i større grad er påvirket av at synkroniseringen mellom mattilbudet i form av dyreplankton og fiskelarver må være riktig.

5. Reproduksjon og rekruttering for de viktigste kommersielle fiskeartene

5.1 Innledning

Norske marine områder kan generelt deles i fire ulike typer økosystemer: kystøkosystemet med fjordene, Nordsjøen, Norskehavet og Barentshavet. Fiskebestandene i kystøkosystemet med fjordene er delt opp i en rekke små genetisk adskilte populasjoner eller mer eller mindre adskilte metapopulasjoner. Avstandene mellom gytefelt, driftområde for egg og yngel, oppvekstområder og beiteområder er små. I Nordsjøen er gytefeltene for de ulike fiskebestandene spredt rundt over store deler av Nordsjøbassenget. For de fleste av fiskeartene foregår gyting, drift av egg og yngel, oppvekst og beiting innen Nordsjøbassenget, og således er det også forholdsvis begrenset avstand mellom de ulike livsstadiene for fiskebestandene. Enkelte pelagiske arter foretar større sesongmessige vandringer ut av eller inn i Nordsjøen som atlantisk makrell, hestmakrell og makrellstørje. For fiskebestandene i Norskehavet og i særdeleshet dem i Barentshavet er fordeling av de ulike livsstadiene spesielle. Flere av disse fiskebestandene har gytefelt og pelagisk drift av egg og yngel utenfor selve økosystemet. Det er særlig de største fiskebestandene som kan foreta svært lang vandring ut av selve beiteområdet og nedover Norskekysten til sine gytefeltene utenfor Nord-Norge og til dels helt ned mot Mørekysten. Det gjelder spesielt to av verdens største fiskebestander, nordøstarktisk torsk og norsk vårgytende sild, men også arter som nordøstarktisk hyse, sei, øyepål, vanlig uer og snabeluer. Det planktoniske avkommet driver tilbake nordover med Kyststrømmen over kontinentalsokkelen i månedene etter gyting. I området mellom Møre og Lofoten forgår transport av egg og larver langs to hovedgrener av strømsystemet (se Figur 5.1.1) Disse strømgrenene er et resultat av bunntopografiens styrende virkning. Den største delen fiskeegg og larver forgår med Kyststrømmen i dyprenna utenfor de ytterste øyene på Helgelandskysten. Den andre hovedtransportåren er langs eggakanten med Atlanterhavsstrømmen ("Golfstrømmen"). Fra Trænadjupet nord for Trænabanken nærmer transportårene seg hverandre. Over Vesterålsbankene mot Andenes presses transporten av egg og larver sammen til mer eller mindre ett transportfelt. Først nord for Malangsrunden spres egg og larver ut i et bredere diffust felt, og igjen med én transportåre med Atlanterhavsstrømmen nordover langs eggakanten og én transportåre langs kysten med Kyststrømmen.



Figur 5.1.1: Middelstrøm i 10m dyp, oktober 2009. Fargeskalaen viser stømfart i m/s, mens pilene viser strømmens retning. Heltrukne svarte linjer viser dybdekonturer. De røde prikkene viser de faste hydrografiske stasjoner (Bud, Skrova og Eggum) hvor saltholdighet og temperatur fra overflate til bunn har blitt målt mellom 2 og 4 ganger i måneden siden 1935.

Ontogenese

De fleste marine fiskearter har relativt små avkom som ikke er fullt utviklet ved klekking. Et unntak er avkom av haifisker og andre bruskfisk som legger store egg eller føder små miniatyrer av voksne individer. Eggstørrelsen hos de fleste marine beinfiskarter er imidlertid rundt 1 mm, og ved klekking er larvene gjerne ikke lengre enn 3–4 mm. De lever den første tiden på næringen (plommemassen) de hadde med seg fra morfiskene, og i våre farvann begynner de aktivt fødeopptak av dyreplankton etter noen dager eller uker. Svømmeevnen til de nyklekte larvene er ikke spesielt godt utviklet, da de mangler både velutviklede finner og muskulatur. I tillegg oppleves sjøvannet som relativt viskøst, spesielt ved lave temperaturer, og dette er igjen relatert til fiskestørrelse og den farten de kan opprettholde (Hunt von Herbing 2002). Således er forekomsten av de tidligste fiskestadiene i stor grad forutbestemt av foreldrefisken og deres valg av gytefelt. Morfologisk sett skal larvene gjennom en serie utviklingsstadier før de gjennomgår en mer eller mindre omfattende forvandling, metamorfose, og de blir små etterligninger av den voksne fisken. Bl.a. skal sanseorganer dannes og ferdigutvikles. Ved klekking har de som regel en utviklet luktesans til bruk i matopptaket (Døving et al. 1994), mens synsevnen ikke alltid er like utviklet (Higgs og Fuiman 1996). Dette skyldes bl.a. at et fullt utviklet syn krever tilstedeværelse av lysoppfattende pigmenter, noe som gjør at larven selv blir mer synlig for predatorer. Vanligvis blir derfor synet først funksjonelt og pigmentert kort tid før larven skal begynne sitt eget aktive fødeopptak når plommesekken går mot slutten. Som regel har larvene et fargesyn med begrenset lysfølsomhet ved første fødeopptak, mens de senere i livet får utviklet et lysfølsomt mørkesyn. Dette påvirker hvor i vannsøylen larvene vil trives og fungere, ettersom de er avhengige av tilstrekkelig med lys for et effektivt fødeopptak (Hunter og Coyne 1982). Likeledes gir plommemassen de nyklekte larvene en viss oppdrift slik at de ikke behøver å bevege seg unødvendig. Dette sparer dem for en del energi, samt gjør dem mindre utsatt for å bli oppdaget av predatorer. Etter at plommesekken er oppbrukt vil larver av de fleste marine fiskearter utvikle en svømmeblære (se faktaboks om sildelarver og svømmeblære). Denne vil igjen gjøre det lettere for fisken å holde seg i bestemte dyp, uten å måtte bruke mye energi (Czesny et al. 2005). I tillegg er dannelse av svømmeblære knyttet til lyd og trykkbevegelse, noe som setter fisken bedre i stand til å reagere på nærvær av andre organismer (Blaxter og Denton 1976). Samlet sett er derfor fiskens tidlige livsstadier preget av store endringer og utfordringer, der de skal skaffe seg nok mat til å kunne bli større og utvikle seg videre, samtidig som de skal unngå å bli spist av andre (se temaboks om utvikling av sildelarver "Fra nyklekt og sårbar sildelarve til robust yngel – ett tusen ganger vektøkning på 91 dager"). Det er da også vist at fiskelarvene både har en høyere dødelighet og at reduksjonen i dødelighet ved økende størrelse er raskere enn det man skulle forvente ved sammenligning med andre organismer av samme størrelse i det marine miljøet (McGurk 1986). Dette kan for en stor del skyldes utviklingsmessige forhold hos fiskelarver.

Vertikale fordelingsmønstre

De fleste fiskeartene har pelagiske egg som betyr at de har en spesifikk vekt som er lavere enn spesifikk vekt for overflatelaget i sjøen. Derfor vil de flyte opp fra gytedypet mot overflatelaget, men turbulens fra vindblanding sørger for at eggene fordeles nedover i sjøen, men alltid med høyest konsentrasjon i overflaten (Sundby 1983). Noen få arter har mesopelagiske eller bathypelagiske egg. Det vil si at de er tyngre enn overflatelaget og svever i dypet (Sundby 1991). I våre farvann gjelder det lysprikkfisk, atlantisk kveite og blåkveite. Egg på bunnen (bentiske egg), som er det vanlige i ferskvann, hører med til sjeldenhetene i havet. Til gjengjeld gjelder det for sild, i dette tilfellet norsk vårgytende sild, verdens største sildebestand. I tillegg gyter også lodde på bunnen. Etter klekking flyter fiskelarvene opp mot de øvre lagene i sjøen, uavhengig om eggene opprinnelig var pelagiske, mesopelagiske eller bentiske. Det er nødvendig for å kunne posisjonere seg mot matfatet som består av

tidlige stadier av hoppekreps (kopepoder) helt nær sjøens overflatelag. Men på grunn av risikoen for selv å bli spist nær den lyse overflaten foretar larvene næringsvandring mot overflaten i avgrensede perioder for deretter å dykke i skjul litt lenger ned i dypet for å være klar for neste måltid. Detaljert kunnskap om vertikalfordeling og vertikalvandring for ulike arter av fiskelarver finnes pr. i dag ikke. Vi må derfor generalisere ut fra den detaljerte kunnskapen vi har fra sild og torsk (Ellertsen *et al.* 1984; Sundby og Fossum 1990; Kristiansen *et al.* 2013) som viser at høyeste konsentrasjoner ligger på mellom 10 og 20 m dyp avhengig av lys, matkonsentrasjon og turbulent vindblanding. Etter hvert som fiskelarvene vokser og får større mulighet til vertikal vandring kan de også gå mot dypere lag. I en alder av to måneder gammel yngel er imidlertid yngelen fremdeles i det alt vesentlige konsentrert over 20 m dyp.

I det følgende vil det bli gjennomgått en nærmere vurdering av de viktigste kommersielle fiskeartene når det gjelder vertikal og horisontal fordeling for de tidligste og mest sårbare stadiene, fra egg til larver og pelagisk yngel, fram til 4 måneders stadiet. Det er i løpet av denne perioden naturlig dødelighet er størst og styrken på en årsklasse i store trekk blir lagt. De artene som har pelagiske egg har i denne perioden eggene konsentrert nærmest overflaten, og larver og yngel av samtlige arter er avhengige av næring nær overflaten. De ni artene som her er vurdert er nordøstarktisk torsk, norsk vårgytende sild, nordøstarktisk hyse, nordøstarktisk sei, øyepål, blåkveite, lodde, vanlig uer og snabeluer. Beskrivelsen av disse 9 artene er basert på delvis syntese av tidligere forskning, spesielt når det gjelder nordøstarktisk torsk og norsk vårgytende sild. I tillegg er det analysert informasjon om fordeling av moden og gytende fisk for å identifisere i større detalj gytedefeltens utbredelse enn det som tidligere er gjort. Dette er så benyttet som inngangsdata til modellering av transport og spredning av egg og pelagisk yngel. I tillegg er det gjennomført måling av flyteevne for flere fiskearter hvor det tidligere ikke finnes slike data. Dette er brukt som inngangsdata for å beregne den vertikale fordelingen av eggene.

Sirkulasjonsmønsteret over midtnorsk og nordnorsk sokkel – hovedtrekk og detaljer

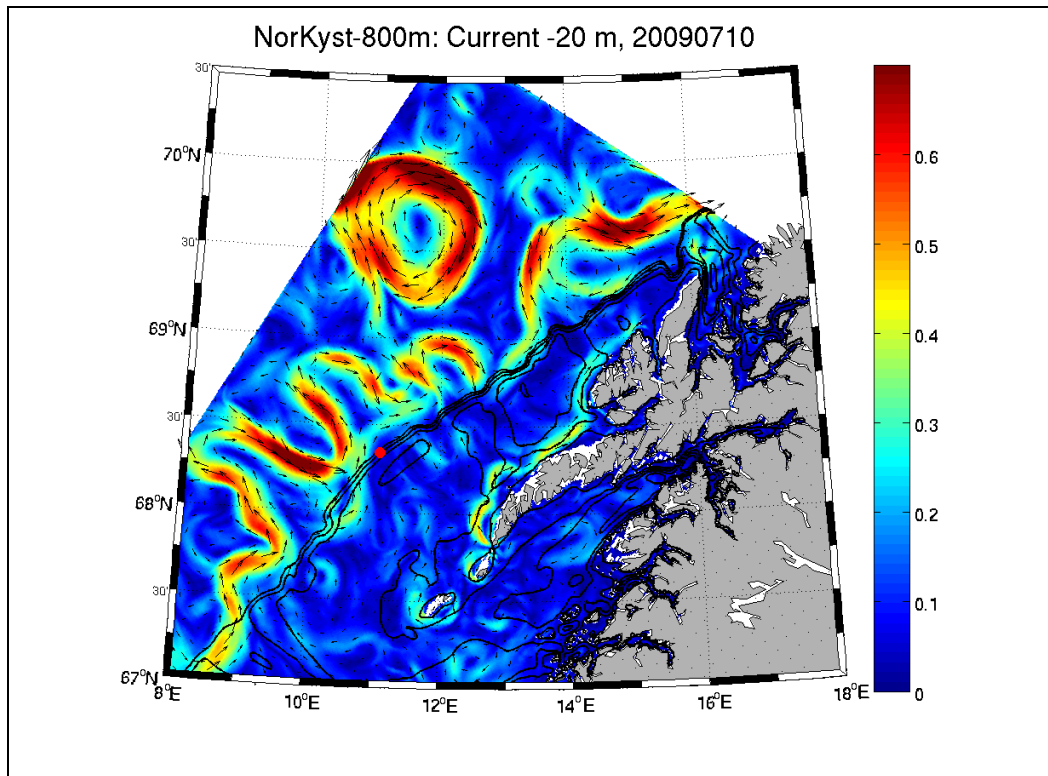
De to hovedkomponentene av strømsystemet nord for Stad er Kyststrømmen som renner over kontinentalsokkelen og Atlanterhavsstrømmen som er konsentrert langs eggakanten. Kyststrømmen er hovedåren for transport av egg og larver, men noe av transporten foregår også med Atlanterhavsstrømmen. Kunnskapen om hovedtrekkene i sirkulasjonsmønsteret er samlet sammen fra en rekke ulike feltstudier over mange år. Den består av en syntese av ulike forskningsresultater, fra hydrografiske kartlegginger, fra satellittposisjonerte drivende bøyer, forankrede strømmålingsrigger, satellittfjernmåling og fordelinger av egg og larver. I noen få områder har også slike forskningsresultater gitt oss kunnskaper om strømmen på liten skala ned på kilometernivå, men det hører til unntakene. I tillegg er det en stor tidsmessig variabilitet i strømsystemene. Disse små og detaljerte strømmene som varierer på kort tid er det ikke mulig å måle ved bare observasjoner i felt. Men i løpet av de siste 20 årene har vi utviklet numeriske sirkulasjonsmodeller til dette formålet. Gjennom nitidige forbedringer av modellkonseptet, kraftigere datamaskiner til å kjøre modellene på, stadig høyere oppløsning av de små strømdetaljene og med sammenligning mellom modellresultater og observasjoner, har vi i dag tilgjengelig numeriske sirkulasjonsmodeller vi har stor tiltro til i å løse den kompliserte oppgavene å simulere transport og spredning av planktonorgansimer fra planteplankton til fiskelarver. Modellsystemet for kystområdet som vi dag bruker i høyeste oppløsning (Se temaboksen for ”Kystmodellen NORDKYST 800 – en strømmodell for hele norskekysten. Modellørens nye arbeidshest”) har mulighet til å avspeile virvelsystemer på noen kilometers størrelse.

Bunntopografien har en sterk styrende virkning på de to hovedkomponentene av strømsystemet. Det resulterer i en sterk, ensrettet og smal Atlanterhavstrøm langs eggakanten med bakgrunnsstrøm opp mot 50 cm s^{-1} . Mindre grener av Atlanterhavsvann skjærer inn mot øst over sokkelen i tverrdypene, spesielt inn de større og mer markante dypene som Trænadjupet, Andfjorddjupet og Malangsdjupet. Langs vestkanten av Atlanterhavsstrømmen genereres transiente virvler (se eksempel i Figurene 5.1.2 og 5.1.3) som fra tid til annen bidrar til å føre deler av egg og larver ut i Norskehavet. Kyststrømmen på innsiden av Atlanterhavsstrømmen brer seg ut over det meste av sokkelens bredde og er svakere enn Atlanterhavsstrømmen, fra 10 til 35 cm s^{-1} i strømhastighet. Banktopografien genererer permanente og stabile virvler som roterer med urviseren. Mest markante er Haltenbanken, Trænabanken, Sveinsgrunnen, Malangsgrunnen, Nordvestbanken (Fugløygrunnen) og Tromsøflaket. Også mindre bankstrukturer ned mot størrelser på 5-10 km i diameter kan ha en slik styrende virkning på strømmen. Dypområdene mellom bankene danner virvler som sirkulerer mot urviseren. Et belte med sterkere kyststrøm finnes langs dyprenna vest for skjærgården utenfor Helgeland ("Helgelandsjetstrømmen"). En mindre komponent av Kyststrømmen, ca. 10 % går inn i Vestfjorden langs østsiden og strømmer ut langs Lofotveggen. I de sentrale delene av Vestfjorden er det flere semi-permanente virvler som tidvis kan rotere med urviseren og tidvis mot urviseren. Virvlene over bankene er områder hvor egg og larver kan konsentreres opp for kortere eller lengre perioder avhengig av de atmosfæriske forholdene.

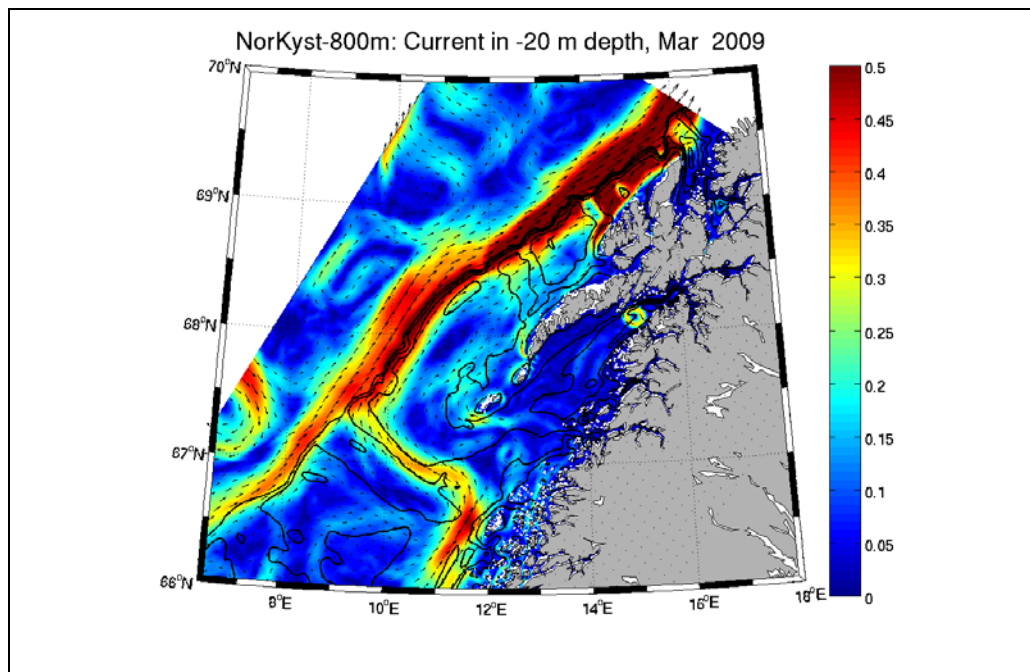
Tidevannets vekslende retning bidrar til å øke spredningen av egg og larver, men også til den generelle transporten nordover langs kysten. I Vestfjorden bidrar de sterke tidevannsstrømmene mellom Moskenes og Værøy (Moskenesstraumen) og mellom Værøy og Røst til å pumpe egg og larver fra gytefeltene i Vestfjorden ut til sokkelområdene på Yttersida. Langs land og langs eggakanten svinger tidevannsstrømmen mellom to retninger (smal tidevannsellipse i retning NØ-SV), mens over sokkelen oppviser tidevannsstrømmen en jevnere retningsendring rundt hele urviseren. I Vestfjorden dreier tidevannsellipsen med urviseren sørøst for den sentrale lengderetningen, mens den dreier mot urviseren på den andre siden av fjorden nordvest for denneaksen.

Grunnleggende drivkrefter i strømsystemene

Både Atlanterhavsstrømmen og Kyststrømmen viser sesongmessige svingninger med sterkeste strøm om vinteren og svakest om sommeren. Atlanterhavsstrømmen er sterkt preget av de store trykksystemene over Nord-Atlanteren, i særlig grad det såkalte vestavindsbelte som er mye sterkere om vinteren enn om sommeren. I tillegg bidrar dypvannsdannelsen vinterstid i Norskehavet, Grønlandshavet og Barentshavet til å trekke det Atlantiske vannet inn i De nordiske hav. Kyststrømmen er delvis drevet av det barokline trykkfeltet som oppstår som følge av ferskvannstilførselen fra Østersjøen og avrenningen fra hele Norskekysten og delvis av det mer lokale vindfeltet langs kysten som om vinteren har størst energi fra sørvest. Sommerstid er det de svakere vindene fra nord som dominerer. De kan tidvis bli så sterke at Kyststrømmen i lokale områder for kortere perioder kan reversere og skape oppstrømning langs land. Til sist vil også tidevannet bidra til en netto transport nordover langs kysten, både i Kyststrømmen og i Atlanterhavsstrømmen.



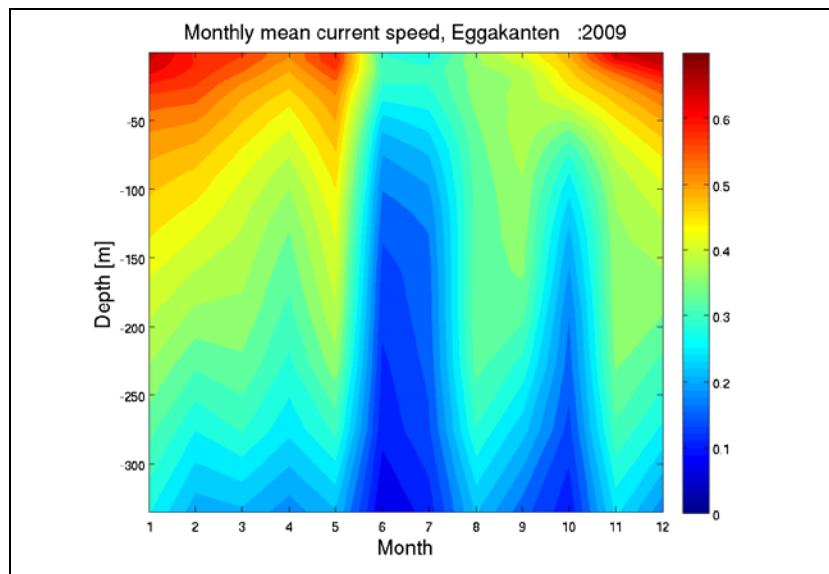
Figur 5.1.2: Øyeblikksbilde av strøm i 20 m dyp 7. oktober 2009. Den røde prikken på Eggakanten viser posisjonen som er plottet i Figur 5.1.4. Fargeskalaen viser stømfart i m/s, mens pilene viser strømmens retning. Heltrukne svarte linjer viser dybdekonturer med intervall på 100 m fra 50 til 500 m.



Figur 5.1.3: Månedsmiddel av modellert hastighet i 20 m dyp, mars 2009. Fargeskalaen viser vektorhastighet i m/s, mens pilene viser strømmens retning. Heltrukne svarte linjer viser dybdekonturer med intervall på 100 m fra 50 til 500 m.

Vertikale variasjoner i strømmen

Plankton er i hovedsak fordelt ned igjennom det vi kaller blandingslaget som på norskekysten strekken seg fra overflaten og ned mot 50–100 m avhengig ulike ytre drivkrefter. Vertikalfordelingen av den varierer svært mye mellom arter og stadium. Derfor er det også viktig at modellene våre simulerer riktig den horisontale strømstransporten i ulike dyp. Går vi fra overflaten og nedover i dypet kan det være store variasjoner i strømstyrke og retning, men dette vil variere mye i tid og rom. Først og fremst er denne variasjonen bestemt av de ytre drivkreftene, vind og ferskvannsavrenning. Dersom vannmassen har en tydelig lagdelig vil vinden dra kraftig på det lette, tynne overflatelaget, mens vannmassene lenger nede vil være mindre påvirket. Er vannmassen godt gjennomblandet vil variasjonen bli mindre. Et eksempel på hvordan dette kan variere fra måned til måned på eggakanten er vist i Figur 5.1.4.



Figur 5.1.4: Månedsmidler av modellert strøm (m/s) i en posisjon (markert med rød prikk i Figur 5.1.2) på eggakanten, 2009.

5.2 Materiale og metoder

Identifikasjon av gytefeltenes utbredelse og intensitet

Gytefeltene for nordøstarktisk torsk (skrei) og norsk vårgytende sild er i stor detalj kjent fra tidligere undersøkelser. Gytefeltene for skrei samt fordelingen av intensiteten er beskrevet av Sundby og Bratland (1987), Sundby og Godø (1994) og Ottersen og Sundby (2005). I tillegg er virkningen av langperiodiske klimaendringer for gytefeltene beskrevet av Sundby og Nakken (2008). For skrei er det også undersøkt i detalj tidspunkt for oppstart, kulminasjon og terminering av gytingen (Pedersen 1984; Ellertsen et al. 1989). Gytefeltene for norsk vårgytende sild er bestemt ut fra fordelingen av sildelarver, mindre enn 3 dager gamle, innsamlet med planktonhåv under sildelarveundersøkelsene i perioden 1987–2012. Samtidig er bunnsbunnsstratets beskaffenhet brukt som avgrensning av gytefeltenes posisjon, da sild ikke gyter på slam- og mudderbunn, men foretrekker grovere bunnsbunnsstrater. I tillegg er det benyttet observasjoner av moden/gytende sild. For lodde er informasjon om gytefeltene tatt fra loddelarvetoktene, samt dykkerundersøkelser gjennomført på gytefeltene på 1970-tallet.

For beskrivelse av gytefeltenes utbredelse for de øvrige artene, er fiskedata fra Havforskningsinstituttets fangstdatabase (Postgre SQL) fra både forskningsfartøy og kommersielle fartøy i perioden 1980-2011 analysert. Dette er primært basert på bunnsstråldata, men også til dels med data fra pelagisk trål. Her er det valgt ut posisjoner med trålfangster hvor det er registrert fangst av gytende (rennende) fisk. Denne informasjonen er sammenholdt eggkartlegginger fra 1980-tallet. For hyse ble det i tillegg gjort en uavhengig undersøkelse hvor gytefeltene ble modellert ut i fra fordeling av hyseyngel på 0-gruppenivå og beregnede trajektorier fra en numerisk sirkulasjonsmodell for norskekysten og Barentshavet (Castaño-Primo 2012).

Simulering av transport og fordeling av egg og yngel på nordnorsk kontinentalsokkel

Informasjonen om utbredelse av gytefelt som beskrevet over ble brukt som inngangsdata i simuleringene av transport og fordeling av egg, larver og pelagisk yngel for de 9 kommersielle fiskebestandene. I denne studien har vi benyttet en kombinasjon av en hydrodynamisk havmodell, som bl.a. beregner et tre-dimensjonal strømfelt, og en Lagrangsk partikkelspredningsmodell som transporterer de utvalgte gyteproduktene fra de observerte gytefeltene.

Strømmodellen som benyttes er basert på det regionale strømmodellsystemet ROMS (www.myroms.org, Shchepetkin & McWilliams 2005, Haidvogel et al. 2008). Dette er en moderne tre-dimensjonal numerisk modell som løser de såkalte primitive ligningene for bevegelse i havet. Modellen har en fri overflate og en terrengfølgende s-koordinat vertikalt (slik at antallet vertikale lag er det samme uavhengig av det totale vandypet). Det horisontale beregningsgitteret har en oppløsning på 800m ganger 800m. Modellen for norskekysten betegnes NorKyst800 og er beskrevet utførlig av Albretsen et al. (2011).

For denne studien er NorKyst-800 satt opp på et modellområde som vist i Figur 5.2.1 (venstre). Modellen gjør nye beregninger i 21656250 gitterruter (1250*495 horisontal ruter * 35 vertikale lag) for hvert minutt, og det skrives ut strømfelt en gang i timen. For et års beregninger gir dette en samlet datamengde på 3.1Tb, noe som betyr at vi beveger oss på grensen av hva som praktisk lar seg håndtere, både når det gjelder regnekapasitet og diskplass. Strøm og hydrografi er spesifisert på de horisontale rendene fra en tilsvarende modellsimulering som dekker et mye større geografisk område men med grovere romlig oppløsning. I overflaten spesifiseres vind og varmeflukser hentet fra atmosfæriske reanalyser. Modellsimuleringen starter 1. januar 2010 og går ut året. Det at vi har

begrenset de nye, høyoppløste modellsimuleringene til et utvalgt år gjør resultatene noe mindre generelle enn om vi for eksempel hadde hatt muligheten til å simulere en ti års periode. Til gjengjeld gir en oppløsning på 800 m en mye mer realistisk representasjon av bunntopografien som er viktig både for virvelaktivitet og for retensjon over og rundt banker, øyer og fjorder. Resultater av mellomårlig variabilitet for sildelarver, basert på en grovere (4 km) modell har tidligere blitt publisert i Vikebø et al., 2010, og er benyttet i diskusjonen av de nye resultatene. En annen begrensning kan være at siden noen av artene gyter nær oppstrøms rand i sør kan den første delen av drivbanen til disse artene blir noe upresist beskrevet. Figur 5.2.2 viser månedsmidlet strøm i 20 m dyp som modellert med NorKyst-800. Strøm i området Lofoten–Vesterålen er i hovedsak styrt av bunntopografi, og strømsystemet kan gjenkjennes som to grener hvorav den ene er låst til sokkelkanten i vest og den andre følger kystlinjen nordover før den skjærer vestover sør for Røst langs Trænadjupet. Detaljer rundt sirkulasjonsmønsteret kan finnes i innledningskapittelet.

Partikkelspredningsmodellen

Egg- og larvedrift beregnes med en modifisert versjon av partikkelspredningsmodellen LADIM (Ådlandsvik and Sundby, 1994). Strømdata fra NorKyst-800 er lagret en gang i timen (inkluderer dermed tidevann i motsetning til døgnmidlede felt som er benyttet i de fleste tilsvarende studier). Disse feltene interpoleres lineært slik at vi får nye verdier hvert LADIM-tidsskritt (satt til 5 min i denne studien). Adveksjonen utføres med et 4. ordens Runge-Kutta skjema (Ådlandsvik and Sundby, 1994). I tillegg til transporten med strømmen kan LADIM legge til en såkalt random-walk diffusjon for å modellere effekten av småskala blanding. I en numerisk modell vil bevegelse på en skala mindre enn noen få ganger gitterstørrelsen regnes som turbulens, og kan altså være på en mye større skala enn det vi vil kalle turbulens i naturen. Effekten av turbulens vil derfor være avhengig av gitterstørrelsen, og i denne studien ble diffusjonen satt til en verdi tilsvarende en "eddy diffusjonskoeffisient" på $0,35 \text{ m}^2\text{s}^{-1}$. Vi unngår at partiklene går på land ved å la de bli liggende i ro i de tilfeller beregningen tilsier at de skulle havne inne på land.

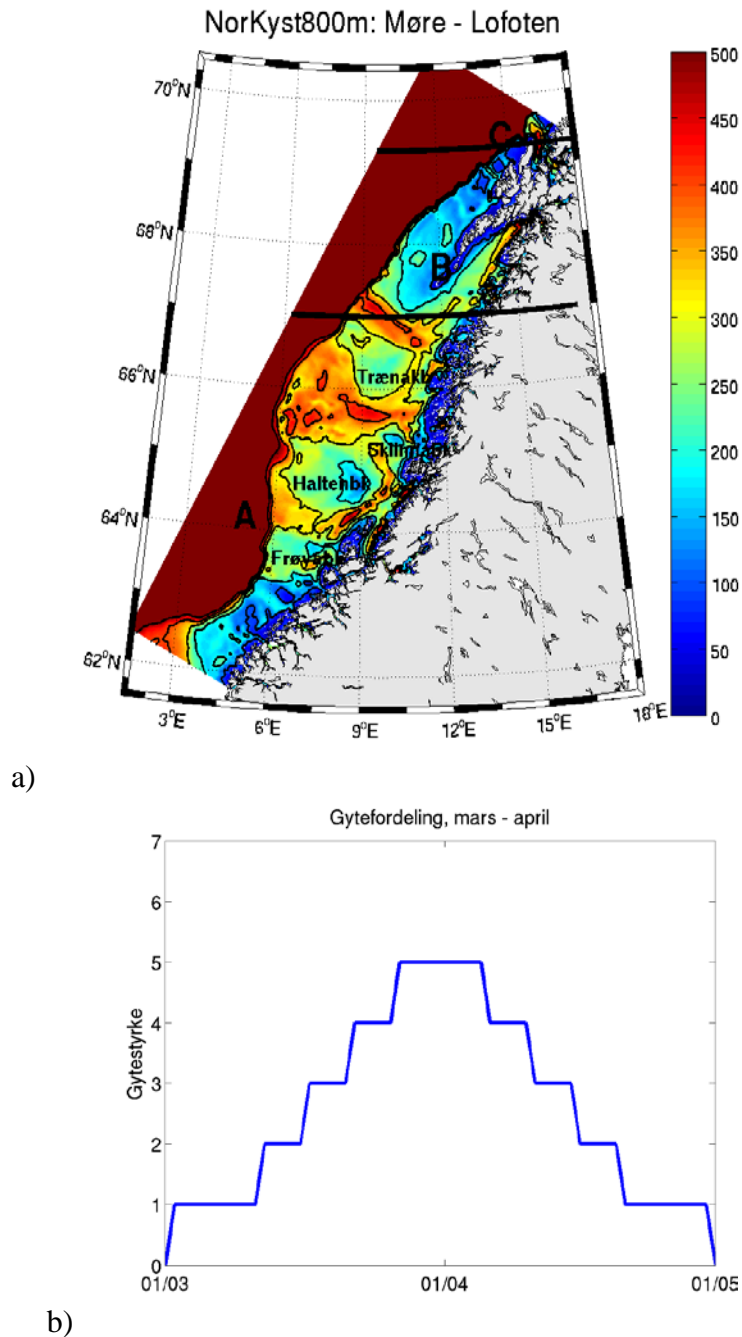
Viktige inngangsdata til partikkelspredningsmodellen

Siden strøm varierer mye både i tid og rom er det særdeles viktig at vi har god kjennskap til hvor de ulike gyteplassene er og i hvilken periode gytingen foregår. I denne studien er det fremskaffet ny informasjon om gytefeltet og gyteperiode som summert i tabell 5.2.1 og i Figurene 5.X.1 (X fra 3 til 11) i kapitlene 5.3 – 5.11. Den vertikale plasseringen gyteproduktene har i vannsøylen vil også kunne påvirke drivbanene (se temaboks "Vertikal plassering påvirker horisontal transport"). Denne er imidlertid dynamisk og vi kjenner ikke alle detaljer som påvirker den. I denne studien er derfor alle partikler plassert i 20 m dyp, der de også holder seg gjennom hele drivperioden. LADIM er modulbasert slik at det er enkelt å legge inn individuell adferd (egenbevegelse hos individene som resultat av oppdrift, foretrukket dyp eller utvikling med alder eller temperatur) til en spesifikk art dersom denne er kjent. Dette gjøres allerede for enkelte arter selv om de mekanistiske modellene for de ulike prosessene er i stadig utvikling.

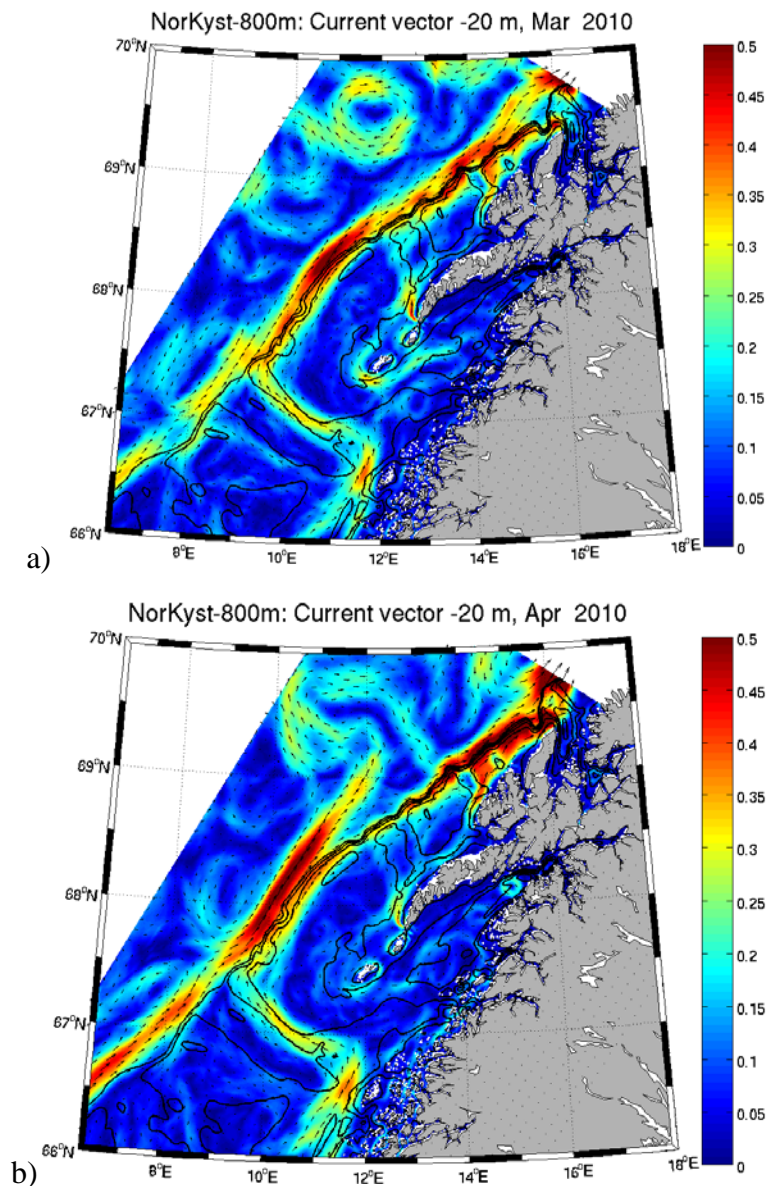
Vi kjenner ikke gyteforløpet i detalj for alle artene vi har modellert, men vi har antatt samme fordeling som er observert i detalj for torsk som er en klokkefordeling som vist i Figur 5.2.1.

Alle modellsimuleringene av partikkeltransport varer i 180 døgn. Larvene er antatt å ha en pelagisk fase på 120 døgn. Etter den tid er de antatt å ha for stor egenbevegelse til å bli transportert rundt som passive partikler og tas derfor ut av resultatfeltet. Siden gyteperioden for alle arter (bortsett fra øyepål)

er 60 dager sikrer en simuleringsperiode på 180 døgn at partikler som slippes siste dag av gyteperioden får anledning til å drive like lenge som de som ble sluppet første dag.



Figur 5.2.1: a) Modellområdet som er benyttet i denne studien. Fargeskalaen viser bunndyp i meter og de helltrukne sorte linjene viser bunndyp med 100 m intervaller fra 100 til 500 m. A, B og C viser grensen for underområdene som benyttes til partikkeltelling. b) Relativ gytestyrke (dvs. det slippes en partikkel i hver "gyteposisjon" (første figur i kapitlene 5.3 til 5.11), en gang i døgnet de første 10 dagene, så videre øker det gradvis hver 5. dag inntil maksimal gytestyrke 25–35 dager ut i gyteperioden, før det avtar til slutten av gyteperioden etter 60 dager.



Figur 5.2.2: Strømhastighet i 20 m dyp, middel for mars a) og april b), 2010. Fargeskalaen viser vektorhastighet og pilene indikerer strømmens retning. Heltrukne sorte linjer viser bunndyp med 100 m intervaller fra 50 til 500 meter.

Tabell 5.2.1: Gyteperiode for de ulike artene.

Art	Gyteperiode
Nordøstarktisk torsk	1.mars – 1. mai
Nordøstarktisk hyse	15. mars – 15. mai
Nordøstarktisk sei	1.mars – 1. mai
Øyepål	1.februar - 1. mai
Sild	1.mars – 1. mai (klekke periode)
Uer	1.april – 1. juni (levende larver)
Snabeluer	1.mars – 1. mai (levende larver)
Lodde	1.mars – 1. mai
Blåkveite	1.des – 1. februar

Innsamling, måling av flyteevne og beregning av vertikalfordeling av fiskeegg

Det er blitt gjennomført fire tokt i prosjektperioden hvor egg fra ulike arter er blitt samlet inn. Det første toktet ble gjennomført med "Håkon Mosby" 20. -28. mars 2012 i området fra Vikingbanken til Møre. Det andre toktet ble gjennomført med "Haakon Mosby" fra Møre til Vesterålen 28. mars - 12. april 2012. Under dette toktet ble også utbredelse av sildelarver registrert. Egg ble også innsamlet under toktet med "Johan Hjort" som dekker skreiinnsiget fra kysten av Troms til Lofoten. Dette foregikk i perioden 16. mars - 4. april 2012. Det siste av toktene ble gjennomført med "G.O. Sars" i begynnelsen av desember 2012 for å kartlegge gytefelter for blåkveite og fordeling av egg.

Formålet med toktene har vært: 1) å undersøke vertikalfordelingen av egg fra fiskearter hvor vi har begrenset kunnskap 2) innhente levende egg fra de ulike artene for å måle flyteevne for eggene. De levende eggene for måling av flyteevne ble innhentet på to ulike måter. Levende egg fra sjøen innhentet med planktonutstyr ble satt inn i tetthetsgradientkolonnene, og gonader fra gytemoden hunnfisk og hannfisk fra trålfangstene ble kjørt på kunstig befruktning og satt i tetthetsgradientkolonnene. Det ble innhentet levende egg fra følgende arter: lyr, hyse, øyepål, sei, lysprykkfisk og blåkveite. Det ble benyttet ulike typer plankton redskaper, både flerposenett (Mocness, Multinet Midi, og Multinet Maxi) hvor man henter egg fra ulike dybdelag, og vertikalhåver som integrerer over vannkolonnen (VP2).

Måling av flyteevne for fiskeegg krever høy presisjon, da selv små tetthetsforskjeller kan få stor betydning for vertikalfordeling av eggene. Samtidig må slike målinger forgå på levende materiale. For å imøtekomme disse kravene brukes tetthetsgradientkolonner (Coombs 1981) (se temaboks "Å måle tettheten av et fiskeegg"), som består av glassylindre med en økende lineær saltholdighet fra toppen av sylindren til bunnen. Saltholdighetsgradienten blir laget ved blanding mellom en lav og høy stamløsning for saltholdighet. Temperaturen holdes konstant i systemet ved hjelp av en termostatstyrt vannbeholder som omgir glassylindrene. Det er bare saltholdigheten som innvirker på tetthetsmålingene da fiskeeggene alltid vil ha samme temperatur som sjøvannet som omgir det. Under forutsetning av at temperaturen er tilnærmet lik temperaturen i sjøen vil da tettheten for eggene kunne beregnes utelukkende fra saltholdigheten, da det kan antas at den termiske utvidelsen av eggene ikke har stor forskjell fra den termiske utvidelsen av sjøvannet. Målenøyaktigheten for tettheten ligger på $\pm 0,0002 \text{ g cm}^{-3}$.

Vertikalfordelingen av fiskeegg er beregnet basert på 1) målingene av spesifikk vekt for egg fra de ulike fiskeartene, 2) hydrografiske målinger i Vesterålen. Dette gir oss muligheten å beregne flyteevnen for eggene. Vertikalfordelingen er deretter modellert ved bruk av vindindusert turbulent blanding for det øvre laget, opprinnelig etter en modell av Sundby (1983). Det er gjort beregninger av vertikalfordelingen for midlere vindhastighet, for minimum vindhastighet og for en vindhastighet med høy turbulent blanding, blanding etter en modell av Thygesen og Ådlandsvik (2007). Med varierende spesifikk vekt for egg, eggdiameter, vindhastighet og tetthet for omliggende vannmasser vil det enkelte egg stadig blandes opp og ned i vannsøylen. Men så lenge inngangsdataene er uforandret vil et stort antall egg etter hvert gi en nokså konstant midlere vertikalprofil. Her initialiseres eggene i overflaten og dernest kjøres den numeriske modellen inntil midlere vertikal fordeling av eggene er uforandret.

Laboriestudier for fylling av svømmeblære for sildelarver

Forsøkene der man studerte fylling av svømmeblære hos sildelarver ble gjennomført i åtte svarte sirkulære kar med 400 L vannvolum (Figur 5.2.3). Nøyaktig 1500 larver ble tilført hvert kar like etter klekking, og antall overlevende larver ved slutten av forsøket (etter 91 dager) ble også talt ut. Gjennomsnittlig daglig dødelighet kunne beregnes fra start til avslutning av forsøket ved å justere for antall larver tatt ut ved jevnlig prøvetakinger gjennom forsøket. Temperaturen gjennom forsøket økte fra 8 til 10 °C, med et gjennomsnitt på 9.3 °C. Det ble benyttet 16 timer lys og 8 timer mørke, inklusiv skumring. Larvene ble føret med levende dyreplankton med tillegg av levende alger, og de ble føret i overskudd (Folkvord et al. 2009). Første halvdel av forsøket var det ingen vannutskifting utover tilførsel av plankton og sporadisk uttak av bunnvann, mens i andre halvdel var det kontinuerlig vannutskifting. Miljøforhold ble registrert daglig, og larveprøvetaking ble foretatt ukentlig. Alle larvene fra de regulære prøvetakingene (over 1000 stk), ble individuelt fotografert og lengdemålt ved hjelp av billedanalyse. Egne uttak ble foretatt for histologiske undersøkelser (300 larver) og dødelighetsanalyser (3000 larver). Ved dag 42 og dag 63 etter klekking ble 3 L matolje (solsikke- og rapsolje) tilført i vannoverflaten i hvert av til sammen fire kar. Matoljen ble liggende i opptil 2 uker (under siste eksponering), før den ble mekanisk fjernet, og normal vannutskifting gjenopprettet. Grunnet tekniske problemer måtte fire av karene avsluttes noen få dager etter den første eksponeringen til olje. Under eksponeringen ble maten (planktonet) tilført under oljelaget, og vannutskiftingen begrenset til vannlaget under oljelaget. Ved avslutning av forsøket ble 1500 levende larver/ungel overført til Akvariet i Bergen for videre observasjon.



Figur 5.2.3: Karoppsett med trakt for tilsetting av plankton under oljelaget i overflaten.

5.3 Torsk

Historikk

Det eldste skriftlige dokumenterte fisket etter skrei er like gammel som nasjonen selv. Egils saga (2003) beskriver høvdingen Thorolv Kveldulfsson som i år 875 hadde folk i Lofoten om våren for å fiske skrei og sild. Konserveringen i form av tørrfisk ("thurrfisk" eller "torsk") var åpenbart en triviell aktivitet som ikke trengtes nærmere beskrivelse i Egils saga. Handelen med tørrfisken påkostet imidlertid Egil noen ord: *"Da våren kom dro Thorolv hjem til garden sin. Han sendte da noen av karene sine til Vågen på skreifiske og andre på sildefiske, og lot dra til huse forråd av alle slag. Thorolv åtte et stort havskip. Det var forseggjort som best på alle vis og var malt nesten overalt ovenfor vannlinjen og hadde seil med blå og røde render i; alt utstyret ellers på skipet var og av beste slaget. Dette skipet lot Thorolv sette i stand og mannen det med huskarene sine. Han lot bære om bord skrei og huder og saueskinn... Med dette skipet lot han Torgils Gjallande seile vestover til England for å kjøpe klær og andre ting han trengte."* Thorolv som hadde sete på Sandnes (sannsynligvis ved Sandnessjøen) må etter beskrivelsen ha vært blant Norges rikeste menn. Det står i sagaen at han bygde et eget staselig hus til Harald Hårfagre da han kom på besøk for å samle støtte til sin kongstanke om å samle Norge til ett rike. Det er rimelig å tro at Thorolv må ha vært interessert i trygge handelsveier til England. Han holdt kysten nedover til Vestlandet før han krysset Nordsjøen og kan nok ikke ha vært helt trygg med det verdifulle godset om bord: *"De holdt sørover langs med landet og stakk siden til havs og kom til England. Der gikk handelen godt for dem, og de lastet skipet med kveite og honning, vin og klæsvarer, og satte kursen hjemover igjen om høsten. De fikk god bøl, og kom av havet ved Hordaland"*. Med en slik virksomhet er det ikke overraskende at han stod skulder ved skulder med Harald Hårfagre i slaget i Hafrsfjord.

Allerede fra denne tiden var imidlertid skreifisken viktig også for andre enn nordmennene. I Gull-Thoris saga (1898) fortelles det om islendinger som på slutten av 800-tallet og begynnelsen av 900-tallet var i Lofoten om våren for å tjene penger på skreifisken. Det indikerer den internasjonale betydningen Lofotfisket allerede hadde, da det jo også var betydelig mengder av gytetorsk ved Island på vårparten. Men kanskje var ikke industrien og handelsveiene til Europa etablert derifra som de var fra Lofoten. Først i middelalderen og flere hundre år seinere kom Hansatiden og Bergens sentrale rolle som distribusjonspunkt for tørrfisken mot Europa, noe som satte ny økning i eksporten og landets inntekter. Gjennom de følgende århundrene finnes nedtegnelser fra Det hanseatiske kontoret i Bergen som viser svingningene i skreifisken (Helland 1908). Det syntes å være godt gjennom perioden fra 1300 til midt på 1500-tallet. På siste delen av 1500-tallet og gjennom de første årene av 1600-tallet var det en rekke år med dårlig fiske, men omkring 1650 var det igjen gode tider. På slutten av dette århundret var det igjen dårligere fiske, men omkring 1750 var det tilbake på nivå som hundre år tidligere. Da det hanseatiske kontor ble lagt ned i 1754, etter mer enn 400 års virksomhet, fortsatte betydningen av handelen men nå på norske hender. En dårligere periode fra 1780-årene til begynnelsen på 1800-tallet er blitt tilskrevet et kaldere klima (Wyatt 1987). Gjennom 1800-tallet ble det en stødig og jevn økning i fangstene bare avbrutt av to kortere dårlige perioder på begynnelsen av 1840-tallet og slutten på 1850-tallet/begynnelsen på 1860-tallet (Solhaug 1976). Den norske eksporten av tørrfisk og klippfisk var i 1815 på omkring 15 millioner fisk. I 1880 var den på 90 millioner fisk. Økningen var nok en kombinasjon av tekniske forbedringer av fiskeredskapene samt økt konsum fra en europeisk befolkning i rask vekst.

Gytevandring

Den modne delen av bestanden trekker sammen i den sørlige og vestlige delen av Barentshavet senhøstes, og begynner gytevandringen nedover langs Norskekysten i desember. Gytevandringen går mot strømsystemene (Atlantehavsstrømmen og Kyststrømmen) og i dybdelagene for overgangen mellom det øvre laget av kaldt kystvann og det varmere atlantiske vannet under.

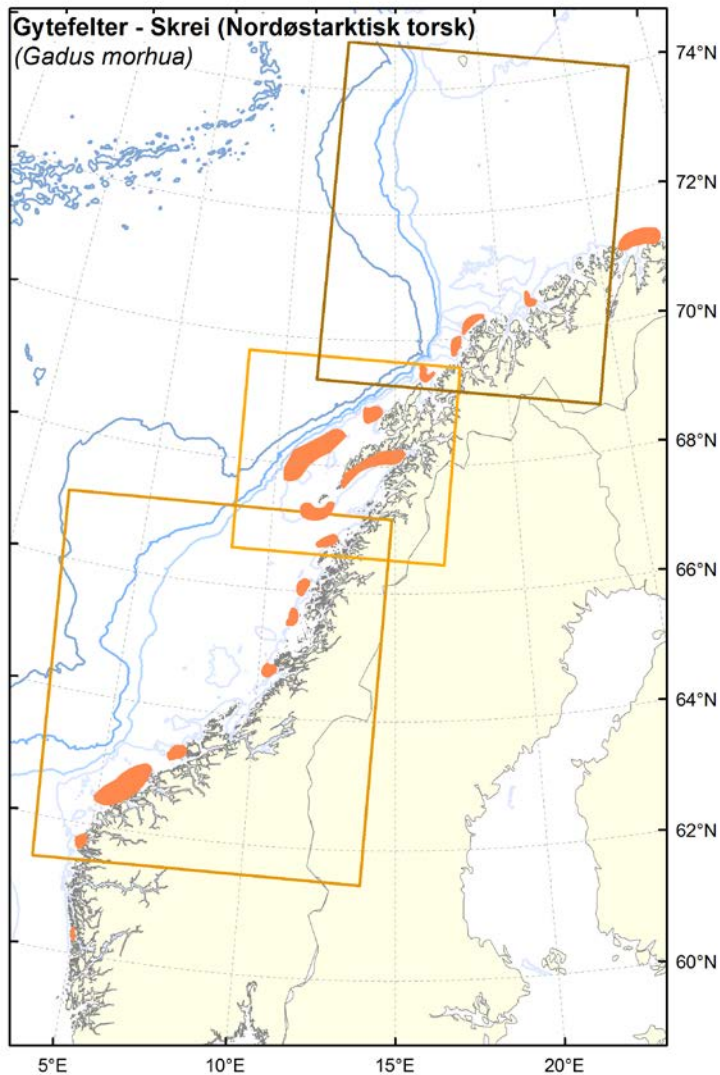
Gytevandringsmønsteret er ganske likt hvert år selv om tidspunktene kan variere noe (Sætersdal og Hysten 1959). Stimene ser ut til å holde en fart på 8–10 nautiske mil pr. dag. De høyeste konsentrasjonene finnes innen de ulike virvlene langs ruten. Forløperne ankommer gytefeltene i Lofoten allerede i slutten av januar (Bergstad et al. 1987), men gyting starter først i begynnelsen av mars (Ellertsen et al. 1989). I Vestfjorden opprettholder gytefisker seg i overgangslaget mellom kystvann og atlantisk vann hvor temperaturen er fra 3 til 6 °C. Dybden av dette laget svinger opp og ned i takt med vind og lavtrykkspassasjer (Furnes og Sundby 1981). Det fører til at fisken gyter nær Lofotveggen og på grunne dyp, opp til 50 m dyp, under sørvestlige vindsituasjoner. De mest framherskende vindene fra øst og nordøst (Sundby 1981) gir gyting lenger fra land på store dyp ned mot 200 m (Ellertsen et al. 1981b). Det bidrar til at det detaljerte gytemønsteret og den initielle transporten av egg endrer seg over tid på bare noen dager (Ellertsen et al. 1981a; Ellertsen et al. 1981b).

Kysttorsk derimot har en betydelig kortere gytevandring, og ansees for å være en relativt stasjonær bestand. Gytingen foregår både ute på kysten og inne i beskyttede fjordarmer, i relativ nærhet til oppvekstområdene for yngelen. Merkeforsøk har vist at kysttorsk gjerne oppholder seg innenfor rekkevidden av en enkelt fjord (Jakobsen, 1987; Karlsson og Mork, 2003) og gytingen skjer på samme sted fra år til år.

Gytefelter og virkninger av klimaendringer

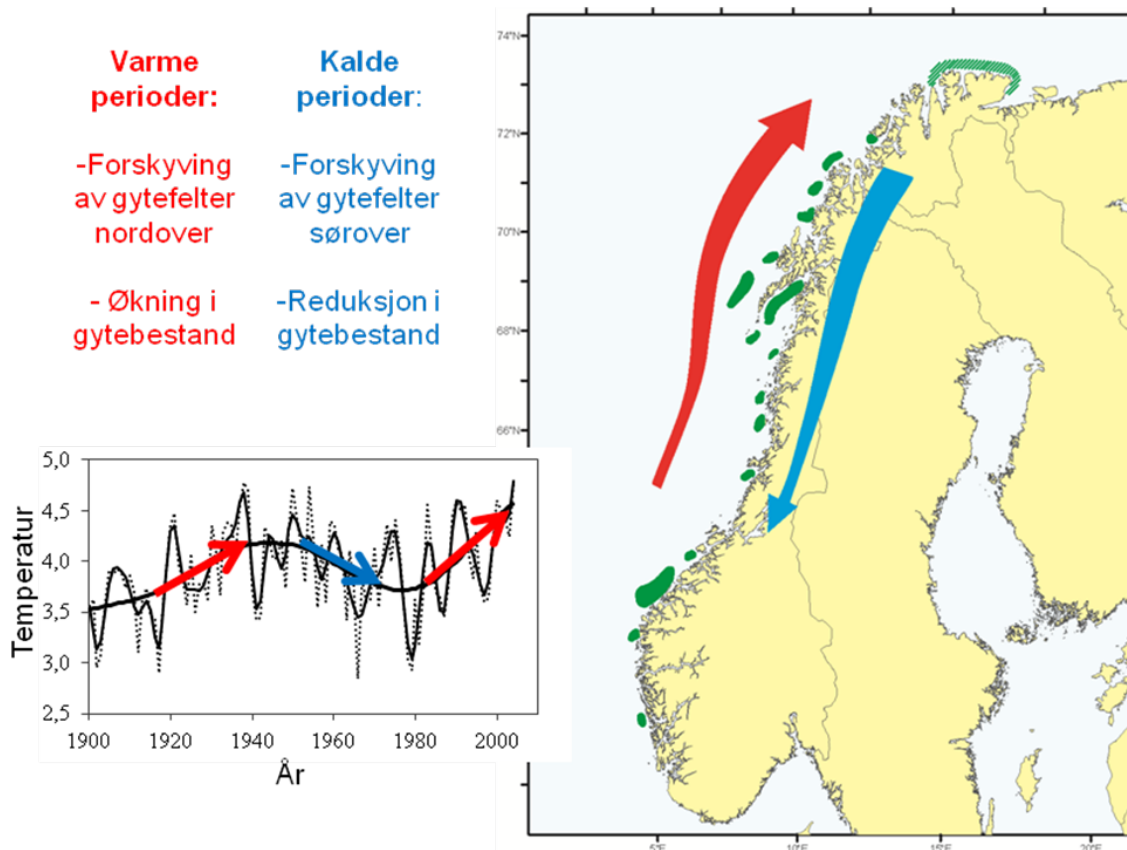
Nordøstarktisk torsk gyter flekkvis langs kysten fra Nordvestlandet til Finnmark (Figur 5.3.1). År om annet har det vært registret gyting helt sør til Sotra, men det er sjelden. Gytefeltene er geografisk definerte og avgrensede, men betydningen av de ulike feltene varierer fra år til år. I Lofoten og Vesterålen kan det eksempelvis svinge mellom gyting i Vestfjorden og Øst-Lofoten ("Innersida") og gyting ute på Røstbanken og Vesterålsbankene ("Yttersida"). De siste 10 årene har det eksempelvis vært stor gyteaktivitet på Yttersida, mens det har vært svært begrenset gyting på Innersida. Forrige gang det var betydelig gyting på Yttersida var på slutten av 1980-tallet, men den gangen ble allikevel stor gyteaktivitet samtidig opprettholdt på Innersida (Sundby og Bratland 1987). De siste 2-3 årene har det igjen vært stor gyteaktivitet på Innersida, og i april 2011 ble det registrert rekordhøye konsentrasjoner av torskeegg i sjøen (15 800 egg pr. m² sjøoverflate) på det tradisjonelle gytefeltet på Henningsværstraumen i Vestfjorden (Sundby og Johannessen 2011). Dette var ikke bare rekord for torskeegg, men er litteraturens høyeste noterte tall for pelagiske fiskeegg.

Langs det østlige randområdet i Lofoten finnes flere populasjoner av kysttorsk, fordelt på kystområdene og i de ulike fjordene. Det er påvist genetiske forskjeller mellom ulike kysttorskpopulasjoner (Dahle et al. 2006), vi kan derfor skille fjordtorsk fra kysttorsk. På østsiden av Vestfjorden er det gyteplasser for fjordtorsk i flere fjorder, blant annet Skjærstadvfjorden, Folda og Tysfjorden (Myksvoll et al. 2011, Jung et al. 2012). Karakteristisk for gyteplassene i fjordene er at de er lokalisert helt innerst i fjordarmene og gjerne i nærheten av elvemunninger. Gyting på slike skjærmede lokaliteter gjør at egg og larvene har større mulighet for å bli værende igjen i nærheten av gytefeltet, og på denne måten sikres rekrutteringen til den lokale populasjonen.



Figur 5.3.1: Gytefelter for skrei, nordøstarktisk torsk. Hovedgytefeltene er i Lofoten og Vesterålen hvor omtrent 2/3 av bestanden gyter.

Den mest dominerende variasjonen i gytefelt for torsk er imidlertid knyttet til langperiodiske naturlige klimasvingninger (Sundby og Nakken 2008). Den såkalte Atlantiske multidekadiske oscillasjonen (AMO) med en periode på 60-70 år har påvirket gytefeltene med en forflytning nordover i varme perioder og sørover i kalde perioder (Figur 5.3.2). I kalde perioder har det vært en betydelig andel av bestanden som har gytt på det sørlige Møre-feltet. Det skjedde i de to kalde periodene i 20. århundret, fra 1900 til ut på 1920-tallet og i den siste kalde perioden fra 1960-tallet til begynnelsen på 1980-tallet. I disse periodene var Breivikbotn på Sørøya i Vest-Finnmark det nordligste gytefeltet. Med den siste oppvarmingen fra 1980-tallet er gytefeltene flyttet nordover, og fra begynnelsen av 2000-tallet har det også vært en betydelig gyting helt på kysten av Troms og helt fram til Øst-Finnmark. Samtidig har skreigytingen på Møre-feltet blitt sterkt svekket. Dette var også situasjonen i den forrige varmeperioden fra 1930-1950. Tyngdepunktet for gytingen har imidlertid hele tiden forblitt uforandret i Lofoten og Vesterålen. Omkring 2/3 av gytebestanden velger Lofoten og Vesterålen som gytefelt (Sundby og Bratland 1987; Sundby og Nakken 2008).

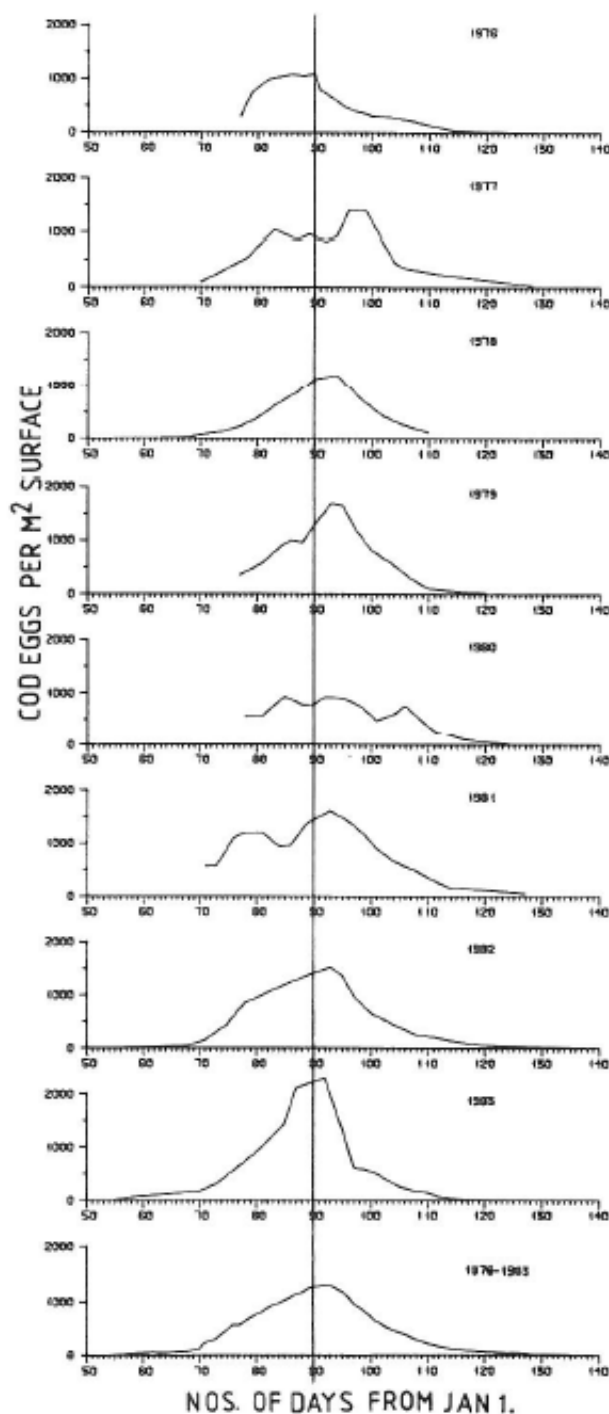


Figur 5.3.2: Virkningene av langperiodiske klimasvingninger på bestandsstørrelse og gytefelter for skrei (nordøstarktisk torsk). (Etter Sundby og Nakken 2008).

Gyteforløp

Det har tidligere vært antatt at gytingen varierer i betydelig grad i tid basert på når fisken ankommer gytefeltene, men planktonundersøkelser av egg i sjøen konkluderer annerledes. På 1970- og 1980-tallet ble det etablert en omfattende tidsserie på gyteforløpet for skrei (Pedersen 1984; Ellertsen et al. 1987). I løpet av denne perioden ble gyteintensiteten målt både i Øst-Lofoten og ved Røst hver tredje dag gjennom hele gytesesongen. I perioder ble det også gjort målinger på Møre og ved Sørøya i Vest-Finnmark.

I Lofoten startet gytingen i begynnelsen av mars, toppet seg første dagene i april og endte i begynnelsen av mai (Figur 5.3.3). I perioden fra 1976-83 var det bare 2-3 dagers variasjon i tidspunkt for maksimal gyting. Gytingen nord for Lofoten syntes å være noe seinere. Således ble maksimal gyteintensitet observert 10-14 dager seinere i Breivikbotn på Sørøya (Sundby og Bratland 1987).



Figur 5.3.3: Gyteforløpet for skrei i Vestfjorden 1978-1983. Gytingen er i alle år begrenset i tid fra begynnelsen av mars til begynnelsen av mai. (Fra Ellertsen et al. 1987).

Gydetidspunktet for kysttorsk er ikke like godt kjent som for nordøstarktisk torsk. Enkelte undersøkelser indikerer at toppen er 3-4 uker forsinket i forhold til nordøstarktisk torsk og at gytingen foregår over en lengre tidsperiode, gjerne flere måneder (Kjesbu 1989). Nyere undersøkelser antyder at fjordtorken gyter på forskjellige tidspunkt i forskjellige fjorder, altså at populasjonene har tilpasset seg det lokale fjordmiljøet (Otterå et al. 2006).

Flytevene og vertikalfordeling av egg

Vertikalfordelingen av torskeegg er beskrevet i detalj gjennom observasjoner og modellering. Solemdal og Sundby (1981) målte eggens flyteevne (se egen faktaboks) og vertikalfordelingen av dem i Lofoten. Basert på dette ble det utviklet generelle modeller for vertikalfordelingen av pelagiske (Sundby 1983) og mesopelagiske egg (Sundby 1991). Det er saltholdigheten i sjøen som er referansen for eggens flyteevne fordi eggene holder konstant indre saltholdighet ved osmoregulering, mens eggens temperatur er identisk med omgivelsenes. Skreieegg har en gjennomsnittlig nøytral oppdrift ved en saltholdighet på 31,0. Den letteste fraksjonen har nøytral oppdrift ved saltholdighet på 29,0, mens den tyngste fraksjonen har nøytral oppdrift på 33,0. Flyteevnen for eggene bestemmer hvor nært overflaten de vil befinne seg, men med økende vind og turbulent blanding betyr variasjonene i flyteevne mindre og eggene blir blandet dypere ned.

Vertikalfordelingen til egg fra fjordtorsk er annerledes enn i Lofoten, hovedsakelig på grunn av ulike miljøforhold inne i fjordene enn ute på kysten. Ferskvannstilførsel til fjordene om våren gjør at det øvre vannlaget i fjordene får lavere saltholdighet enn kystvannet. Torskeeggene synker da ned under overflatelaget og får en mesopelagisk vertikalfordeling (Myksvoll et al. 2011). Den horisontale spredning av eggene blir da kraftig redusert, og opp mot 90 % av eggene blir værende i fjorden fram til de klekker.

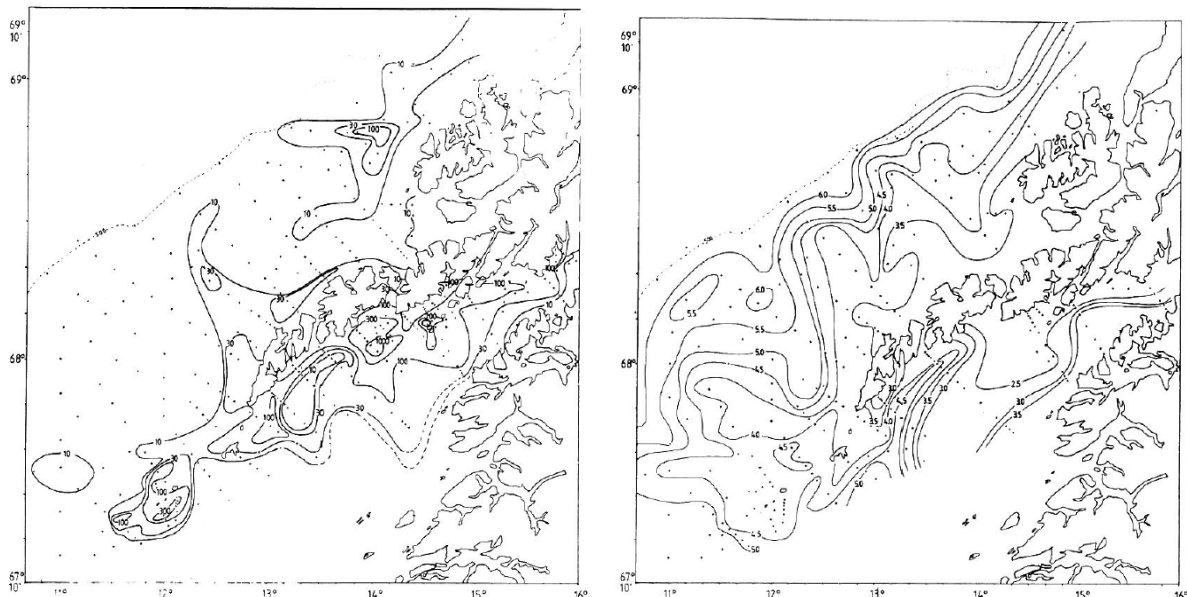
Byttedyr for torskelarver og vertikalfordeling

Torskelarver er, slik som de fleste fiskelarver, primært avhengige av syn for å fange byttedyr (Ellertsen et al. 1980), og velger ut byttedyrene ut i fra størrelse (Ellertsen et al. 1979). Raudåte (*Calanus finmarchicus*) nauplier, d.v.s. de unge og små stadiene av raudåte, utgjør hovedføden i første næringsopptak (Ellertsen et al. 1984; Wiborg 1948). Størrelsen på disse byttedyrene er opp til 0,6 millimeter. Etter hvert som larvene vokser og blir raskere går de gradvis over til å beite på eldre og større stadier av dyreplankton. Raudåta gyter i overflatelagene. Eggene er tyngre enn sjøvannet og synker. Når raudåteeggene klekkes beveger naupliene seg mot overflaten. På grunn av torskelarvenes høyere risiko for å bli spist i det lyse overflatelaget har imidlertid torskelarvene en tendens til å ligge i det mer skyggefulle miljøet under overflaten (se egen tekstboks) mellom 5 og 20 m dyp, og vil gå opp når sulten blir stor nok og skumringslyset gir mer beskyttelse (Ellertsen et al. 1984). Vindforholdene vil imidlertid avgjøre i stor grad vertikalfordelingen av både torskelarvene og byttedyrene. Ved vindhastigheter over 10 ms^{-1} vil både larver og nauplier være mer jevnt fordelt fra overflaten og ned til 30 m dyp på grunn av øket turbulent blanding i sjøen. Turbulensen har imidlertid en annen effekt. Den øker kontaktraten mellom larvene og byttedyrene slik at larvene kan klare seg med lavere konsentrasjoner av byttedyr sammenlignet med vindstille forhold (Sundby og Fossum 1990; Sundby et al. 1994). Etter hvert som larvene vokser får virkningene av turbulens på næringsopptaket mindre betydning (Sundby 1995) og yngelen velger ut større og raskere stadier av raudåte (Sysoeva and Degtereva 1965; Helle 1993).

Transport og spredning av egg og larver

Variabilitet i oseanografiske forhold fra gyteplass langs norskekysten til oppvekstområder i Barentshavet gir betydelige variasjoner i horisontal fordeling av egg, larver og yngel (Vikebø et al., 2011). De fysiske forholdene i driftområdene (den norske kontinentalsokkelen) domineres av innstrømmende atlantisk vann gjennom Færøy-Shetland-kanalen (Hansen and Østerhus 2007, Eldevik et al., 2009) som fortsetter langs den norske kontinentalskråningen (Orvik et al., 2001, Orvik and Skagseth 2005). Den kileformede og ferskere norske kyststrømmen er låst mellom kysten og det

atlantiske vannet på sokkelkanten (Skagseth 2011) og mellomårlige variasjoner i dens strømmønster som følge av vekslende vind og ferskvannstilførsel påvirker spredningen av gyteproduktene (Opdal et al., 2011). Typisk driver gyteprodukter fra sørlige gyteplasser nordover i kjernen av Den norske kyststrømmen, som er styrt av bunntopografi, og følger kyststrømmen ut fra kysten sør for Røst langs Trænadypet (Sundby og Bratland, 1987) (Figur 5.3.4). Den videre transport nordover foregår sammen med egg og larver fra gytefeltet lokalt i Lofoten-Vesterålen og utbredelsen fra kysten snevrer inn sammen med kontinentalsokkelen. Oppkonsentrering av larver finner sted der hvor kyststrømmen danner virvler over banker og tråg på vei mot Barentshavet. Spesielt ser vi oppkonsentrering over Tromsøflaket og til en viss grad Nordvestbanken (Fugløygrunnen). Utbredelsen i Barentshavet varierer også fra år til år med varierende styrke i innstrømming av atlantisk vann, Kyststrømmen og de rådende vindforhold. Imidlertid er sokkelkanten i vest og polarfronten i nord og øst begrensende på hvor man finner yngel. Også vest og nord av Svalbard finner man yngel av torsk, men i mindre konsentrasjoner og over et langt mindre areal enn det som er tilfelle sør og øst i Barentshavet.



Figur 5.3.4: Observerte fordelinger, 7.-9. april 1984, av torskeegg som har drevet i 7 dager fra gytefeltene og temperaturen i 30 m dyp. Fordelingsmønstrene både av egg og temperatur gjenspeiler detaljene i småskala sirkulasjonsmønsteret delvis som følge av bunntopografisk styring og delvis som følge av kortperiodiske transiente virvler (fra Sundby og Bratland, 1987).

Naturlig dødelighet for egg og larver og yngel

Det ble gjort konkrete målinger av naturlig dødelighet gjennom eggstadiene i årene 1983 og 1984 (Ellertsen et al. 1987; Fossum 1988) basert på bestandsproduksjon av egg fra eggsurvey (Sundby og Solemdal 1984; Sundby og Bratland 1987). I begge disse årene ble dødeligheten beregnet til 90 % fra gyting til klekking (Fossum 1988). Årsakene til naturlig eggdødelighet har vært usikre, men det er primært to årsaker som peker seg ut i særdeleshet. Den ene årsaken er feilutvikling i eggene som fører til dødelige abnormiteter av embryoet (Makhotin et al. 2001). Den andre faktoren er predasjon fra annet dyreplankton, og særlig er det geleplankton, små maneter, som peker seg ut. Slikt plankton er har vært observert med nypiste torskeegg i fordøyelsessystemet. Den horisontale fordelingen av planktonisk predasjon er ikke blitt undersøkt, men fordelingen av planktoniske predatorer er storskala. Ut i fra slike betraktninger må det antas at predasjonsraten er uavhengig av eggkonsentrasjonen. En

tredje årsak til eggdødelighet er predasjon fra sild (Melle og Ellertsen 1984; Melle 1985). Det må imidlertid antas at dette er en mer sporadisk årsak, siden det normalt er liten overlappning med gytefeltene for de to artene, og siden effektiv sildepredasjon må antas å være begrenset til områdene med høyest eggkonsentrasjon. Dødeligheten avtar eksponentielt etter hvert som avkommet utvikler seg gjennom larvefasene og fasene for pelagisk yngel (Sundby et al. 1989). I larvefasen er det antatt at næringsmangel og sult er en viktig dødelighetsårsak, men det er vanskelig å skille denne årsaken fra predasjon, da sult og dårlig utviklingstilstand fører til øket utsatthet for predasjon. Etter hvert som larvene vokser og utvikles til pelagisk yngel avtar dødeligheten. Når yngelen er 3 måneder gammel er de mest kritiske livsfasene gjennomgått og årsklassestyrken er i store trekk bestemt (Sundby et al. 1989). Størsteparten av yngelen befinner seg da fordelt ut over den vestlige delen av Barentshavet. Ennå i en alder av nærmere 2 måneder, og lengde på 15–25 mm, er vertikalfordelingen av yngelen i store trekk fordelt som i de tidlige larvestadiene (Figur), altså i store trekk over 30 m dyp. Gradvis vil imidlertid yngelen foreta større daglige vertikale vandringar mot dypet fram mot 5–6 måneder gammel yngel med størrelse 7–9 cm lengde og blir kaldt 0-gruppe fisk. På dette stadiet vil yngelen nærme seg en vertikal fordeling som de eldre aldersgruppene og befinne seg i stadig større grad nær bunnen i Barentshavet på 300–400 m dyp.

Faktorer som styrer rekruttering og årsklassestyrke

Temperatur har tidlig vært identifisert som en viktig faktor knyttet til reproduksjon, vekst, rekruttering og årsklassestyrke på nordøstarktisk torsk. Sætersdal og Loeng (1987) viste at særlig sterke årsklasser ble dannet ved overgangen fra kalde til varme perioder, og diskuterte muligheten for at økt eggproduksjon kunne være årsaken. Ellertsen et al. (1989) viste at høy temperatur var en nødvendig, men ikke tilstrekkelig betingelse for sterke årsklasser, og knyttet det til synkronisering av produksjon av nauplier som næring for torskelarvene. Ottersen og Sundby (1995) viste at ikke bare høy temperatur var viktig for dannelse av sterke årsklasser, men også en stor gytebestand. Sundby (2000) påpekte at høy temperatur var korrelert med adveksjon av næringsrike vannmasser fra det sentrale Norskehavet, og således konkluderte med at temperatur egentlig er en stedfortreder for næringsrike vannmasser. Kristiansen et al. (2011) viste at høy overlevelse av torskelarver var knyttet til at varme år hadde lengre tid for produksjon av byttedyr som også bidro til bedre larveoverlevelse. Konklusjonen ut ifra disse undersøkelsene er at høy temperatur i arktisk-borale økosystemer kan være gunstig for rekrutteringene på flere måter både direkte og indirekte måter (Sundby 2006; Moloney et al. 2011).

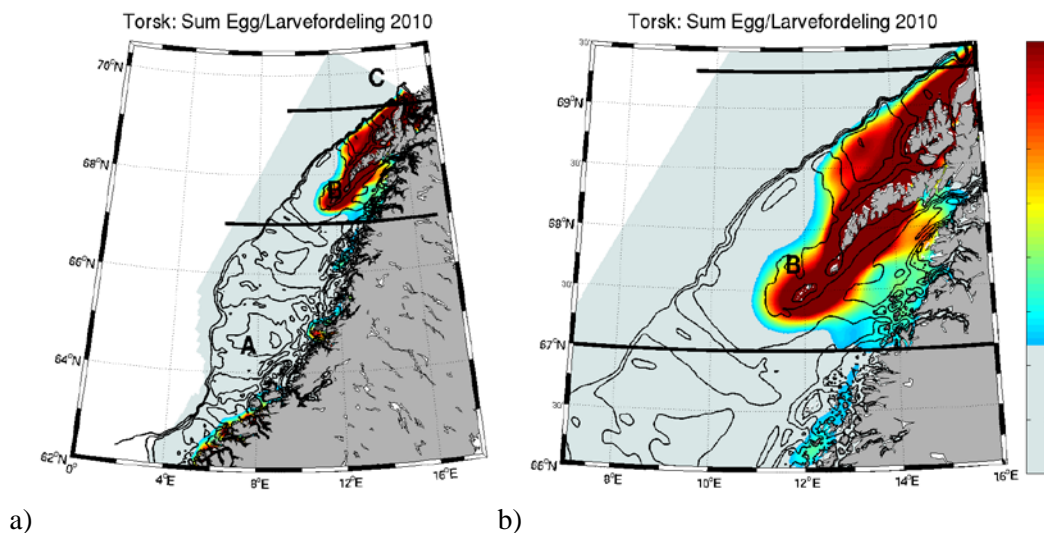
Modellert transport og spredning av egg, larver og pelagisk yngel gjennom fokusområdet

Gytefeltene i modelloppsettet er satt i henhold til Figur 5.3.1. Tyngdepunktet for gytefeltene ligger langs Lofotveggen i Vestfjorden og på bankene vest for Lofoten. Totalt strekker imidlertid gytefeltene seg fra Møre til Finnmark. I de seinere årene med varmere klima har gyteintensiteten sør for Lofoten blitt redusert i betydelig grad, mens intensiteten på gytefeltene på kysten av Troms og Finnmark har økt. Gyteperioden er satt i henhold til figur 5.2.1, altså med start 1. mars, en økning utover mot begynnelsen av april med avtagning fram mot begynnelsen av mai da gyteaktiviteten slutter. Utviklingen av egg fram til torskelarven klekkes er temperaturavhengig og tar ca. 21 døgn ved de rådende temperaturene. Vertikalfordelingen av egg er avhengig av vindblanding (figur 5.3.9a-c). Larvenes vertikalfordeling endrer seg fra eggenes, og det vertikale tyngdepunktet flyttes fra overflaten til ca 20 m dyp (se faktaboks om vertikalfordeling av torskelarver). I modellen er horisontaltransporten av både egg og larver representert ved strømhastigheten i 20 m dyp. Torskeyngelen bunnsår seg i Barentshavet i slutten av september ved bunn dyp på 300–400 m. I modellsimuleringene er den pelagiske frie driftfasen satt til 120 døgn. Totalt over hele gyteperioden på 60 dager slippes det 206 560 partikler. Dette er en relativ gytstyrke, og hver partikkel må betraktes som en superpartikkel

(representerer et stort antall egg/larver). Dette medfører igjen at alle tall som presenteres er relative til hverandre.

De første partiklene slippes 1. mars og blir transportert rundt i 120 døgn før de tas ut av modellen ca 1. juli. Tilsvarende vil de siste partiklene, som slippes 1. mai, blir transportert rundt til ca. 1. september. Den totale lengden på transportsimuleringen er 180 døgn.

Strøm og partikkeldrift er sterkt påvirket av bunntopografiens styrende virkning (se figurene 5.1.1 – 5.1.4 for strøm i kapittel 5.1) med virvler som roterer med urviseren over bankene som stikker opp, og med virvler som roterer mot urviseren over fordypningene i kontinentalsokkelen. I tillegg oppstår det midlertidige virvler som skaper tidsmessig variabilitet fra dag til dag i strømningsmønsteret. I Figur 5.3.5a er partikkeldriften summert over hele den pelagiske driftfasen for hver enkelt partikkel i 120 døgn. Med et gyteforløp for torskebestanden på 60 døgn, altså at ”partiklene” produseres over et tidsrom på 60 døgn, representerer det totale tidsintegreerte konsentrasjonsmønsteret således 180 døgn. Denne tidsintegreerte konsentrasjonsfordelingen, som fargespekteret i figuren avspeiler, gir et uttrykk for områdene hvor avkommet (egg, larver og yngel) *over tid* hyppigst vil forekomme. Derfor vil både transportkanaler hvor det meste av partiklene driver gjennom og virvelområder hvor partiklene oppholdes være indikert i figurene med høyere forekomster. Fordelingene av torskelarver og yngel viser de høyeste integrerte forekomstene er i område B. Noen mindre avgrensede områder i kystnære strøk på Helgelandskysten viser også høyere tidsintegreerte konsentrasjoner fordi en mindre del av larvene stopper opp her og indikerer mulighet for bunnslåing. De helt dominerende områdene finnes imidlertid langs Lofotveggen på Vestfjordens vestsida, i området rundt Værøy og Røst, samt over bankområdene i den nordlige delen av område B. Figur 5.3.5b viser detaljene i de integrerte fordelingene i område



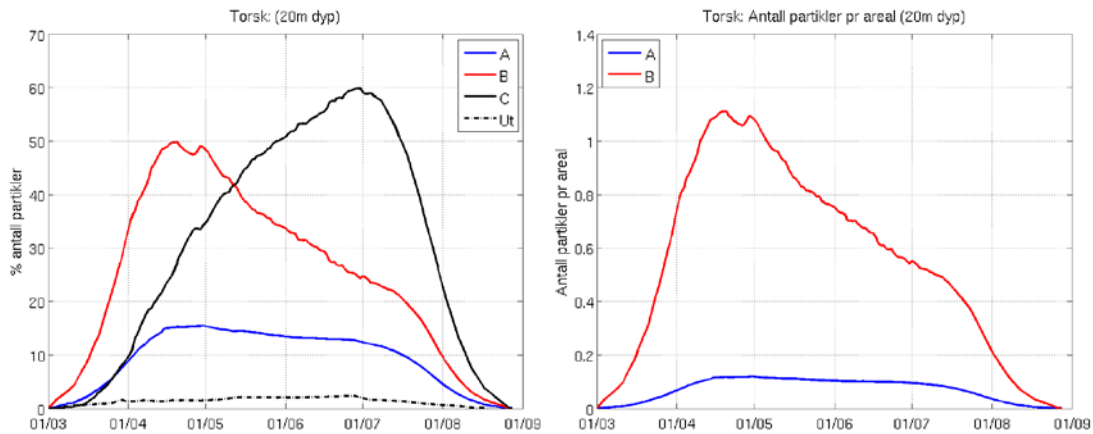
Figur 5.3.5: a) Konsentrasjonen av torskelarver summert over 180 døgn. Fargeskalaen er relativ og viser økende konsentrasjoner mot mørk rødt. De laveste konsentrasjonene er farget grå. Modellområdets utstrekning med de tre delområdene for partikkeltelling er A, B og C. b) Detaljutsnitt.

B. Selve skreigytefeltet på Røstbanken viser bare svært lav integrert konsentrasjon, og det er fordi strømmen her er så rask at eggene driver fort ut av gytefelt. Dybdekoten for 200 m dyp er i sterk grad med på å forme den vestlige utbredelsen av avkom vest for Lofoten. Det skyldes bunntopografiens styrende virkning på strømsystemet, og er et vel dokumentert trekk også fra tidligere observasjoner

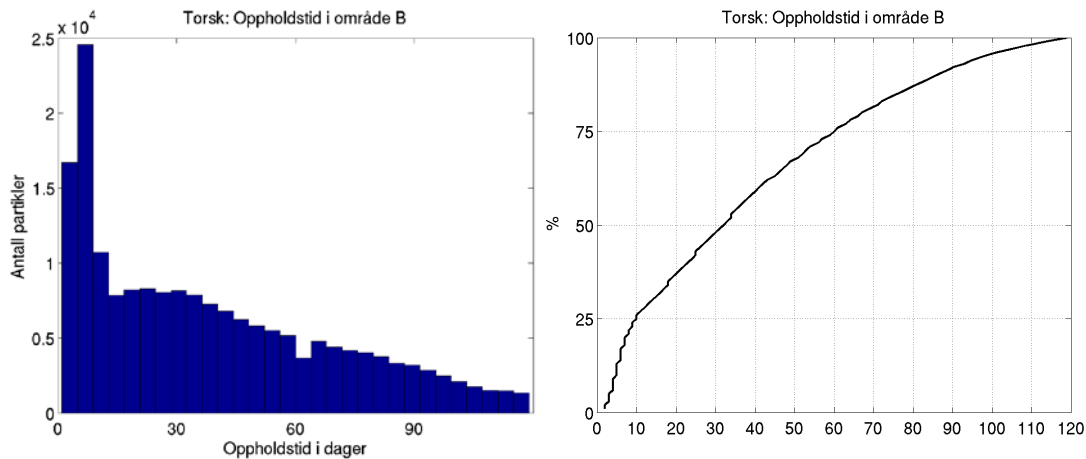
(Figur 5.3.4, hentet fra Sundby og Bratland, 1987). Nord for dette området er det over alt høye tidsintegrerte konsentrasjoner, både som følge av banktopografiens konsentrerende virkning og som følge av at dette er transportkanalen for praktisk talt alle gyteproduktene fra torsk.

Som beskrevet i Innledning (kapittel 1) er gyteforløpet for samtlige fiskearter konsentrert i tid som følge av økosystemets våroppblomstringsdynamikk på disse breddegrader. Det betyr også at fordelingen av larvefasen og fasen for pelagisk yngel er konsentrert i tid til et tidsvindu etter gyteperioden. Gyteproduktene vil passere de ulike områdene med tidsforsinkelse etter hvert som de driver nordover med Kyststrømmen. Figur 5.3.6a viser tidsforløpet for forekomst av gyteproduktene i de tre områdene A, B og C. Dette er den prosentvise andelen av det totale antallet partikler som er produsert under hele gyteforløpet på 60 døgn, fordelt i tid på de tre områdene. Totalt sett vil det finnes pelagisk avkom fra torsk i området som helhet fra gytingen starter i begynnelsen av mars fram til midten av august. Som følge av transporten nordover er det en tidsforsinkelse i toppkonsentrasjonen fra område B (Lofoten-Vesterålen) til område C (kysten av Troms/Vest-Finnmark) på 2,5 måneder. Toppkonsentrasjonen i område A (Møre-Helgeland) og område B (Lofoten-Vesterålen) forekommer på samme tid. Det skyldes den overveiende delen av torskeegg produseres i område B, og at den begrensede andelen av torskeegg og larver som driver inn fra område A i sør ikke klarer å påvirke forløpet i område B. Dette kommer også klart frem i Figur 5.3.6b, som viser antallet partikler i område A og B vektet mot arealet av disse to områdene. Denne grafen representerer således et mål for den relative forskjellen i midlere konsentrasjon av gyteproduktene i de to områdene, og både konsentrasjon og mengde domineres total av område B. Den stiplede kurven i figur 5.3.6a viser antallet partikler som driver ut av sokkelområdet mot vest og ut i Norskehavet. For torsk er det en ubetydelig andel som driver ut i Norskehavet.

Det er i modelleksperimentene over beskrevet hvordan totalmengdene av gyteproduktene fra torsk fordeler seg i de ulike områdene A, B og C, samt hvordan tidsforløpet for avkommet som populasjon utvikler seg. I Figur 5.3.7a er det vist oppholdstiden for *enkeltpartikler* i område B (Lofoten-Vesterålen). Andelen av egg/larver med svært lav oppholdstid (eksempelvis mindre enn 10 dager) er stort sett partikler som er gytt på Vesterålsbankene og som driver raskt over i område C nord for Andenes, mens de med middels til lang oppholdstid er egg, larver og pelagisk yngel som er gytt i Lofoten og som i varierende grad stopper opp i bukter, viker og virvler langs transportrutene mot Barentshavet. Figur 5.3.7b viser den akkumulerte oppholdstiden for pelagisk avkom fra torsk i området B. Her ser vi at 50 % av avkommet oppholder seg mer enn 30 døgn i området, og 25 % av avkommet oppholder seg mer enn 60 døgn i området.



Figur 5.3.6: a) Prosentvis fordeling av partikler i de tre delområdene. Stiplet linje viser det som samlet går ut av modellområdet i sør og vest, pluss det som går ut på dypt vann (bunndyp større enn 2000 m). b) Konsentrasjon av partikler i område A og B.

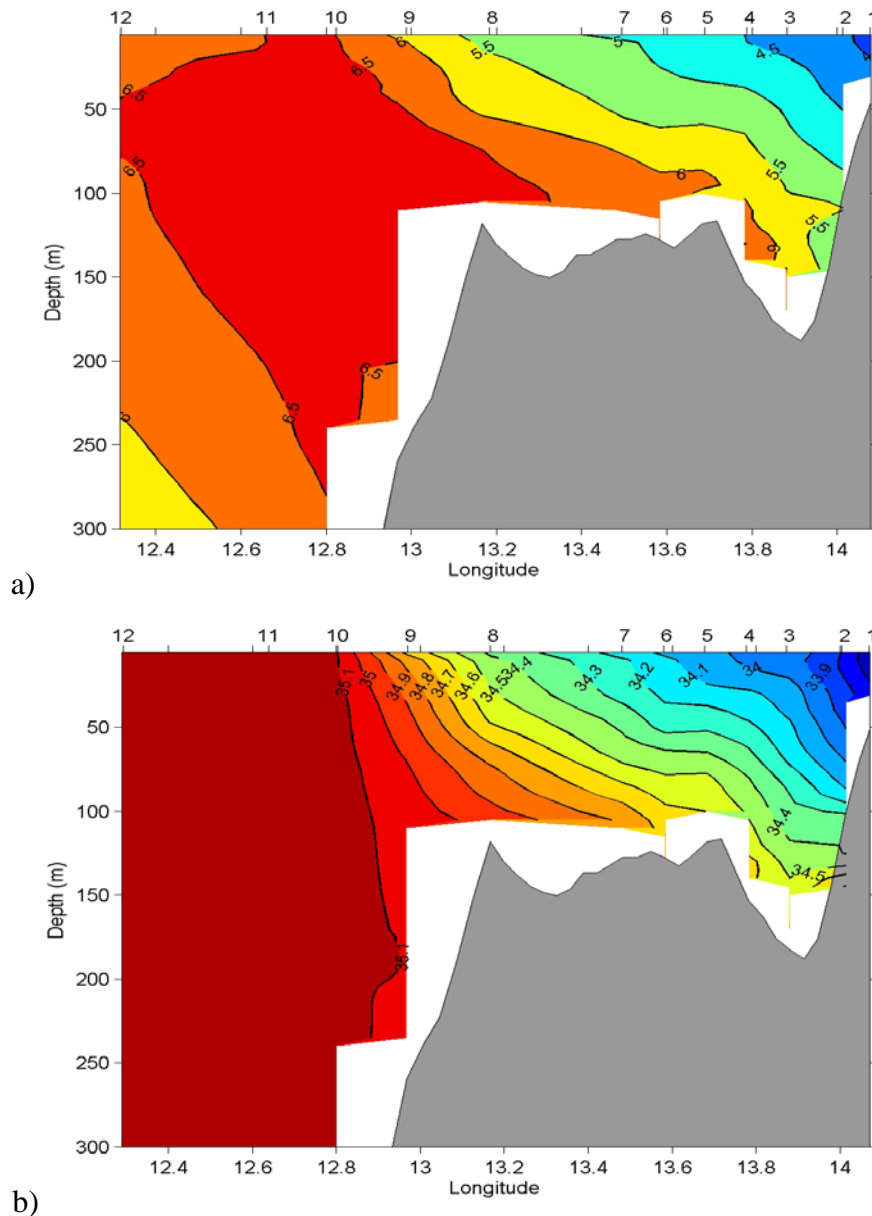


Figur 5.3.7: a) Oppholdstid for hver enkelt partikkel. b) Den sorte linjen viser frekvensfordelingen av oppholdstiden til egg/larver som slippes i 20 m dyp, og er et integral av figuren til høyre.

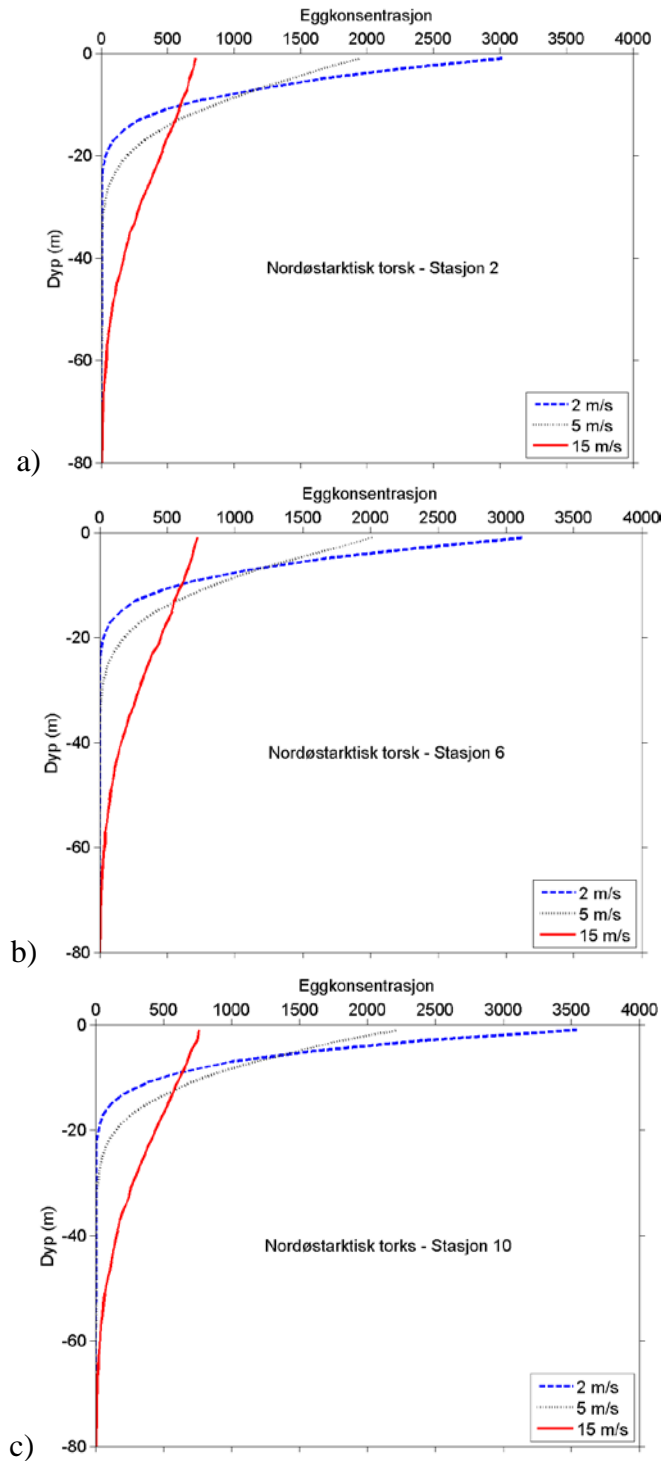
De fleste fiskeartene som gyter på norsk kontinentalsokkel har pelagiske egg (se faktaboks om vertikalfordeling av fiskeegg): Med unntak av eggene fra fjordtorsk som har eggene konsentrert under brakkvannslaget inne i fjordene har både skrei og kysttorsk pelagiske egg med økende konsentrasjon mot overflaten, og hvor vindblanding primært styrer hvor dypt de blandes ned i vannmassene. Figurene 5.3.8 a, b viser middelverdiene for mars av temperatur og saltholdighet i det hydrografiske snittet Gimsøy. Dette gir et representativt bilde av de hydrografiske forholdene på Vesterålsbankene. Det er saltholdigheten som styrer flyteevnen for fiskeeggene. Det betyr at eggene vil ha største oppdrift nær eggakanten hvor saltholdigheten er høyest og avtagende inn mot land hvor det mindre salte kystvannet befinner seg.

Flyteevne for torskeegg er kjent fra målinger i tetthetskolonne (se Faktaboks). Sammen med eggdiameter, 1,41 mm, vil flyteevne, representert som midlere saltekvivalent for nøytral oppdrift, 31,14 med standardavvik lik 0,88, vindhastighet og saltprofil på de 3 respektive stasjonene langs

Gimsøy-snittet være tilstrekkelig for å beregne midlere fordeling av egg (Figur 5.3.9 a-c). Vi ser at det er relativt små forskjeller mellom vertikal fordeling av egg på de respektive stasjoner, men store forskjeller som resultat av ulikt vindpådrag. Ved 2 og 5 ms^{-1} vind vil egg være fordelt i de øvre rundt 20 og 30 m. Ved 15 ms^{-1} vind vil egg være fordelt helt ned mot rundt 60 m. De høyeste konsentrasjonene nær overflaten finner vi ved lavt vindpådrag. Overflatekonsentrasjonen avtar fra rundt 3000 for 2 ms^{-1} , til rundt 700 ved 15 ms^{-1} .



Figur 5.3.8: a) Midlere temperaturfordeling i over kontinentalsokkelen fra Gimsøy og ut i Norskehavet for mars måned. b) Midlere saltholdighetsfordeling i over kontinentalsokkelen fra Gimsøy og ut i Norskehavet for mars måned.



Figur 5.3.9: Vertikalfordeling av torskeegg er beregnet for tre posisjoner i et snitt over kontinentalsokkelen ut fra Gimsøy (se Figurene 5.3.9 og 5.3.10): nær land i det minst salte kystvannet (a - Stasjon 2), midt ute på sokkelen (b - Stasjon 6) og nær eggakanten hvor det salteste vannet befinner seg (c - Stasjon 10). Vertikalfordelingen er beregnet for tre ulike vindhastigheter: 1) nær vindstille, tilsvarende 2 m s^{-1} , 2) middelvind for april måned, tilsvarende 5 m s^{-1} , og 3) for kraftig vindblanding, tilsvarende 15 m s^{-1} .

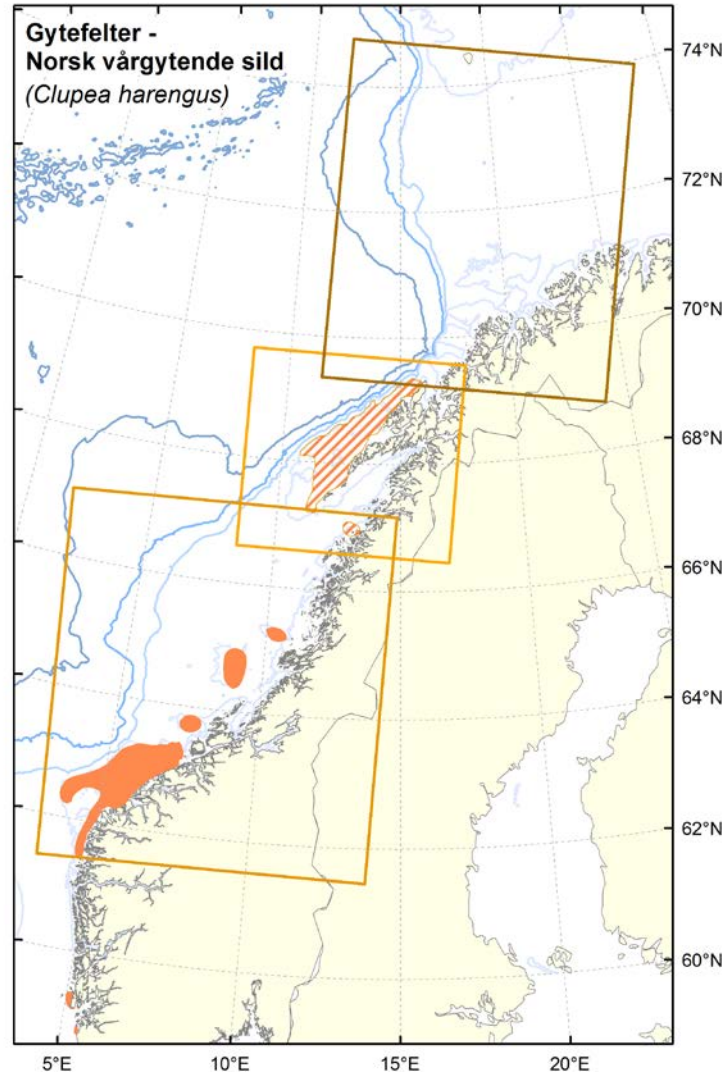
5.4 Norsk vårgytende sild

Historikk

Den norske vårgytende sildebestanden (*Clupea harengus*) har stor dynamikk både når det gjelder bestandsstørrelse og tid og sted for gyting (Sætre et al. 2002). Bestanden kan variere mellom noen få 100 tusen tonn til over 15 millioner tonn. Historisk har den gytt fra Bohuslän-kysten til Røstbanken i perioden fra januar til mai (Dragesund et al. 1997), og i senere tid også lengre nord. Denne store variasjonen er først og fremst klimastyrt, men det siste sammenbruddet i sildestammen på 1960-70 tallet var også modulert av menneskelig påvirkning. Uten fiske ville en nok fått en nedgang i bestandsstørrelsen, men sannsynligvis ikke det sammenbruddet en opplevde i den perioden (Torensen og Østvedt 2000). Det som er den styrende mekanismen for de store endringene i bestandsstørrelse er variasjonen i rekruttering. En god årsklasse har historisk i snitt kommet med 10 års mellomrom (Hamre 1990), og disse bærer bestanden fram til neste vellykkede rekruttering. Det er mer usikkert om nord-sør variasjonen i utbredelse i gyting er så tydelig som variasjonen i bestandsstørrelse. Disse parametrene kan imidlertid henge sammen på en slik måte at når bestanden er svært stor har den en vid utbredelse, mens ved små bestandsstørrelser trekker gytebestanden seg sammen til kjerneområdene ut for Møre. På slutten av 1800-tallet var det store ansamlinger av voksen sild ut for Nord-Norge. Det samme fant sted på 1970-tallet. Bestanden var begge ganger så liten at den kunne livnære seg i kystnære områder. Den trengte ikke vandre ut i Norskehavet for å finne mat i sommerhalvåret. Når bestanden så tok til å vokse igjen med de store årsklassene i 1904 og 1983, bredte gytebestanden og gytingen seg utover igjen. Rett etter 1910 gikk fangstene dramatisk opp i Skagerrak og på Bohuslän-kysten. En fanget fra et år til et annet ti ganger så mye sild som året før (Runnström 1941). Den store 1983-årsklassen på sin side rekoloniserte gytefeltene ut for Karmøy (Johannessen et al. 1995a). En annen observasjon er at det kan se ut som om nye årsklasser velger sine egne gytefelt. Haltenbanken ble på en slik måte tatt i bruk på 1990-tallet da de store årsklassene 1991 og 1992 ble modne. En annen faktor er at selve vandringen fra overvintringsområdene til gytefeltene koster mye energi slik at det er den største silda som har nok energi til å vandre lengst sør (Slotte 1999).

Gytefeltet og gyteprosessen

Når silda kommer inn til gytefeltene for å gyte står den oppe i vannmassene (Axelsen et al. 2000). Den gytende silda går så ned mot bunnen og gyter så nær bunnen at de kan se den. Silda gyter over sand og grus på 50-250 meters dyp (Dragesund et al. 1997) og de befruktede eggene synker ned og fester seg til bunnlaget. Så vandrer den opp til stimen igjen. Til slutt er hele sildestimen utgytt og vandrer langs sokkelkanten og ut i Norskehavet. Her kan den beite på noe krill, men det er den gytemodne raudåta som kommer opp fra dypet som er den viktige næringen. De sentrale gytefeltene ligger ut for Møre, men en finner gytefelt fra Karmøy til Vesterålen. Gytingen ut for Møre er helt årvisst, mens de andre feltene kan ligge ubenyttet i lange perioder for så å bli tatt i bruk igjen (Figur 5.4.1). Når silda er utgytt er den på sitt laveste nivå når det gjelder fettinnhold. Raudåta den ernærer seg på er imidlertid så rik på olje at silda øker fettinnholdet sitt fra 5 % til 25 % i løpet av en relativ kort beitesesong. Raudåta har en kort vekstsesong og begynner å vandre ned i dypet igjen i slutten av juli, og da vandrer silda mot overvintringsområdet sitt. Etter at 1983-årsklassen kom inn i gytebestanden har silda overvintret inne i Vestfjord/Tysfjordsystemet en årrekke for så å gå ut i havet utenfor Vesterålen for å overvintre de siste årene. Før sammenbruddet i sildestammen overvintret silda øst for Island. Når gytingen nærmer seg vandrer silda tilbake til gytefeltene langs kysten.

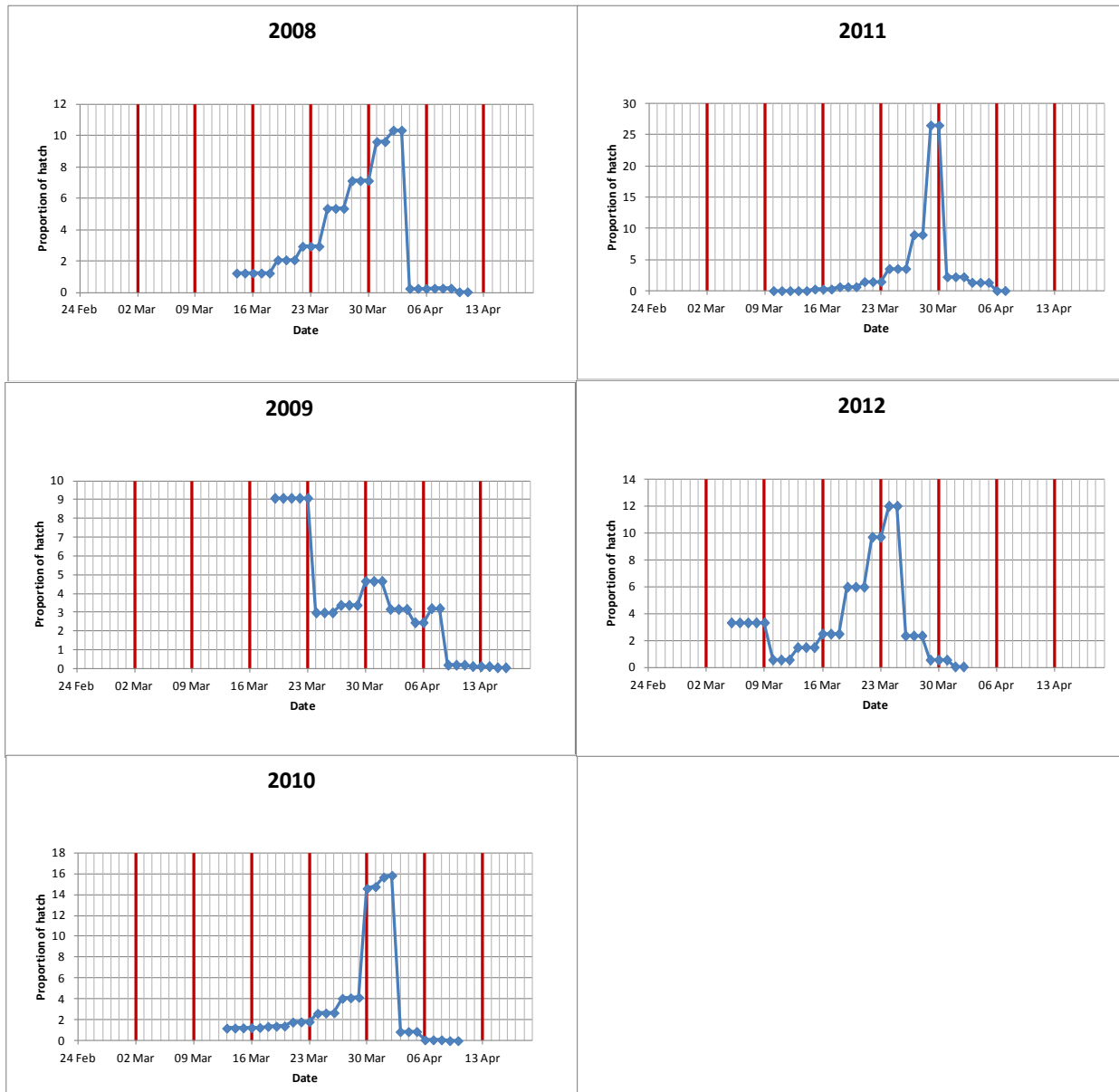


Figur 5.4.1: Gytefelter for norsk vårgytende sild.

Klekkforløp

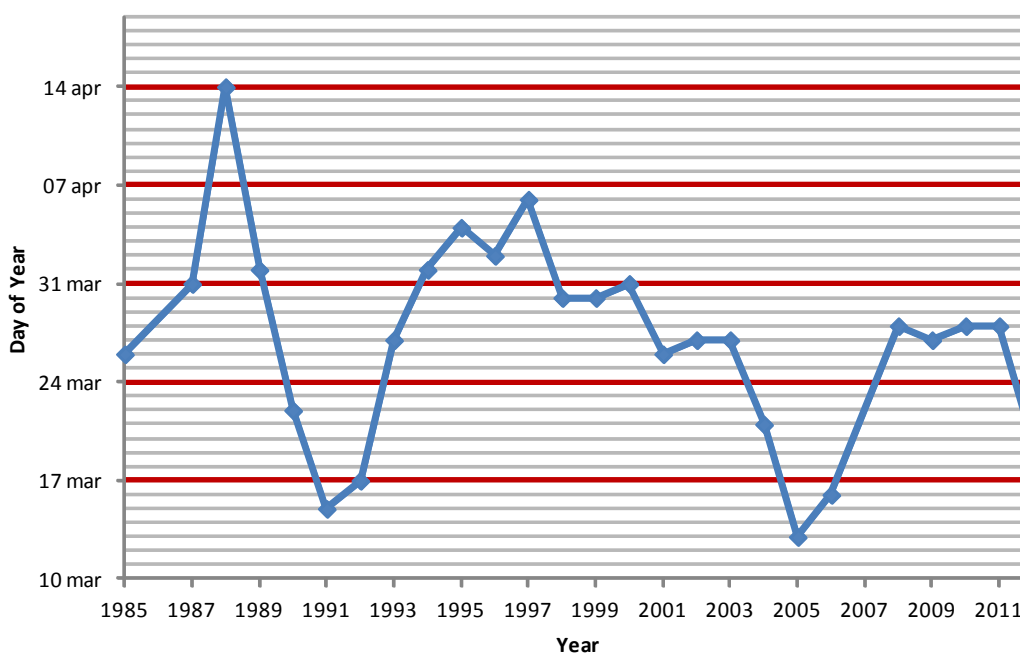
Hovedtyngden av silda gyter altså i februar-mars på et dyp fra 50–250 meter. Inkubasjonstiden er temperaturavhengig, men mange av eggene utvikler seg i relativt varmt Atlanterhavsvann slik at inkubasjonstiden vil være i underkant av tre uker. De første larvene klekker i starten av mars mens de siste klekker mot slutten av april. Vi fant fra aldersstudier med øresteiner at den gode årsklassen som ble gytt i 1991 hadde 50 % klekking 14. mars. Målinger av nyklekkete larver på gytefeltet det samme året ga en 50 % klekking den 16. mars (Fossum og Moksness 1993). Dragesund (1970) antyder klekking mellom 20. mars og 20. april i perioden 1959–1965. Hans materiale bygger på prøver av sild fanget på gytefeltet. Avkommet fra 1959 utgjorde en god årsklasse og larvene klekket i månedsskiftet mars og april. Fra russiske undersøkelser er det er gode indikasjoner på at sildeårsklassen 1983 klekket så sent som 20. april. Det er svært lite data på gytetidspunkt de senere årene, man kan imidlertid beregne gytetidspunktet fra de årlige sildelarver undersøkelsene i regi av Havforskningsinstituttet. Noen av disse dataene er rapportert i Fossum (1996), Husebø et al. (2009) og Vikebø et al. (2010) og oppdatert til 2012 her (Havforskningsinstituttet, upubliserte data). Detaljer om design av larveundersøkelsene er diskutert i Stenevik et al. (2012). Klekkekurvene varierer betydelig mellom år (se Figur 5.4.2 som dekker de siste fem årene (2008–2012)) og reflekterer en kombinasjon

av gytedynamikk (timing og plassering) sammen med temperatur. For gyting og eggutvikling se Blaxter og Hempel (1963).



Figur 5.4.2: Klekkekurver for NVG sild, beregnet ut fra larvetetthet og stadievarighet. Dataene er fra de årlige sildelarveundersøkelsene i mars-april.

50 % klekking forekommer innenfor en tre ukers periode fra midten av mars til tidlig i april. I ekstreme tilfelle kan 50 % klekking variere med omkring 5 uker (Figur 5.4.3). Middels gyting fant sted mellom 15 til 20 dager før middels klekking avhengig av omgivelsestemperaturen til eggene siden utviklingstiden til eggene er temperaturavhengig.



Figur 5.4.3: Middels klekkedag til NVG sild i perioden 1985 til 2012. Klekkingen er beregnet ut fra data samlet på sildelarvetoktene.

Så selv om Husebø et al. (2009) antyder at tidlig gyting og klekking er gunstig, så viser figuren og tidligere observasjoner at det er ikke sikkert dette alltid er tilfelle.

Første næringsopptak, vertikalfordeling av larver og yngel

De nyklekkete larvene er 7-8 mm lange. På dette stadiet har de ingen funksjonell kjeve, og er helt avhengig av plommesekken. De to første dagene holder larvene seg dypt nede for så å vandre aktivt oppover mot den fotiske sonen hvor de også finner byttedyrene sine, hovedsakelig egg og nauplier av raudåte. Der befinner de seg når de er 4-5 dager gamle og begynner sine første famlende forsøk på å fange egg og nauplier. Når plommesekken er brukt opp har de nådd en størrelse på 11 mm og er i full gang med å beite på de nevnte byttedyrene. De vokser i snitt en tredjedels mm i døgnet og driver langs norskekysten der spesielt den midnorske sokkelen er et viktig larveområde. Sildelarvene gjennomgår ikke metamorfose før de er 40-50 mm lange. Det skjer typisk i månedsskiftet juni/juli. Driften nordover er ikke rettlinjet, men vil være avhengig av de rådende strømmer og vindforhold.

Oppholdstiden er typisk lenger over bankområder og kortere over dypere områder mellom bankene. Et stort antall driftere er i årenes løp satt ut i den norske kyststrømmen. Alle disse har holdt seg innenfor sokkelkanten og ikke drevet ut i Norskehavet på vei nordover (Sætre et al. 2002).

Sildelarver klekkes jo nede ved bunnen og stiger sakte opp gjennom vannmassene slik at de er oppe i den sonen der det er lyst når de skal begynne å spise. Når de har kommet inn i et godt beitemønster oppholder de seg gjerne der byttedyrene finnes og sprer seg vertikalt nedover i vannsøylen om natten. Når de første studiene av vertikalfordeling for sildelarver startet midt på 1980-tallet, ble det funnet at larver som var i første næringsopptak oppholdt seg nede ved pyknoklinen (definert som en grenseflate mellom to vannlag med ulik tetthet) om dagen på ca. 50-60 meters dyp, og så spredde de seg utover om natten. Munk et al. (1989) og Heath et al. (1988) studerte begge vertikalfordelingen til sildelarver. Heath og kolleger arbeidet med larver i størrelsesgruppen 6–18 mm i et område nord i Nordsjøen som var utsatt for mye gjennomrøring. De fant også at larvene samlet seg i sjikt om dagen mens de spredde

seg mer utover om natten. Gjennomsnittsdypet til larvene var imidlertid avhengig av de fysiske faktorene som turbulens. Munk og kolleger arbeidet lenger sør i Nordsjøen i et mindre værutsatt område. De arbeidet med tre størrelsesgrupper av sildelarver på 8, 15 og 19 mm. Larvene på 15 mm samlet seg rundt pyknoklinen om dagen der det også var mest kopepoder (eldre stadier av raudåte). I skumringen vandret de opp mot overflaten, og så vandret de ned igjen om natten og opp neste morgen. Midt på dagen neste dag var de igjen samlet rundt pyknoklinen. De gjennomførte dermed en full vertikalvandring fra pyknoklinen opp i overflaten og ned igjen hver 12. time. I de andre undersøkelsene var kopepodene jevnt fordelt og da vandret larvene opp til overflaten om morgenen hvor de var så lenge det var lyst og så ned igjen om kvelden. Disse forfatterne mener altså at vertikalfordelingen er styrt av mattilbudet under rolige værforhold. Ferreira et al. (2012) studerte også vertikalfordelingen av sildelarver i første næringsopptak. De fant det de kaller type 1 døgnvandringmønster, dypt nede om dagen og oppe om natten. Larvene gikk opp om natta for da vandret også krillen opp mot overflaten. Voksen krill er antatt å være en viktig predator på sildelarvene.

Bjørke og kolleger (HELP rapportserie 3, 12, 28, 37, 40, 42) brukte delte trekk de første årene av postlarvetoktene. De fant at 80-90 % av fiskeyngelen befant seg over 15 meter. Det var artsspesifikt, og sei og sildeyngel var de som var høyest oppe. Senere undersøkelser med sild som var i metamorfose på rundt 40-50 mm viste at de går i stimer i 5 til 10 meters dyp (Axelsen et al. 2001). Et laboratorieforsøk som er beskrevet i denne rapporten beskriver også hvor avhengige sildelarvene er til å være helt i overflaten for å fylle det indre øret med luft (otisk bulla) når de nærmer seg 25 mm, og senere når de skal fylle svømmeblæra når de er rundt 30 mm (se temaboksen "Fylling av svømmeblæren hos fiskelarver"). Sildelarvenes vertikalfordeling er altså styrt av værforholdene, hvor de finner mat og hvor predatorene er, og i tillegg utviklingsrelaterte krav til lufttilgang. Etter hvert som larvene vokser til blir de mer og mer i stand til å kontrollere sin egen posisjon i vannmassene. Når de nærmer seg metamorfose begynner de også å stime og da har de en helt annen evne til å forsvare seg mot predatorer.

Transportmønstre fra tidligere modellstudier

Numeriske simuleringer av drift for sildelarver har tidligere vist at klekketidspunkt og dypet som de driver i påvirker temperatureksposering, drivhastighet og drivbane fra gytefelt mot oppvekstområdet. Vikebø et al. (2010) fant at etter 60 dager fri pelagisk drift hadde gyteprodukter nær overflaten i gjennomsnitt drevet rundt en breddegrad lengre nord enn gyteprodukter i 50 meter dyp. Gyteprodukter som klekket tidlig i mars opplevde en tilsvarende raskere transport sammenlignet med individer som ble klekket sent i april. Det viste seg at tidlig klekkede larver drev i middel langs 200 m dybdekoten i en relativt sterk og uniform kyststrøm (se temaboksen om "Kystmodellen NorKyst800"), mens senere klekkede individer i snitt opplevde en svakere kyststrøm hvor mulighetene for å drive ut av kjernen av kyststrømmen på vei nordover var økende. Dette forteller oss at modellert utbredelse og miljøeksposering av sildelarver er følsom for inngangsdata på gytetidspunkt og vertikal adferd. Imidlertid er gytetidspunktet langt enklere å bestemme enn den dynamiske vertikale adferden. Som beskrevet over eksisterer det observasjoner som tilsier at larvene står mer samlet og dypere om dagen og mer spredt ut om natten. Årsakene til dette er sammensatte, men er i hvert fall avhengig av tilhørende byttedyr- og predatorfordeling.

Faktorer som styrer rekruttering

Store årsklasser som 1904, 1950, 1983, 1991, 1992, finner vi om høsten som ”mussa” i store deler av den sørvestre delen av Barentshavet. Mindre årsklasser finnes i norske fjord- og kystområder, spesielt i Nord-Norge. Det virker som fjordene fylles opp først, og når de er fulle går resten av 0-gruppen ut i Barentshavet. Silda vokser hovedsakelig opp i Barentshavet og Nordnorske kyst- og fjordområder, og vandrer så ut i Norskehavet og blander seg med gytebestanden når de er 4-5 år gamle (Dragesund et al. 1980). Faktorer som styrer rekrutteringen er: miljø, tidlig næringsopptak, næringsforhold utover i larveperioden og predasjon. Vikebø et al. (2012) viste hvordan oppblomstringen av plankton, og dermed grunnlaget for produksjon av byttedyrene til sildelarver (raudåte), starter rundt 1. mars ved Møre-kysten og rundt 1. april i Lofoten-Vesterålen. Sjøbunnsundersøkelser viser at det er store områder med egnede gytesubstrater også i Lofoten-Vesterålen, men likevel velger hovedandelen av sild, de eldre energirike individene, å vandre sør til Møre for å gyte. Til sammenligning gyter førstegangsgytende av sild i større grad rundt Lofoten-Vesterålen på et noe senere tidspunkt. Årsakene til dette er nok sammensatte, men en forklaring kan være å utnytte den forholdsmessige tidligere tilgangen til egnet føde for fiskelarvene i sør så fremt den gytende silden er i stand til å vandre så langt. Alderssammensetning og tilstand til voksen sild kan derfor legge føringer på valg av gyteplass og derved påvirke oppvekstvilkårene til avkommet. Mange egg blir spist av bunndyr og fisk mens de ligger på bunnen (Toresen 1991), men en har aldri sett på dette som en rekrutteringsregulerende mekanisme når det gjelder NVG sild, til det er eggmengdene oftest så enorme. Når det gjelder miljøet så er temperatur og strøm viktige, men også de rådende vindforholdene spiller en stor rolle for driftmønsteret og næringsforholdene til larvene. Larvene må likeledes finne nok mat når de begynner og spise, hvis ikke sulter de eller så blir de selv spist. Sult og predasjon henger også veldig godt sammen, det er bare de larvene som vokser raskt og er i god kondisjon som klarer seg gjennom nåløyet (Folkvord et al. 1997, Gallego et al. 1997). Geleplankton og krill er viktige predatorer i starten, men etter som sildelarvene vokser til blir større predatorer som fisk og sjøfugl viktigere og viktigere. Dødeligheten avtar også dramatisk etter som silda vokser, fra ca. 10 % pr dag i starten til 10 % pr år som 2–3 år gammel sild.

Modellert transport og spredning av egg, larver og pelagisk yngel gjennom fokusområdet

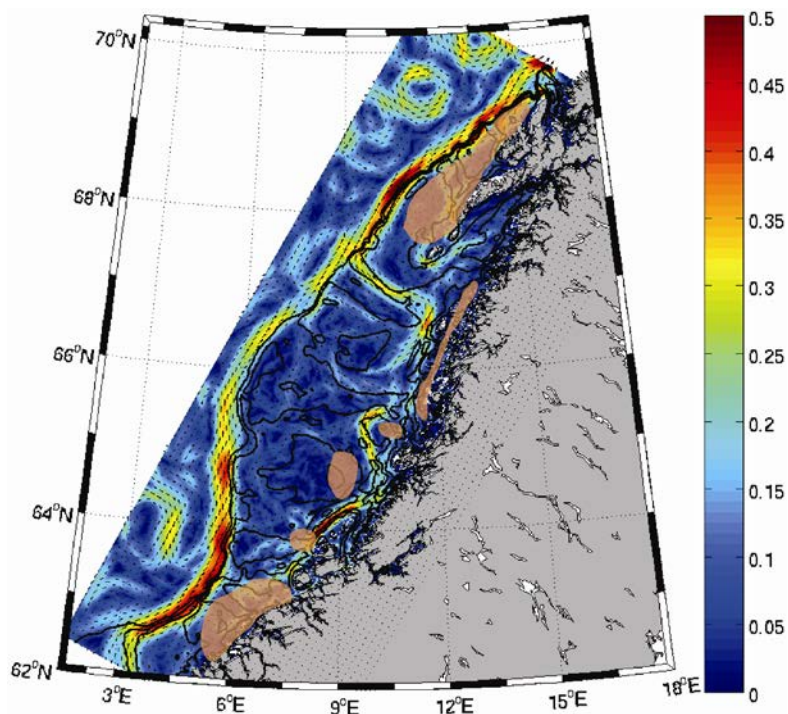
Gytefeltene for sild er spredt ut langs kysten i hele modellområdet, men hovedtyngden (ca 60 %) gytes på kysten utenfor Møre. Figur 5.4.4 viser hvordan gytefeltene i stor grad er plassert på innsiden av kyststrømmen, unntatt for gytefeltet på Haltenbanken. Fordeling av gytefelt er i henhold til observasjoner av gytende fisk, nyklekkede larver og bunnprøver, men størrelse og plassering er forbundet med usikkerheter. Det ser imidlertid ut til at gytefelt er plassert i kanten av hovedstrømmen. Dersom det er riktig kan det resultere i at gyteproduktene trekkes gradvis inn i hovedstrømmen og spres lateralt med kyststrømmen i stedet for å transporteres samlet nordover.

Simulering av larvedrift for sild foretas med partikler som starter i henhold til observert gyteplasser (figur 5.4.1). Larvene klekkes fra 1. mars til 1. mai og driver i 20m dyp. Som beskrevet over er det observasjoner som antyder at larver ikke befinner seg i faste dyp, men fordi observasjonene ikke er entydige velger vi å plassere larver i et midlere dyp. Den pelagiske driftfasen som undersøkes her er 120 døgn for hvert enkelt individ. Med klekkeperiode på 60 døgn tilsier det en simuleringsperiode på 180 dager. Gyteintensiteten er satt slik at vi får en gytetopp 1. april og mindre gytning før og etter (Figur 5.2.1b). Totalt over hele gyteperioden slippes det 209 280 partikler. Dette er igjen relativ gytestyrke og gir oss de relative romlige mengdeforhold gjennom simuleringsperioden, ikke absolutte mengdemål.

Ved å summere opp larveposisjon for hver dag i de 120 dagene hvert individ får drive fritt med havstrømmene får vi et kart som indikerer områder som hyppig frekventeres av larver (Figur 5.4.5a). Vi vet fra tidligere observasjoner at larvene hovedsakelig driver i den indre grenen av kyststrømmen og dette reflekteres også i figuren. Imidlertid er det også høye verdier tett inntil kysten og vi mistenker modellen for å overestimere transportkomponenten mot kyst. Dette kan skyldes ulike årsaker og er diskutert i egen faktaboks om vertikal plassering av gyteprodukter og horisontal utbredelse. Imidlertid går det klart frem av detaljutsnittet for kartet (Figur 5.4.5b) at de larvene som driver forbi Lofoten har drivbaner som går tett inntil kysten, på lik linje med for eksempel torsk. Dette forsterkes nordover sokkelen ettersom den blir smalere.

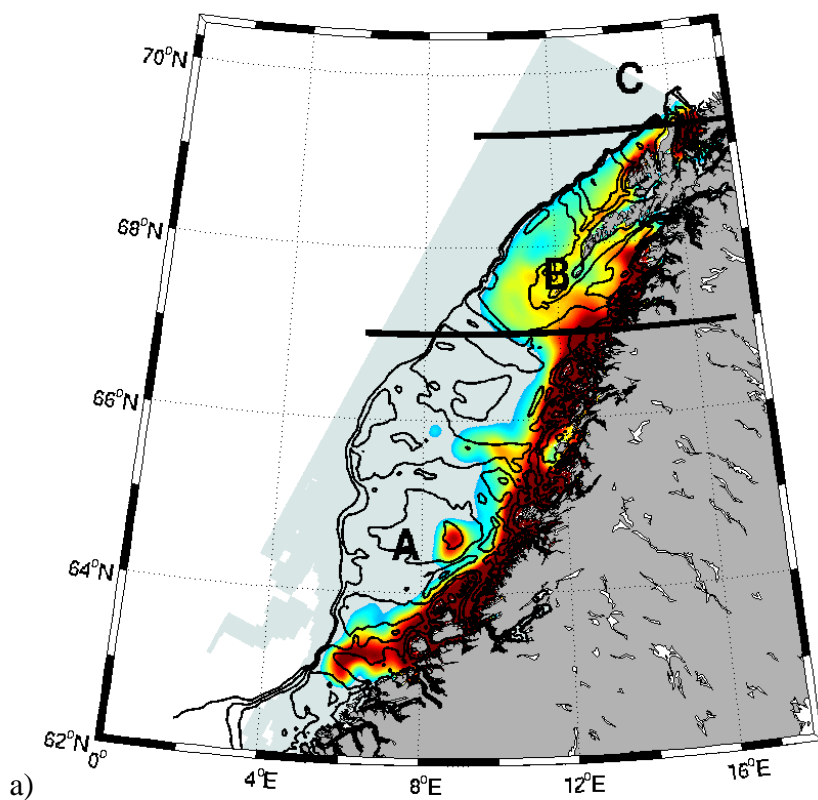
Når vi teller opp antall larver som befinner seg i de ulike delområdene A, B og C (Figur 5.4.6a) ser vi at antall larver i område B når en topp i begynnelsen av juni, betydelig senere enn for de andre artene. Dette skyldes at hovedgytefeltene ligger på Møre og at det tar tid før larvene driver inn i område B. I område A øker antall larver helt frem til gyteslutt, for så å avta raskt ettersom larvene driver inn i område B. Område B har de høyeste konsentrasjonene av sildelarver fra sent i mai og helt frem til midten av juli (Figur 5.4.6b). Få larver driver ut fra sokkelen mot det åpne havet. Dette henger sammen med kystnære gytefelter.

Simuleringen holder oppsyn med posisjonen til hver enkelt larve som transporteres og gjør det mulig å beregne oppholdstid i hvert enkelt delområde. I Figur 5.4.7 er oppholdstiden i fokusområde B vist både ved et søylediagram (a) og en frekvensfordeling (b). Median oppholdstid for sildelarver i område B kan således estimeres til å være 35 dager (Figur 5.4.7.a, b), hvilket er lengst for alle arter som er undersøkt i denne rapporten. I tillegg vil 25 % av larvene oppholde seg mer enn 56 dager i område B.

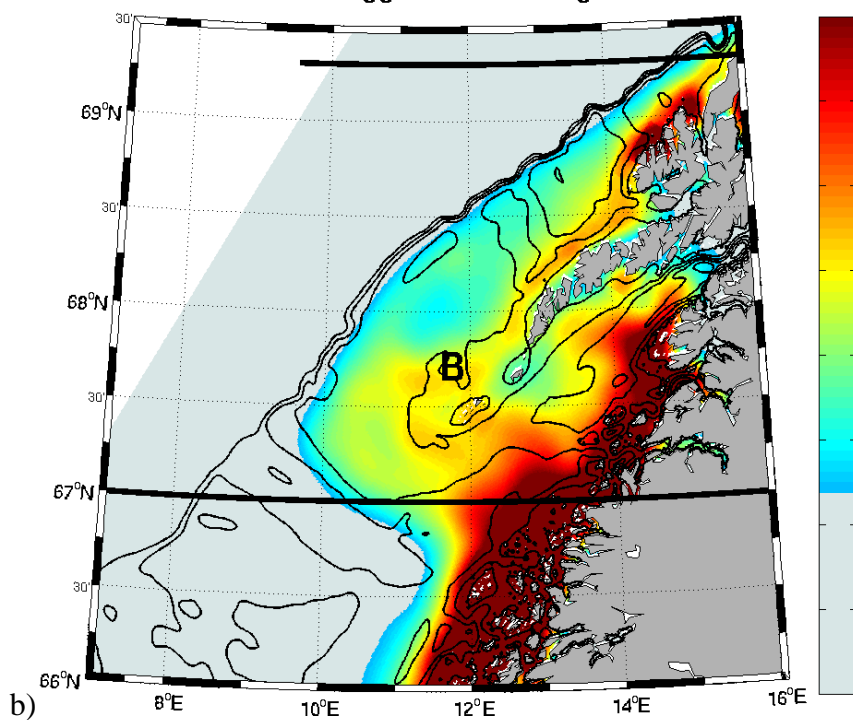


Figur 5.4.4: a) Midlere simulert strømfelt i 20 m dyp for mars 2010, sammen med gytefeltene for sild.

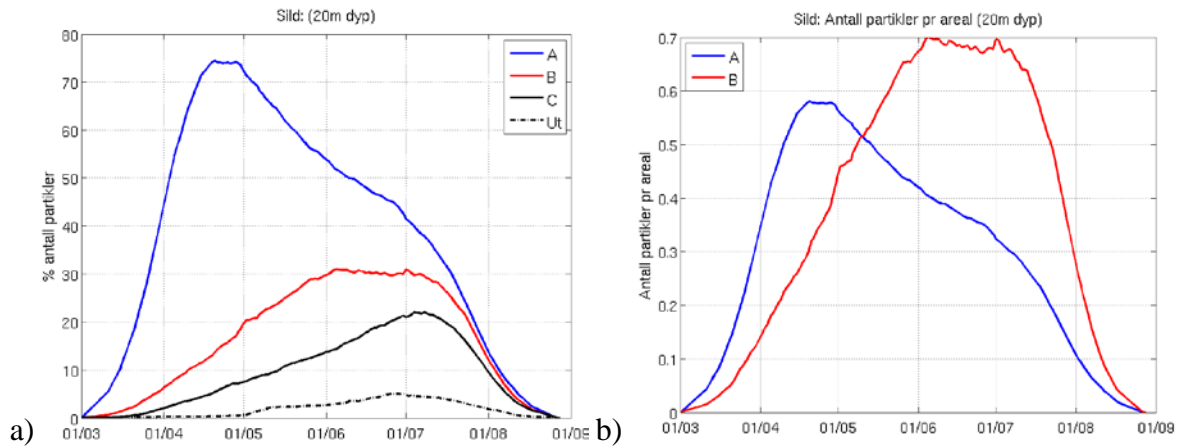
Sild: Sum Egg/Larvefordeling 2010



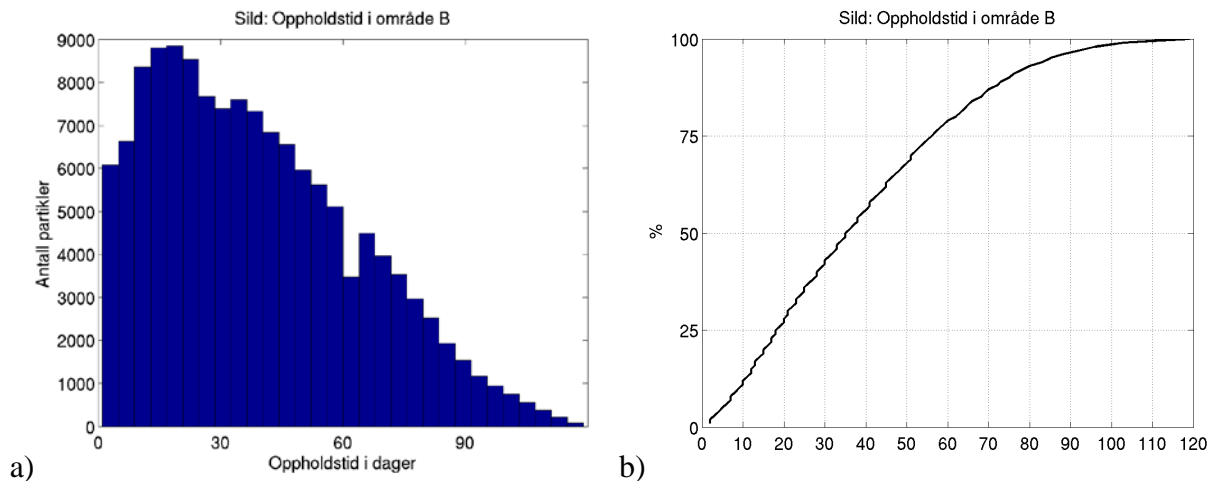
Sild: Sum Egg/Larvefordeling 2010



Figur 5.4.5: a) Konsentrasjon av larver summert over 180 døgn. Fargeskalaen er relativ og viser økende konsentrasjoner mot mørk rødt. De laveste konsentrasjonene er farget grå. Vi ser også utstrekningen til modellområdet med de tre delområdene for partikkeltelling; A, B og C. b) Detaljutsnitt.



Figur 5.4.6: a) Prosentvis fordeling av partikler i de tre delområdene. Stiplet linje viser det som samlet går ut av modellområdet i sør og vest, pluss det som går ut på dypt vann (bunndyp større enn 2000 m). b) Konsentrasjon av partikler i område A og B.



Figur 5.4.7: a) Oppholdstid for hver enkelt partikkel. b) Den sorte linjen viser frekvensfordelingen av oppholdstiden til egg/larver som slippes i 20 m dyp, og er et integral av figuren til høyre.

5.5 Hyse

Hyse (*Melanogrammus aeglefinus*) er en gadoid art som i større grad enn torsk har sitt habitat nær bunnen, og i større grad enn torsk lever av bunndyr. Men i likhet med torsken kan den også beite pelagisk oppe i vannmassene på større fisk. Nordøstarktisk hyse, Barentshavsbestanden av hyse, har som nordøstarktisk torsk sitt leveområde i Barentshavet og gytefelt ved den nordnorske kontinentalsokkelen. Men leveområdet har en noe mer vestlig fordeling i Barentshavet enn torsken. Levealder kan være opp mot 20 år og maksimal størrelse omtrent 14 kg. Kjønnsmodning skjer mellom 4 og 7 år.

Hovedgytefelt er i motsetning til torsken ute langs kontinentalsokkelskråningen. Vest for Røstbanken er det registrert gyting nær bunnen i temperaturlag fra 4-6 °C, mens vest for Tromsøflaket er gytingen registrert ned mot 3 °C på dybder mellom 600 og 700 m. Gytefeltene for hyse er i store trekk konsentrert til kontinentalsokkelskråningen fra Tromsøflaket og sørover. Det er blitt registrert egg helt sør til Møre (Wiborg 1960), men det viktigste området er nord for Røstbanken. Det er blitt bekreftet gjennom modellstudier av tilbakeberegning av drift til området for fordeling av 0-gruppe yngel (Castaño-Rocio 2012). Her ble det funnet et markant skille ved 67°30'N. Sør for dette området ble det meste av partikkeldriften tapt vestover i Norskehavet. Disse resultatene ble også bekreftet gjennom data fra fangstfordeling av gytemoden hyse. I tillegg finnes det noen gytefelter nærmere kysten, spesielt i Lofoten. Et gytefelt for hyse på Møre er antatt å tilhøre en mer lokal kystpopulasjon (Solemdal et al. 1989).

Tidligere målinger av flyteevne på hyseeegg som ble innsamlet langs eggakanten vest for Sveinsgrunnen og Malanggrunnen (Sundby 1984) indikerer at de er noe lettere enn skreieggene. Dette er bekreftet av nye målinger fra KILO-toktene i mars-april 2012. Ved gyting på 700 m dyp vil slike egg bruke 4 til 10 dager for å nå overflatelagene. Målinger av nygytte egg indikerer at gyteforløpet er 2-3 uker seinere enn for skrei. Vi har ikke data som bekrefter en forsinkelse i gytetidspunktet fra sør til nord, slik som for skrei, men man kan ikke se bort i fra at dette også kan være gjeldende for hyse.

Larvene går gjennom metamorfose til yngelform når de når en størrelse på 12-15 mm (Bergstad et al. 1987). I siste del av juni ble pelagisk yngel i størrelsesområdet fra 26 til 46 mm observert utenfor Vesterålen (Wiborg 1960). Fra midten av juli til midten av august ble yngel med størrelser fra 62 til 73 mm observert på hele Finnmarkskysten til Varanger.

Nordøstarktisk hyse karakteriseres av store mellomårlege svingninger i rekrutteringen, større enn det som er observert for nordøstarktisk torsk. Dette er et generelt trekk for andre bestander av hyse i Nord-Atlanteren. År med høy temperatur gir oftere sterk rekruttering enn år med midlere temperatur, og i år med lav temperatur forekommer nesten utelukkende svake årsklasse (Landa 2012).

Modellert transport og spredning av egg, larver og pelagisk yngel gjennom fokusområdet

Gyting i modellen er representert som partikkeldrift fra gytefeltene som vist i Figur 5.5.1. Imidlertid er gytefelt på vestsiden av Tromsøflaket nedstrøms og nord for modellområdet. Drift fra dette gytefeltet er følgelig ikke tatt med i denne rapporten.

Eggene gytes i perioden 15. mars til 15. mai, og klekketidspunkt er avhengig av temperatur; ca 20 dager ved 2 °C og 13 dager ved 6 °C (Martell et al., 2005). Vi har ikke observasjonsgrunnlaget nok til å beskrive vertikaladferd av hyselarver. De er derfor satt til å drive i et fast dyp i modellsimuleringene, 20 m, gjennom hele den pelagiske transportperioden. Vi undersøker kun de første 120 døgn av driftperioden for gyteproduktene, siden egen horisontalbevegelse til yngelen øker med størrelse og vi etter hvert ikke lenger kan anta passiv drift med vannmassene. Siden kunnskap om det absolutte gyteforløpet er mangelfull, lar vi det være normalfordelt rundt 15. april. Totalt over hele gyteperioden på 60 dager slippes det 415 840 partikler. Dette antas å være et tilstrekkelig antall for å gi representativ spredning av gyteprodukter fra de respektive gyteplasser og med en markant gytetopp. Det virkelige tallet på egg og larver er selvsagt langt høyere. Hver partikkel representerer således et stort antall egg/larver. Dette medfører igjen at alle tall som presenteres representerer relative fordelinger og ikke absolutte mål. De første larvene slippes 15.mars og blir transportert rundt i 120 døgn før de tas ut av modellen ca 15. juli. Tilsvarende vil de siste larvene, som slippes 15. mai, blir transportert rundt til ca 15. september. Den totale lengden på transportsimuleringen er derfor 180 døgn.

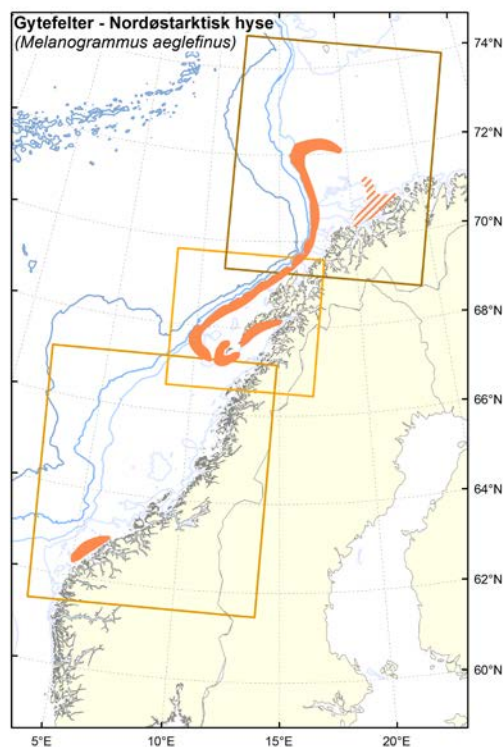
Hovedgytefeltene til hyse er langs eggakanten, som domineres av atlantisk vann som strømmer nord-nordøst med strømstyrke på rundt 0,5 ms⁻¹. Gyteprodukter inne på sokkelen vil drive saktere og i tillegg til tider holdes igjen over banker og langsmed tråg som skjærer innover sokkelen. Figur 5.5.2a og b viser hvilke områder som er hyppigst okkupert av egg og larver av hyse gjennom hele simuleringen. Vi ser at drivbanene til egg og larver av hyse delvis overlapper det tilsvarende området for nordøstarktisk torsk (Figur 5.3.5), men i langt mindre grad inne i Vestfjorden og i større grad områdene nær sokkelkanten fra Moskenesgrunnen og nordover. I tillegg ser vi at område B viser de høyeste integrerte forekomstene av avkom, sammen med et mindre retensjonsområde tett inntil kysten like nord for Møre. Dette siste området omfatter avkom fra gytefeltet på Møre som tidvis, med skiftende strømreretning nær gytefeltet, driver mot land og ender opp innenfor hovedgrenen av kyststrømmen litt nord for Trondheimsfjorden. Imidlertid er det, som nevnt innledningsvis, grunn til å tro at gytefeltet ved Møre tilhører en lokal kystpopulasjon.

Fordeling av gyteprodukter mellom delområdene A, B og C som definert i Figur 5.5.2 er vist i Figur 5.5.3a. Vi skalerer prosentvis fordeling i henhold til det antall larver som er i modellområdet siste dag av gyteperioden. Ut fra dette presenteres tidsutviklingen til den prosentvise fordelingen av larvene mellom områdene. Hyse gyter også konsentrert i tid og det resulterer i en markant topp i mengde i område B rundt 1. mai (rød kurve i Figur 5.5.3a). Dette er allerede før gyteperioden er ferdig og årsaken er at noen av gyteprodukter begynner å drive ut over sokkelkanten i vest (indikert ved stiplet linje) som følge av virvler som tidvis opptrer langs sokkelkanten og transporterer vannmasser ut i Norskehavet (Rossby et al. 2009). Dernest faller antall larver i område B markant, hovedsaklig som følge av at larver og yngel driver inn i område C. Dette ser vi av den betydelige økningen av antallet i område C, både på grunn av transport fra område B og som følge av gyting i område C. I perioden 15. juni til 15. juli er mer enn 60 % av egg/larver inne i område C. Til tross for at en betydelig andel av eggen gytes nær eggakanten i Vesterålen, og dermed er utsatt for transiente virvler som kan føre de ut i Norskehavet, er det under 10 % av egg/larver som ender opp utenfor modellområdet (sort stiplet linje). Sammenlignet med torsk er det en relativt rask nedgang i konsentrasjonene i område B (Figur 5.5.3b). Dette skyldes at egg og larver transporteres raskere nordover nær sokkelkanten enn nær kyst.

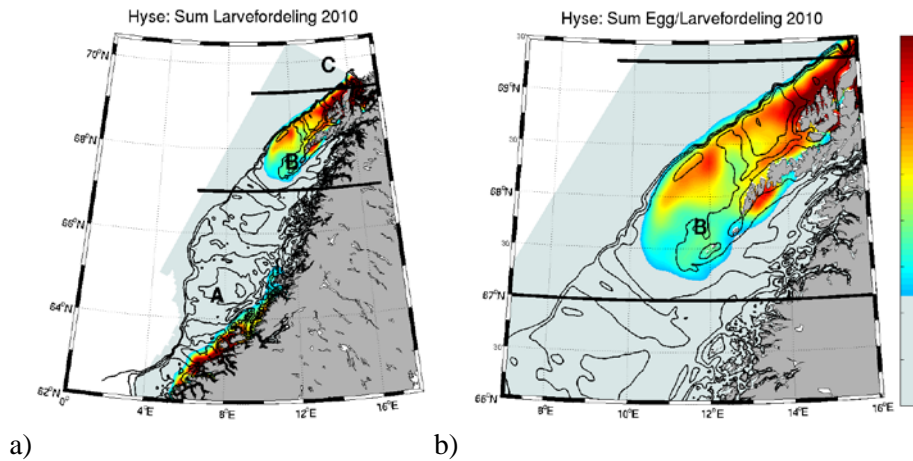
Det er også interessant å se hvor lenge hver enkelt partikkel befinner seg i fokusområde B. I Figur 5.5.4 er oppholdstiden vist både ved et søylediagram (a) og en frekvensfordeling (b). Figur 5.5.4b viser at medianverdien for oppholdstiden til hyse i område B er 18 døgn, mens 25 % av larvene

oppholder seg lengre enn 37 døgn i område B (sort linje i Figur 5.5.4b). For nordøstarktisk hyse (og snabeluer som beskrevet i kapittel 5.11) ble det også utført to eksperimenter der egg/ larvene ble plassert i henholdsvis 1 og 50 m dyp. Som vi ser av Figur 5.5.4b gikk medianverdien til oppholdstiden ned med 3 døgn (fra 18 til 15) når egg/larver ble transportert i 1 m dyp, mens det ikke hadde noen betydning om egg/larver ble sluppet i 20 eller 50 m dyp. Dette skyldes at mange av partiklene har befunnet seg i områder der strømhastigheten varierer relativt mye mer i de øverste meterne enn lengre nede. Av samme grunn ser vi at oppholdstiden for de 25 prosent av partiklene som oppholder seg lengst i området reduseres med ca en uke (fra 37–29 døgn) dersom partiklene driver i 1 m dyp. Det at partiklene går raskere jo nærmere de ligger overflaten vil normalt skyldes at vindpådraget og derav strømmen går raskere i overflaten.

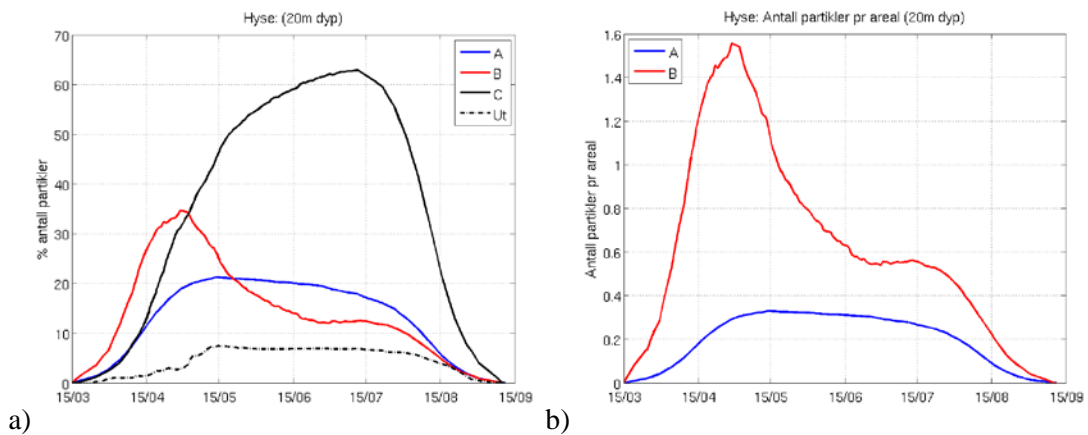
De innsamlede data på flyteevne til hyseegg ble benyttet som inngangsdata til modell for vertikalfordeling av egg i vannsøylen, sammen med observert tetthetsprofil for mars fra Gimsøysnittet som starter på ca 68°N 24.4' og 14°Ø 4.7' og går på tvers av sokkelen og ut i havet til 1500 m dyp (se Figur 5.3.9-10). I tillegg ble eggdiаметer, 1,45 mm, og målt saltholdighetsekvivalent for nøytral oppdrift, 30.68 (standardavvik på 0,9) benyttet i disse simuleringene. Figur 5.5.5a-c viser midlere vertikal fordeling av egg ved 3 ulike vindhastigheter; 2, 5 og 15 ms⁻¹. Vindhastigheter på ca 5 ms⁻¹ er typiske i dette området for mars. Det er helt klart at vindhastigheter er av avgjørende betydning, mens tetthetsforskjeller på tvers av sokkelen gir ubetydelige forskjeller. Vindhastigheter på 2 og 5 ms⁻¹ resulterer i at alle egg befinner seg grunnere enn ca 30 m, mens vindhastigheter på 15 ms⁻¹ resulterer i at et betydelig antall egg skyves ned mot maksimalt ca 70 m. Overflatekonsentrasjonene øker med avtagende vind, fra ca 750, 2200 til over 3500 for vindhastigheter lik 2, 5 og 15 ms⁻¹.



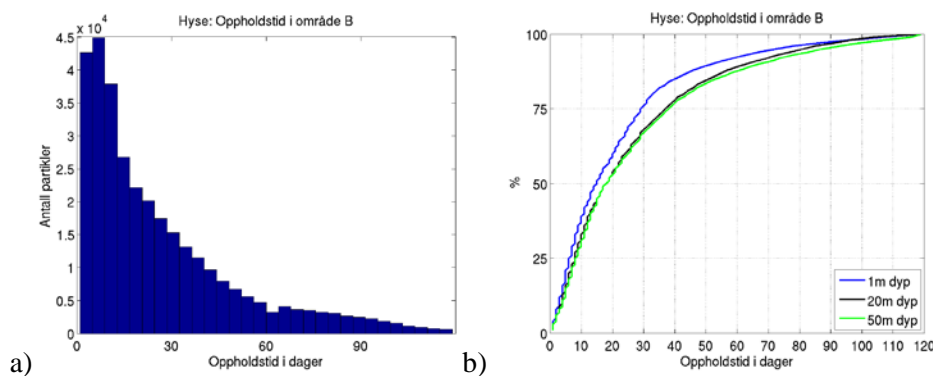
Figur 5.5.1: Gytefeltene for nordøstarktisk hyse.



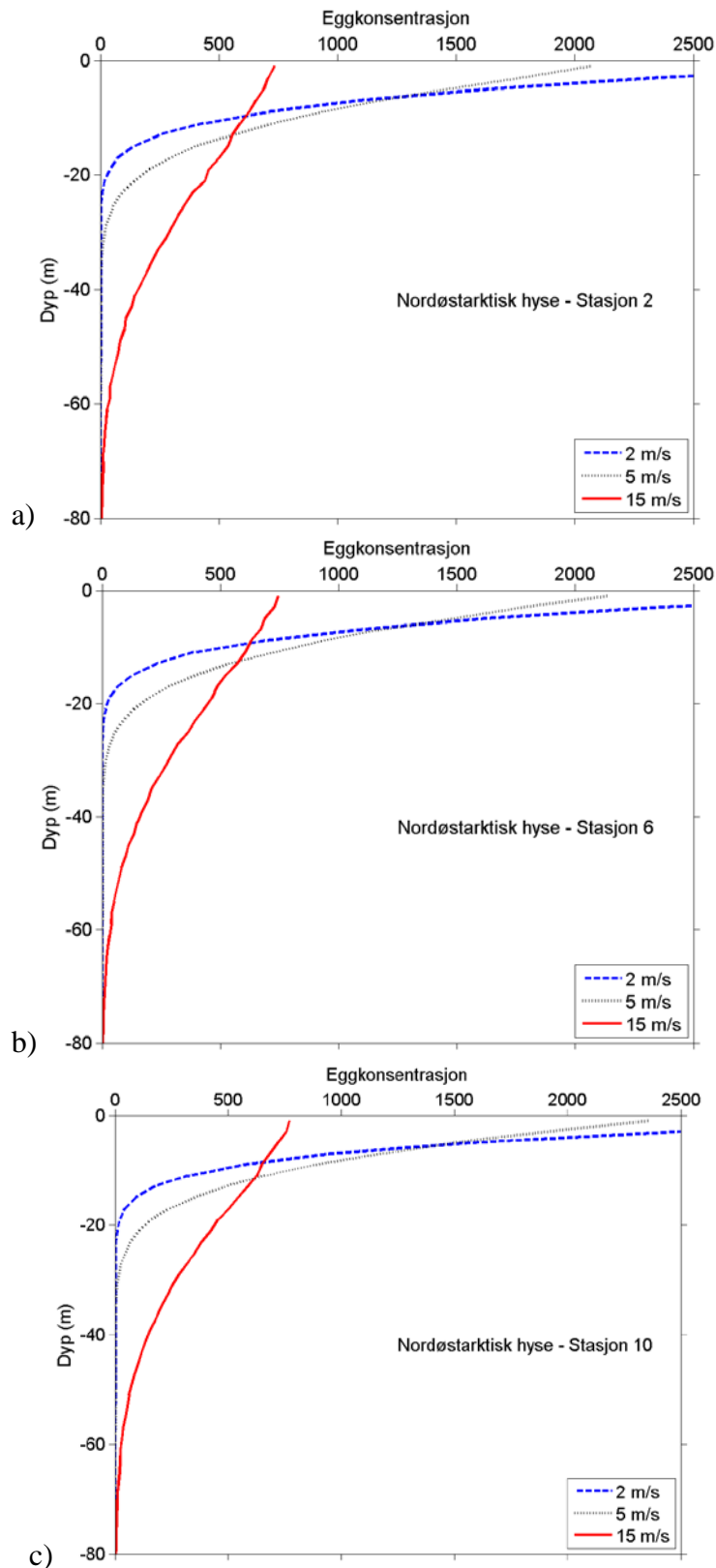
Figur 5.5.2: a) Konsentrasjon av larver summert over 180 døgn. Fargeskalaen er relativ og viser økende konsentrasjoner mot mørk rødt. De laveste konsentrasjonene er farget grå. Vi ser også utstrekningen til modellområdet med de tre delområdene for partikkeltelling; A, B og C. b) Detaljutsnitt.



Figur 5.5.3: a) Prosentvis fordeling av partikler i de tre delområdene. Stiplet linje viser det som samlet går ut av modellområdet i sør og vest, pluss det som går ut på dypt vann (bunn dyp større enn 2000 m). b) Konsentrasjon av partikler i område A og B.



Figur 5.5.4: a) Oppholdstid for hver enkelt partikkel. b) Den sorte linjen viser frekvensfordelingen av oppholdstiden til egg/larver som slippes i 20 m dyp, og er et integral av figuren til høyre. Blå og grønn linje viser frekvensfordelingen av oppholdstiden til larver som slippes i henholdsvis 1 og 50 m dyp. Medianverdien er 18 døgn (15 og 18 døgn for de som slippes i henholdsvis 1 og 50 m dyp), og 25 % av partiklene som slippes i 20 m dyp oppholder seg i område B mer enn 37 døgn (29 og 38 døgn for de som slippes i henholdsvis 1 og 50 m dyp).



Figur 5.5.5: Vertikalfordeling av hyseegg er beregnet for tre posisjoner i et snitt over kontinentalsokkelen ut fra Gimsøy (se Figurene 5.3.9 og 5.3.10): nær land i det minst salte kystvannet (a - Stasjon 2), midt ute på sokkelen (b - Stasjon 6) og nær eggakanten hvor det salteste vannet befinner seg (c - Stasjon 10). Vertikalfordelingen er beregnet for tre ulike vindhastigheter: 1) nær vindstille, tilsvarende 2 m/s, 2) middelvind for april måned, tilsvarende 5 m/s, og 3) for kraftig vindblanding, tilsvarende 15 m/s.

5.6 Sei

Nordøstarktisk sei (*Pollachius virens*) har sitt leveområde fra Stad til Varanger. I motsetning til nordøstarktisk torsk og nordøstarktisk hyse er den i større grad en kystnær bestand som ikke trekker nordover i Barentshavet. Mens kontinentalsokkelen sørover kysten bare blir besøkt av nordøstarktisk torsk og nordøstarktisk hyse i gyteperioden finnes nordøstarktisk sei her hele året. Det hender imidlertid at seien kan følge sildas beitevandring på raudåte ut i Norskehavet på sommeren. Det har vist seg å være en betydelig utveksling og vandring mellom bestandene rundt De nordiske hav, og det er observert seiegg som er transport inn mot Norskekysten sannsynligvis fra området rundt Shetland og Færøyene (Bjørke and Sætre 1994). Hovednæringen for fisken er raudåte, krill og øvrige pelagiske krepsdyr, mens eldre sei også beiter på fisk som sild, kolmule, øyepål og brisling. Fisken kan nå opp i 20 kg størrelse og ha en levetid på opp mot 30 år.

Modellert transport og spredning av egg, larver og pelagisk yngel gjennom fokusområdet

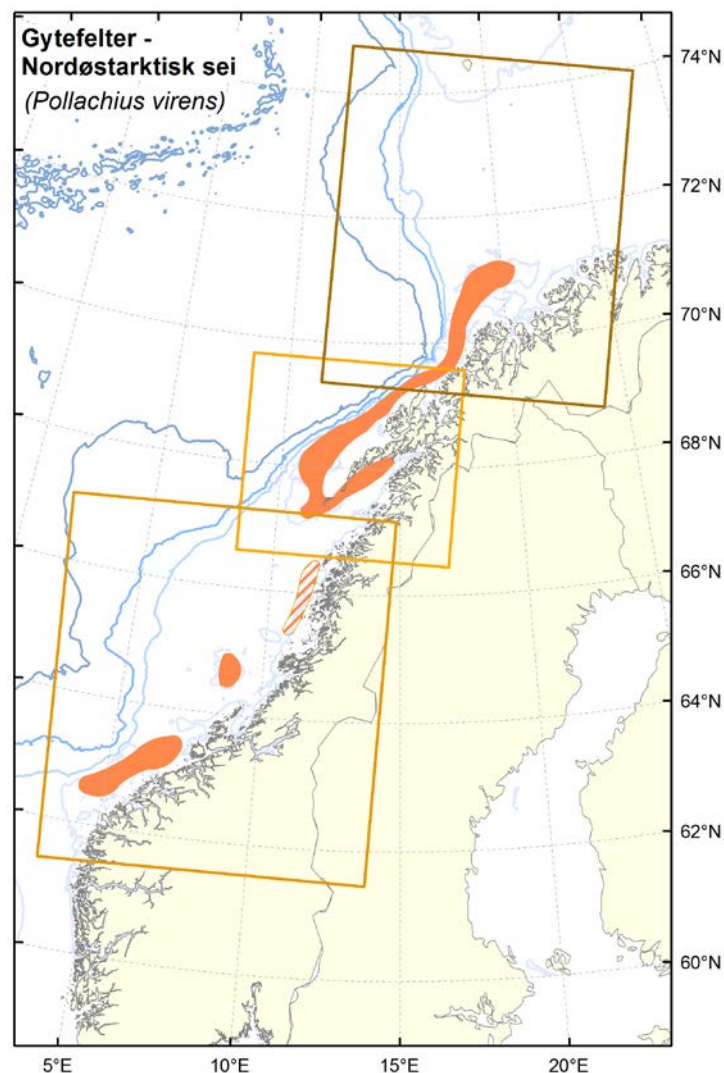
Gytefeltene for sei er i gjennomsnitt lenger sør langs kontinentalsokkelen enn torsk og hyse, og i større grad ute på bankene på kontinentalsokkelen, men ikke så langt ut som til eggakanten (figur 5.6.1). Startposisjonen til partikler som representerer gyteprodukter i simuleringen fordeles i henhold til dette. Eggene gytes i perioden 1. mars til 1. mai, og utvikles til larver etter mindre enn tre uker, avhengig av temperatur. Yngelen finnes i stor grad nær kysten langs hele strekningen fra Møre til Varanger. Vi har ikke observasjonsgrunnlag tilgjengelig for å inkludere vertikaladferd for seilarver i simuleringer og beholder de derfor i fast dyp, 20 m, som for de andre artene. Den pelagiske driftfasen som undersøkes her er 120 døgn for hvert enkelt individ. Med gyteperiode 1. mars til 1. mai tilsier det en simuleringsperiode på 180 dager. Gyteintensiteten er satt slik at vi får en gytetopp 1. april og mindre gyting før og etter. Totalt over hele gyteperioden på 60 dager slippes det 640 320 partikler. Dette er igjen relativ gytstyrke og gir oss de relative romlige mengdeforhold gjennom simuleringsperioden, ikke absolutte mengdemål.

Med hovedgytefelter på sokkelen og delvis overlappende med gytefelt for nordøstarktisk torsk er det ikke overraskende å se at områder som hyppig okkuperes av seilarver delvis overlapper med torskelarver (figur 5.6.2a). Gyteprodukter i sør driver nordover hovedsakelig i den indre grenen av kyststrømmen og individer som skyves på innsiden av denne grenen som følge av småskala prosesser som virveldannelser vil potensielt fanges i disse områdene. I Lofoten er det hovedsakelig nær land at vi finner områder hvor seilarver hyppig driver forbi (figur 5.6.2b), på lik linje med larver av torsk.

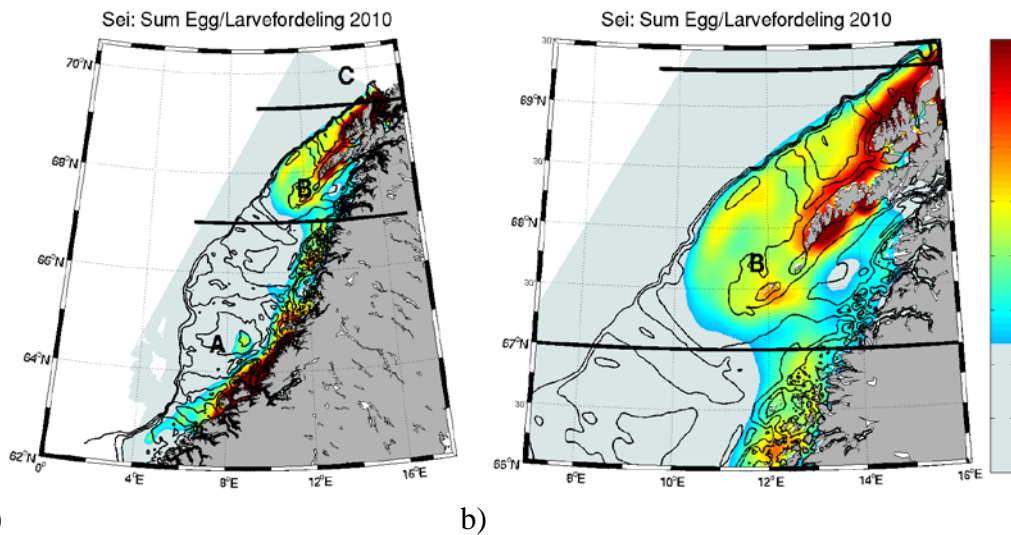
Figur 5.6.3a viser prosentvis fordeling av gyteprodukter av sei over tid fordelt mellom områdene A, B og C. Mengde seilarver i område B når en topp tidlig i april, før gyteperioden er overstått. Dernest driver larvene over i område C, men i en lavere rate enn for arter som gyter nærmere sokkelkanten. Et relativt høyt antall larver finnes i område B, som følge av en relativt langsom transport nordover (sammenlignet med transport lengre fra kyst) og import fra område A, helt frem til larvene fjernes fra simuleringen i en alder av 4 måneder. Det er få gyteprodukter som i følge simuleringen driver ut fra sokkelen i vest over dypt vann (se stippet linje). Vi kjenner ikke den romlige relative gytstyrken mellom hovedgytefeltene for sei på samme måte som for torsk. Dette resulterer i at det er relativt flere seilarver som driver inn i område B enn tilsvarende for torsk. Dette påvirker også tidsutviklingen av konsentrasjon av seilarver i område A og B (figur 5.6.3b), hvor konsentrasjonene i B opprettholdes over lengre tid enn hva som er tilfelle for torsk.

Median oppholdstid for sei i område B er 24 døgn (figur 5.6.4a). Samtidig er det 25 % av larvene som oppholder seg mer enn 45 dager i område B (figur 5.6.4b).

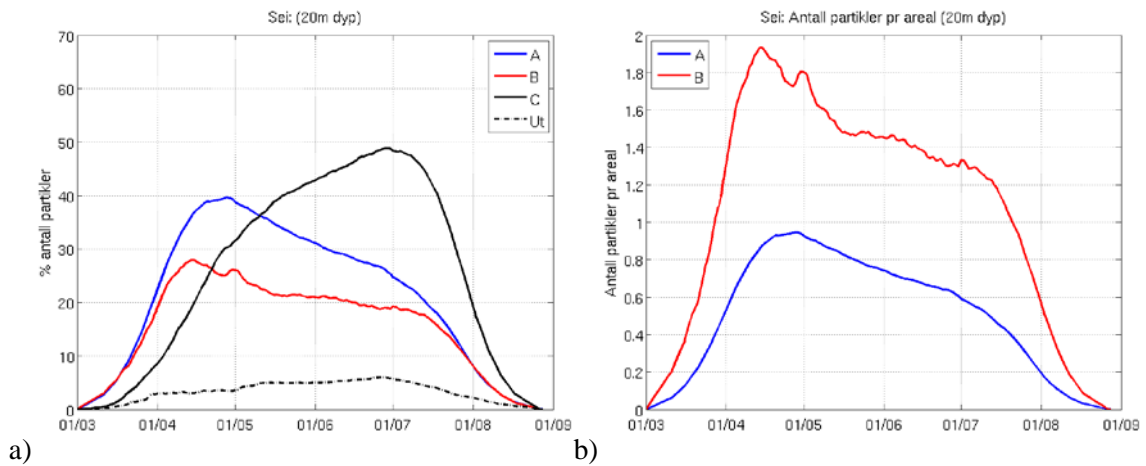
Innsamlede data for flyteevne til seiegg, sammen med langtidsmidlet observert saltholdighet i mars på 3 stasjoner langs Gimsøy-snittet, er anvendt for å simulere midlere vertikal fordeling av egg ved ulike vindhastigheter. Eggdiameter er typisk 1,16 mm, og midlere saltekvivalent er målt til 32,68 med et standardavvik på 0,96. Dette er de tyngste eggene av de fem artene vi har målt flyteevnen på. Med gitt flyteevne, eggdiameter og vindhastighet, innstiller det seg en midlere vertikal fordeling som er relativt stabil (Figur 5.6.5abc). Merk at hvert enkelt egg likevel er i stadig bevegelse vertikalt som følge av turbulent miksing. Vi ser at det er mindre forskjeller mellom vertikalfordeling av egg mellom de ulike stasjonene, men ved endrede vindforhold endrer også vertikalfordeling av egg seg dramatisk. Ved 2 og 5 ms^{-1} er de fleste egg over henholdsvis ca 30 og 40 m, men ved 12 ms^{-1} er det egg fordelt helt ned til ca 70 m. Samtidig øker overflatekonsentrasjonene med avtagende vind fra rundt 600, 1700 til 2400 for vind med styrke på henholdsvis 15, 5 og 2 ms^{-1} .



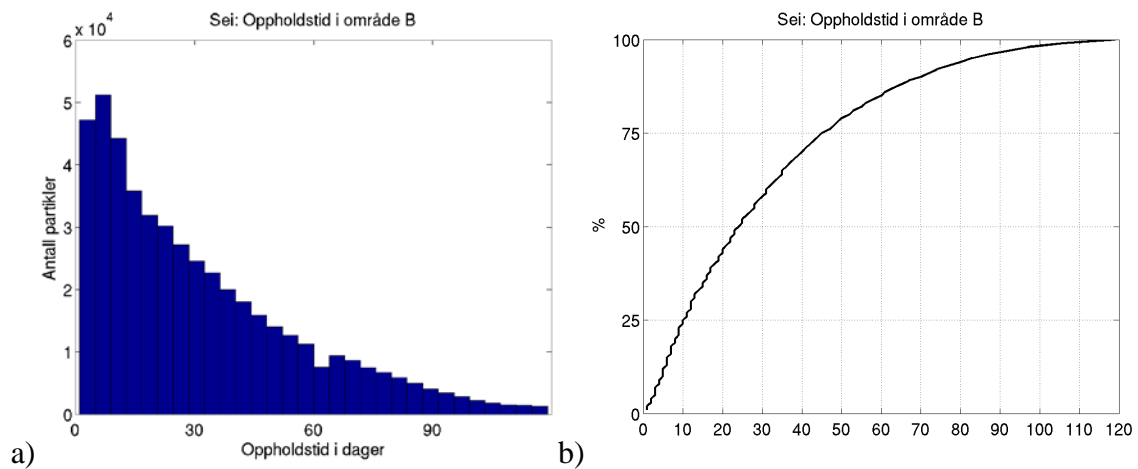
Figur 5.6.1: Gytelands for nordøstarktisk sei.



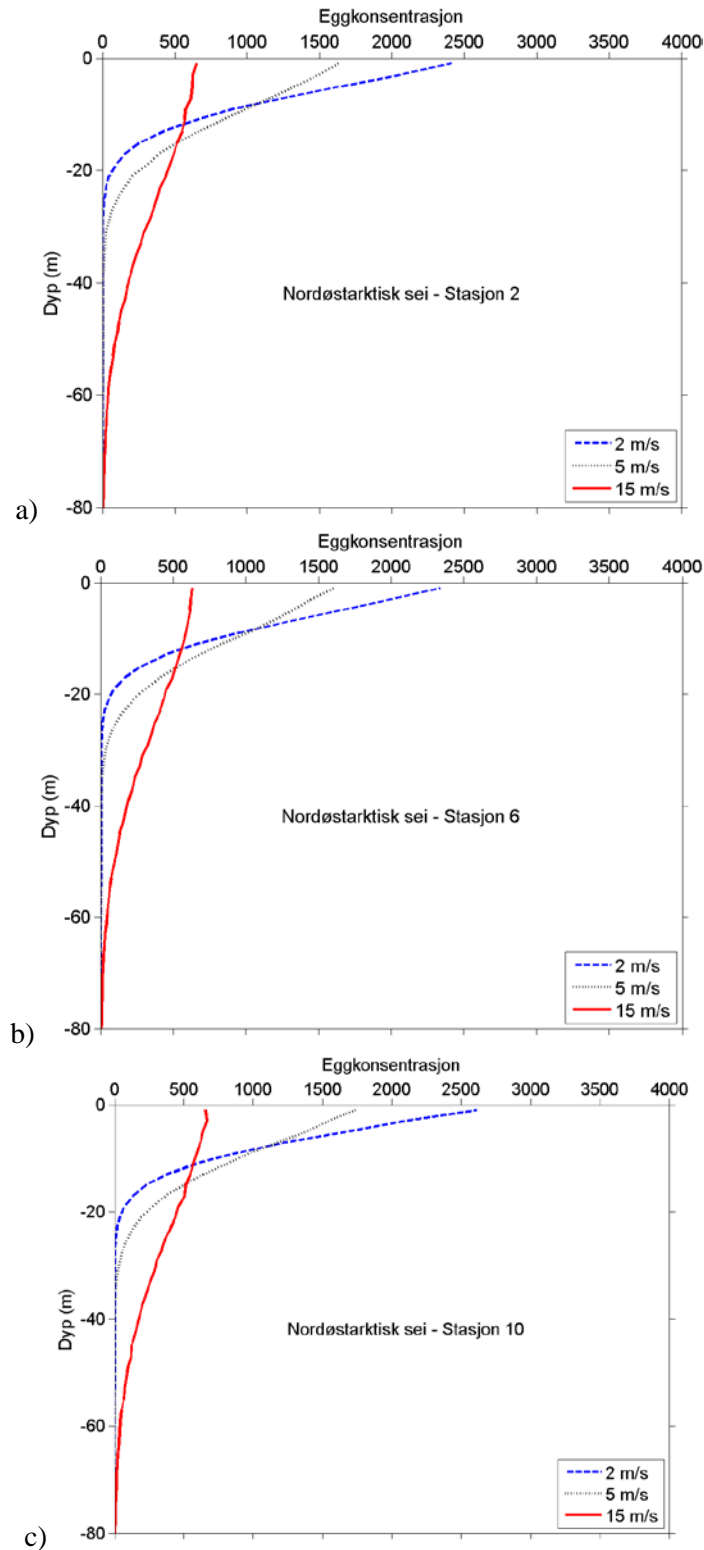
Figur 5.6.2: a) Konsentrasjon av larver summert over 180 døgn. Fargeskalaen er relativ og viser økende konsentrasjoner mot mørk rødt. De laveste konsentrasjonene er farget grå. b) Detaljutsnitt.



Figur 5.6.3: a) Prosentvis fordeling av partikler i de tre områdene. Stiplet linje viser det som samlet går ut av modellområdet i sør og vest, pluss det som går ut på dypt vann (bunn dyp større enn 2000 m). b) Konsentrasjon av partikler i område A og B.



Figur 5.6.4: a) Oppholdstid for hver enkelt partikkel. b) Den sorte linjen viser frekvensfordelingen av oppholdstiden til larver som slippes i 20 m dyp, og er et integral av figuren til høyre. Medianverdien er 24 døgn, og 25 % av partiklene som slippes i 20 m dyp oppholder seg i område B mer enn 45 døgn.



Figur 5.6.5: Vertikalfordeling av sei egg er beregnet for tre posisjoner i et snitt over kontinentalsokkelen ut fra Gimsøy (se Figurene 5.3.9 og 5.3.10): nær land i det minst salte kystvannet (a - Stasjon 2), midt ute på sokkelen (b - Stasjon 6) og nær eggakanten hvor det salteste vannet befinner seg (c - Stasjon 10). Vertikalfordelingen er beregnet for tre ulike vindhastigheter: 1) nær vindstille, tilsvarende 2 ms^{-1} , 2) middelvind for april måned, tilsvarende 5 ms^{-1} , og 3) for kraftig vindblanding, tilsvarende 15 ms^{-1} .

5.7 Øyepål

Øyepål (*Trisopterus esmarkii*) er en ganske liten fisk i torskfamilien med maksimal individvekt på 0,1 kg og med en levetid som sjelden går over 3 år. Øyepål opptrer i store stimer, som regel over mudderbunn. Den spiser hovedsakelig planktoniske krepsdyr, som krill og raudåte. Øyepål utgjør igjen en del av næringsgrunnlaget for andre større fisk som torsk, hvitting og sei, men også sjøpattedyr. Hovedbestanden i Nordsjøen har vært i tilbakegang siden midten av 1970-tallet. I Nordøst-Atlanteren har den primært sitt leveområde i Nordsjøen, rundt De britiske øyer og nordvest til Island. Det strekker seg imidlertid også en grein nordover Norskekysten og inn i det sørlige Barentshavet. Hovedgytefeltene er spredt ut i den nordlige delen av Nordsjøen. De nordlige gytefeltene som har relevans for egg-, larve- og yngeldrift gjennom Lofoten-Vesterålen omfatter kysten av Møre, Haltenbanken, Vestfjorden, rundt Røst og utover langs vestligste delen av kontinentalsokkelen utenfor Vesterålen, som vist i Figur 5.7.1.

Modellert transport og spredning av egg, larver og pelagisk yngel gjennom fokusområdet

Gytefeltene for øyepål er delvis overlappende med sei, men strekker seg enda lengre sør for gytefeltet rundt midt-Norge, på østsiden av Vestfjorden og ikke helt opp til Tromsøflaket (figur 5.7.1). Simuleringer av drift for egg og larver initieres i henhold til dette. I mangel på detaljer rundt gyteforløpet til denne arten er gyteperioden anslått til å vare fra 1. februar til 1. mai med en gytetopp rundt 15. mars. I motsetning til andre arter undersøkt i denne rapporten er altså gyteperioden for øyepål anslått til å være 3 måneder. Egg og larver er antatt å drive fritt med havstrømmene i 20m dyp, og hvert enkelt individ spores i 120 dager før vi aggregerer informasjon om alle individer og summerer dette opp i figur 5.7.2-4. Totalt slippes det 1 299 500 partikler over hele gyteperioden på 90 dager for å fremskaffe et representativt bilde på den romlig-temporære fordelingen av gyteprodukter.

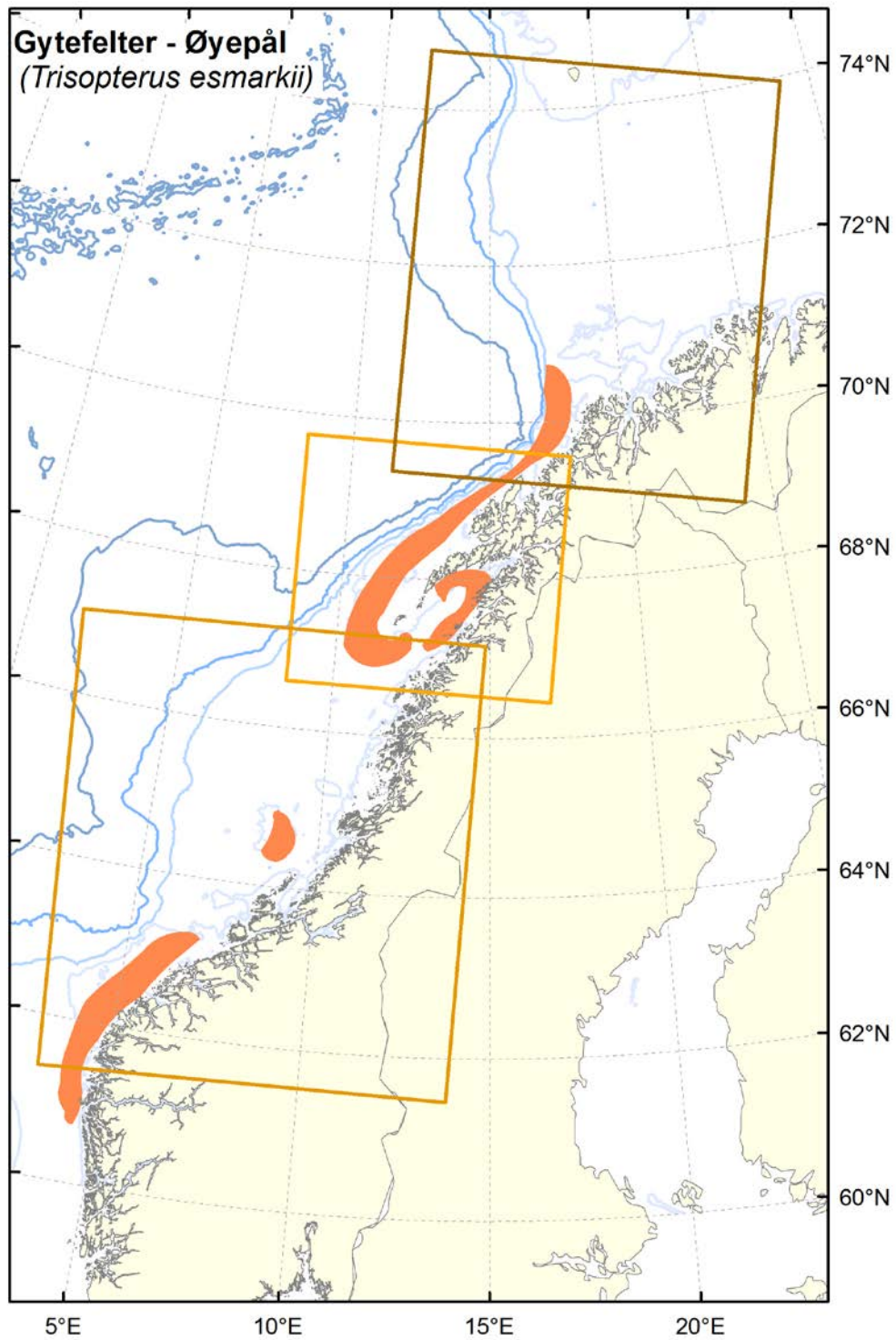
Ved å summere egg- og larveposisjon hvert døgn for hele simuleringsperioden får vi et konsentrasjonsplott som vist i Figur 5.7.2a og b. Dette representerer områder hyppig besøkt av gyteprodukter gjennom transportperioden fra gytefeltene. Igjen er det tydelig at gyteprodukter fra de sørlige gyteplassene hovedsakelig transporteres i den indre grenen av kyststrømmen og at en hel del av disse havner på innsiden av kyststrømmen i mer stasjonære kystnære områder. For de gyteproduktene som driver helt til Lofoten, og for gyteprodukter som starter i Lofoten og lengre nord, er det tydelig at drivbanene er kystnære, på lik linje med for eksempel sei og torsk.

Prosentvis fordeling av gyteprodukter i område B når en topp i midten av april, nær slutten av gyteperioden (Figur 5.7.3a). Relativt høye konsentrasjoner opprettholdes frem mot slutten av mai før de avtar. Antall larver øker jevnt i område C som følge av lokal gyting og som følge av import fra områdene lengre sør, hovedsakelig B. Toppen nås her rundt 1. juni. Maksimalt rundt 8 % av gyteproduktene driver ut fra sokkelen mot dypere farvann. Dersom vi ser på konsentrasjon av gyteprodukter i område B øker dette frem mot midten av april og avtar deretter med økende rate fra begynnelsen av juni (Figur 5.7.3b).

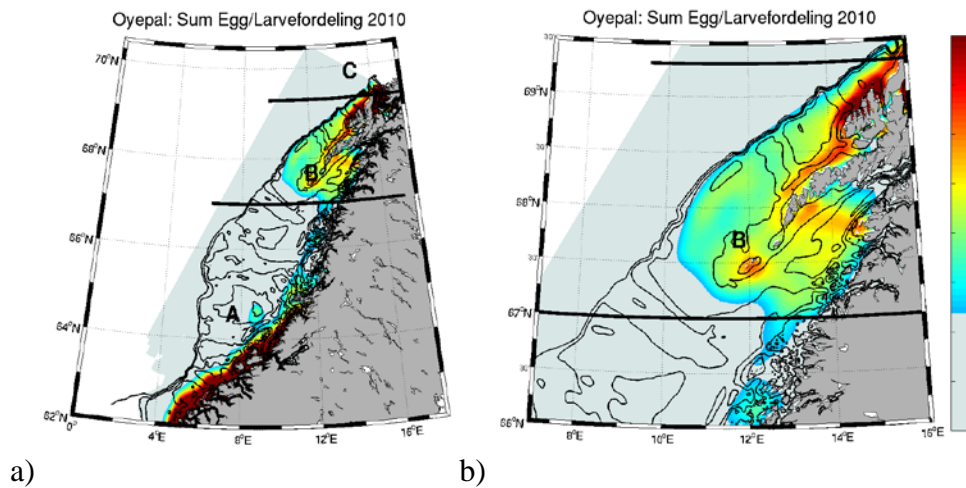
Median oppholdstid for øyepål egg og larver i område B er 24 dager (Figur 5.7.4a) og 25 % av larvene befinner seg inne i område B i minst 45 dager (Figur 5.7.4b), samme som for sei.

Figur 5.7.5a-c viser simulert midlere vertikalfordeling av øyepålegg for 3 forskjellige stasjoner langs Gimsøy-snittet ved 3 ulike vindhastigheter, 2, 5 og 15 ms^{-1} . Eggdiameter for øyepål er 1,095 mm, og midlere saltholdighetsekivalent er 32,22 med standardavvik på 0,46. Dette er nødvendige inngangsdata for å beregne vertikalfordeling av egg. For vindhastigheter på 2 og 5 ms^{-1} vil egg være fordelt i de øvre rundt 25 og 30 m, uavhengig av hvilken stasjon vi betrakter. Ved 15 ms^{-1} vil

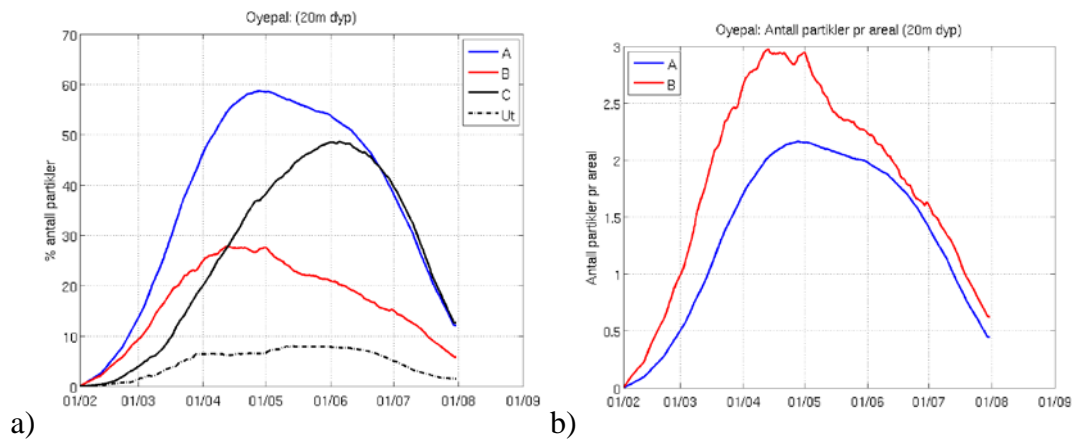
imidlertid eggene fordeles helt ned mot rundt 70 m dyp og konsentrasjonene ved overflaten avtar betraktelig sammenlignet med roligere vindforhold.



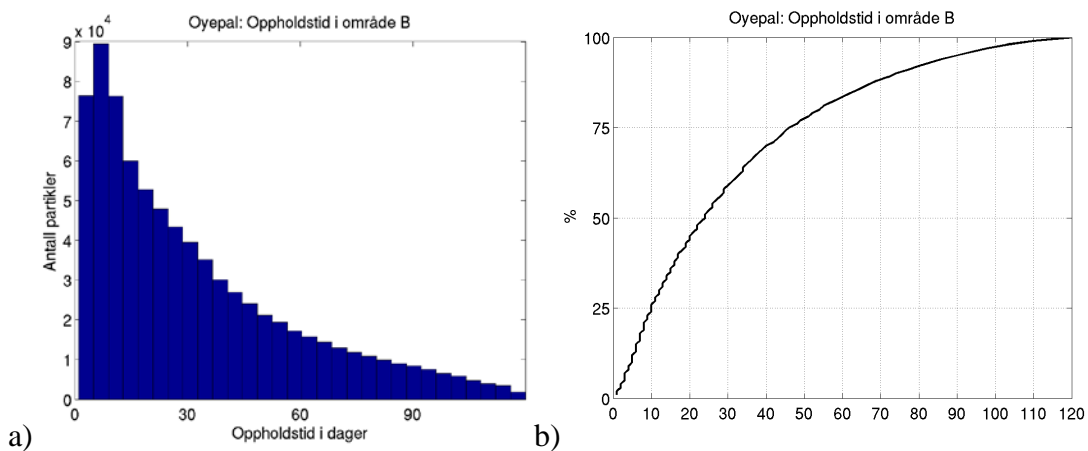
Figur 5.7.1: Gyteluffer for øyepål.



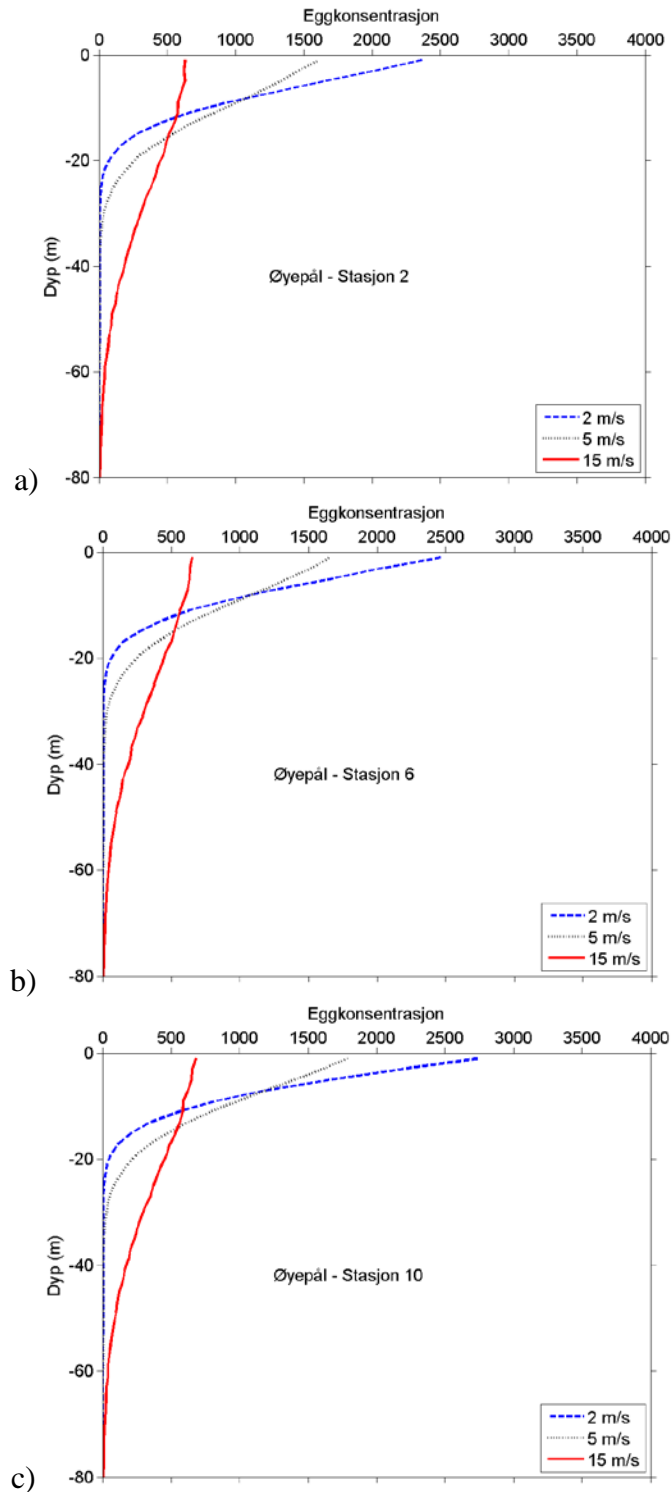
Figur 5.7.2: a) Konsentrasjon av larver summert over 180 døgn. Fargeskalaen er relativ og viser økende konsentrasjoner mot mørk rødt. De laveste konsentrasjonene er farget grå. Vi ser også utstrekningen til modellområdet og de tre delområdene for partikkelteiling; A, B og C. b) Detaljutsnitt av det store kartet.



Figur 5.7.3: a) Prosentvis fordeling av partikler i de tre delområdene. Stiplet linje viser det som samlet går ut av modellområdet i sør og vest, pluss det som går ut på dypt vann (bunn dyp større enn 2000 m). b) Konsentrasjon av partikler i område A og B.



Figur 5.7.4: a) Oppholdstid for hver enkelt partikkel. b) Den sorte linjen viser frekvensfordelingen av oppholdstiden til egg/larver som slippes i 20 m dyp, og er et integral av figuren til venstre.



Figur 5.7.5: Vertikalfordeling av øyepålegg er beregnet for tre posisjoner i et snitt over kontinentalsokkelen ut fra Gimsøy (se Figurene 5.3.9 og 5.3.10): nær land i det minst salte kystvannet (a - Stasjon 2), midt ute på sokkelen (b - Stasjon 6) og nær eggakanten hvor det salteste vannet befinner seg (c - Stasjon 10). Vertikalfordelingen er beregnet for tre ulike vindhastigheter: 1) nær vindstille, tilsvarende 2 m s^{-1} , 2) middelvind for april måned, tilsvarende 5 m s^{-1} , og 3) for kraftig vindblanding, tilsvarende 15 m s^{-1} .

5.8 Blåkveite

Blåkveite (*Reinhardtius hippoglossoides*) er som navnet sier en fisk i kveitefamilien. Hunnene kan bli opp mot 20 kg, mens hannene veier betydelig mindre. Det er en kaldtvannsart og finnes på dypt vann som ikke overstiger 4 °C. Blåkveita finnes langs den norske kontinentalsokkelen i Norskehavet og Grønlandshavet, opp mot og rundt Svalbard. Den er utbredd i Barentshavet og også transatlantisk slik at den finnes på kysten av Canada og Grønland.

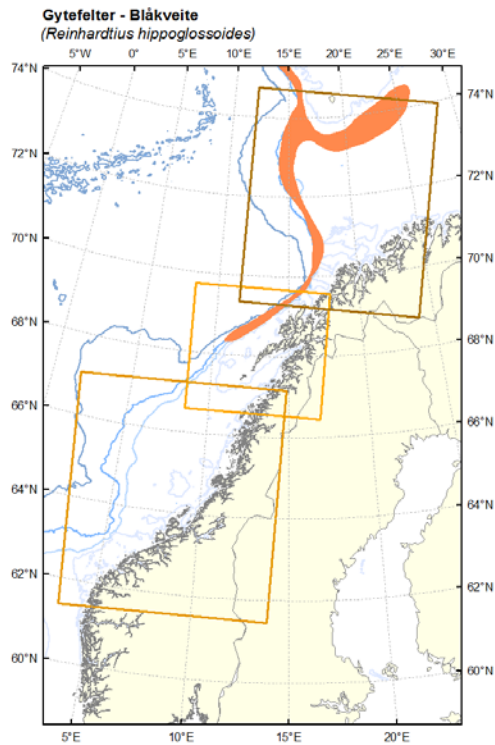
Gytefelt og gyteperiode

Grundige undersøkelser av blåkveitas modning og gyting i våre farvann ble foretatt i 1997-1998 av Albert et al. (2001a). De viste at blåkveita gyter langs kontinentalskråningen mellom Norge og Svalbard. Figur 5.8.1 bygger på alt materiale om modnende blåkveite som er tilgjengelig på Havforskningsinstituttet, og den viser at en finner modnende blåkveite noe lenger sør enn det som er oppgitt av Albert et al. (*op cit.*). I det samme arbeidet av Albert et al. (*op cit.*), er gyteperioden bestemt til å ligge mellom november og januar med hovedtyngden i desember. Det er også funnet noe gyting i mai, men hovedvekten av gytingen finner sted i løpet av årets mørkeste måned. Lengdefordelingen til 0-gruppe blåkveite fra toktene i august-september som har pågått siden 1965 tyder også på at blåkveiterekruttene kommer fra denne gytingen.

Gytedyp og eggenes flyteevne

Blåkveita gyter i et dyp på mellom 500-800 meter, i en vannmasse med en temperatur på ca 2 °C, i et typisk overgangslag mellom atlantisk vann og det underliggende kalde Norskehavsvannet (Albert et al. 1998). Blåkveita gyter i den perioden der den biologiske produksjonen er lavest. Hvis den hadde hatt egg med samme biomasse som torsken, så ville ikke larvene ha klart seg. De ville da ha klekket og trengt noe å spise i siste halvdel av januar, og ikke funnet noen verdens ting. Blåkveita kompenserer for dette ved å produsere noen av fiskeverdenens største egg, på over 4 millimeter. Eggene er bathypelagiske dvs. at de legger seg inn eller flyter langt nede i vannmassene. Her tar utviklingen to måneder (Stene et al. 1999), og det som klekkes er en lite utviklet larve med en kjempestor plommemasse. Hos vanlig kveite tar det ennå to måneder før plommemassen er brukt opp og larven må finne mat (Pittman et al. 1989). Dette betyr at larven hvis det tar like lang tid hos blåkveita som hos atlantisk kveite, vil første næringsopptak være i april, og det er akkurat da våroppblomstringen starter i disse havområdene.

Fangst av blåkveiteegg er sjelden. På KILO-toktet toktet i november/desember ble det funnet 2 egg i planktonprøver. Det ene i 550 meters dyp og det andre i 150 meters dyp. Tidligere undersøkelser med viltfangede egg (Stene et al. *op. cit.*) viste at disse eggene ville flyte i 600 meters dyp.



Figur 5.8.1: Gytefelter for blåkveite.

Det ble kjørt kunstig befruktning på en ung hunn på 62 cm på KILO-toktet toktet i november/desember. Eggene ble befruktet med sperm fra 4 hanner. Vi fulgte disse eggene noen dager i tetthetsgradientkolonnen. Vi la inn tre egg-grupper i tre forskjellige kolonner og fulgte dem i bortimot en uke på slutten av toktet. Flyteevnen var veldig lik både innen og mellom egg-gruppene, og også gjennom den tidsperioden forsøkene varte. De kunstig befruktede eggene hadde en gjennomsnittlig nøytral likevekt i forhold til saltholdighet på mellom 34,92 og 35,01. Tabellen viser gjennomsnittsverdier samt minimum og maksimum nøytral flyteevne ved begynnelsen av måleperioden for de tre tetthetsgradientkolonnene.

Tabell 5.8.1: Flyteevne i forhold saltholdighet for kunstig befruktede blåkveiteegg målt i tetthetsgradientkolonner.

Nøytral likevekt for blåkveiteegg i forhold til saltholdighet			
	Minimum	Middel	Maksimum
Kolonne 1	34,7	34,95	35,3
Kolonne 2	34,6	34,92	34,4
Kolonne 3	34,7	35,01	35,3

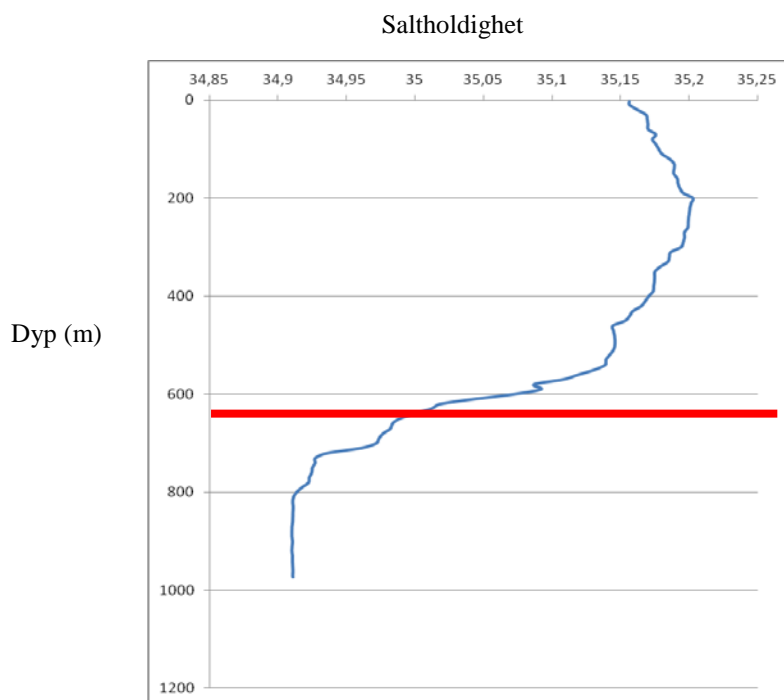
Middelet av de to villfangede eggene hadde en flyteevne i forhold til saltholdighet på 34,93 og således innenfor det samme middelet som de kunstig befruktede eggene.

Vertikalfordeling av blåkteegg og horisontal transport

Flyteevnen til blåkteeggene gjør at de vil få en dyp vertikalfordeling, og i et dybdeområde hvor den vertikale posisjonen kun bestemmes av det individuelle eggets nøyaktige flyteevne og hvor vertikal turbulens ikke har noen betydning for posisjonen. Dette er altså til forskjell fra de pelagiske eggene hvor dybdefordelingen i det alt vesentlige er bestemt av den vertikale turbulensen som følge av vindblanding. Langs kontinentalsokkelskråningen hvor blåkteita gyter strømmer det salte Atlanterhavssvannet med maksimal saltholdighet på ca. 35,2 i 200 m dyp og avtar så ned til konstant saltholdighet på 34,92 i 800 m dyp (Figur 5.8.2). For at blåkteeggene ikke skal synke ut må de være gytt over 600-700 m dyp.

Fordeling av yngel

På 90-tallet falt brått antall rekrutter og 1-åringer. Det så ut som om årsklassene var svært små. Når disse små årsklassene senere skulle rekruttere til gytebestanden så viste det seg at de var av brukbar størrelse allikevel. Hva hadde skjedd? Et stort program ble satt i gang for å finne ut om blåkteita hadde andre oppvekstområder enn det som var kjent fra tidligere (Albert et al. 2001b). Samtidig forsøkte en å modellere driften av egg og larver (Ådlandsvik et al. 2004). Begge disse innfallsvinklene viste at blåkteita hadde fått nye oppvekstområder nord for Svalbard og østover mot Franz Josef Land. Forklaringen på dette er klimadrevet og dette virker inn på gytingen og driften av egg og larver. Hvis atlantehavsinnstrømmingen er svak så vil dette sjiktet bli tynt slik at overgangslaget vil ligge høyt oppe. Gytingen og senere driften av eggene vil gå rett inn i Barentshavet. Hvis atlantehavsinnstrømmingen derimot er sterk vil dette laget bli tykkere, gytingen finner sted dypere, langt under terskelen inn til Barentshavet og en stor del av eggene fanges opp av en nordgående strøm opp mot Svalbard og inn i Polhavet, og senere østover langs sokkelkanten. Noen få av eggene og senere larvene ble til og med modellert til å ta hele rundturen rundt Grønland.

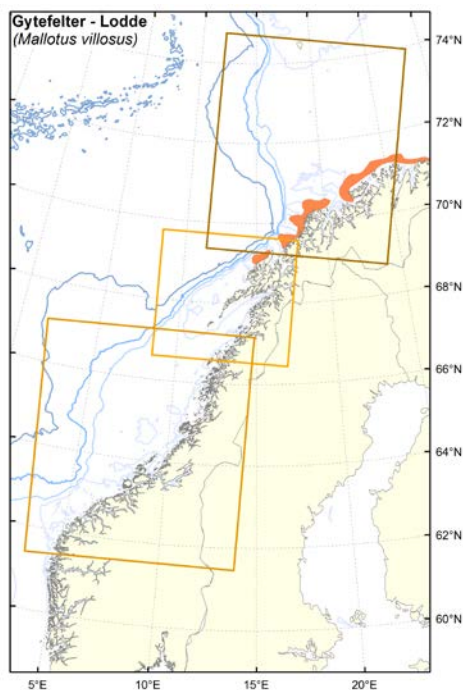


Figur 5.8.2: Vertikal fordeling av saltholdighet ved kontinentalskråningen vest for Bjørnøya (8. juni 2011). Den røde streken markerer kritisk gytedyp for blåkteegg tyngre enn saltholdighet tilsvarende 35,0 og 640 m dyp. Ved gyting under dette nivået vil eggene synke ut i dyphavet.

5.9 Lodde

I motsetning til de andre artene som er omtalt i dette kapittelet har lodda (*Mallotus villosus*) hovedsakelig både gytefelt, oppvekst- og beiteområdet utenfor - og nord for - fokusområdet Lofoten og Vesterålen. Nest etter polartorsk er lodda den kommersielle fiskearten i Barentshavet som i størst grad er knyttet til den arktiske, nordlige, delen av dette økosystemet. Maksimal størrelse er sjelden mer enn 50 gram og levealder 5 år. Med gytefelt i den sørlige, varme og atlantiske delen av Barentshavet og med beiteområde sommerstid opp mot isgrensen i den nordlige og arktiske delen svinger loddas leveområde årlig over hele Barentshavet. Lodda spiller en viktig rolle som næringsorganisme både for torsk og ungsild. Selv om torsken har et bredt spekter av byttedyr er perioder med sterk individuell vekst alltid knyttet til oppsving i loddebestanden. Torsken følger den voksne delen av loddebestanden mot iskanten om sommeren. Men lodda er også viktig som føde for grønlandssel, hval og sjøfugl i tillegg til andre fisk. Som annen laksefisk dør en stor del av bestanden etter gyting, og selve gytingen forgår på bunnen hvor eggene blir delvis gravd ned.

Gytingen foregår i mars og april inn til kysten fra Andøya til Kolahalvøya på ganske grunt vann, 20 til 60 m dyp, på bunnsstraturer av sand, singel og grus. De klebrige eggene holder de seg i det vesentlig på bunnen, men strøm og tidevann kan rive med seg en deler av dem, men siden de er tyngre enn sjøvannet blir de som løsner drivende rett over bunnen. Når eggene klekkes etter 3 til 4 uker stiger larvene opp i det pelagiske øvre laget og driver med Kyststrømmen østover og etter hvert nordover ut i Barentshavet. Som for de øvrige fiskeartene er gytefeltene spesifikt geografisk avgrensede, men det varierer fra år til år hvilke gytefelt som fisken velger. Enkelte år dominerer østlige gyteinnsig, mens andre år kan de være mer fordelt i den vestlige delen. Det har vært undersøkt om dette kan være knyttet til klimasvingninger med østlig innsig i varme år og vestlig innsig i kalde år, men det har ikke vært mulig å konkludere entydig. Det er bare den vestligste delen loddas gytefelt som kommer inn fokusområdet for denne rapporten. Her foregår gytingen innerst på Sveinsgrunnen utenfor Senja, Malangsgrunnen Kvaløya og Fugløygrunnen utenfor Ringvassøy.



Figur 5.9.1: Gytefelt for lodde.

5.10 Vanlig uer

Vanlig uer (*Sebastes marinus*) er en dypvannsart med hovedleveområde langs Norskekysten og den vestlige delen av Barentshavet. Den forekommer også i norske fjorder. Som snabeluer er også dette en art med lang levetid og den når en alder på 60–70 år. Denne arten blir imidlertid betydelig større enn snabelueren, med en maksimumsvekt på over 15 kg. Om lag halvparten av vanlig uer når kjønnsmodning i en alder av 11–12 år og har en størrelse på 30–35 cm. Typiske dybdeområder for ueren er 100–500 m dyp.

Viktigste yngleområder er innerste delen av Storegga, ved Haltenbanken og på Vesterålsbankene (Figur 5.10.1). Vanlig uer føder levende larver som 4–6 med mer lange og er rene planktonspisere de første leveårene. Det er derfor rimelig å anta, som for snabeluer, at larvene derfor befinner seg i de øvre 30 m, på lik linje med torsk og sild. Som større fisk går den over på større byttedyr som krill, lodde, sild og mindre torskefisk. Den mindre ueren er føde for torskefisk og kveite. Det er ikke registrert endringer i gytealder eller produksjon som følge av klimaendringer, men det har i de seineste årene vært registrert høye bifangster av vanlig uer så langt nord som til Bjørnøya.

Modellert transport og spredning av larver og pelagisk yngel gjennom fokusområdet

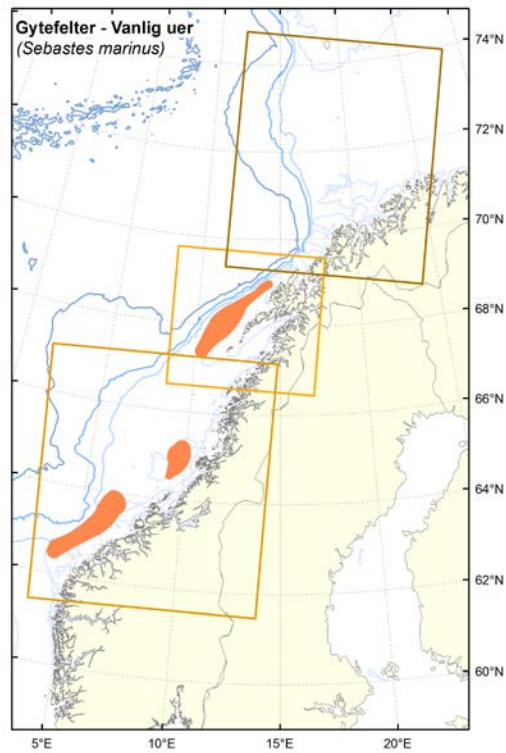
I simuleringen av transport og spredning av uerlarver initieres et stort antall partikler i henhold til Figur 5.10.1, totalt 492 000 stykker, over en 60 dagers periode fra 1. april til 1. juni, med en gytetopp 1. mai. Vi kjenner ikke detaljene rundt gyteintensitet gjennom gyteperioden og lar denne derfor etterligne fordelingen vi kjenner fra andre arter. Imidlertid er det verdt å bemerke seg at dette er den seneste gytetoppen for alle arter som er undersøkt i denne rapporten. I simuleringen driver hver eneste larve i 20 m dyp i 120 dager før vi oppsummerer resultatene i tilsvarende figurer som for de andre artene.

Larveslipp av uerlarver er fordelt på tre lokaliteter og områder hvor larvene hyppigst har oppholdt seg gjennom hele simuleringsperioden reflekterer dette (Figur 5.10.2a og b). Larver fra Storegga spres utover sokkelen og følger både den indre og ytre grenen av kyststrømmen nordover. Topografisk styring av strøm resulterer i at individer også driver på tvers av sokkelen sør for Haltenbanken. Larver som fødes på Haltenbanken transporteres hovedsaklig nordover mot Trænadjupet der noen svinger vestover og nordover på utsiden av Lofoten, mens andre går inn i Vestfjorden. Noen av larvene som fødes på Haltenbanken ser ut til å bli værende i området, og dessuten får området tilførsel av larver fra sør. Drivbaner nordover forbi Lofoten brer seg ut i et relativt bredt belte og fortsetter nordøst langs Vesterålen i hovedsak nærmere sokkelkanten enn kysten. I motsetning til torsk, som ligger tettere mot kyst, og snabeluer, som ligger tettere til sokkelkanten, driver uerlarver over ytre deler av sokkelen (Figur 5.10.2b). Områder hvor det hyppig befinner seg larver strekker seg fra like nord for Trænadjupet og helt opp til Langøya sør for Andenes.

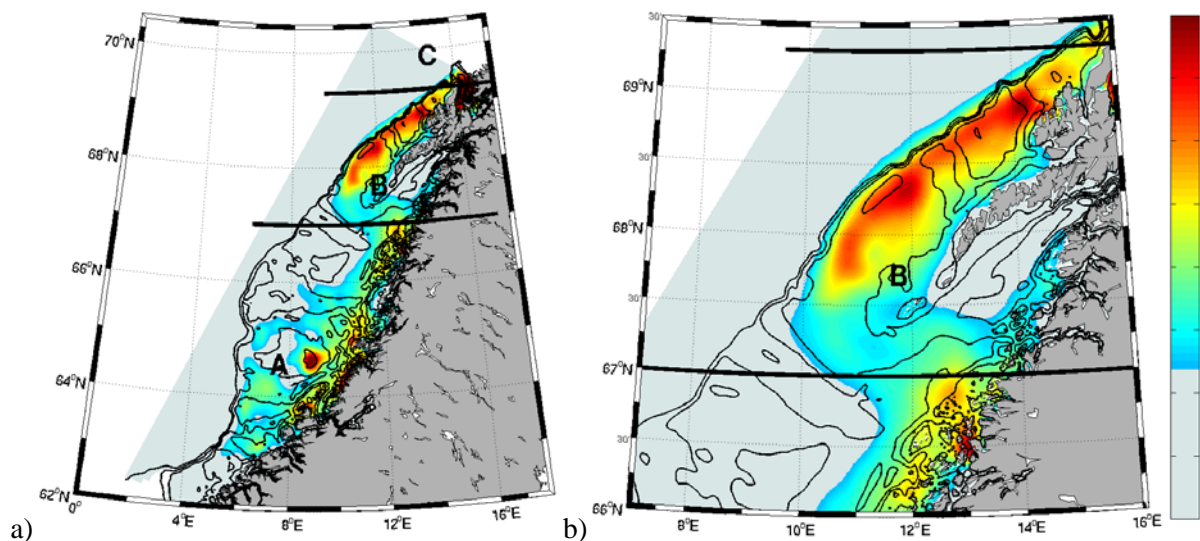
Tidsutviklingen til den prosentvise fordelingen av larvene mellom områdene A, B og C i Figur 5.10.2 er vist i Figur 5.10.3a. Her ser vi at litt over 10 % av larvene ender opp utenfor modellområdet (sort stiplet linje). Videre ser vi at stadig nye partikler fra område A transporteres inn i område B, slik at andelen partikler i område B holdes relativt høy i forhold til hva som ville være tilfellet dersom vi ikke hadde utslipp av larver i område A. Det maksimale antall larver i område B inntreffer i juni, etter at gyting er ferdig. I område C stiger andelen partikler inntil 1. august da de larvene som ble født tidligst er antatt å ha fått så stor egenbevegelse at de ikke lenger kan transporteres passivt rundt, og dermed tas ut av modellen. I Figur 5.10.3b ser vi at selv om det fødes langt flere larver i område A, er konsentrasjonen i område B større fra slutten av gyteperioden. Den maksimale konsentrasjonen i

område B kommer først en måned etter at gyteperioden er over og holder seg høy inntil 1. august da de eldste lavene tas ut av modellen.

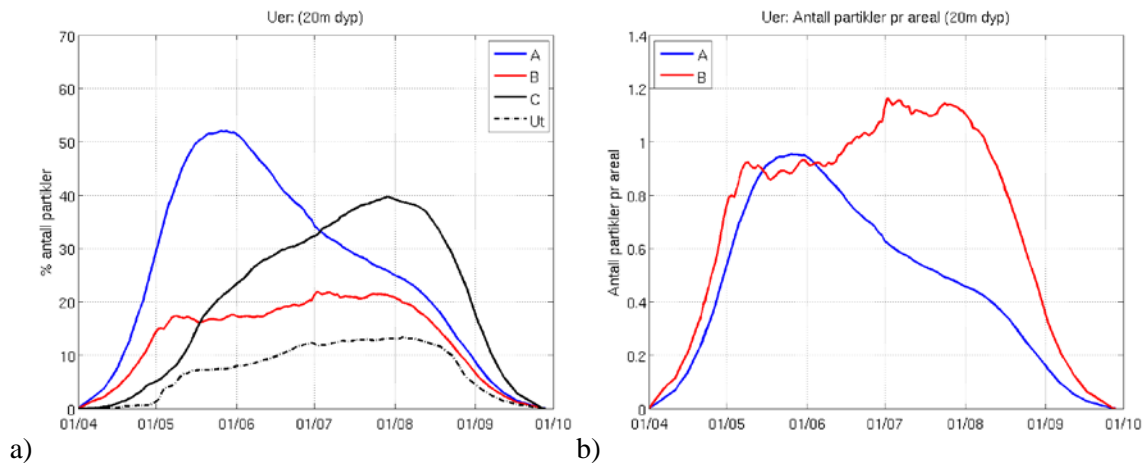
Figur 5.10.4a viser oppholdstid i område B som søylediagram. Medianverdien for uer i område B er 20 døgn, samtidig som 25 % av larvene oppholder seg mer 39 døgn i dette området (b).



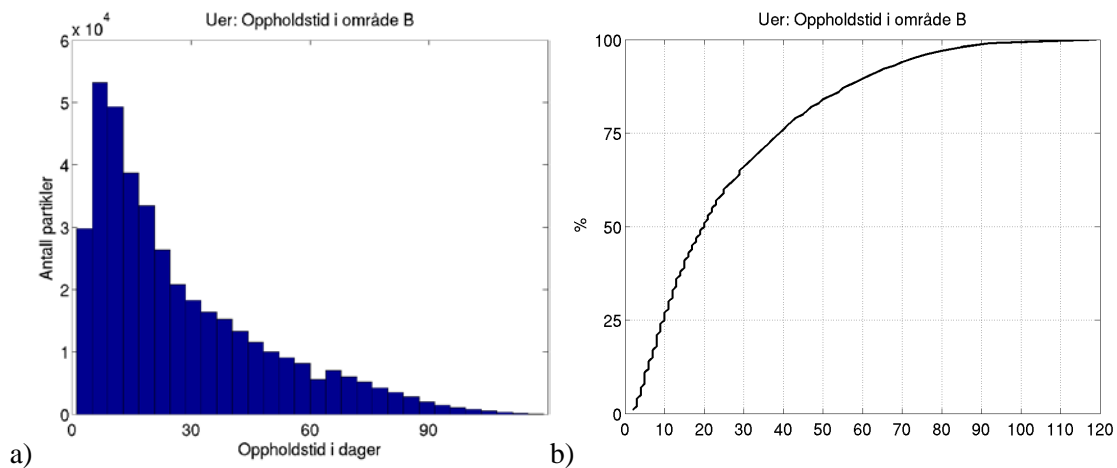
Figur 5.10.1: Gytefeltene for vanlig uer.



Figur 5.10.2: a) Konsentrasjon av uerlarver summert over 180 døgn. Fargeskalaen er relativ og viser økende konsentrasjoner mot mørk rødt. De laveste konsentrasjonene er farget grå. (b) Detaljutsnitt.



Figur 5.10.3: a) Prosentvis fordeling av partikler i de tre områdene. Stiplet linje viser det som samlet går ut av modellområdet i sør og vest, pluss det som går ut på dypt vann (bunndyp større enn 2000 m). b): Konsentrasjon av partikler i område A og B.



Figur 5.10.4: a) Oppholdstid for hver enkelt partikkel. b) Den sorte linjen viser frekvensfordelingen av oppholdstiden til larver som slippes i 20 m dyp, og er et integral av figuren til venstre. Medianverdien er 20 døgn, og 25 % av partiklene som slippes i 20 m dyp oppholder seg i område B mer enn 39 døgn.

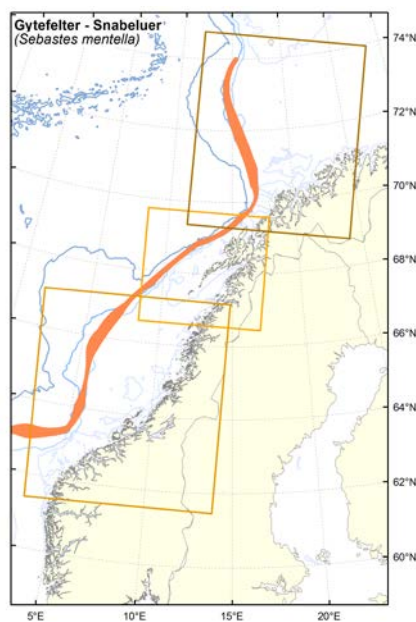
5.11 Snabeluer

Utbredelse og gytefelt

Snabeluer er en dypvannsart med hovedleveområde i den østlige delen av Norskehavet og spesielt langs eggakanten fra Shetland til nord for Svalbard. Den finnes også i de vestlige delene av Barentshavet. Som så mange andre dypvannsarter blir den svært gammel, over 70 år. Allikevel er maksimal individstørrelse beskjeden, sjelden over 1,3 kg. I tidlig alder er den hovedsakelig planktonspiser på raudåte og krill, mens den som eldre og større individ også tar mindre fisk. Snabelueren føder levende unger og slipper larvene konsentrert langs hele eggakanten (500-700 m dyp), fra britisk sone til Bjørnøya (figur 5.11.1).

Modellert transport og spredning av larver og pelagisk yngel gjennom fokusområdet

I startfasen er larvene små, 4-6 mm lange, og således trenger de planktonisk føde og må opp i planktonlaget i de øverste 30 m av havet. Vi mangler en mer detaljert kunnskap om vertikalfordelingen av uerlarvene. Vi har antatt at vertikalfordelingen av dem er tilnærmet lik det som har vært observert for sild og torsk, siden alle larver i denne størrelse i store trekk er visuelle predatorer som er avhengige av samme størrelsesspektrum av byttedyr. Derfor er modellsimuleringene også her satt til 20 m dyp gjennom hele den pelagiske transportperioden (satt til 120 døgn for hver partikkel i modellen). "Gyte"-perioden - eller mer presist yngleperioden, siden ueren slipper levende larver - er som for de fleste andre arter i dette farvannet 1. mars til 1. mai. Siden kunnskap om den absolutte gytestyrken er mangelfull, lar vi den være normalfordelt rundt 1. april. Totalt over hele gyteperioden på 60 døgn slippes det 332 640 partikler med startposisjoner i henhold til kjent gytefordeling (Figur 5.11.1). Dette er en relativ gytestyrke, og hver partikkel må betraktes som en superpartikkel (representerer et stort antall egg/larver). Dette medfører igjen, som for de øvrige simuleringene for de andre fiskeartene, at alle tall som presenteres er relative til hverandre. De første larvene slippes 1. mars og blir transportert rundt i 120 døgn før de tas ut av modellen ca. 1. juli. Tilsvarende vil de siste larvene, som slippes 31. april, blir transportert rundt til ca. 1. september. Den totale lengden på transportsimuleringen er således 180 døgn.



Figur 5.11.1: Gytefeltene for snabeluer.

Gjennom studie av drivbaner kan vi se at strøm og partikkeldrift er sterkt påvirket av topografien (se også Figurene 5.1.1-5.1.4 i 5.1 Innledning). Snabeluelarvene slippes langs eggakanten og vil således bli mest påvirket av den sterke barotrope (tilnærmet dybdeuavhengig i de aktuelle dyp)

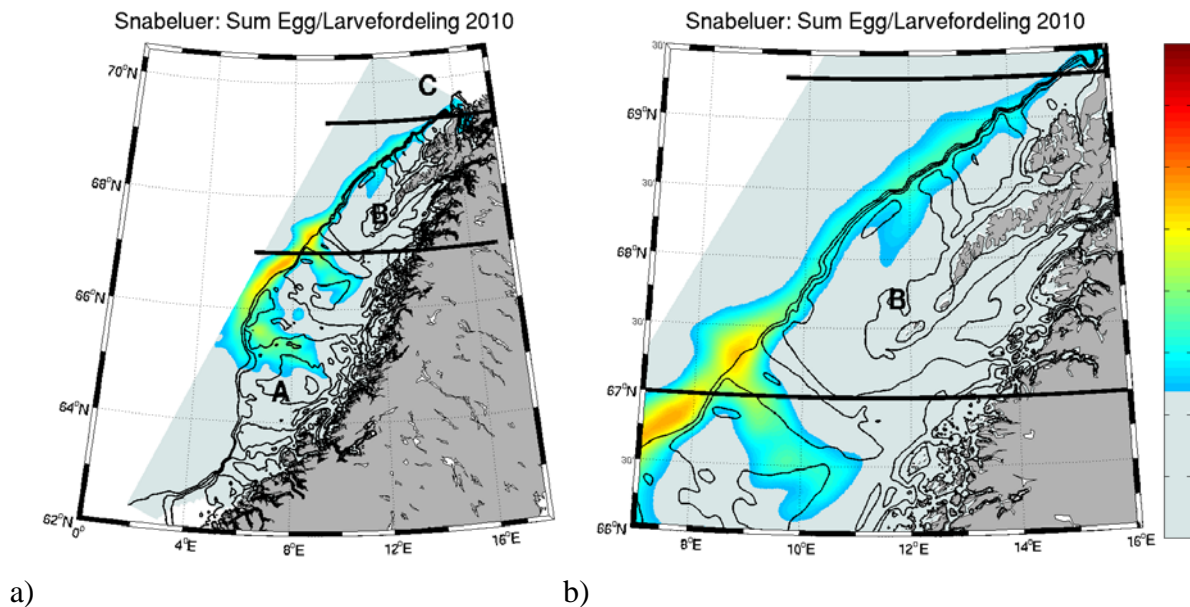
Atlantehavsstrømmen langs eggakanten og føres relativt raskt nordover. Siden det er stor variabilitet i strømfeltet vil også en del føres inn mot kysten i dyprennene som skjærer seg inn østover fra eggakanten. Det gjelder spesielt inn dyprenna sør for Trænabanken og inn Trænadjupet nord for Trænabanken.

Partiklene som slippes ut har 3 hoveddrivbaner. Dette avspeiles i Figur 5.11.2a, som for modellsimuleringene for de øvrige artene viser tidsintegreerte partikkelantall over hele perioden på 180 døgn: 1) følger hovedstrømmen langs skråningen og forsvinner raskt ut av området i nord, 2) transporteres på vestkanten av Atlantehavsstrømmen og fanges opp av de transiente virvlene som dannes i dette området og transporteres ut i Norskehavet (se virvlene i Figurene 5.1.1 – 5.1.3 i 5.1 Innledning), 3) transporteres litt til høyre for hovedstrømmen og føres opp på den smale sokkelen på utsiden av Lofoten der de enten føres nordover mot Barentshavet eller fanges inn i mindre fjorder. Partikler som slippes i sør kan komme inn i Vestfjorden ved transport inn fra Trænadjupet. Vi ser tydelig at områdene med høyeste tidsintegreerte konsentrasjoner er sammenfallende med gytefeltene, siden larvene fra sør føres nordover langs larveslippområdene nordfor. Men det går også en betydelig transport innover på sørsiden av Trænadjupet og mellom Haltenbanken og Sklinnabanken. Detaljutsnitt av fordelingene i området Lofoten-Vesterålen (Figur 5.11.2b) viser at snabeluer skiller seg klart ut fra de andre artene som hovedsakelig gytes i område A og B. Snabeluer i er langt mindre grad spredt ut over kontinentalsokkelen, men holder seg langs eggakanten med noen grener som går inn med strømmen i dyprennene. Det gjelder i særdeleshet transporten inn Trænadjupet, men det er også en viss transport inn i de mindre tverrdypene på Vesterålsbankene.

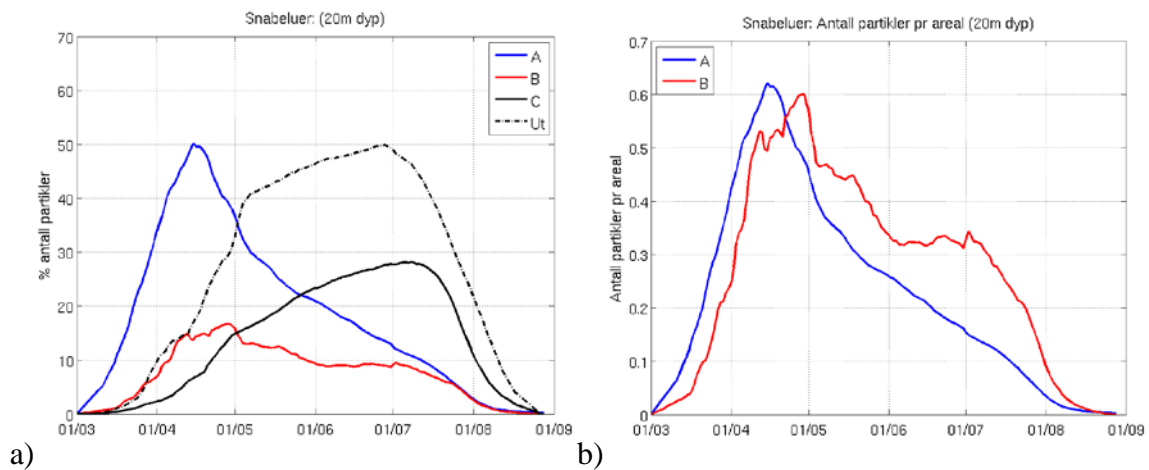
Våroppblomstringsdynamikken med konsentrert fordeling av larveslipp gjelder også for snabeluer som for de øvrige fiskeartene. Tilsvarende medfører det at fordelingen av larvefasen og fasen for pelagisk yngel er konsentrert i tid til et tidsvindu etter gyteforløpet. Gyteproduktene vil passere de ulike områdene med tidsforsinkelse etter hvert som de driver nordover. For snabeluer er transporten primært med Atlantehavsstrømmen. Figur 5.11.3a viser tidsforløpet for forekomst av gyteproduktene i de tre områdene A, B og C, likt som for de øvrige artene. Siden største andelen av larvene fødes nær randen i modellområdet transporteres en betydelig større andel av larvene vestover i Norskehavet og ut av modellområdet (sort stiplede linje i Figur 5.11.3a) enn hva tilfellet er for artene som primært produseres inne på kontinentalsokkelen. Videre ser vi at stadig nye partikler fra område A transporteres inn i område B, slik at andelen partikler i område B holdes relativt høy i forhold til hva som ville være tilfellet dersom vi ikke hadde utslipp av larver i område A. I område C stiger andelen partikler inntil 1. juli da de larvene som ble født tidligst er antatt å ha fått så stor egenbevegelse at de ikke lenger kan transporteres passivt rundt, og dermed tas ut av modellen. Figur 5.11.3b viser at selv om det fødes langt flere larver i område A, er konsentrasjonen i område B større fra slutten av gyteperioden. Den maksimale konsentrasjonen faller sammen med slutten av gyteperioden i slutten av april og den er fortsatt ikke redusert til mer enn halvparten etter ytterligere 2 mnd.

Fordelingspekteret av oppholdstiden for enkeltpartikler innen fokusområdet, B, er vist i Figur 5.11.4a. Oppholdstiden er kortere enn for alle de andre artene som gyter i område A og B, og reflekterer den større hastigheten som transport i Atlantehavsstrømmen medfører. Figur 5.11.4b viser den akkumulerte oppholdstiden for pelagisk avkom for snabeluer i området B. Den viser at 50 % av avkommet oppholder seg bare inntil 15 døgn i området, mens bare 25 % av avkommet oppholder seg

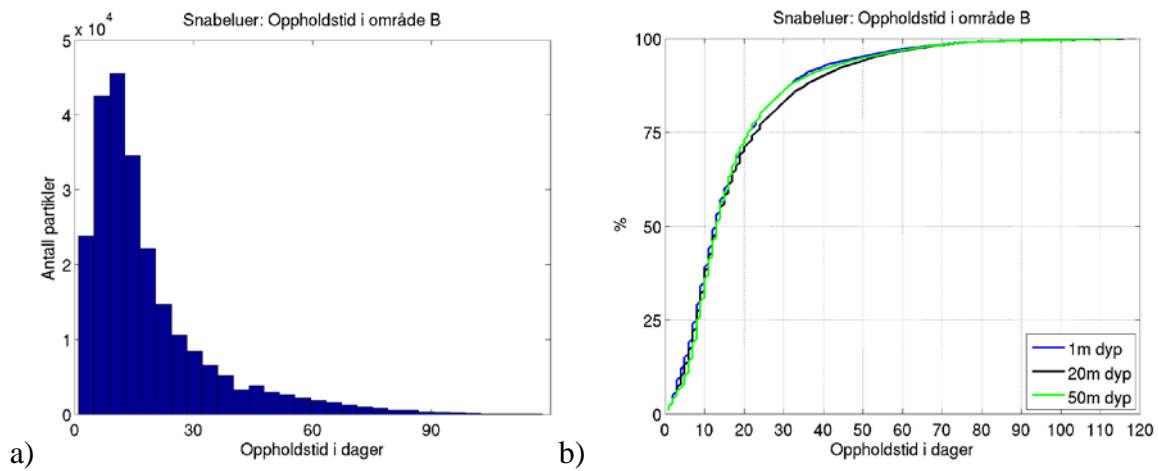
mer enn 23 døgn i området. For snabeluer ble det også utført to eksperimenter der larvene ble plassert i henholdsvis 1 og 50 m dyp. Som vi ser av figur 5.11.4b er disse endringene i transportdyp svært lite sensitive for oppholdstiden i området. Dette skyldes at størstedelen av partiklene føres nordover langs eggkanten med den barotrope Atlanterhavsstrømmen som har svært liten variasjon i styrke med dypet.



Figur 5.11.2: a) Konsentrasjon av larver summert over 180 døgn. Fargeskalaen er relativ og viser økende konsentrasjoner mot mørk rødt. De laveste konsentrasjonene er farget grå. b) Detaljutsnitt.



Figur 5.11.3: a) Prosentvis fordeling av partikler i de tre områdene. Stiplet linje viser det som samlet går ut av modellområdet i sør og vest, pluss det som går ut på dypt vann (bunndyp større enn 2000 m). b) Konsentrasjon av partikler i område A og B.



Figur 5.11.4: a) Oppholdstid for hver enkelt partikkel. b) Den sorte linjen viser et integral av figuren til høyre. Blå og grønn linje viser frekvensfordelingen av oppholdstiden til larver som slippes i henholdsvis 1 og 50 m dyp. Medianverdien er 13 dager, og 25 % av partiklene som slippes i 20 m dyp oppholder seg i område B mer enn 23 dager (21 dager for de som slippes i 1 og 50 m).

5.12 Sammendrag

Utbredelse og gytefelt

De ulike artene som blir diskutert i denne rapporten har gytefelt som vist i Figur 5.12.1. Hovedgytefeltene for skrei er i Lofoten og Vesterålen hvor omtrent 2/3 av bestanden gyter, mens silda har sitt hovedgytefelt på Mørkekysten hvor ca 60 % av bestanden gyter. For de andre artene antar vi at de gyter jevnt innenfor de områdene som er markert i Figur 5.12.1. Siden kunnskap om det absolutte gyteforløpet er mangelfull, lar vi den være normalfordelt rundt midten av gyteperioden (se oversikt over gyteperiode i tabell 5.2.1). Gyteforløpet er relativt, og hver partikkel må betraktes som en superpartikkel (representerer et stort antall egg/larver). Dette medfører igjen at alle tall som presenteres er relative til hverandre.

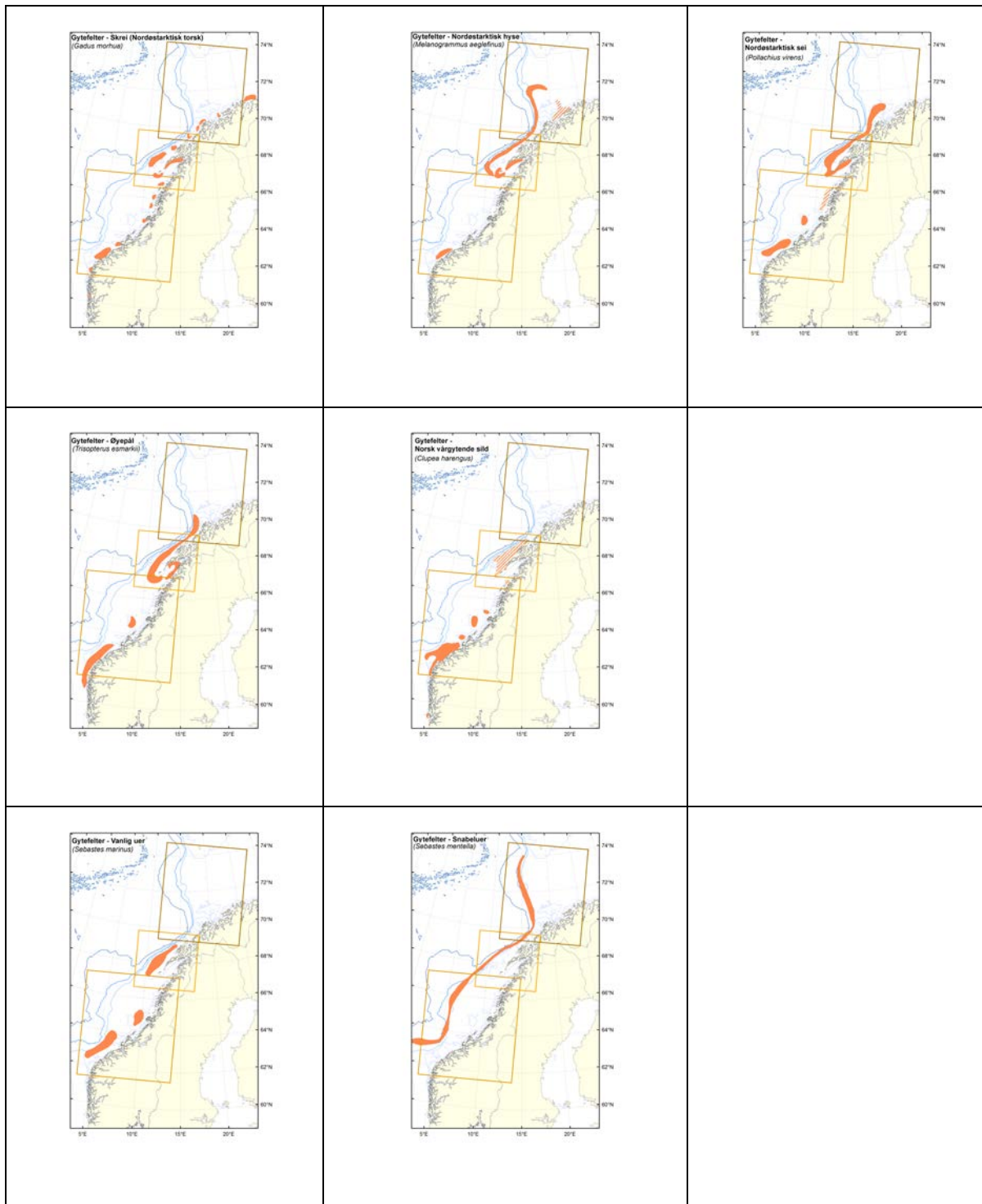
Modellert transport og spredning av larver og pelagisk yngel gjennom fokusområdet

Vi har antatt at vertikalfordelingen av alle larver er tilnærmet lik det som har vært observert for sild og torsk, siden alle larver i denne størrelse i store trekk er visuelle predatorer som er avhengige av samme størrelsesspektrum av byttedyr. Derfor er alle egg og larver antatt å drive fritt i 20 m dyp gjennom hele den pelagiske transportperioden (satt til 120 døgn for hver partikkel i modellen).

Gjennom studie av drivbaner kan vi se at strøm og partikkeldrift er sterkt påvirket av topografien (se også Figurene 5.1.1-5.1.4 i 5.1 Innledning). Avhengig av hvor larvene slippes vil de føres nordover med Atlanterhavsstrømmen langs eggakanten eller om de slippes lenger inne på sokkelen føres noe langsommere nordover med kyststrømmen. Siden det er stor variabilitet i strømfeltet vil også en del føres inn mot kysten i dypprenene som skjærer seg inn østover fra eggakanten.

Ved å summere opp larveposisjon for hver dag i de 120 dagene hvert individ får drive fritt med havstrømmene får vi kart som indikerer områder som hyppig frekventeres av larver (Figur 5.12.2). For alle arter bortsett fra snabeluer finner vi høye konsentrasjoner på Vesterålsbankene.

En prosentvis fordeling av gyting i de tre delområdene er summert opp i tabell 5.12.1 (markert med X-start). I samme tabell er det også oppsummert hvor larvene ender opp etter 120 dagers fri pelagisk drift (markert X-slutt). Transport med transiente virvler som fører partikler ut i Norskehavet er markert som X-tap. Det kommer klart frem at fokusområdet er svært viktig både når det gjelder gyting (ca 80 % av alle skrei egg blir gytt i dette området) og transport av egg/larver gjennom området. Videre ser vi at en stor andel av larvene ender opp i område C, klar til videre transport og oppvekst i Barentshavet.



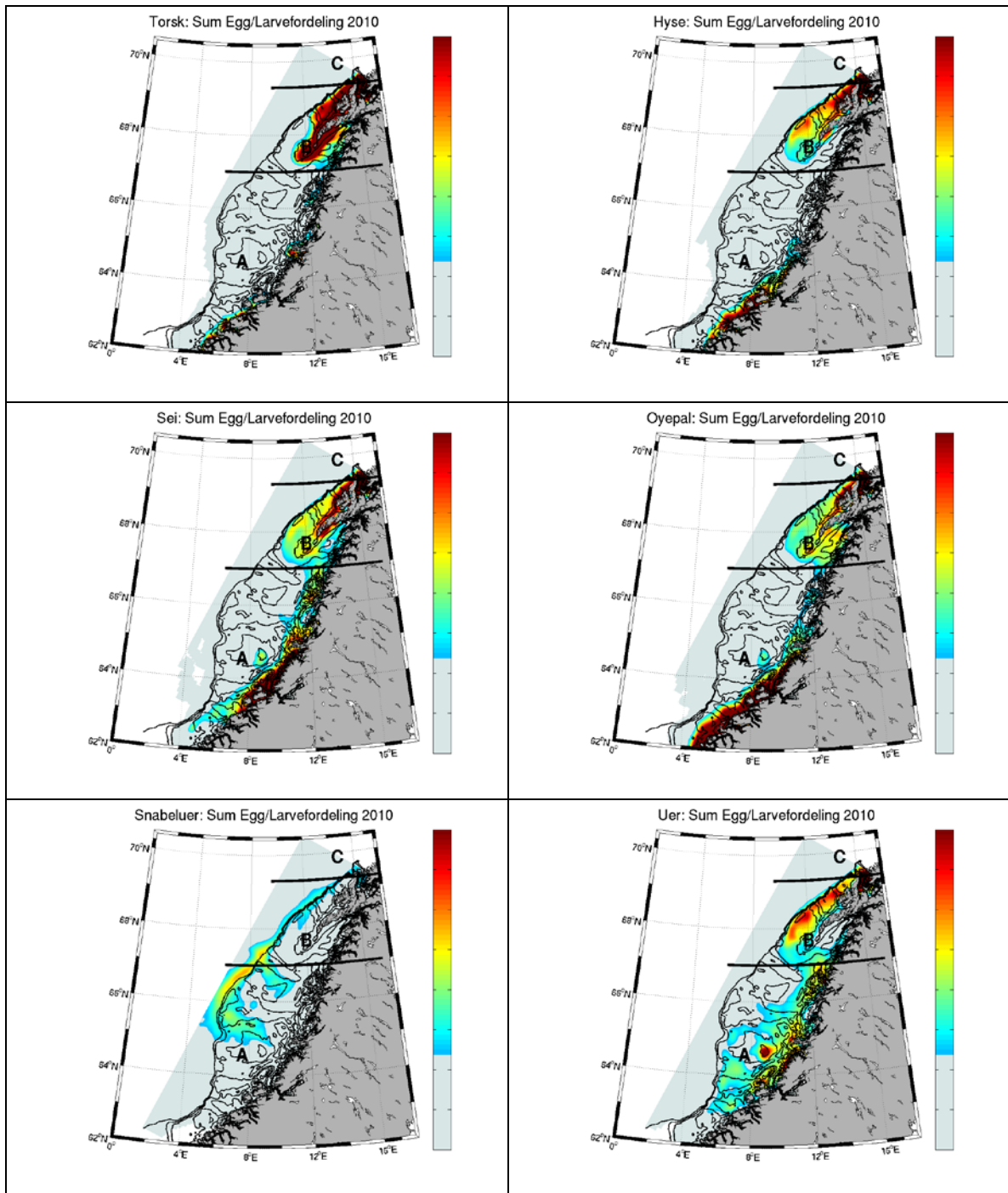
Figur 5.12.1: Gyttefeltene til de ulike artene.

Tabell 5.12.1: Prosentvis fordeling av partikler som gytes i område A, B og C, (X-start), som ender opp i de ulike områdene ved pelagisk tid 120 døgn (X-slutt). Tap indikerer det som går ut over rendene i modellområdet og det som går ut på dypt vann.

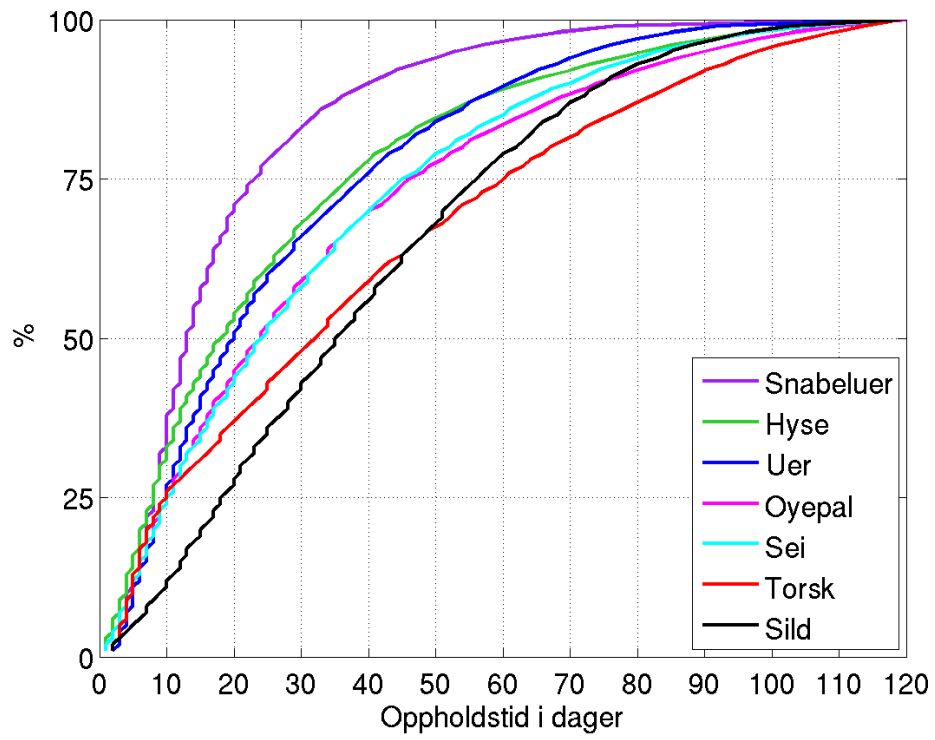
	A-start	A-slutt	B-start	B-slutt	C-start	C-slutt	A-tap	B-tap
Torsk	18	12	82	22	0	64	0	2
Hyse	22	16	70	12	8	65	0	7
Sei	42	22	53	19	5	53	0	6
Øyepål	48	36	48	14	4	43	0	7
Sild	89	36	11	30	0	28	0	5
Uer	60	21	40	19	0	46	1	13
Snabeluer	87	9	11	9	2	32	21	29

Den akkumulerte oppholdstiden for enkeltpartikler innen fokusområdet, B, er vist i Figur 5.12.3. Oppholdstiden for snabeluer er kortere enn for alle de andre artene, og reflekterer den større hastigheten som transport i Atlanterhavsstrømmen medfører.

Modellresultatene viser at torsk og sild har den lengste midlere oppholdstiden i området. For torsk skyldes det at egg, larver og pelagisk yngel som er gytt i Lofoten i større grad stopper opp i bukter, viker og virvler langs transportruten mot Barentshavet, mens den lange oppholdstiden for sild skyldes at partiklene kommer inn i området over et bredt område fremfor bare langs smale transportveier med hovedstrømmene. Snabeluer skiller seg markant ut som arten med lavest oppholdstid i område B, fordi den transporteres gjennom området med den raskere Atlanterhavsstrømmen langs eggja. Også hyse har noe lavere oppholdstid enn de øvrige artene, fordi også denne gyter lenger ute fra land enn de øvrige artene. Medianverdien varierer fra 13 (snabeluer) til 35 dager (sild). Det er ca 400 km fra sørlig til nordlig grense i område B. En medianverdi på 13 og 35 dager tilsvarer da en midlere hastighet på henholdsvis 0.35 m/s og 0.13 m/s. Dette er i overensstemmelse med det vi får dersom vi kombinerer strømkart og konsentrasjonskart.



Figur 5.12.2: Konsentrasjon av larver summert over 180 døgner. Fargeskalaen er relativ og viser økende konsentrasjoner mot mørk rødt. De laveste konsentrasjonene er farget grå.



Figur 5.12.3: Akkumulert oppholdstiden for enkeltpartikler innen fokusområdet, B.

6. Bentos og bunnforhold

Innledning

Siden 2005 har MAREANO kartlagt i Barentshavet med fokus på sårbare og verdifulle områder definert i forvaltningsplanen for Barentshavet (Anon 2005, Buhl-Mortensen et. al 2010). Totalt er et areal på mer enn 100 000 km² kartlagt med over 900 videotransekter (700 meter lange) og ca 225 innsamlingsstasjoner (se faktarute 6.1 for beskrivelse av kartleggings -og analysemetode).

I de MAREANO-kartlagte områdene har vi nå meget detaljerte bunntopografikart som beskriver det undersjøiske landskap på norsk sokkel og kontinentalskråning (Buhl-Mortensen et al. 2010,2012) (se figur 6.1 og 6.2). Den norske sokkelen er langstrakt og dekker flere klimatiske områder. Sokkelen er generelt bred, men i nord utenfor Troms og Nordland ved Andøya hvor vår største dyphavsgravine Bleiksdjupet ligger, er den på sitt smaleste, ca 10 km, og avstanden mellom kysten og det dype Norskehavet er meget kort. Området blir betraktet som svært biologisk verdifullt på grunn av de viktige gytefeltene for sild og torsk som finnes her, samt et variert undervannslandskap med bl.a. verdens største kaldtvanns-korallrev med et stort tilhørende biologisk mangfold.

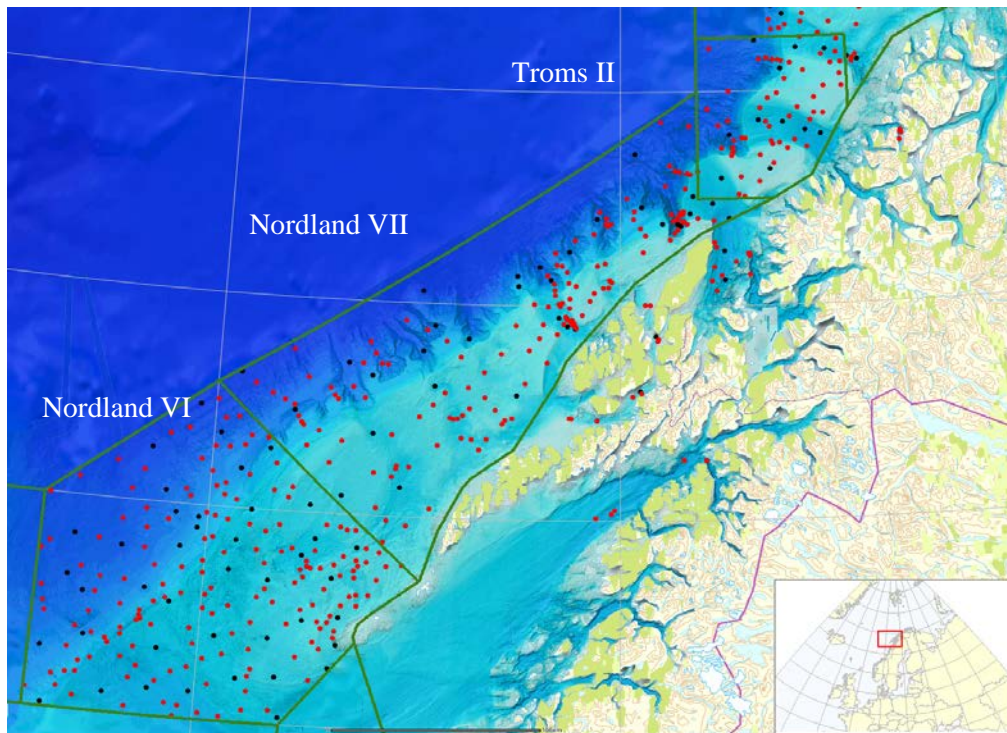
Sokkelområdet utenfor Lofoten-Vesterålen-Troms

Sokkelen utenfor Lofoten, Vesterålen og Troms har et svært variert landskap med et stort biologisk mangfold. Her er sokkelen inndelt i grunne banker adskilt med dype renner og noen av disse har forbindelser innover i fjordene. Disse er skapt av isbreenes skuring. Generelt forekommer de fineste sedimentene i de dypere delene, mens stein og grus dominerer på grunne deler av sokkelområdet (Figur 6.3). Dette er et landskap med rikt næringsgrunnlag for organismer i alle ledd i næringskjeden – fra plankton og korallrev til hval og torsk.

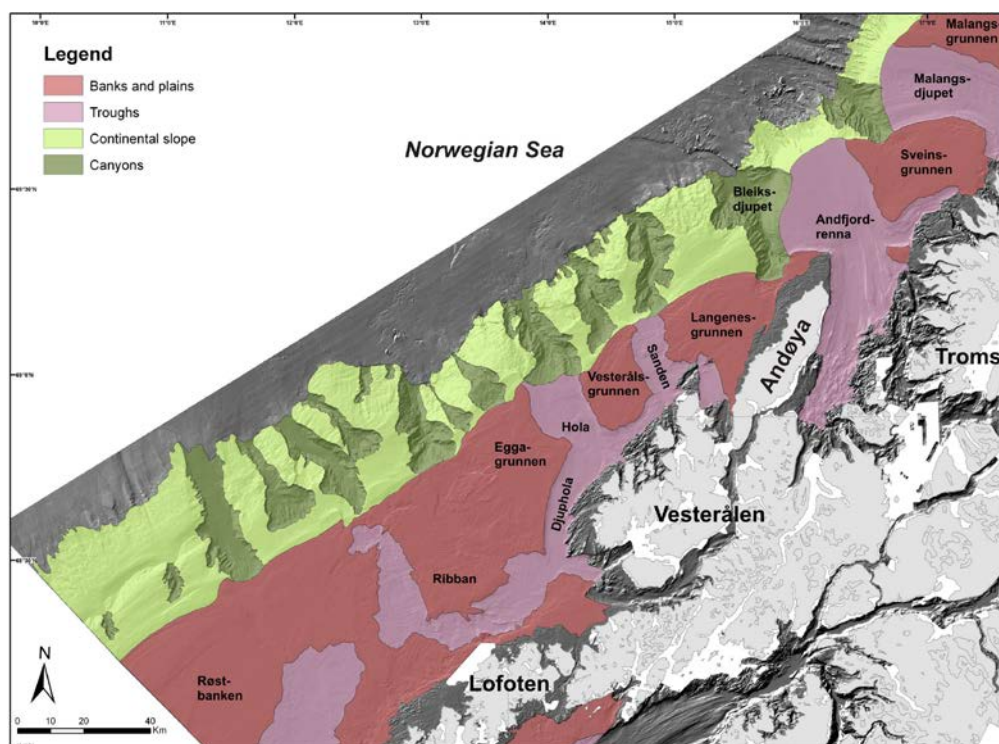
Kanten på kontinentalsokkelen utgjør et ganske klart avgrenset område som starter på 200-500 meters dyp. Herfra skråner havbunnen bratt ned til 3000 meters i det dype Norskehavet. Utfor skråningen skjer en jevn transport av organisk materiale fra det produktive området på sokkelen ned til de dype og mer lavproduktive områdene.

Dyphavet er avhengig av næringstilførsel fra en produksjon som skjer mange hundre meter opp i vannet. Det er ikke store mengder næringsstoffer som normalt når ned til bunnen mens nær kontinentalskråningen vil denne transporten ned gå hurtigere og skje i større omfang, dels på grunn av skrånende terreng og dels grunnet strømmer.

I det som følger blir bunnforhold og dyreliv ved bunnen beskrevet for området som inkluderer Troms II, Nordland VII og Nordland VI (se figur 6.1). Navnene på disse områdene på kontinentalsokkelen utenfor Lofoten ble introdusert i forbindelse med at de nordlige havområdene ble inndelt i lete-områder for olje og gass og blir referert til i forvaltningsplanen for Barentshavet.



Figuren 6.1: Områder som er kartlagt av MAREANO utenfor Lofoten og Vesterålen. Kilde: www.mareano.no



Figuren 6.2: De ulike marine landskapene utenfor Lofoten Vesterålen. Sokkelkanten går i overgangen mellom rødt og grønt område (se Buhl-Mortensen et al. 2012).



Figur 6.3: Sedimenter i Lofoten-Vesterålen-Troms, kartlagt av MAREANO.

Banker

Over bankene vil konsentrasjonen av plankton og andre partikler øke som følge av virvler dannet av vannstrømmer samtidig som man her finner kortest avstand mellom de produktive øvre vannlag og bunnen. Det er en av årsakene til at bankene er gunstige områder for fisk å oppholde seg i.

Bankene består til dels av kompakt moreneleire innleiret med grus og store sand og grusbølger sammen med en del morenerygger bestående av store stein. Landskapet kan mange steder virke goldt men det faste substratet og den sterke strømmen som ofte forekommer over bankene, er gunstige forhold for fastsittende, filterende organismer som svamper.

Trollhummer (*Munida sarsi*) dominerer sammen med armfotinger (*Terebratulina retusa*) på mudderbunnen mens de av isen rundslipte steinene har et artsrikt dekke av svamper, sekkedyr og rødalger (figur 6.4). Her i nord er vannet så klart at selv på dyp ned til 80 meter finner man planter som dekker steinene med et flott violett lag. Noen biotoper som er identifisert er: grunne bankområder, dype bankområder og bank skråninger. Isfjellpløyemerker ned til 300 m tilfører variasjon i habitatene på bankene og steinblokker forekommer oftest langs kantene (se faktaboks 6.1).

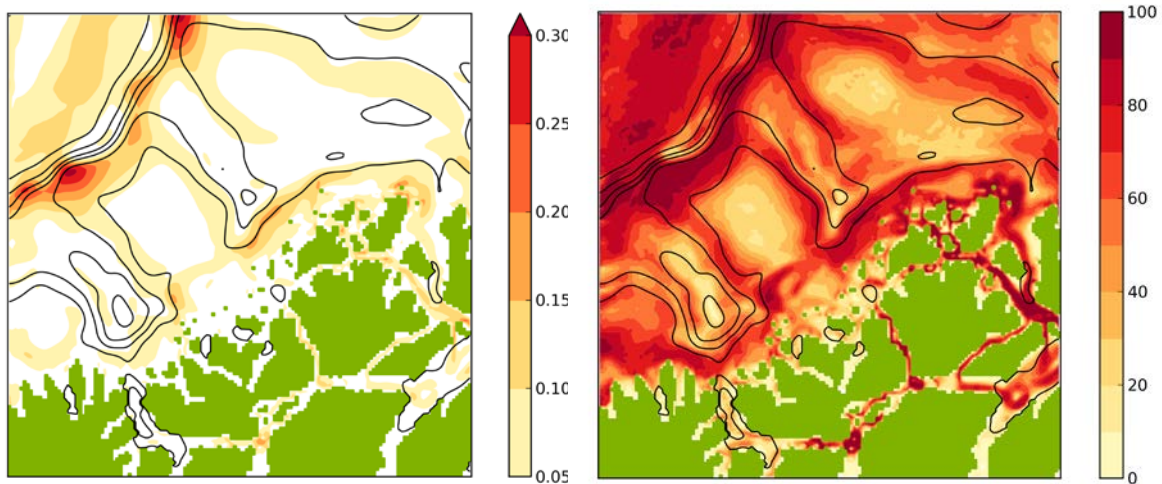
I området utenfor Vesterålen, Lofoten og Troms er svampområder mindre vanlige og har mindre mengder svamper enn lengre nord på Eggakanten og Tromsø flaket. Svampområder med en blanding av svampspikler og mudder forekommer i mindre traui i ytre deler av bankene. Her finner vi de samme artene som lengre nord.



Figur 6.4: Malangsgrunnen og Sveinsgrunnen preges av rike områder med steinblokker som er dekket av alger, svamper og fastsittende dyr og fattige områder med store sand og grusbølger.

Sokkelrenner

Bankene er adskilt av dype renner som på de dypeste stedene har bløt mudderbunn. I de ytre deler av rennene kan strømmen på enkelte steder bli meget sterk og føre til at sanden forflytter seg i store bølger. Figur 6.5. viser strømforhold utenfor Vesterålen modellert fra målinger gjort i Mareano. I hovedsak, og spesielt i områder med bratt topografi og tilhørende sterk strøm, følger strømmen topografien. Et unntak er i sokkelskråningen i svingen vest for Malangsgrunnen. Selv med sterk skråning går strømmen her i motsatt retning. Oppe på bankene og nede i dyprennene mellom bankene med svakere strøm er den topografiske styringen svakere. For oppvirvling av sedimenter er det interessant å se hvor ofte det er sterk strøm. Figur 6.5 viser hyppigheten av døgnmidlet strøm sterkere enn 5 cm/s. Bildet viser tilsvarende som for styrken på middelstrømmen at det er bånd hvor det nesten alltid er sterk strøm. Spesielt er dette tydelig langs eggakanten. Oppe på bankene er strømmen svakere og når bare sporadisk opp i fart på 5 cm/s.

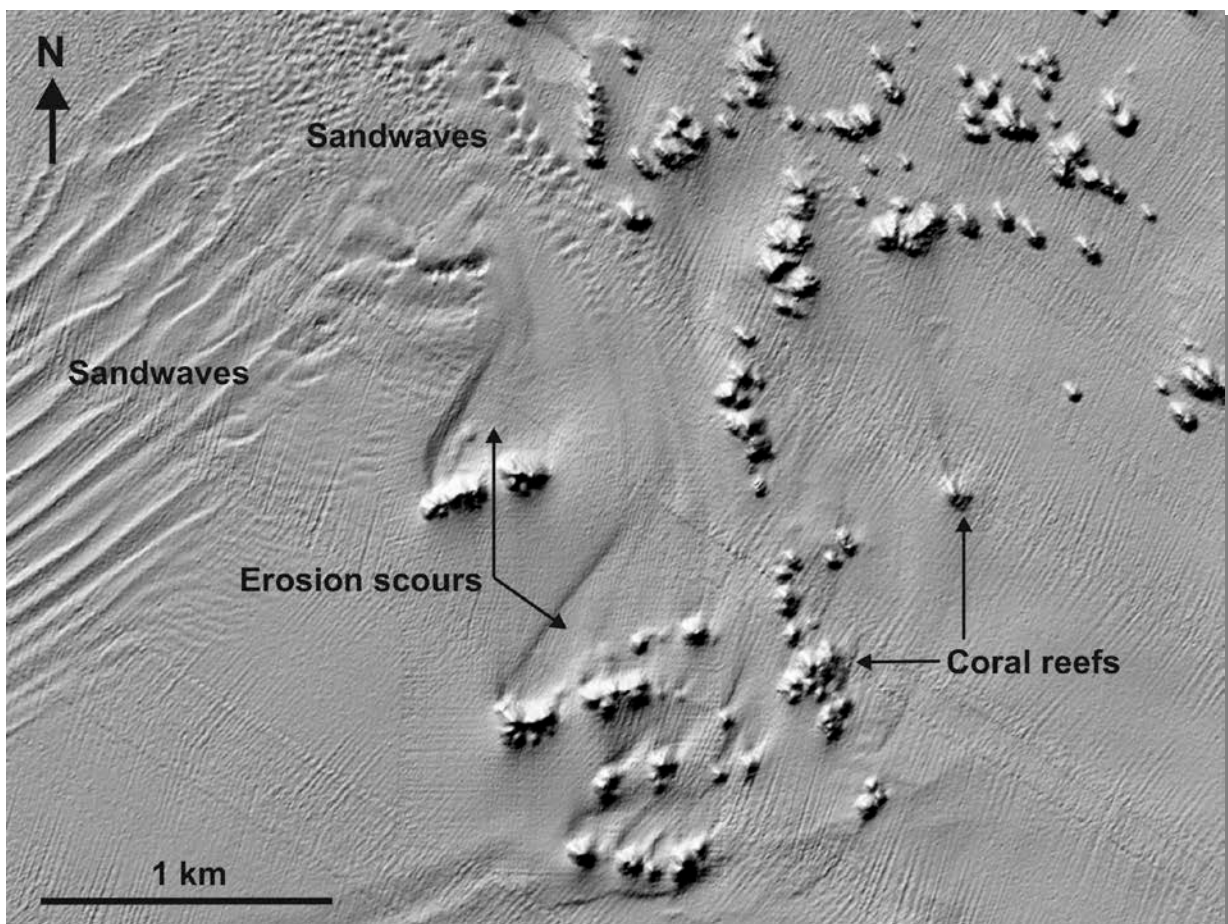
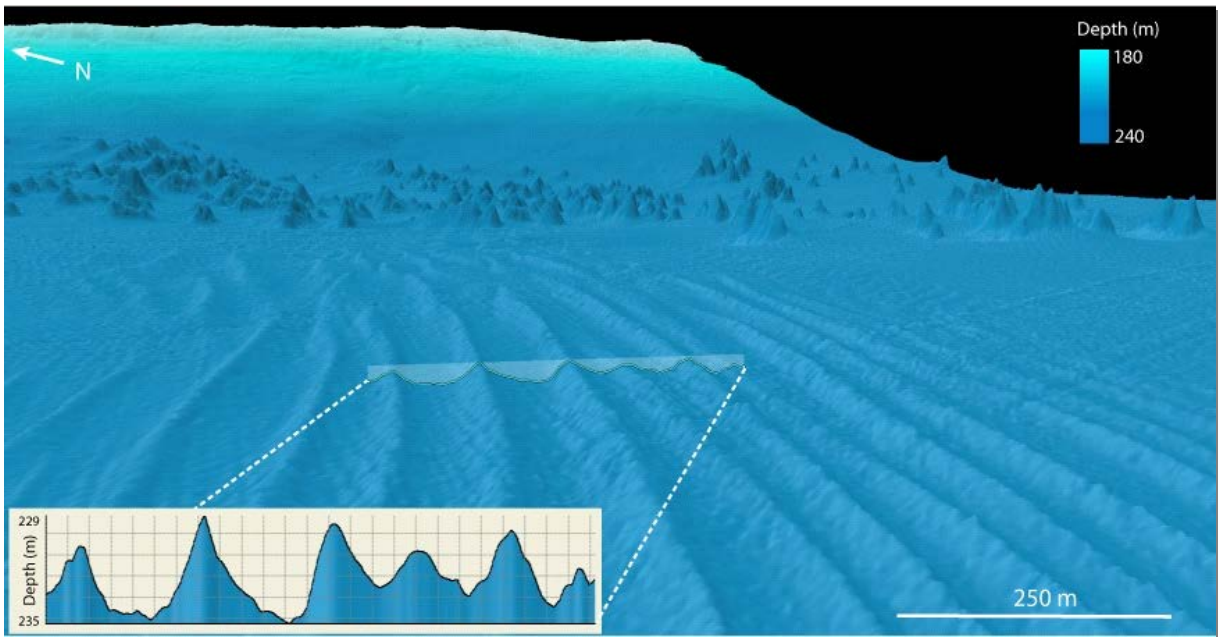


Figur 6.5: Bunnstrømforhold utenfor Vesterålen. Til venstre gjennomsnittlig styrken på modellert bunnstrøm i m/s. Til høyre hyppigheten av døgnmidlet bunnstrøm sterkere enn 5 cm/s. De sorte konturlinjene er dybdekoter på 100, 200, 300, 400, 600 og 1000 m dyp. Bemerk at dette er beregnet på grunnlag av døgnmidlet strøm uten tidevann, maksimal tidevannstrøm kan være sterkere (kilde Ådlandsvik og Ostrowski 2010).

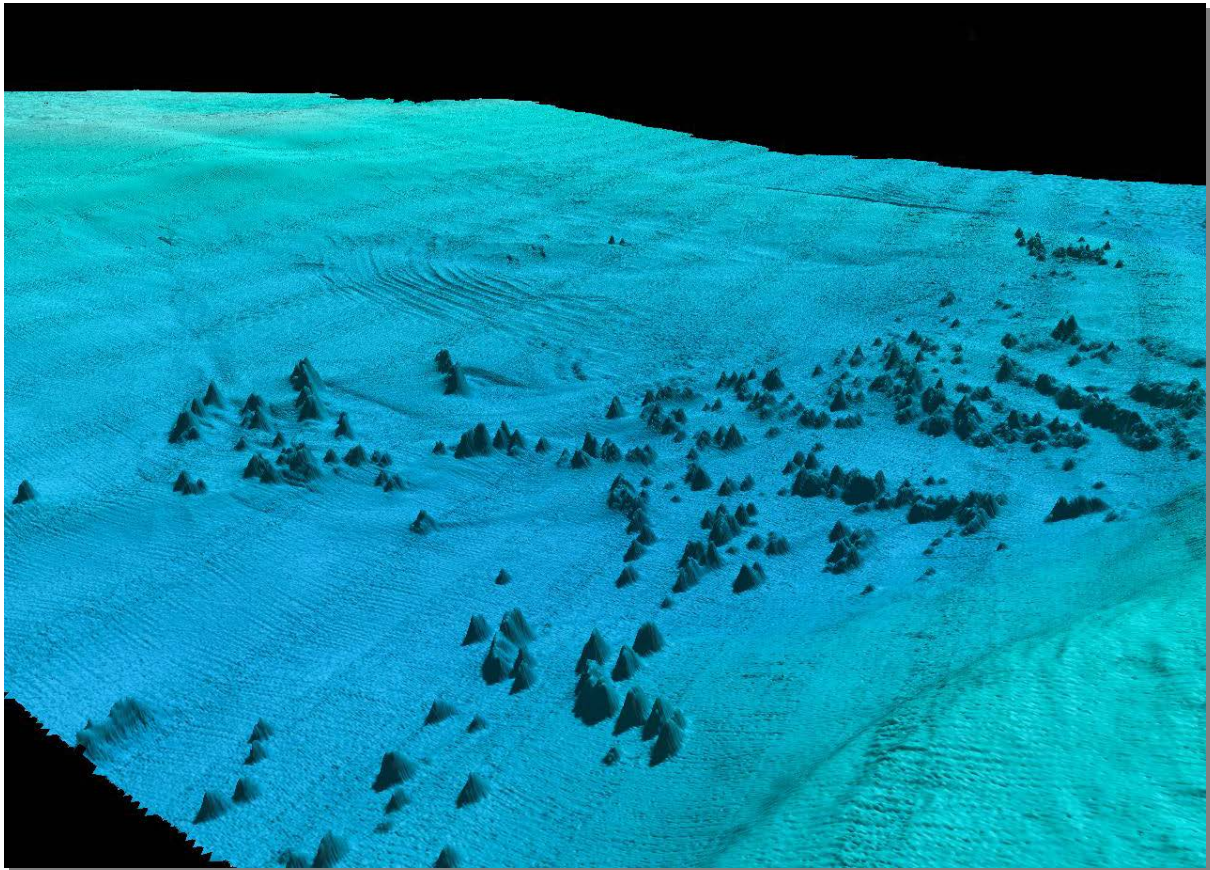
Sandbølger og korallrev

I Hola-området (renna som går på tvers av kontinentalsokkelen nordøst for Eggagrunnen) finnes sandbølger som i andre renner utenfor Vesterålen Lofoten. Generelt er strømmen sterk og bunnfaunaen fattig i områder med sand i bevegelse. De få fastsittende dyrene forekommer i små områder med grus mellom bølgende hvor underliggende substrat blir eksponert.

Havbunnen i Hola består hovedsakelig sand og stein. På sørsida hvor den sterke strømmen hovedsakelig går inn mot land finner vi markante sandbølger (Bøe et. al 2009, Buhl-Mortensen et al. 2012). De største kan sammenlignes med ca. 200 m lange dønninger som er 2 til 6 meter høye. På disse forekommer det mindre bølger som er mellom 10 og 50 m lange og rundt 1 m høye (Figur 6.6). De minste bølgene kalles for sandrifler og er ikke mer enn ca. 10 cm høye. Dyrelivet er sparsomt i dette området og det er en vanskelig bunn å ta prøver av med grabb og bunnprøvetaker ("corer").



Figur 6.6: I "Hola" er strømmen enkelte steder så sterk at den kan generere store sandbølger og grøfter bak korallrev (Bøe et al. 2009).



Figur 6.7: I renna syd for Vesterålsgrunnen, "Hola", står det hundrevis av langstrakte rev som peker mot strømmen (Buhl-Mortensen et al. 2010).

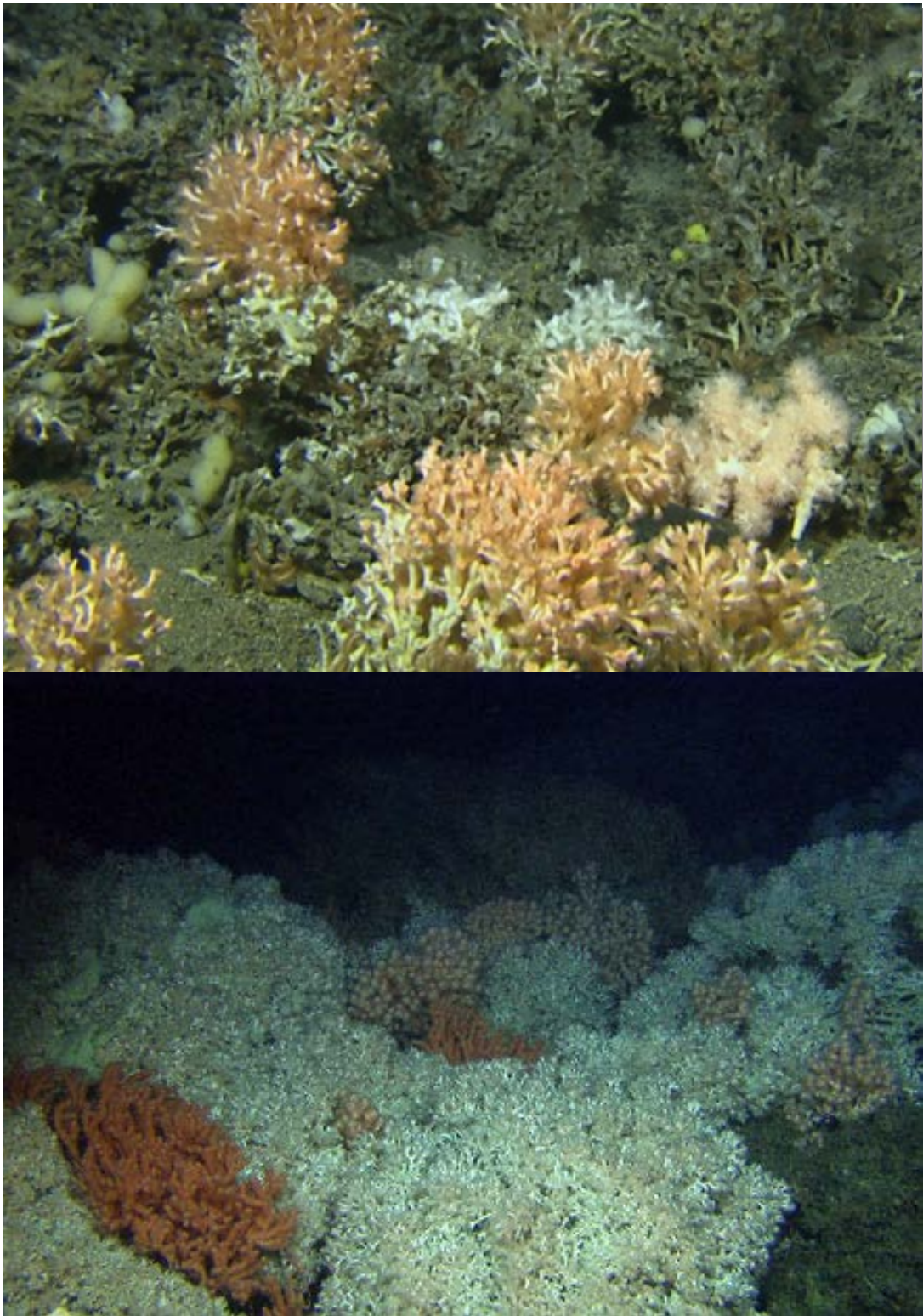
MAREANO har funnet flere nye korallrev på kontinentalsokkelen (se faktaboks 6.2). De nye korallrevene ble ikke funnet på slump, men identifisert på multistrålekartet før toktet. Disse er synlige som små forhøyninger ofte plassert på kanten av langstrakte forsenkninger. Dette er korallrev som gjerne har etablert seg på bredden av isfjellpløyemerker. Disse merkene ble laget av drivende isfjell som skrapet ned i bunnen den gang iskanten lå helt ute på sokkelen, for mer enn 10 000 år siden.

Hola-revene i Nordland VII: På nordsida går strømmen for det meste ut fra land. Her står ca 300 langstrakte korallrev som vokser mot strømmen (Figur 6.7). I form kan disse minne om revene i Trænadjupet, med en levende front mot hovedstrømretningen og en hale av død korall. Revene er omgitt av sand, og framstår som oaser i ørkenen. Etter å ha kartlagt rundt 20 slike hauger med video kan vi så langt konkludere med at de alle sammen er levende korallrev.

Malangsrevet i Troms II: I 2007 ble det oppdaget et friskt og godt utviklet korallrev på ryggen mellom Malangsgrunnen og Fugløybanken, det såkalte Malangsrevet. Revet, som er ca. 30 m høyt og mer enn 1 km langt, er kjent av fiskere, men var ikke kartlagt tidligere.

Røstrevet i Nordland VI: Langs kontinentalsokkelkanten ytterst i Trænadjupet på 300 til 400 meters dyp ligger Røstrevet. I dette området faller sokkelkanten sammen med bakkanten av det store Trænadjup-raset. "Trappetrinnene" som ligger like nedenfor sokkelkanten, er store rasblokker som har beveget seg litt nedover, men deretter stoppet opp (Figur 6.8). Massene videre nedover har beveget seg mer, og blitt brutt opp i mindre blokker eller blitt helt oppløst. De levende korallrevene forekommer fra

sokkelkanten og på ”trappetrinnene” nedover til ca 350 m dyp. De fargerike hornkorallene sjøtre og risengrynkorall fortsetter noe dypere enn *Lophelia*-korallene.



Figur 6.8: *Lophelia pertusa*-korallen forekommer mange steder øverst i raslandskap i det varmere atlantiske vannlaget (Høgre bilde). Til venstre vises koraller på Røstrevet i Nordland VI, dette er verdens største dypvannskorallrev-kompleks.

Mudderbunn/sedimentasjons bassenger

Mellom bankene finnes grøfter eller renner som på de dypeste stedene har bløt slambunn på 200-500 m dyp. I disse sedimentbassengene avsettes det kontinuerlig slam og organiske partikler, noen få millimeter i året, og det er her det meste av forurensningen i det marine miljøet ender opp. Uforstyrrede sedimentprøver fra slambunn utgjør et arkiv som kan brukes for å studere miljøforholdene lag for lag nedover i bunnen.

På bløtbunn i de indre deler av grøftene finner man OSPAR-habitatet "Sjøfjær og gravende megafauna". Her er forekommer rød sjøpølse, *Parastichopus tremulus*, sammen med sjøkrepsen (*Nephrops norvegicus*) som her er tett ved sin nordlige grense. Vanlige sjøfjær arter her er *Funiculina quadrangularis*, *Virgularia mirabilis*, *Pennatula phosforea*, og *Kophobelemnon stelliferum*. *F. quadrangularis* forekommer oftest i områder med noe sterkere strøm på mudderholdig sand. Slangestjernen *Asteronyx loveni* er flere steder observer på denne sjøfjærarten. *P. phosforea* og *K. stelliferum* ser ut å være mer knyttet til finere mudder -og slambunn med svakere bunnstrøm. Dette habitat forekommer generelt nærmere kysten mens *V. mirabilis* forekommer både offshore og nærme kysten. En vanlig fisk i disse områdene er Havmusen.

Gassoppkommer utenfor Vesterålen

I utkanten av korallområdet utenfor Vesterålen oppdaget vi et område med bakteriematter og kalkutfelling. Dette er tegn på gassoppkommer. Vi observerte ingen bobler, og gassen kommer sannsynligvis til havbunnsoverflaten oppløst i porevannet (vannet som ligger nede i bunnen). Oppkommer med naturgass, eller lette hydrokarboner, er kjent fra en rekke steder i Nordsjøen, Norskehavet og Barentshavet. Hva oppkommene betyr for økosystemet, er lite kjent. Dyrelivet på kalkutfellingene var tilsvarende det man ofte finner på annen hard bunn, med svamper, hydroider, anemoner m.m.

Sokkelkanten

Kanten på kontinentalsokkelen utgjør et ganske klart avgrenset område som starter på 200-500 meters dyp, definert av en relativt brå økning i hellingen på bunnen. På sokkelkanten er strømmen spesielt sterk og har stor innflytelse på sedimentene. Her kan man finne store områder med grus og sand i bevegelse som danner store sandbølger. I grusområdene er det ganske vanlig å finne tette bestander med blomkalkoraller (*Drifa*, *Duva* og *Gersemia*) og medusahode (*Gorgonocephalus*). Mangfoldet av store dyr som er synlig på video avtar gradvis nedover i dypet men like nedenfor sokkelkanten, finer vi ofte en fargesprakende havbunn, med korallrev og "skoger" av sjøtre (*Paragorgia*) og risengrynkoral (*Primnoa*) (se faktaboks 7.2 om koraller). Disse lever her i ytergrensen for hvor de kan leve med hensyn på temperaturen i vannet. Nedenfor dypet der temperaturen kan bli lavere enn ca 4 °C forekommer det ikke levende korallrev. Korallblokker fra revene som står øverst i skråningen kan falle nedover til større dyp, men der overlever ikke korallene lenge. Dette ble observert nedenfor Røstrevet i Nordland VI.

Kontinentalskråningen utenfor Vesterålen Lofoten og Troms

Gradienten i dyp og vannmasser er meget stor i området utenfor Lofoten Vesterålen. Det er kort avstand 10-25 km fra 50 meters dyp på banker ned til dyphavslette med konstant lav temperatur på – 1 °C. Fra sokkelkanten og nedover finner vi to markante skiller mellom tre vannmasser som er så forskjellige at de kan betraktes som ulike klimasoner. Vi passerer gjennom tre vannmasser norsk

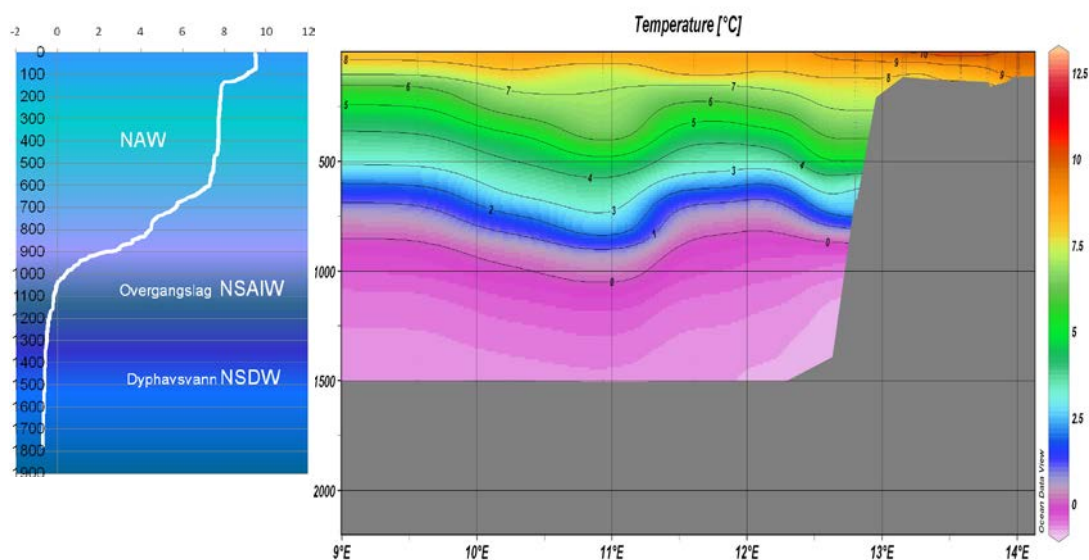
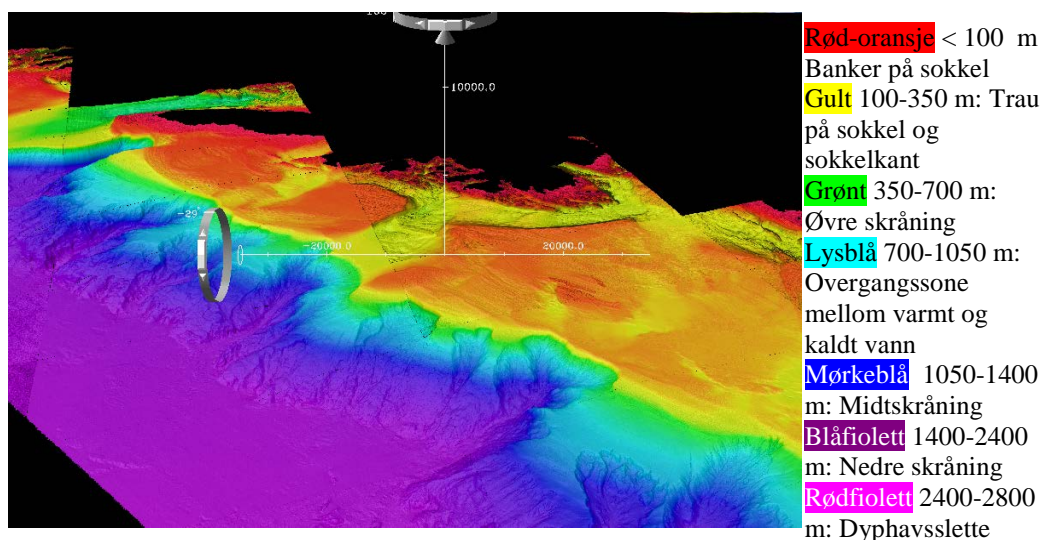
Atlantehavsvann øverst, så et overgangslag med Norskehavs Arktisk Intermediært vann og under 1000 meter Norskehavs Dypvann, overgangen for sonene varierer noe under året (Figur 6.9).

Vanntemperaturen er sammen med bunntyper avgjørende for hvilke bunndyr vi finner i ulike dybdesoner. Skråningen kan deles inn i flere karakteristiske områder med ulikt dyreliv relatert til de ulike vannmassene og landskapene: sokkelkanten, den øvre delen av skråningen med sand og grus, ras-områder og raviner (Figur 6.10). Generelt endrer bunntypene seg fra variert og grov bunn på kontinentalsokkelen, med bankområder med sand, grus og stein, til finkornet bløtt sediment på dyphavssletten. Det tydeligste faunaskillet forekommer på rundt 700-900 meters dyp. Skillet sammenfaller med overgangen mellom Norsk Atlantehavsvann med temperaturer over 0,5 °C og Norskehavs Arktisk Intermediært vann med temperaturer mellom 0,5 og -0,5 °C.

Under dette dybdenivået er faunaen svært forskjellig fra den som forekommer grunnere. Blant annet finner vi 2 meter høye sjøfjær, *Umbelulla*, som kan utgjøre en glissen skog i vannmassen på rundt 1000 m dyp. Hvor gamle slike dyr er vet man lite om og utbredelsen er også lite kjent, ellers er det få store organismer å se. Her finner vi også blåkveite, skolest og en fastsittende manet *Lucenaria bathyphilia*.

Nedre kontinentalskråning ligger dypere enn grensen mellom Arktisk intermediært vann og Norskehavsvann og et fauna skille går her ved rundt 1000-1300 m dyp. Dypere enn dette finner vi en stabil temperatur på mellom -0,5 og -1,1 grader. Her nede består bunnen av ensartede flater med sand blandet mudder og unntaksvis noen steinblokker. Disse landskapene kan videre deles inn i flere naturtyper og biotoper basert på resultater fra analyse av video-opptak fra havbunnen (se faktaboks 6.1).

Selv om det er få organismer å se er det fullt av spor etter dyr på bunnen. Andre faunaskiller er ikke klart knyttet til dyp og temperatur, men har sammenheng med fordeling av landskap, landskapsdeler og bunntyper. Dypere enn 1300 m er sylindersjøroser (*Ceriantharia*) og stilkete fjærstjerner (sjøliljer) vanlige. I denne dypere delen av skråningen er mangfoldet av glassvamp stort. Spesielt er i området hvor rasblokker tilbyr hardbunn er mangfoldet stort.

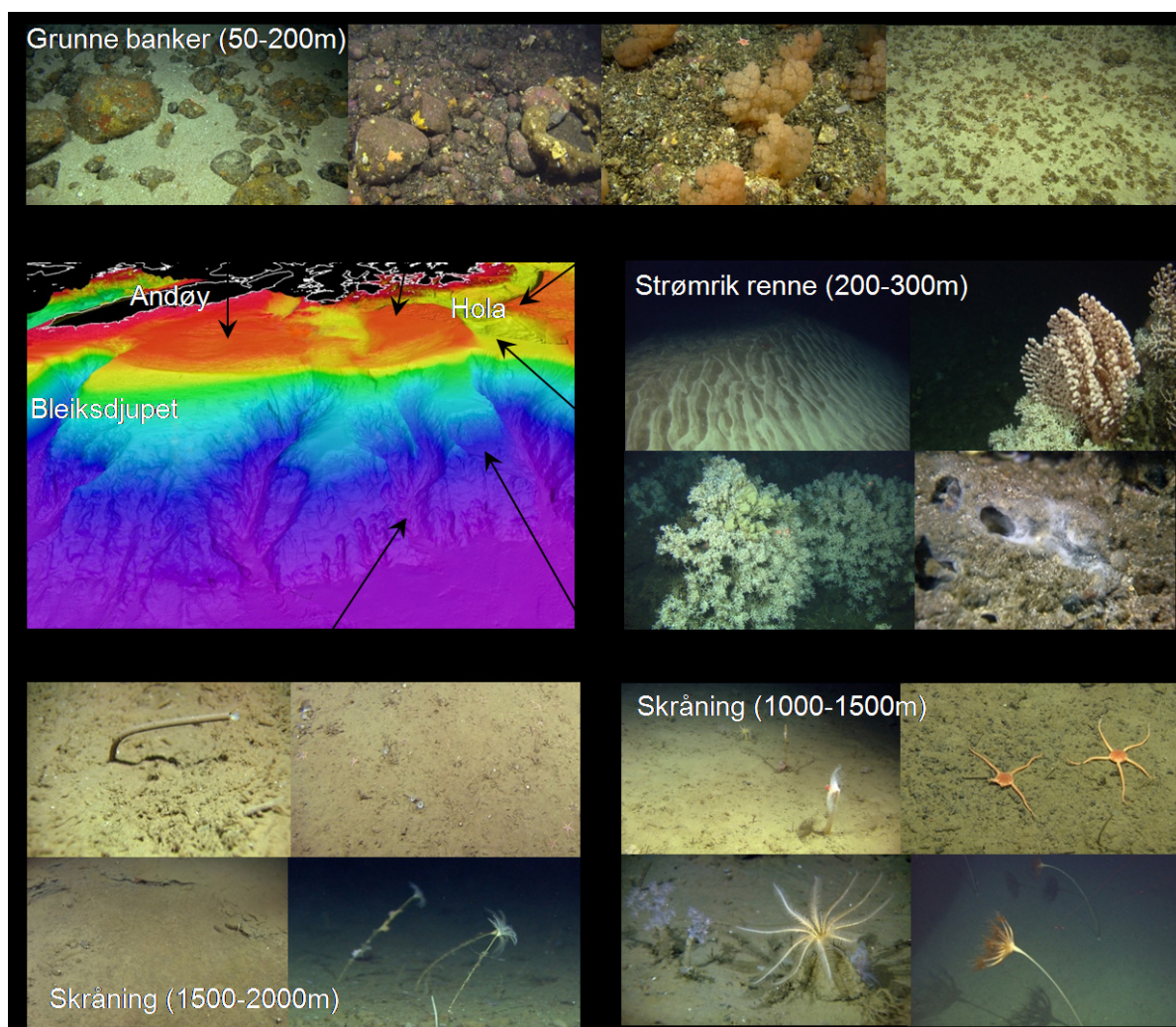


Figur 6.9: Gradienten i dyp og vannmasser i området utenfor Lofoten Vesterålen. Her finner vi tre vannmasser: Norsk Atlanterhavsvann øverst ned til ca 700 meter så et overgangslag med Norskehavs Arktisk Intermediært vann og under 1000 meter Norskehavs Dypvann. Overgangen for sonene varierer noe under året og det forekommer bølgedannelse i overgangslaget. Figurene viser sommer/vår situasjon.

Raviner og ras

I skråningen i Nordland VII finner vi et titalls raviner på rekke og rad og blant disse er Bleiksdypet, vår største undersjøiske ravine, som sammen med Andfjorden er foreslått som marint verneområde (Figur 6.10). Disse ravinenen representerer et fantastisk ”canyon” landskap med bratte sider dekket av hard moreneleire. Vi har i liten grad sett spor etter fiskerier, og hovedinntrykket er at området er relativt upåvirket av menneskelig aktivitet.

Undersjøiske raviner finnes også i Nordland VI, selv om de ikke er like store som i Nordland VII.



Figur 6.10: Eksempler på habitater og bunnforhold utenfor Vesterålen, Lofoten og Troms.

I ravine landskapet øverst i skråningen finnes det tegn på at det siver ut gass fra havbunnen og sjeldent dyreliv og bakteriematter er observert på flere steder. Svarte sedimenter og hvite bakteriematter, samt "enger" av rørbyggende mark er alle tegn på at det lokale økosystemer er basert på omsetning av "alternative" energikilder, så som metan. Men nøyaktig hva som siver ut fra disse oppkommene kan vi ikke si. De rørbyggende markene kan være skjeggbærere (*Siboglinidae*, tidligere kalt *Pogonophora*). De kalles skjeggbærere på norsk fordi de har tentakler rundt munnen. De fleste skjeggbærere får energien sin fra kjemosyntetiserende bakterier som er i kroppen til marken. Skjeggbærere finner man ofte på varme kilder på dypt vann, på råtnende hvalkadavre i dypet og på metan-oppkommer.

Størstedelen av kontinentalskråningen, som er området mellom sokkelkanten og dyphavsslettene, viser tydelige spor etter store ras. Rasene har skjedd i flere omganger, med det siste store og kjente raset for omtrent 4 000 år siden vest for Røstbanken. Nedover i rasområdet finner vi terrasser av hardpakket leire, lodrette bruddflater og ulike avvekslende dyresamfunn. I rasområdet er havbunnen svært kupert, med rygger og skrenter i vekslning med flatere partier. Sedimentblokker som er opptil flere meter lange stikker mange steder opp av havbunnen. Enkelte av skrentene er mange meter høye. Noen steder ser vi en tydelig lagdeling i sedimentene, som gjerne er skråstilt. På den flate mudderbunnen mellom rasblokkene på dypere vann forekom mellom sylindersjøroser (*Cerianthidae*) tett.



Figur 6.11: På 2700 meters dyp står sjølliljene, *Bathycrinus*, tett og mellom dem finner vi sjøpølser på sine korte bein. På bildet sees sjøpølsen *Kolga hyalina*, de hvite punktene er foraminiferer, encellede dyr, med kalkskall.

Norskehavsbassenget

Fra sokkelkanten og nedover i skråningen blir sedimentene bløtere og på rundt 2300 m dyp flater skråningen ut og går over i den store dyphavssletten. Bassenget i Norskehavet er unikt med sin lave temperatur og fattige men gamle fauna. På 2700 meters dyp finner man i det kalde vannet (-0,5 til -1,1°C) en arktisk fauna som ser ut å være felles for de dype delene av Nord Atlanteren og Norskehavsbassenget. Bunnfaunaen er mye rikere høyere oppe på kontinentalskråningen og det er allment kjent at mangfoldet minker mot dypet. Faunaen her er unik men ganske fattig. Megafaunaen består i hovedsak av sjøpølsene *Elpidia glacialis* og *Kolga hyalina*, sjølliljen *Bathycrinus* (Bourgetocrinina) (Figur 6.11) sammen med krepsdyrene *Bythocaris* og *Saduria* og sjøpinnsvinet *Pourtalesia*. Disse artene, eller nære slektinger finnes også på dypt vann i det kanadiske basseng og utenfor Spitsbergen.

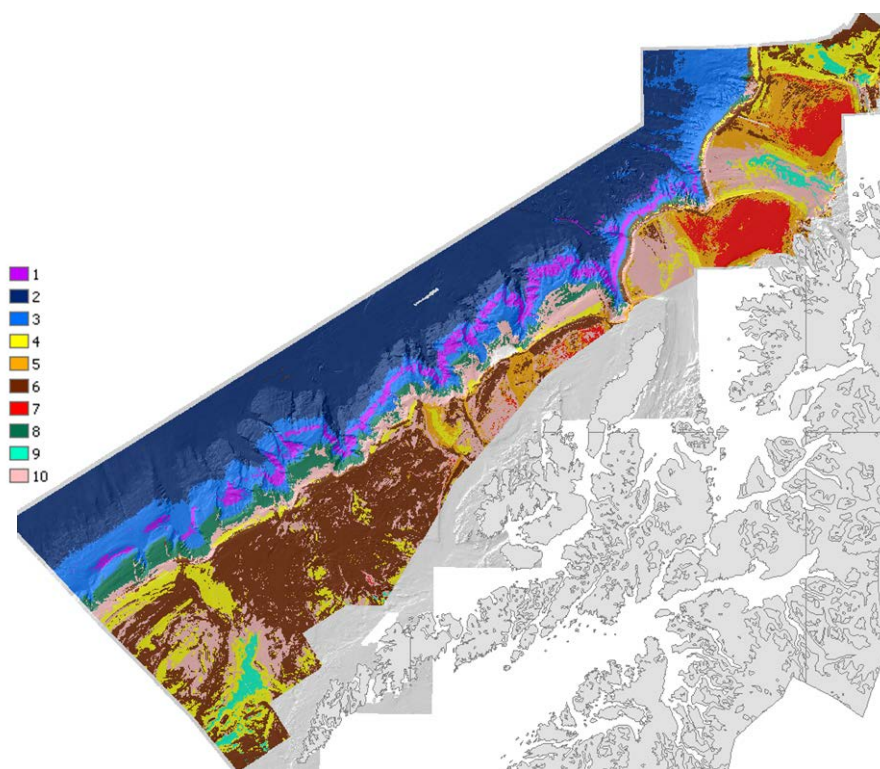
Oversikt over biotoper/bunnsamfunn i de ulike landskapene

For analyse av fordelingen av bunnfauna i relasjon til bunnforhold, temperatur og landskap benytter MAREANO multivariat statistisk analyse (se faktaboks 7.1). Ti biotoper med tilhørende dominerende

arter er identifisert som typiske for ulike landskapselement i havområdene utenfor Lofoten, Vesterålen og Troms (se Figur 6.12 og Tabell 6.1).

Tabell 6.1: Biotoper identifisert i ulike landskapselement utenfor Vesterålen, Lofoten og Troms. For metode beskrivelse, se faktaboks 6.1.

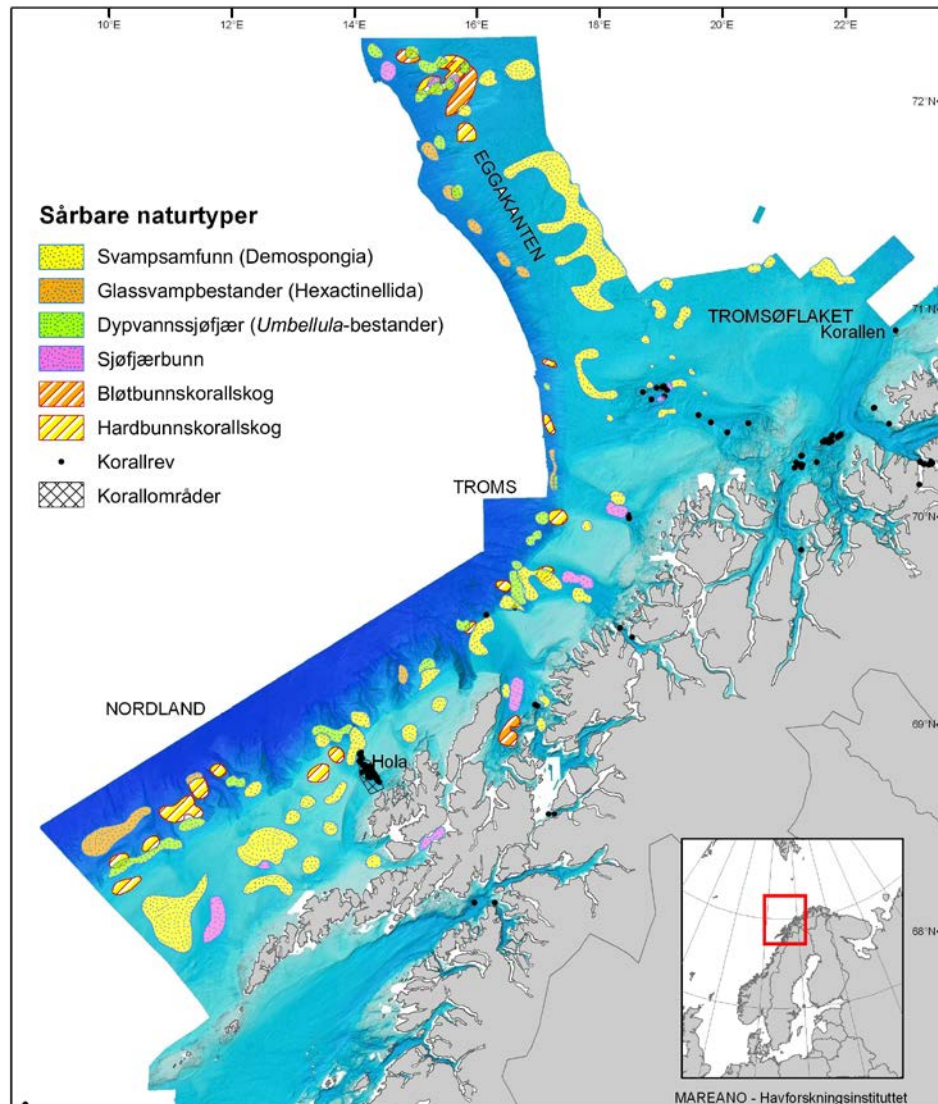
Biotop	Landskaps-element	Sediment	Snitt dyp (m)	Skråning	Typiske arter
2	Nedre skråning /Dyphavsslette	Blandet	2114	Moderat	Bourgueticrinina, <i>Elpidia</i> , <i>Hymenaster</i> , <i>Kolga</i> , <i>Caulophacus</i>
3	Ravine/Bratt skråning	Blandet	1390	Bratt	<i>Chondrocladia</i> , <i>Lucernaria</i> , Pycnogonida, <i>Umbellula</i> , <i>Ophiopleura</i>
1	Midtre skråning	Bløt	1389	Bratt	Nemertini, Actiniaria, Hexactinellida busk, <i>Lycodes</i> sp, <i>Bythocaris</i>
8	Øvre skråning	Grusig	747	Bratt	<i>Gorgonocephalus</i> , <i>Crossaster</i> , <i>Paragorgia</i> , <i>Gersemia</i> , <i>Drifa</i>
9	Sokkelrenne	Slam	290	Flat	<i>Kophobelemnion</i> , <i>Stichopus</i> , Pandalidae, <i>Virgularia</i> , <i>Stelletta</i>
10	Kanter av banker	Sandig grus /Korall rev	263	Moderat	<i>Lophelia</i> , <i>Acesta</i> , <i>Axinella</i> , <i>Primnoa</i> , <i>Protanthea</i>
6	Sokkelslette	Grusig	237	Moderat	<i>Phakellia</i> , <i>Craniella</i> , <i>Geodia</i> , <i>Stryphnus</i> , <i>Mycale</i>
4	Sokkelrenne	Sandig slam	221	Moderat	<i>Asteronyx</i> , <i>Funiculina</i> , <i>Ditrupa</i> , <i>Flabellum</i> , <i>Pteraster</i>
5	Skråning rundt banker	Sandig grus	164	Moderat	<i>Pteraster</i> , <i>Ceramaster</i> , <i>Hippasteria</i> , <i>Sebastes</i> , <i>Spatangus</i>
7	Grunne banker	Grus	76	Flat	Gorgonacea, <i>Filograna</i> , Tunicata hvit, <i>Lithothamnion</i> , Serpulidae



Figur 6.12: Oversikt over biotoper/bunnsamfunn i de ulike landskapene utenfor Vesterålen, Lofoten og Troms. Biotopene er nummerert i henhold til Tabell 6.1.

Sårbare naturtyper

En rekke habitater, eller naturtyper som forekommer utenfor Vesterålen-Lofoten-Troms er vurdert som truede og/eller i nedgang av OSPAR (Deep sea sponge aggregations, *Lophelia pertusa* reef, Seapen and burrowing megafauna og Coral garden). Uavhengig av denne listen har Artsdatabanken vurdert trusselbildet og trendutvikling for marine naturtyper som MAREANO har vurdert som sårbare (Fig. 6.13). Naturtypene, eller habitatene svamp OSPAR (Deep sea sponge aggregations), og korallskog (Coral garden) er av MAREANO hver inndelt i to undergrupper. For mer informasjon, se: http://www.mareano.no/tema/naturtyper/naturtyper/sarbare_naturtyper



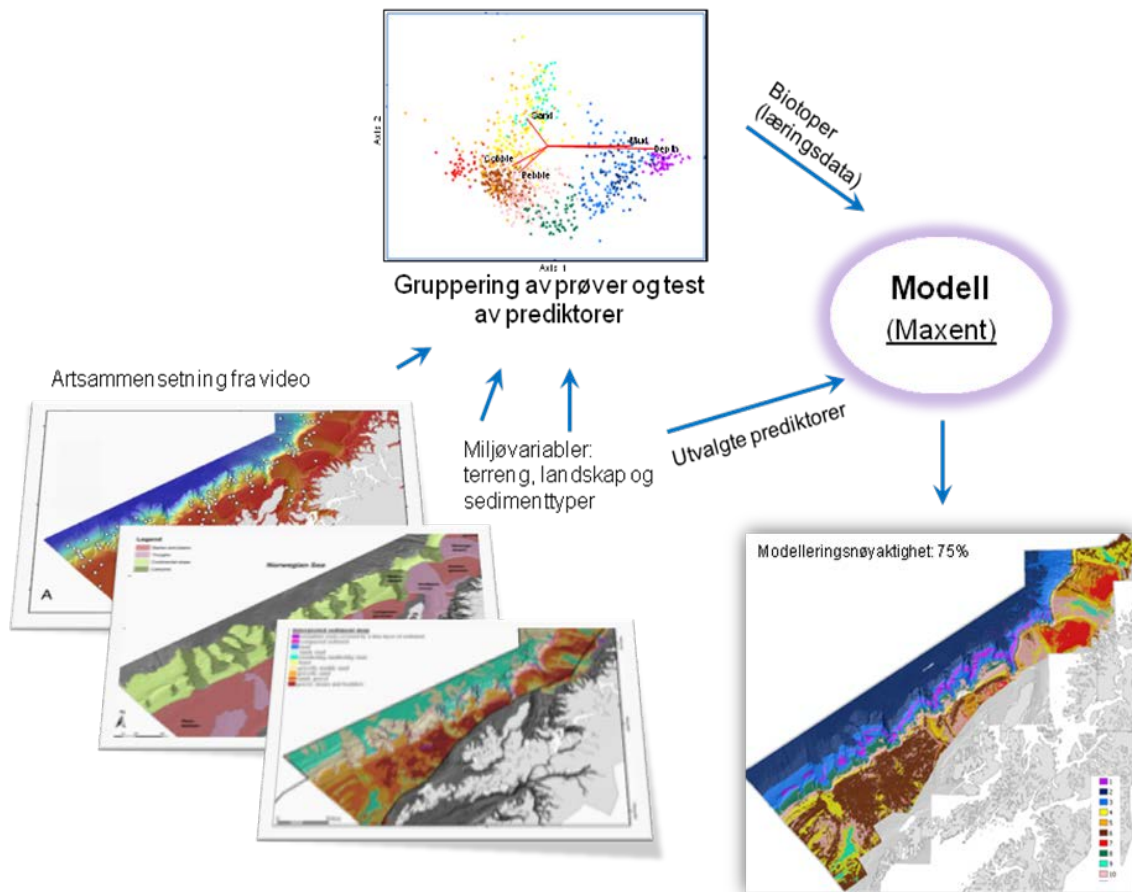
Figur 6.13: Naturtyper som er vurdert som sårbare av MAREANO.

FAKTABOKS 6.1. MAREANO KARTLEGGING OG MODELLERING

Etter at dybdekartlegging er gjennomført i et område blir lokaliteter for dokumentasjon og prøvetaking av bunndyr, geologi og forurensning fordelt slik at variasjonen i landskap, sedimenttype og dyp blir dekket best mulig. Utvalgte lokaliteter blir undersøkt med hjelp av videoriggen Campod som har høyoppløselig videokamera, og på en firedel av lokalitetene blir det også tatt prøver med ulike redskap som henter opp sedimenter fra bunnen. For å dokumentere de små dyrene som lever nede i sedimentene (infauna) brukes det grabb. Større dyr som forekommer mer spredt på overflata av sedimentene samles inn med en 2 m bred bomtrål, og små krepsdyr som svømmer like over sedimentoverflaten fanges med en såkalt epibentisk slede (RP-slede). Sedimentene samles inn med kjerneprøver (bokscorer og multicorer) som går ned til ca. 40 cm under sedimentoverflata. Disse prøvene brukes til å undersøke mengden av miljøgifter nedover i sedimentene. Slike dybdeprofiler kan fortelle hvordan tilførselen av miljøgifter har endret seg gjennom tiden.

I løpet av de syv årene MAREANO har samlet inn prøver fra havbunnen har metodene og omfanget av informasjon om havbunnen utviklet seg til å bli unikt i verdenssammenheng. Nå kan resultatene brukes til å gi viktige innspill til forvaltningsrelaterte spørsmål og utfordringer ikke bare i MAREANO sine kartleggingsområder, men også i forbindelse med forståelsen av fordelingen av naturtyper i dyphavet verden over.

Modellering av bentiske biotoper



Kilder: Buhl-Mortensen et al. (2009a; 2009b), Dolan et al (2009).

FAKTABOKS 6.2. KORALL

Korallrev og sjøtrær finner man ofte på strømsterke områder på ytre deler av sokkelen eller på rygger mellom bankene. Selv om koraller også forekommer grunt i enkelte fjorder er dette unntaket. De fleste korallrev finnes på 200-300 meters dyp ute på sokkelen og forekommer normalt i vann med saltinnhold over 34 promille og temperatur mellom 4 og 8 °C. Aldersmåling på noen av de store revene tyder på at de ble etablert rett etter istidens slutt for 8-9000 år siden. Revene er dannet av *Lophelia pertusa* "øyekorallen" som bygger rev opp til 30-40 meter høye og én kilometer lange. Enkelte steder står revene så tett at de blir omtalt som et rev-kompleks. Et enkelt rev bygges opp av generasjon på generasjon av polypper. Under de levende deler av revet ligger det et flere meter tykt lag med døde korallskjelletter. Korallen finnes både hvit og laksefarget og det er ikke kjent om dette dreier seg om hunn og hann kolonier eller bare er farge varianter. Det største *Lophelia*-rev komplekset man har observert er Røstrevet som ligger på 300-400 m dyp og måler 35 km i lengde og 2.8 km i bredde. Det nordligste registrerte *Lophelia*-revet ligger nordvest for Sørøya. *Madrepora oculata* er ein annan steinkorall man ofte finner sammen med *Lophelia*, men denne er ikke revdannende. Korallrev danner en mengde mikrohabitater som er viktige leveområder for mange arter. Artsmangfoldet er derfor stort. Av 4 faunaundersøkingar gjort på korallrev i Nordøst-Atlanteren er totalt 769 arter observert, hvorav bare 21 er felles for undersøkelsene. Dette tyder på at tallet på arter er mye høyere enn det som er beskrevet hittil (Mortensen & Fosså 2006).

Sammen med revene finner vi ofte hornkoraller (sjøtre, risengrynkoral og sjøbush). Sjøtre kan bli 2-3 meter høy og omtrent like bred. De har hundretalls polypper på grenene som tar opp fødepartikler fra vannet. Sjøtre som på latin heter *Paragorgia arborea* finnes også i flere fargevarianter fra sterkt mørkerød til hvit og forskerne vet ikke hvorfor fargen varierer. Sjøtre er ikke så gamle som revene men enkelte kolonier kan likevel være flere hundre år gamle. Det er en rik fauna av smådyr knyttet til korallene og fisk liker å gjemme seg her. Medusahode er en slangestjerne som med sine mange armer, som slangene i den greske gudinnen Medusa sitt hår, fanger små dyr og partikler fra vannet. De sitter gjerne på sjøtrær og korallrev

Man har også vist at fisk som brosme, lange og uer lever assosiert med rev, og tråling har bidratt til ødelegging av *Lophelia*-rev langs Norskekysten. Koraller er sårbare organismer. I sammenheng med oljevirksomhet er det særlig nedslamming fra oppvirket slam eller utslipp av boreslam, knusing i sammenheng med mekanisk påvirkning fra installasjoner nedlegging av rørledninger og forgiftning etter utslipp av borekjemikalier og olje som kan true korallrev. Det er lite kjent hvordan *Lophelia* reagerer på nedslamming og i hvilken grad de er i stand til å rense seg for slam. Det er også så godt som ukjent hva slags langtidseffekter kjemikalieutslipp kan ha.

De fem vanligste artene i *Lophelia*-rev habitater

LR: *Lophelia-grus*
DL: Død *Lophelia*
LL: Levende *Lophelia*

LR	
Porifera indet.	0,6
<i>Protanthea simplex</i>	0,4
<i>Terebratulina retusa</i>	0,4
<i>Anthelia borealis</i>	0,3
<i>Hornera lichenoides</i>	0,3

LL	
<i>Geodia baretii</i>	0,6
<i>Munida sarsi</i>	0,6
<i>Anthelia borealis</i>	0,4
Hydrozoa indet.	0,4
Porifera indet.	0,4

LR	
<i>Protanthea simplex</i>	0,5
<i>Sebastes viviparus</i>	0,3
<i>Anthelia borealis</i>	0,2
<i>Duva glomerata</i>	0,2
<i>Geodia baretii</i>	0,2

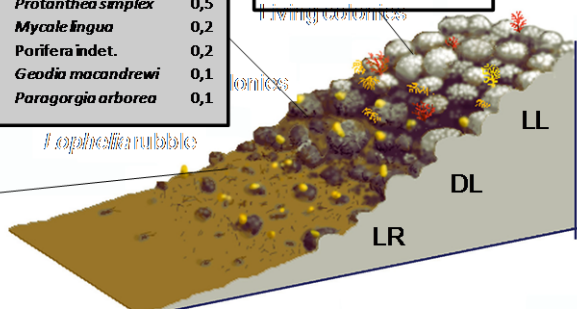
DL	
<i>Protanthea simplex</i>	0,7
Porifera indet.	0,6
Hydrozoa indet.	0,4
<i>Sabella penicillus</i>	0,4
<i>Acesta excavata</i>	0,3

LL	
<i>Protanthea simplex</i>	0,5
<i>Mycale lingua</i>	0,2
Porifera indet.	0,2
<i>Geodia macandrewi</i>	0,1
<i>Paragorgia arborea</i>	0,1

LR	
<i>Mycale lingua</i>	0,7
Porifera gulskorpe	0,6
<i>Phakellia</i> -liknende	0,2
<i>Delectopecten vitreus</i>	0,1
<i>Eunice norvegica</i>	0,1

DL	
<i>Mycale lingua</i>	0,6
<i>Phakellia</i> -liknende	0,4
Hydrozoa indet.	0,2
<i>Geodia atlantica</i>	0,2
<i>Geodia baretii</i>	0,2

LL	
<i>Mycale lingua</i>	0,7
<i>Phakellia</i> -liknende	0,6
<i>Paragorgia arborea</i>	0,3
<i>Primnoa resedaeformis</i>	0,3
Porifera indet.	0,1



7. Fiskeforekomster på grunt vann i området Lofoten-Vesterålen-Senja

Bakgrunn

Både de tradisjonelle forskningstoktene og de kommersielle fiskeriene gir svært begrenset informasjon om fiskeforekomstene i områder med bunndyp mindre enn 30 m. Mange av disse områdene er sterkt bølgeeksponerte, og dermed er både toktvirksomhet og fiskeri svært væravhengig. Med unntak av rognkjeksfisken er det i Nordland-Troms kun sporadiske landinger av kommersielle fangster fra slike områder. Den geografiske oppløsningen i landingsstatistikken er for grov til å identifisere disse fangstene (Busch et al., 2012). Havforskningsinstituttet sitt årlig kysttokt om høsten, rettet mot sei og kysttorsk (Berg et al 2012), dekker i hovedsak kystbankene og de store fjordene og har ingen dekning i områder med bunndyp mindre enn 30 m.

På bakgrunn av dette ble kartlegging av fiskeforekomster på grunt vann en av målsetningene i prosjektet KILO. I november 2011 ble det gjennomført et tokt med 5 innleide sjarker som fisket i en uke med småmaskete trollgarn og torskeruser. Vanskelige værforhold og vintermørke gjorde det problematisk å arbeide særlig grunnere enn 15 m. Supplerende målinger med åleruser og undervannsvideo ble gjort med ett fartøy i 3 uker i august-september 2012. Ålerusene ble brukt for innhente data grunnere enn 15 m og undervannsvideo ble brukt som en alternativ metode for å kartlegge fisk og som en metode for å dokumentere bunnforholdene på de stasjoner hvor det ble fisket både i november og august. I november 2012 ble de fleste stasjoner fra november 2011 repetert med ett fartøy i 4 uker. Røst-området ble ikke dekket i 2012.

Materiale og metoder

På novembertoktene ble en kombinasjon av trollgarn og torskeruser valgt for å kunne dekke et stort lengdespekter av fisk. På hver fiskestasjon ble det satt en standard garnlenke, sammensatt av to trollgarn med 36 mm stolpelengde og to med 45 mm stolpelengde, samt to doble torskeruser som ble satt i umiddelbar nærhet. I november 2012 ble trollgarna rigget om slik at de ble hevet ca 40 cm over synkelina. Dette for å unngå de store krabbefangstene som påførte mye skade både på fisken og garna i november 2011. Området ble delt i 5 regioner (Figur 7.1):

Røst: Grunnene rundt Værøy og Røst

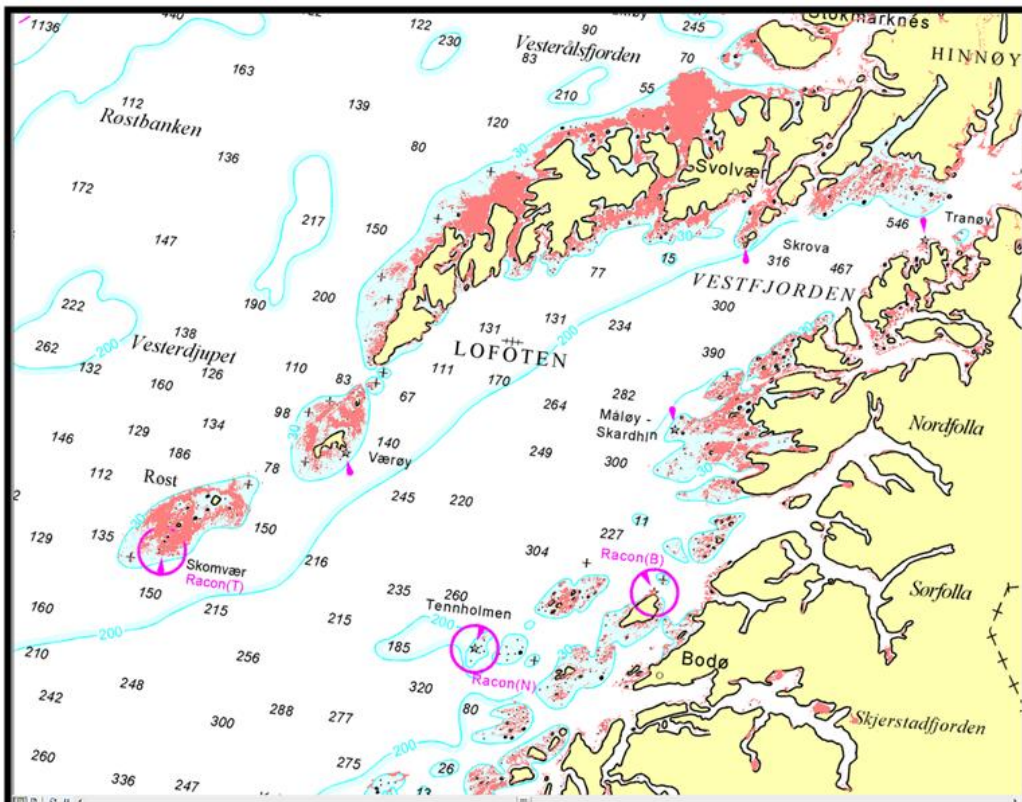
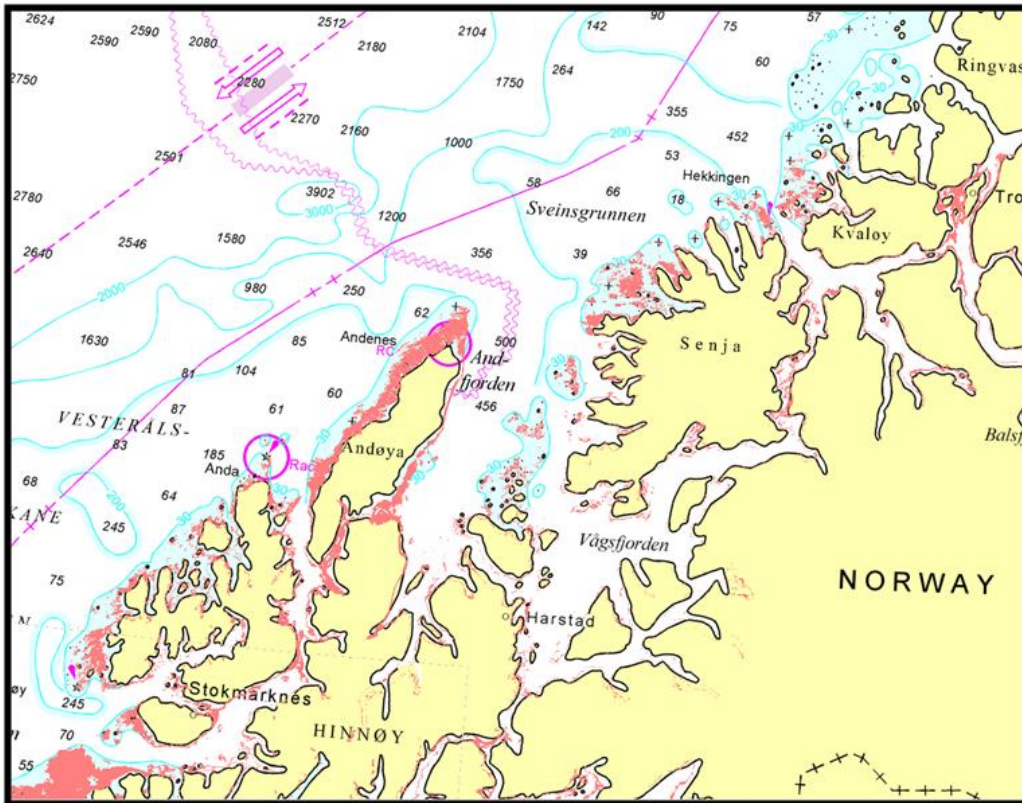
Innersida: fra Skrova til Lofotodden

Yttersida: Lofotodden til Laukvik

Vesterålen: Melbu til Anda fyr

Senja: Hekkingen til Skrolsvik, inklusiv grunnområdene uti Andfjorden

I Figur 7.1 er områder med dybde mellom 5 m og 30 m markert. Disse er digitalisert fra detaljkart og arealberegnet (Tabell 7.1). Yttersida er den regionen som har størst areal i dette dybdeintervallet.



Figur 7.1: Kystområdene i Lofoten og Vesterålen. Bunnndyp 5-30 m markert med rødt.

Lokalkjente fiskere hadde i hver region definert områder som de mente var viktige oppvekstområder for ungfisk. Halvparten av stasjonene ble valgt innenfor de fiskerdefinerte områdene og halvparten utenfor. Hver stasjon ble valgt ut ved først å gjennomføre en arealvektet, tilfeldig trekning blant de fiskervalgte lokalitetene og deretter velge en tilfeldig posisjon innenfor lokaliteten.

På august-toktet var målsetningen å få bedre dekning av den minste fisken i de grunneste områdene ved bruk av videoobservering og fiske med åluser. Åluserne ble operert fra lettbåt og aksjonsradiusen innenfor ett døgn var dermed noe begrenset. For hver av de dagene som var avsatt til ålusefiske, ble det valgt ut et strandområde (åluselokalitet) med en utstrekning på 3-5 km, hvor det ble gjort 10 rusestillinger, hver med to doble ruser.

Et viktig formål med videoobservasjonene i august var også å dokumentere bunnforholdene der fiskestasjonene var gjennomført (både i november og august). Det ble derfor ikke kjørt rettlinjete, tilfeldige transekt av en standard lengde, men kursene ble valgt slik at en fikk kartlagt flere nærliggende fiskestasjoner i et og samme videotransekt. Video-materialet er så langt bare brukt kvalitativt.

Ståtid for bruket var typisk fra lunsjtid til neste morgen (ca 20 timer) på alle toktene. I august ble det gjort forsøk med lengre ståtid, men det førte til at en del fisk ble ødelagt av krabber.

All krabbe og fisk ble talt og registrert, og all fisk ble lengdemålt. For torsk og kveite ble det tatt otolitter for aldersbestemning av alle individer. For torsk ble det også tatt genetik av alle individ. Genetikprøvene er analysert for 3 mikrosatellitter og panthophysin, med henblikk på skille mellom kysttorsk og nordøstarktisk torsk. Genetikprøvene fra november 2012 er per februar 2013 ikke analysert. Datajournalen fra Vesterålen i november 2011 forsvant i posten, men for torsk og taskekrabbe var data også registrert på andre skjema.

Resultater novembertoktene

Tabell 7.1 viser gjennomsnittsfangst per setting (4 trollgarn pluss to doble torskeruser) innenfor hver region i novembertoktene. Fiskedypet var i intervallet 15–30 m for de aller fleste settingene. Noen få var satt litt grunnere. Trollgarna bidrar til det aller meste av fangstene. Lite ble fanget i torskerusene, bortsett fra noen stasjoner nord på Senja hvor de ga en del torsk. Omrigginga av trollgarna før toktet i november 2012 resulterte i markant reduksjon i fangsten av taskekrabbe. Det kan tenkes denne omriggingen har redusert fangbarhet for noen av de mest bunn-nære artene, men dette kan være noe oppveid ved at den nye riggingen holder garna mer fangbar gjennom hele ståtiden. Figurene 7.3–7.16 viser stasjonsvise fangster for de hyppigst forekommende artene under novembertoktene. I de fleste områder, unntatt nordlige del av Senja, var det store fangster av taskekrabbe i trollgarna. Torsk og sei var også ganske tallrike i fangstene.

Tabell 7.1: Gjennomsnittsfangst (antall) per setting innenfor hver region. Areal for 5-30 m bunndyp i hver region og antall stasjoner i hver region er vist i toppen av tabellen. *: Data mistet.

Areal km ²	36	177		466		64		196		215
Region	Røst	Innersida	Innersida	Yttersida	Yttersida	Vesterål	Vesterål	Senja	Senja	Andenes
Periode	nov.11	nov.11	nov.12	nov.11	nov.12	nov.11	nov.12	nov.11	nov.12	nov.12
Antall stasj	8	16	19	6	8	12	13	19	19	4
Taskekrabbe	116.63	39.56	12.53	210.00	33.13	590.00	22.85	46.05	5.11	21.50
Torsk	7.50	5.50	5.95	14.33	7.50	9.08	3.69	12.95	11.26	8.25
Sei	7.50	3.63	6.32	18.17	12.50	*	2.23	3.42	1.42	4.25
Lususer		7.19	5.05		0.13	*	0.77	0.16	0.42	
Lange	0.63	2.06	0.89	2.67	1.25	*	0.54	0.32	0.16	
Brosme	0.13	1.75	1.00	1.50	0.88	*	0.69	0.95	1.16	0.25
Sandflyndre	0.13	0.38	0.37		0.13	*	0.38	2.47	0.58	
Kloskate		0.31	0.16	0.17		*	0.15	1.68	0.26	0.25
Rødspette	1.13	0.13	0.16	0.17	1.50	*	0.38	0.68	0.26	0.50
Lyr		1.38	1.84	0.17	0.25	*	0.08	0.11	0.42	
Hyse		0.25	0.32	0.33	1.50	*	0.85	0.89	0.68	
Kveite	0.38		0.11	1.00	0.50	*	0.23	0.26	0.16	1.50
Trollkrabbe		0.44			0.25	*	0.08	0.26	0.11	
Vanlig ulke					0.13	*		0.32	0.21	
Lomre	0.50		0.68		0.13	*	0.08	0.05	0.32	0.25
Breiflabb		0.25	0.53	0.17		*				
Rognkjeks						*		0.16		
Gråsteinbit			0.21			*		0.11	0.05	
Smørflyndre			0.11	0.33		*	0.08			
Hummer		0.06				*				
Sild			0.11			*		0.05		
Hvitting						*	0.08	0.05		
Gapeflyndre						*	0.08	0.05	0.05	
Øyepål	0.13		0.05			*				
Sypike			0.05			*				
Panserulke						*			0.11	

Resultater augusttoktet

Tabell 7.2 viser fangst summert over alle de 10 ålerusesettingene innenfor hver åleruselokalitet. Kartene (Figurene 7.13–7.16) viser summert fangst for fem og fem nærliggende ålerusesettinger. Fiskedypet er i dybdeintervallet 5–15 m for alle settinger. Artssammensetningen er her noe forskjellig fra det som ble observert i trollgarn og torskeruser i november. Mye av forskjellen skyldes at mange av disse artene er knyttet til strandsonen og finnes ikke særlig dypere. Noe skyldes at ålerusene er mer småmasket enn torskerusene. For torsk og sei er det noe mer innslag av 0-gruppe fisk i ålerusene sammenliknet med de andre redskapene. Tabell 7.3 viser samlet aldersfordeling for torsk for hvert tokt.

Videoobservasjonene er gjennomgått for å beskrive bunntype og å studere forekomster av 0-guppe torsk. Det ser ut til at 0-gruppe torsk (og tangkutlinger) er mindre fangbare i ålerusene enn større fisk. 0-gruppe torsk viser tendens til aggregering/stiming nær strandsonen, men er jevnere fordelt på flatere bunn med sand, grus eller småstein med noe vegetasjon. Lite 0-gruppe fisk ble observert på fjell- og steinbunn (både med og uten vegetasjon). En god del 0-gruppe registrert på video på Innersida, og sør på Senja, men veldig lite på Yttersida. I de øvrige områdene er det ikke foretatt video-observasjoner. Stortareforekomstene så ut til å være gode på Yttersida og på Senja, mens på Innersida var det en del områder med fjell og steinbunn uten tareskog.

Tabell 7.2: Fangst (antall) i åleruser på seks lokaliteter i august 2012. Samlet fangst for 10 settinger (hver med 2 doble ruser) innenfor hver lokalitet.

	Innersida Svolvær	Innersida Stamsund	Innersida Buksnesfj.	Yttersida Vestersand	Senja Mefjorden	Senja Steinfjorden
Strandkrabbe	20	131	9	199	31	33
Eremittkreps	5	1	133	15	2	148
Torsk	48	46	46	2	37	16
Taskekrabbe	87	24	5	1	0	0
Bergnebb	29	45	4	0	0	1
Pyntekrabbe	0	7	2	19	0	30
Lomre	5	8	0	4	10	17
Vanlig ulke	6	11	1	12	3	11
Sei	8	2	6	2	10	4
Purpursnegl	0	0	6	2	0	3
Sandflyndre	2	1	1	3	2	1
Ål	0	0	8	0	0	0
Havedderkopp	0	0	5	0	0	0
Lyr	1	1	1	1	0	0
Rødspette	0	0	0	0	0	4
Hvitting	0	0	3	0	0	0
Tangkutling	1	1	0	0	0	0
Tangsprell	0	0	0	1	1	0
4-trådet tangbrosme	0	1	0	0	0	0
Sypike	0	1	0	0	0	0
Hyse	0	0	0	1	0	0
Ålekvabbe	0	0	0	1	0	0
Gråsteinbit	0	0	0	0	1	0
Panserulke	0	0	0	0	0	1

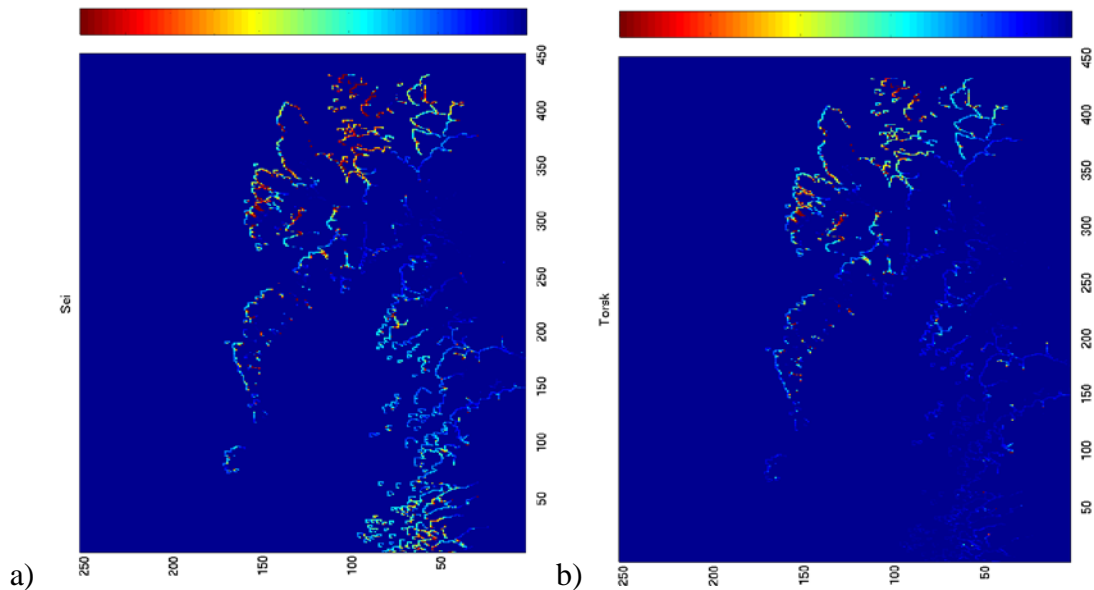
Tabell 7.3: Torsk. Antall ved alder i hvert av toktene

Alder	nov.11	nov.12	aug.12
0	3	4	19
1	38	55	77
2	150	141	54
3	177	125	18
4	56	83	15
5	27	29	6
6	17	13	1
>6	17	13	2

Modellering av strandingsområder for yngel

I tillegg til observasjonene i felt er det også kjørt modellsimuleringer på strandingshyppighet for yngel fra de ulike artene. Figur 7.2a viser strandingshyppighet for sei yngel og Figur 7.2.b viser tilsvarende simuleringer for torskeyngel. Den lave strandingen i Lofoten er en kombinasjon av noe lavere stranding her generelt, men først og fremst på grunn av at største delen av avkommet fra disse to artene driver forbi disse områdene som egg og larver. Den høye strandingen av sei yngel på Helgelandskysten har sin årsak i avkom fra gytefeltene lenger sør på kysten. Strandingshyppigheten

øker for begge artene langs Langøya og Andøya i Vesterålen og langs kysten av Senja. Generelt er imidlertid strandingen av sei høyere enn for torsk.



Figur 7.2: a) Sommert antall sei yngel i strandsonen (d.v.s. partikler som har en posisjon slik at et eller flere av de nærmeste gitterpunktene er et landpunkt). b) Det samme for torsk. Fargeskalaen er relativ og viser økende konsentrasjoner mot mørk rødt.

Oppsummering og diskusjon

Fangster med trollgarn og torskeruse på novembertoktene dekket i hovedsak dybdeområdet 10-30 m med god avstand (> 50 m, de fleste > 100 m) fra strandsonen. Her var taskekrabbe, torsk og sei de dominerende artene. Ålerusefangstene i august-september dekket dybdeområdet 5-15 m, ganske nært opp til strandsonen. Her var strandkrabbe, eremittkreps, torsk og taskekrabbe de dominerende artene. Video-observasjoner i august-september dekket både trollgarn/torskeruse-lokaliteter og åleruse-lokaliteter, dog ikke helt inn i strandsonen. Video-observasjonene er så langt bare brukt kvalitativt. De artene som ble hyppigst observert på video var torsk, kutlinger, sei og sandflyndre, mens krabber var vanskelig å observere, trolig fordi de er ofte sitter rolig på bunn og er godt kamuflert.

0-gruppe torsk: tendens til aggregering/stiming nær strandsonen, mer jevnt fordelt på flatere bunn med sand, grus eller småstein med noe vegetasjon, lite på bunn med fjell -og stein (både med og uten vegetasjon). En god del 0-gruppe registrert på Innersida, og sør på Senja, men veldig lite på Yttersida. I de øvrige områdene er materialet for spinkelt til å konkludere noe om forekomstene. Modellsimuleringen av stranding for torskeyngel viste lite på Innersida, men større mengder ved Senja.

1 år og eldre torsk: Ingen klare bunntype-preferanser påvist; de beste fangstratene oppnådd på Yttersida, Vesterålen og Senja. Kysttorsk dominerer i alle prøvene, ca 70 % på Senja og 80-90 % i øvrige områder. Viktige kysttorsk-gyttefelt finnes på begge sider av Vestfjorden. 0-gruppe-observasjonene tyder på at en del kysttorsk-yngel ender opp på grunt vann på Innersida, mens nesten ingenting på Yttersida. For ett år og eldre fisk er det ikke en tilsvarende forskjell, trolig på grunn av at fisken vandrer mer etter som den vokser til og dermed også går mellom Lofotøyene til Yttersida. Høyere andeler nordøstarktisk torsk på Senja kan skyldes at noe mer yngel av nordøstarktisk torsk blir transportert dit og vokser opp i området.

0-gruppe sei er kjent for å opptre i strandsonen. Den ble observert visuelt langs kaiene i Stamsund og Svolvær både i august og november. Det var spredte fangster på alle åleruselokaliteter i august, men svært lite ble observert på video, trolig fordi den står for nært land. Også modellsimuleringene viste lav strandingshyppighet i Lofoten, men betydelig høyere i området Langøya-Andøya-Senja.

Eldre sei. På grunn av stimdannelse er observasjonene ganske flekkvise både i fangstene og på video. De høyeste fangstratene ble oppnådd på Yttersida.

Hyse. Ett eksemplar av 0-gruppe ble fanget i åleruse. I tillegg var det spredte fangster samt noen få video-observasjoner av fisk > 30 cm. Hysa foretrekker noe større dyp og gjerne bløtbunn.

Brosme og Lange. Begge arter ble observert ganske hyppig, omlag ett individ per garnsetting. For lange var fangsten mindre ved Senja enn i øvrige områder. Størrelsen av lange var innenfor intervallet 32-85 cm. Kun to individ var mindre enn 45 cm. Størrelsen av brosme var innenfor intervallet 19-69 cm. Kun ett individ var mindre enn 34 cm. Resultatene tilsier at gruntvannsområdene kan ha større betydning for disse artene enn tidligere antatt. Kommersielt fiske på disse artene foregår typisk på ganske store dyp.

Kveite. I trollgarna ble det tatt 14 kveiter i november 2011 og 18 i november 2012. Alle var i størrelsesintervallet 47-88 cm. Observasjonene er spredt utover kartet.

Lomre forekommer noe flekkvis i fangstene, uten klare område-forskjeller.

Tangkutling. Denne arten er for småvokst til å bli fanget effektivt i noen av de redskaper som ble brukt. Et par enkeltindivider ble observert i åleruser, men den ble ganske hyppig observert, ofte i småstimer, både visuelt i strandsonen og på video på litt dypere vann.

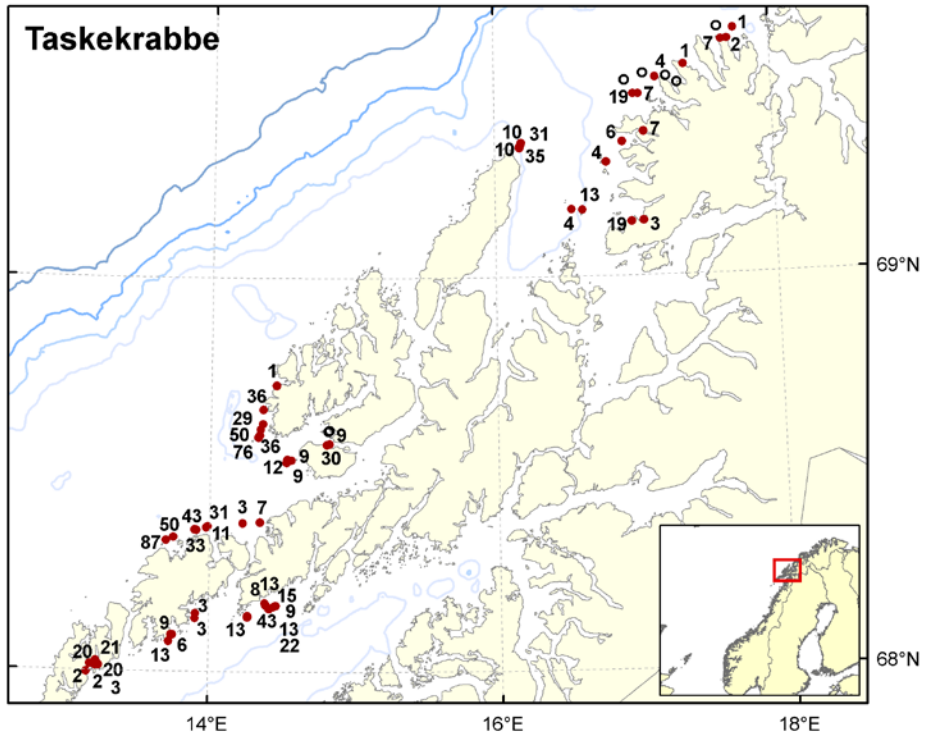
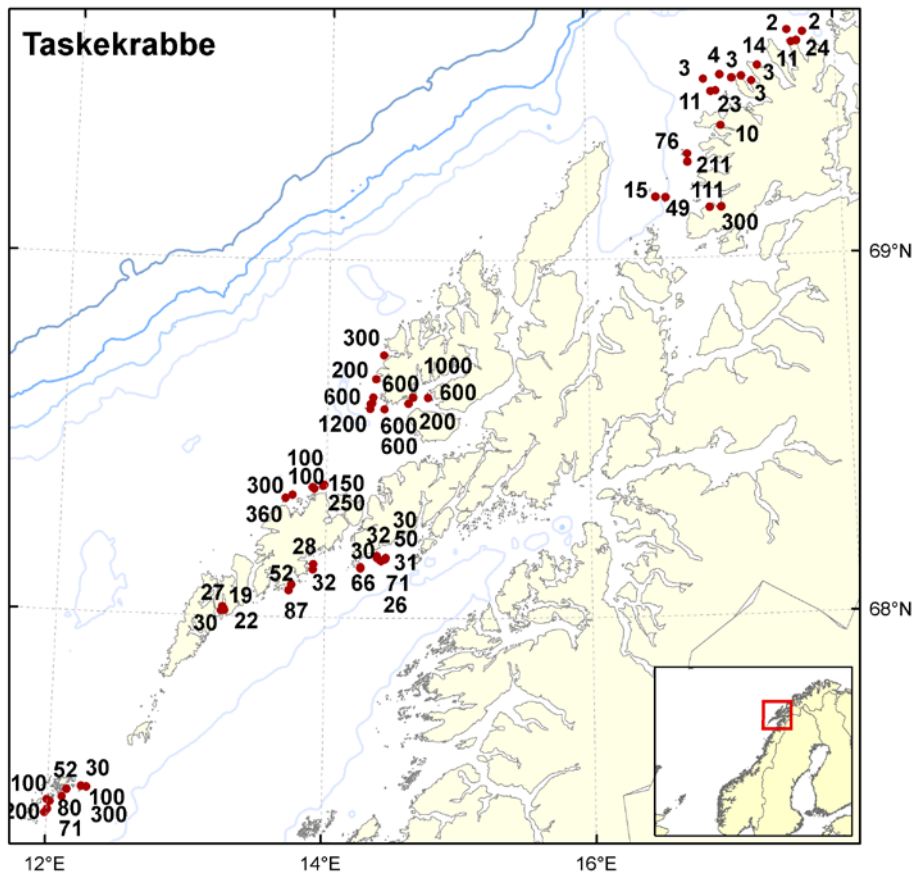
Rognkjeks. Kun 3 rognkjeks ble fanget i hele undersøkelsen. Ved Senja foregår et betydelig rognkjeksfiske i april-juni når rognkjeks kommer til strandsonen for å gyte. Hannen blir igjen og passer eggene noen uker, men resten av året lever den lengre til havs. Mangel på små rognkjeks i fangstene kan skyldes at yngelen har en adferd som gjør at den ikke går i rusene.

Arter nær sin nordlige utbredelsesgrense

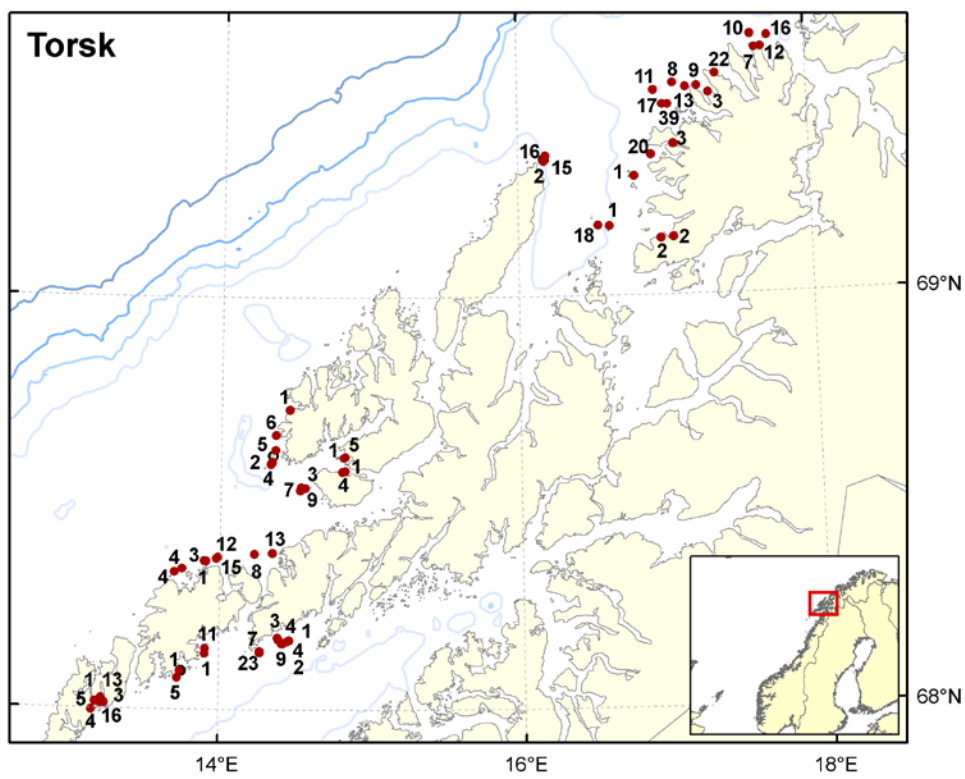
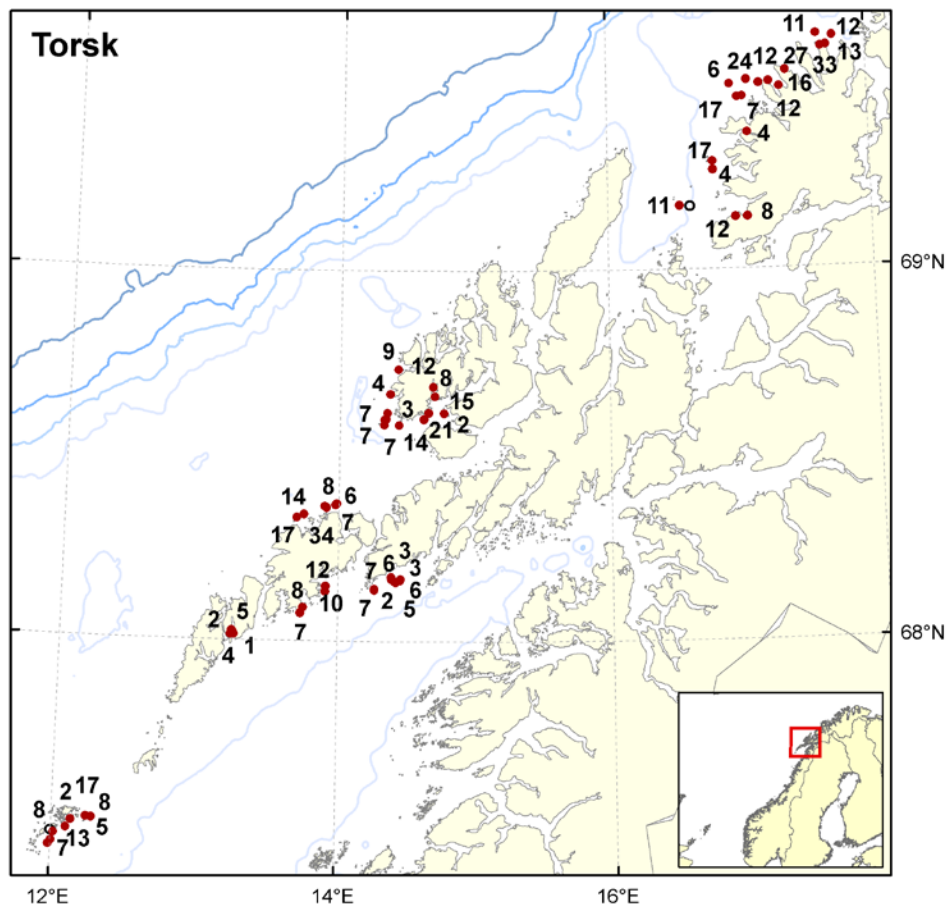
Fiskere i området rapporterer at for ca 50 år siden var fangster av taskekrabbe og lyr sjeldne nord for Lofotodden. Observasjonene i november viser tallrike forekomster av taskekrabbe opp til Senja, og arten er i dag rapportert et stykke nord for Tromsø. Observasjonene av lyr tyder på at den fortsatt er mer vanlig på Innersida enn lenger nord. Bergnebb er en art som det ble observert ganske mye av på Innersida, men kun ett eksemplar lenger nord.

Bestandstilørighet

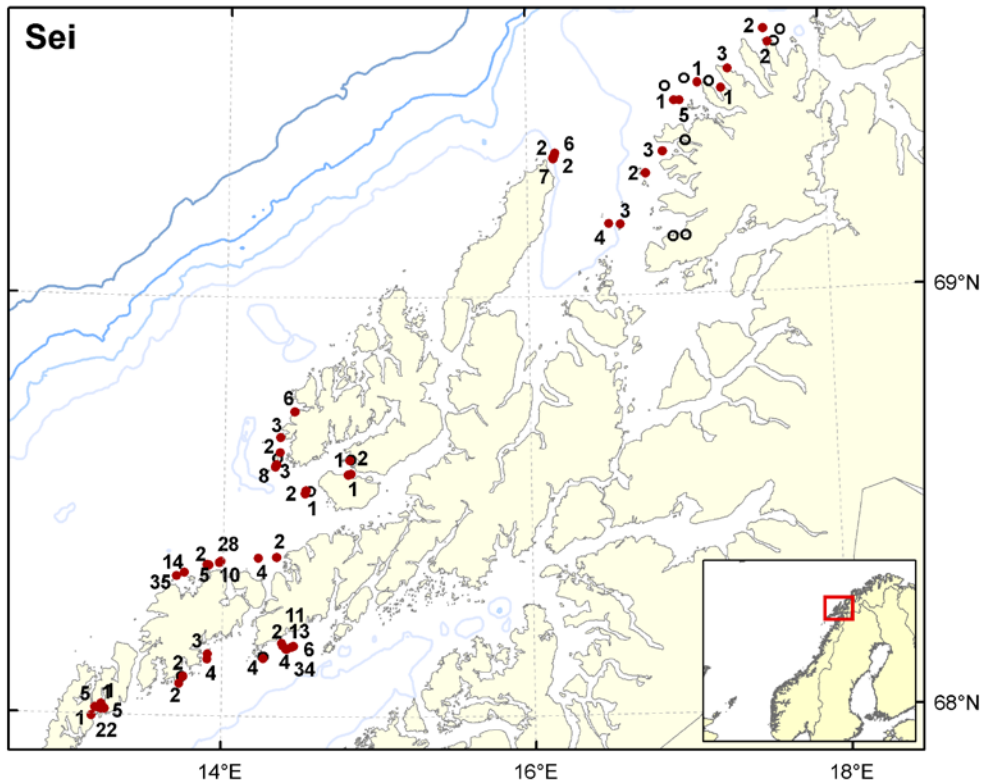
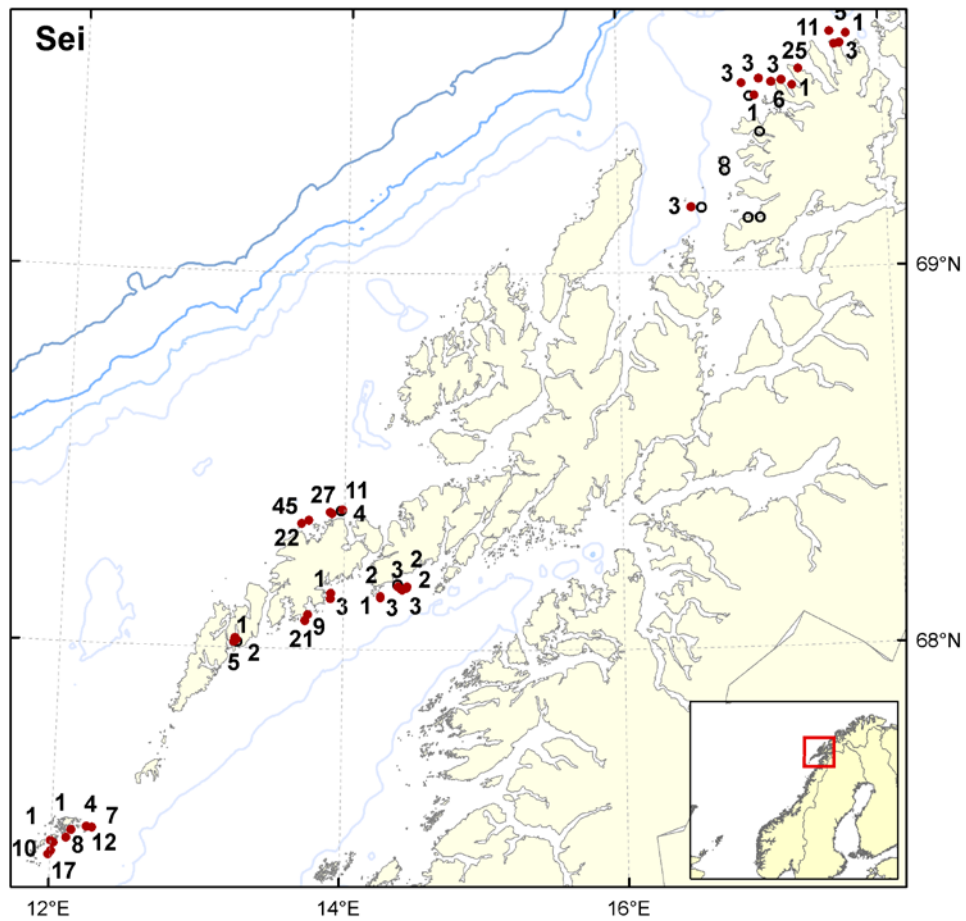
For en rekke oseaniske bestander er Lofoten-Vesterålen et sted for gyting, klekking og tidlig oppvekst. De fiskeforekomstene som her er beskrevet i gruntvannsområdene kan i større grad sies å bo her, eller eventuelt være på beitevandring. Det er mye usikkerhet med hensyn til bestandstilørighet for de artene som her er observert. For de mest typiske gruntvannsartene (ulker, tangsprell, tangkutling) vil større bunndyp kunne virke som en barriere for utveksling med omverden, og bestandene kan tenkes å være ganske lokale.



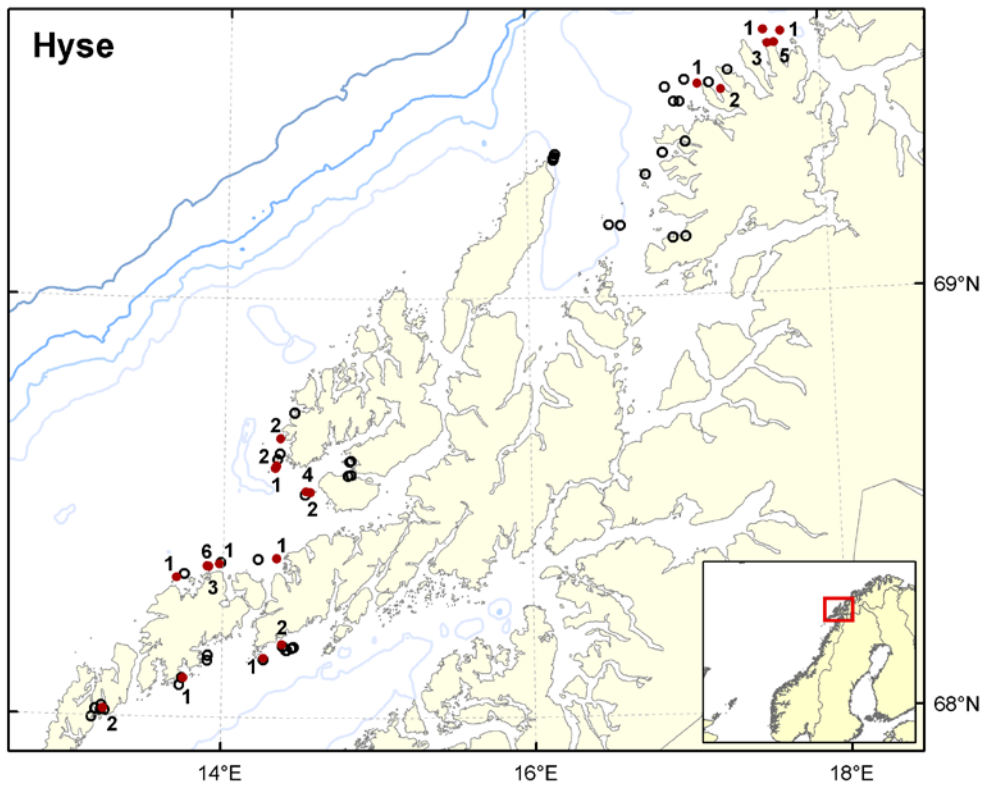
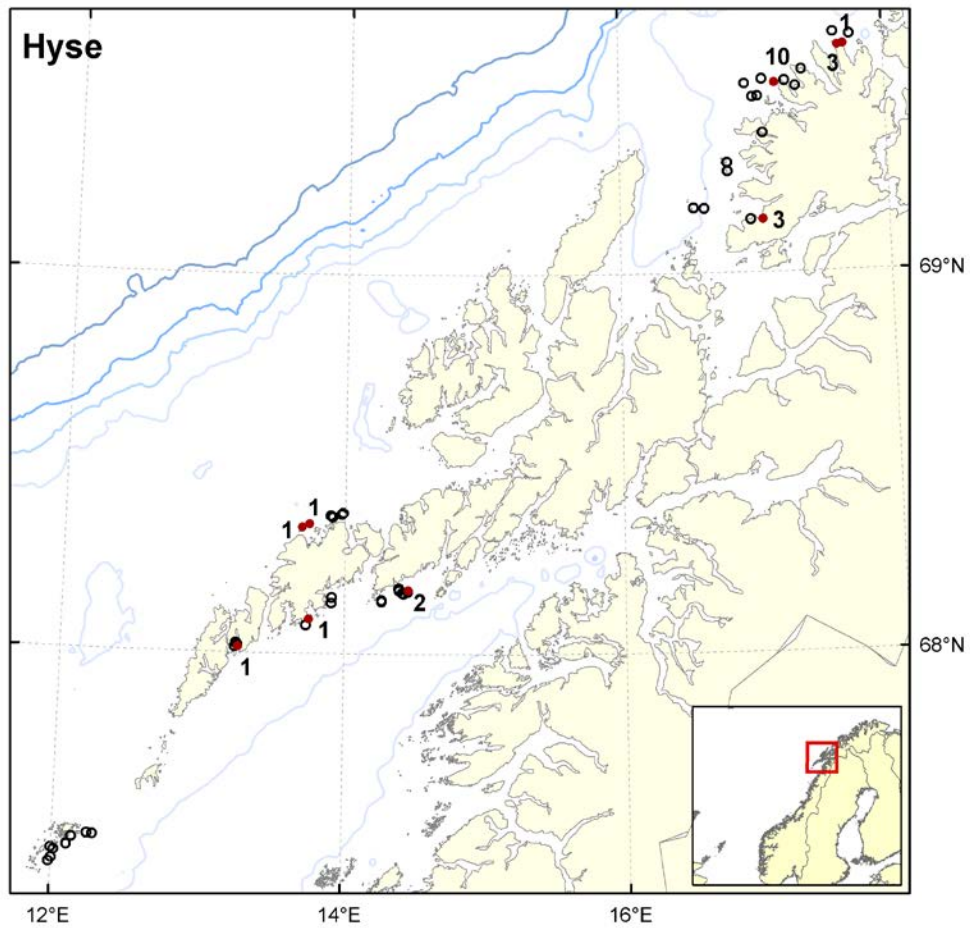
Figur 7.3: Taskekrabbe. Fangsttall i trollgarn. Øverst: november 2011. Nederst: november 2012.



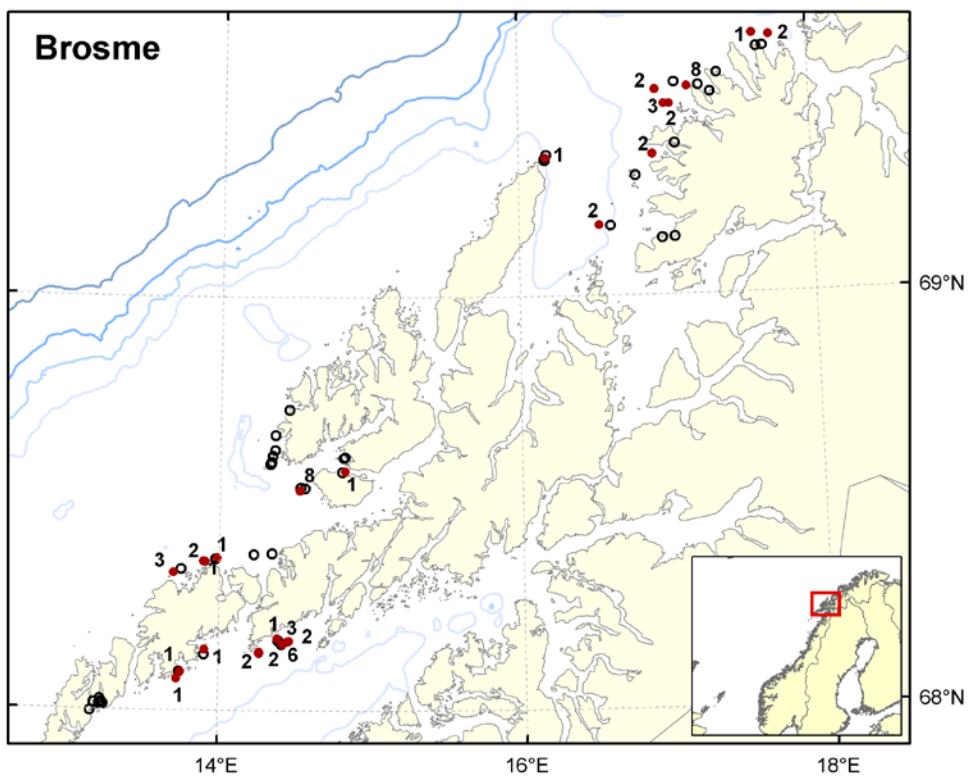
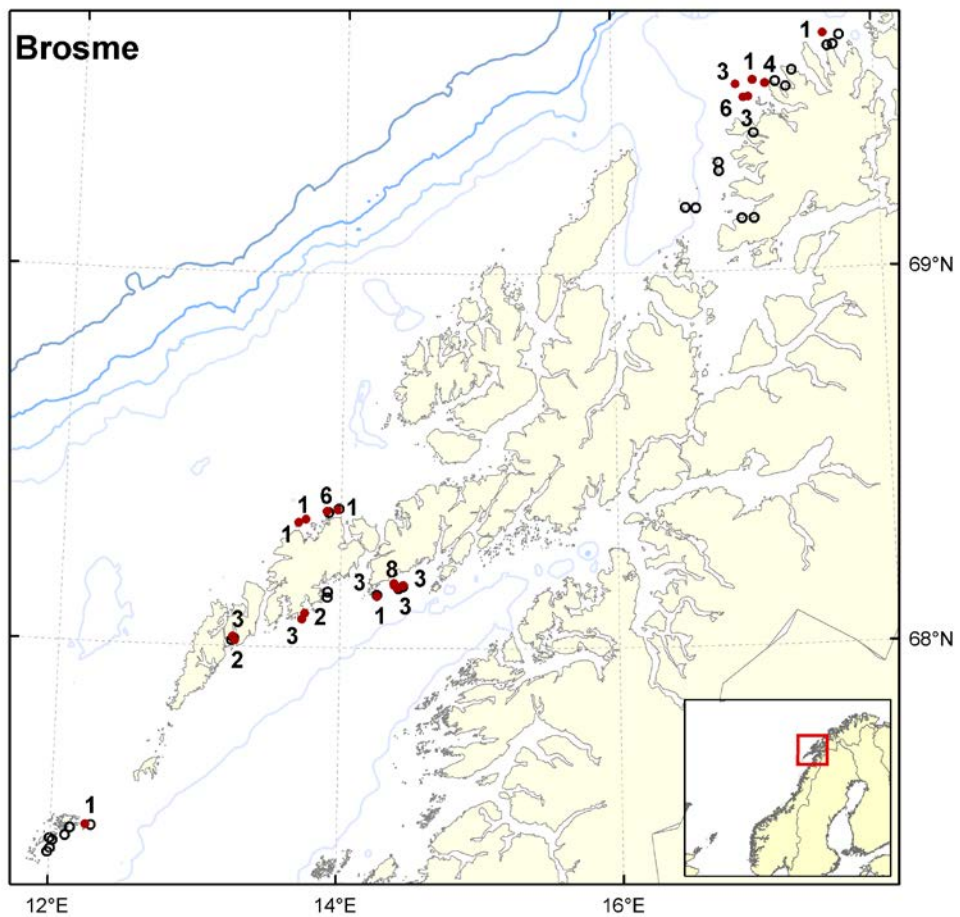
Figur 7.4: Torsk. Fangstantall i trollgarn. Øverst: november 2011. Nederst: november 2012.



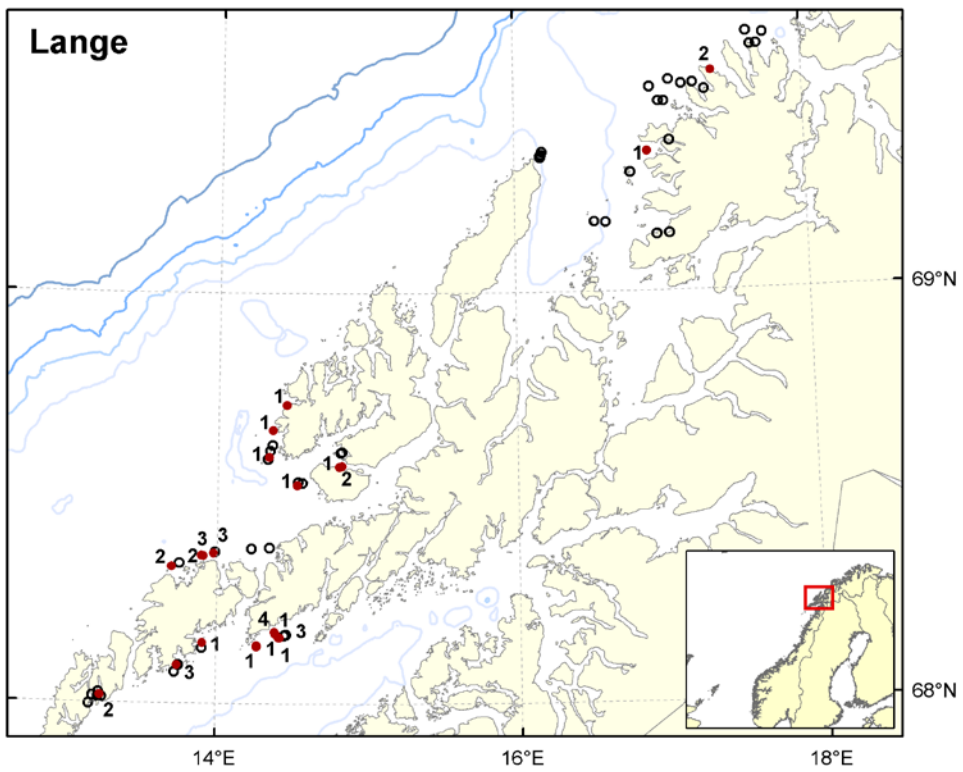
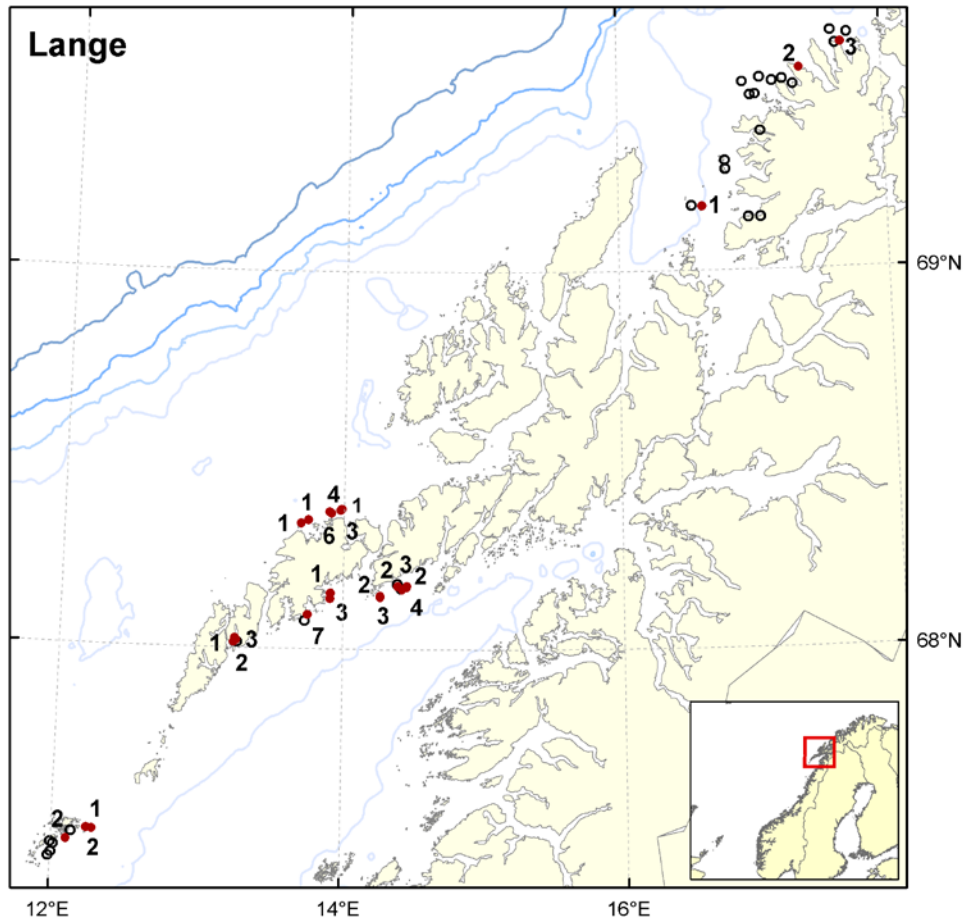
Figur 7.5: Sei. Fangsttall i trollgarn. Øverst: november 2011. Nederst: november 2012. Stasjoner uten fangst er vist med en åpen sirkel.



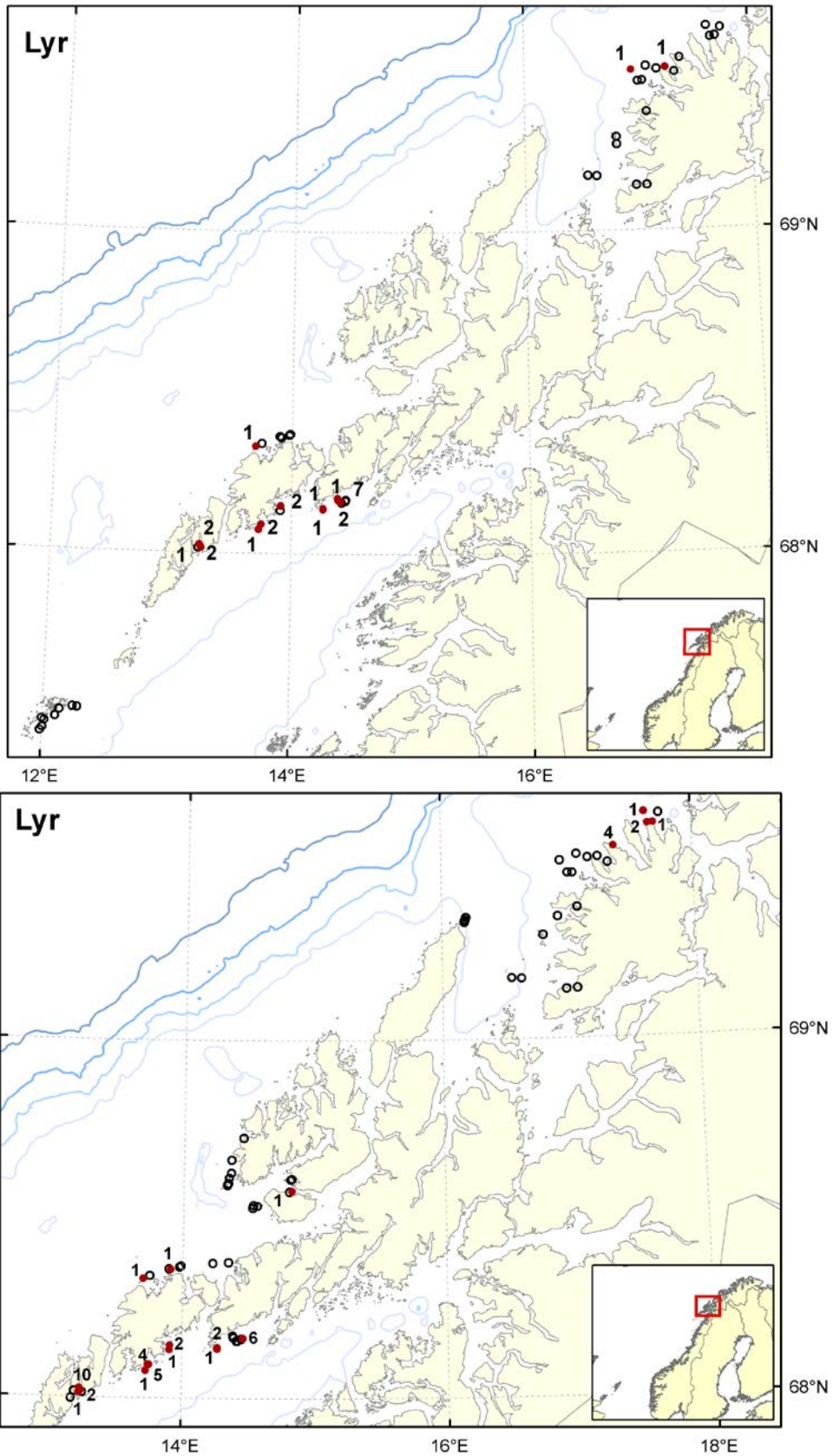
Figur 7.6: Hyse. Fangstantall i trollgarn. Øverst: november 2011. Nederst: november 2012. Stasjoner uten fangst er vist med en åpen sirkel.



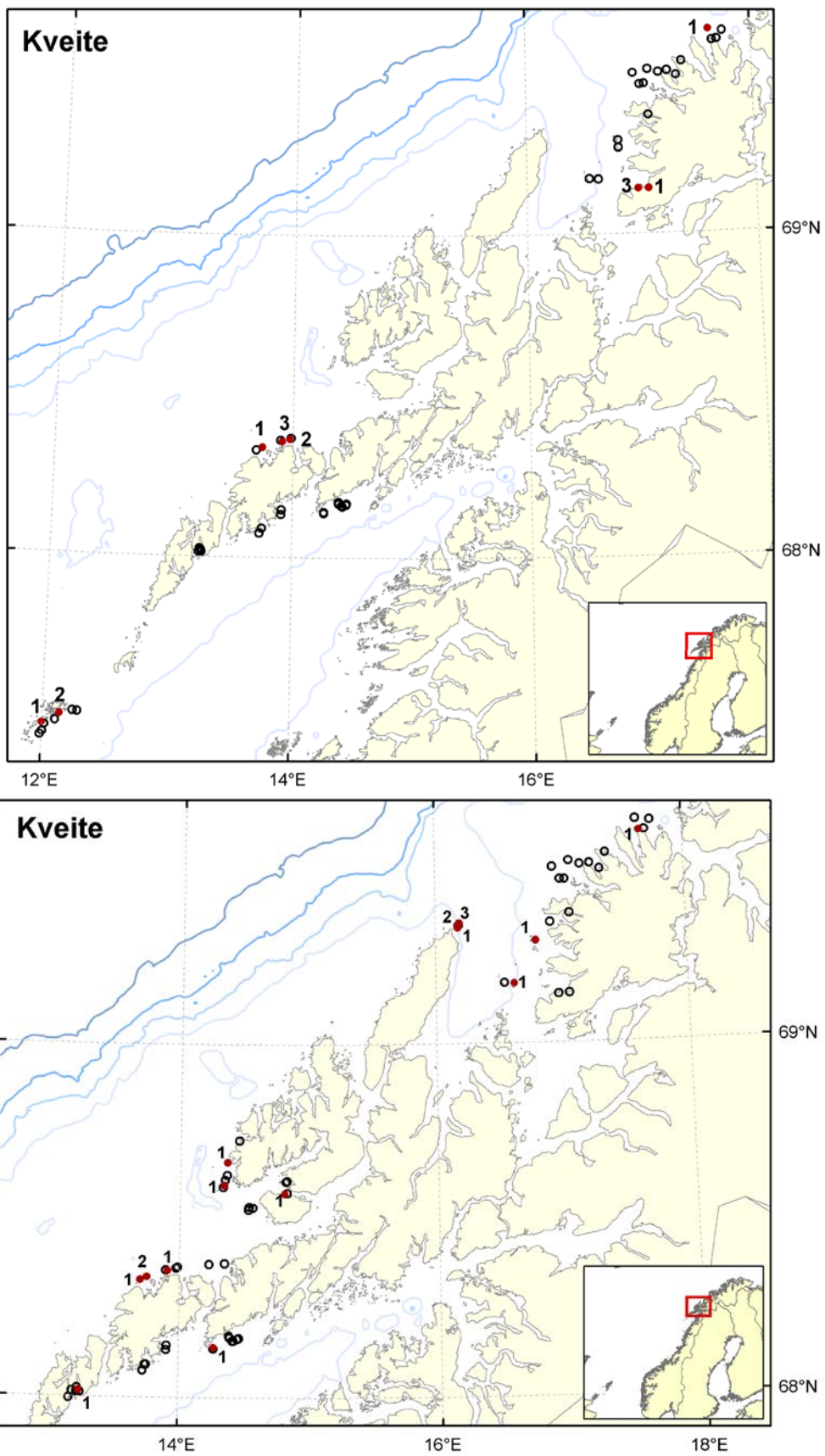
Figur 7.7: Brosme. Fangstantall i trollgarn. Øverst: november 2011. Nederst: november 2012. Stasjoner uten fangst er vist med en åpen sirkel.



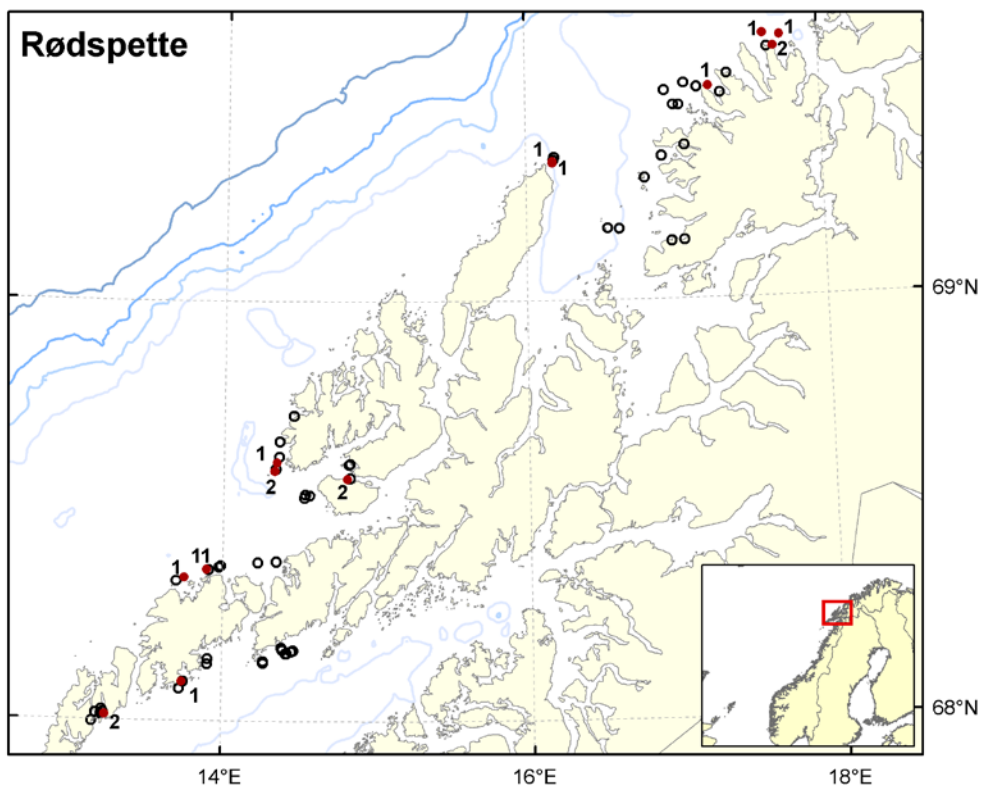
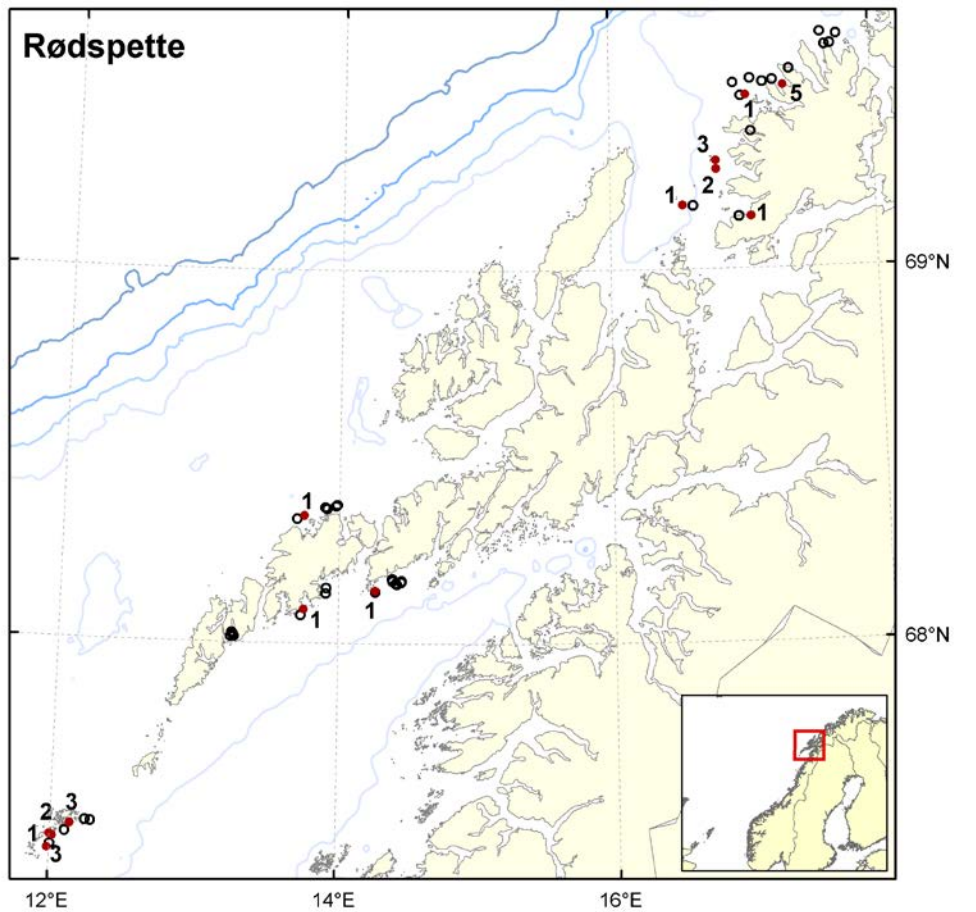
Figur 7.8: Lange. Fangstantall i trollgarn. Øverst: november 2011. Nederst: november 2012. Stasjoner uten fangst er vist med en åpen sirkel.



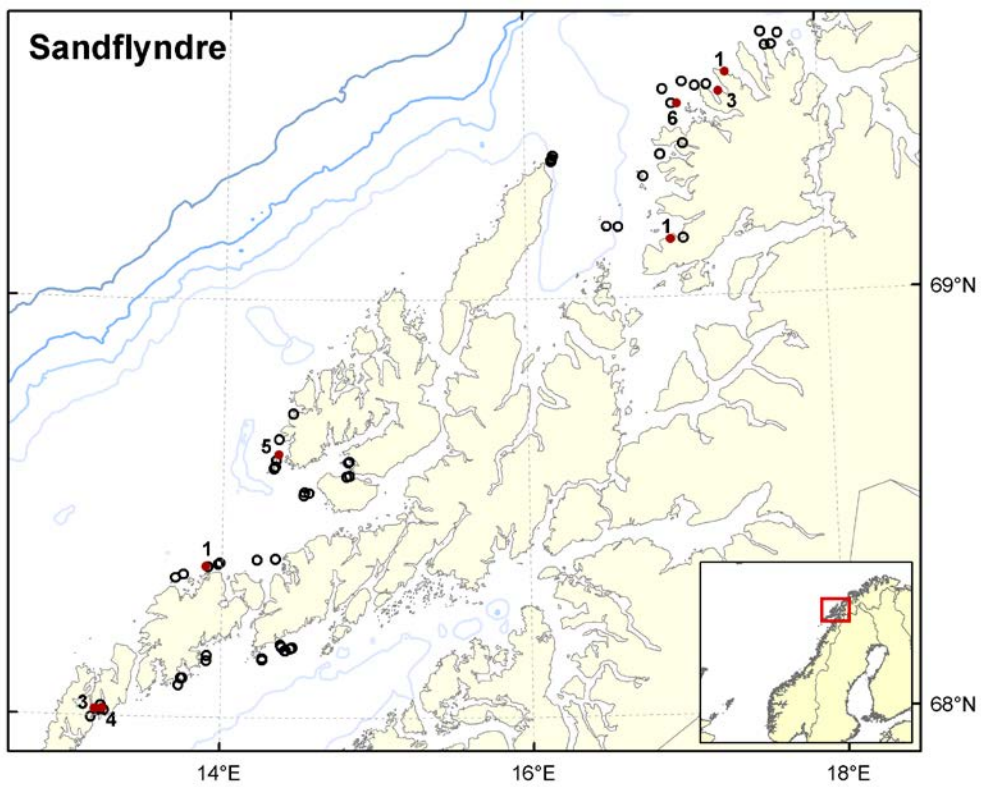
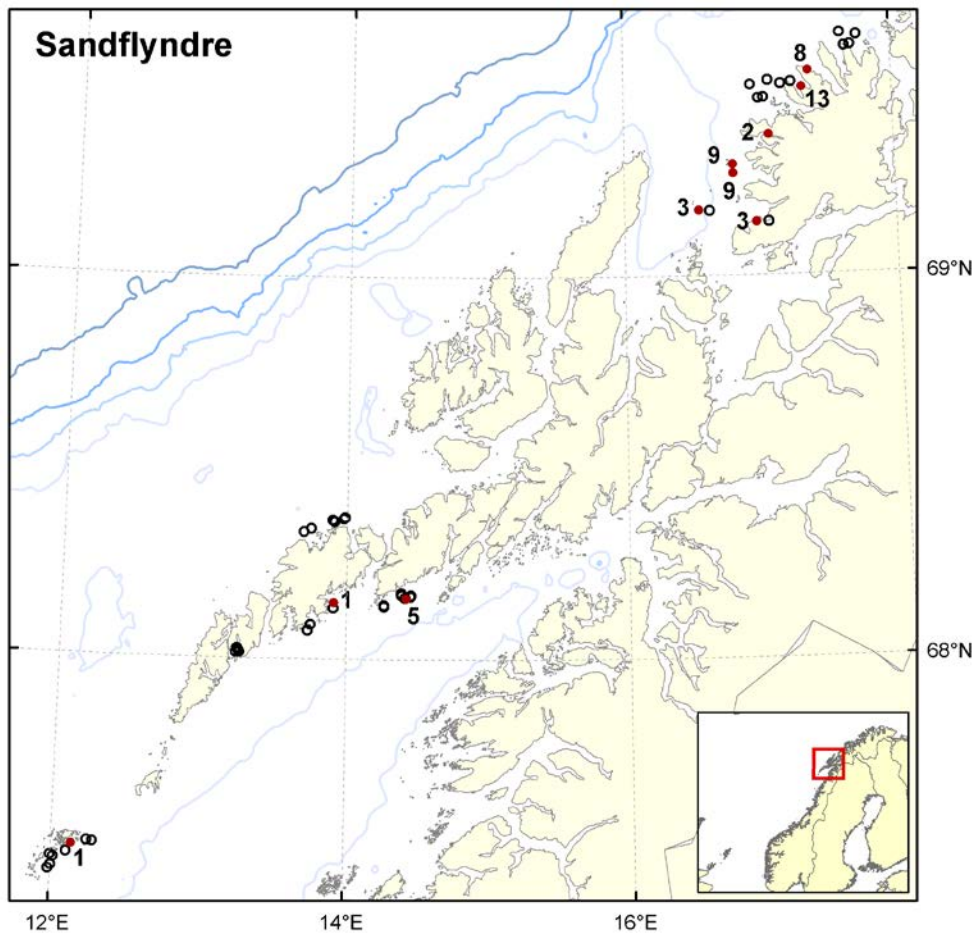
Figur 7.9: Lyr. Fangstantall i trollgarn. Øverst: november 2011. Nederst: november 2012. Stasjoner uten fangst er vist med en åpen sirkel.



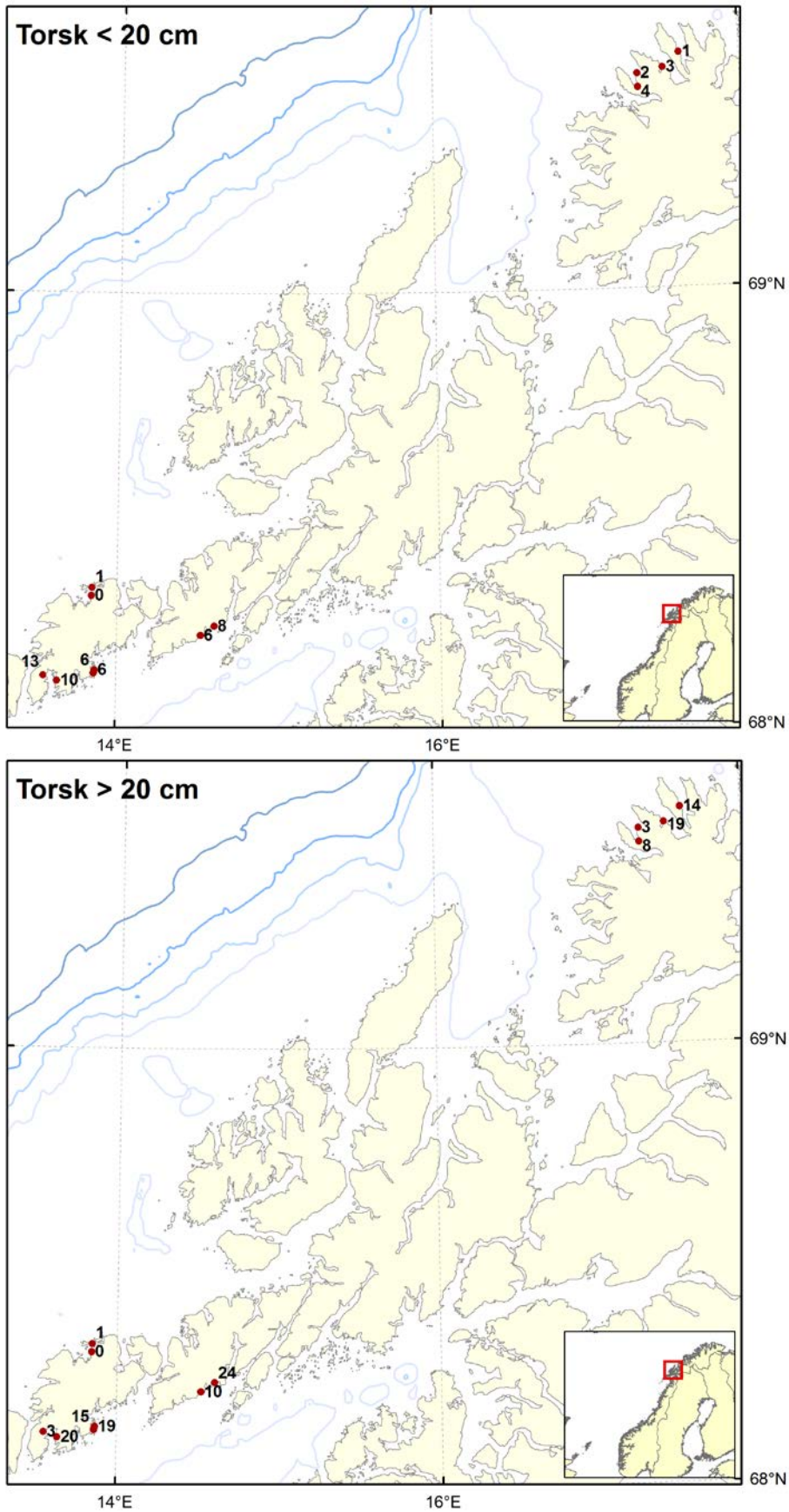
Figur 7.10: Kveite. Fangstantall i trollgarn. Øverst: november 2011. Nederst: november 2012. Stasjoner uten fangst er vist med en åpen sirkel.



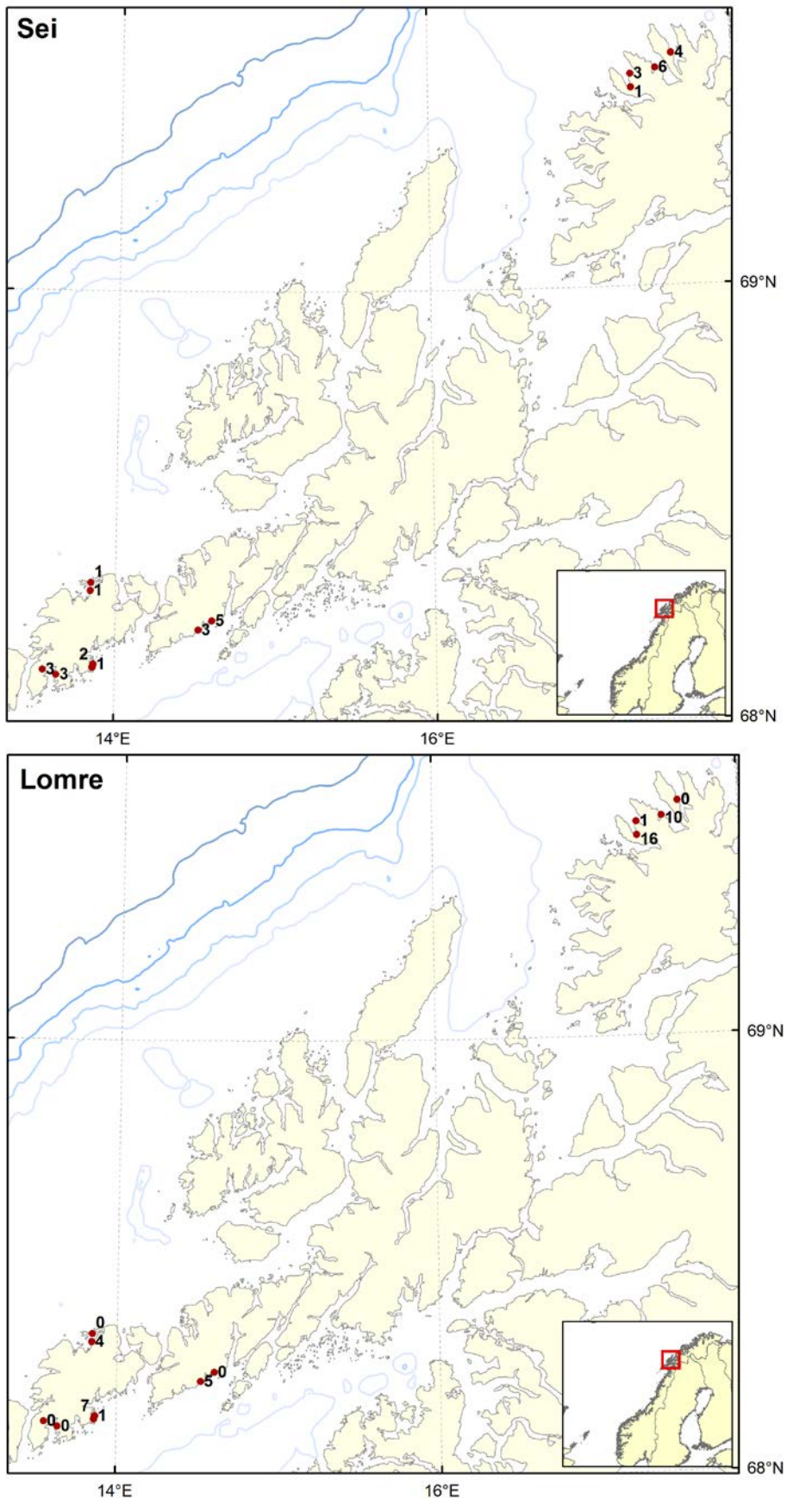
Figur 7.11: Rødspette. Fangstantall i trollgarn. Øverst: november 2011. Nederst: november 2012. Stasjoner uten fangst er vist med en åpen sirkel.



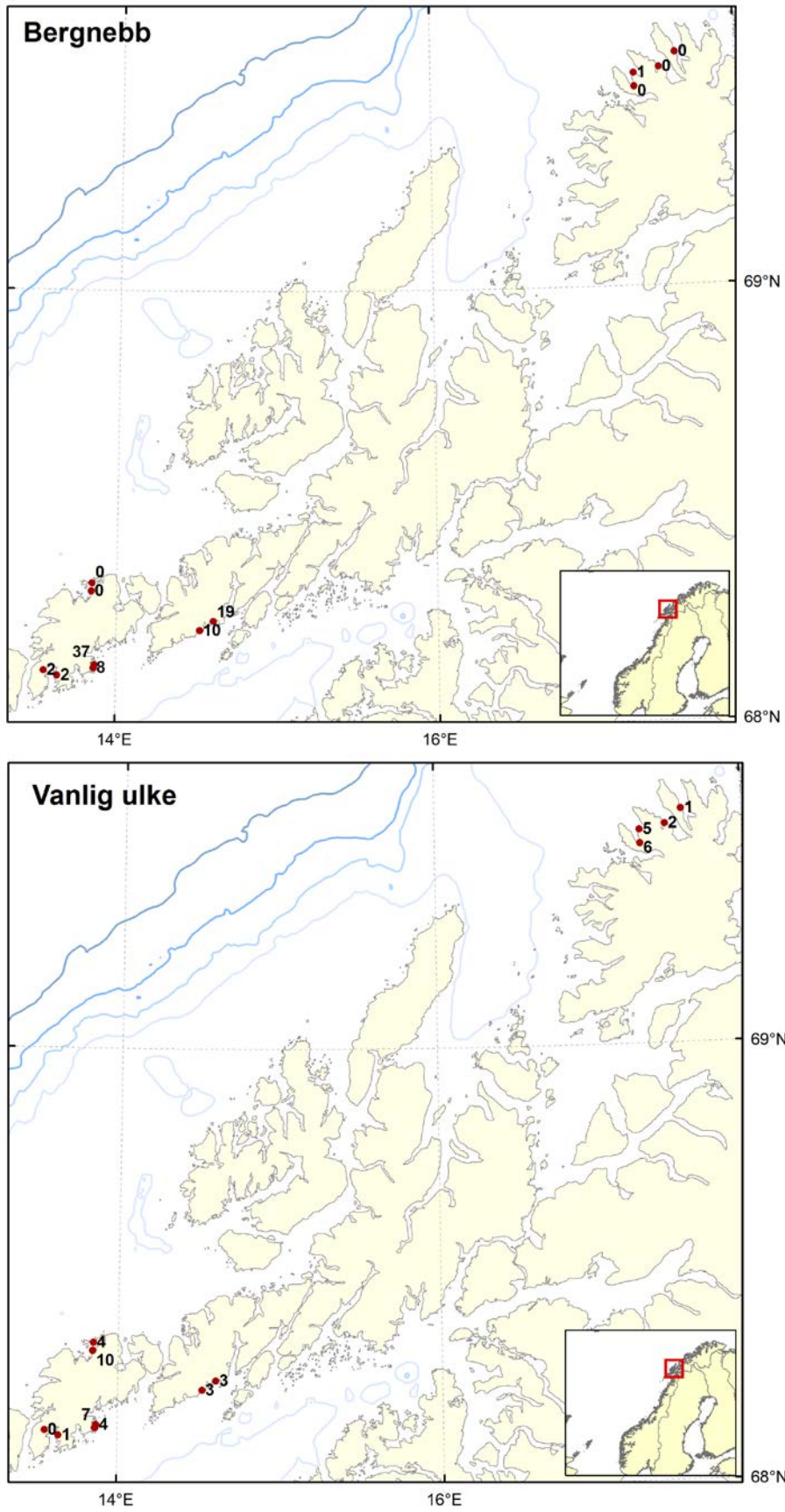
Figur 7.12: Sandflyndre. Fangstantall i trollgarn. Øverst: november 2011. Nederst: november 2012. Stasjoner uten fangst er vist med en åpen sirkel.



Figur 7.14: Fangstantall i åleruser, august 2012. Øverst: Torsk < 20 cm. Nederst: Torsk ≥ 20 cm. Stasjoner uten fangst er vist med en åpen sirkel.



Figur 7.15: Fangstantall i åleruser, august 2012. Øverst: Sei. Nederst: Lomre. Stasjoner uten fangst er vist med en åpen sirkel.



Figur 7.16: Fangstantall i åleruser, august 2012. Øverst: Bergnebb. Nederst: Vanlig ulke. Stasjoner uten fangst er vist med en åpen sirkel.

8. Virkninger av klimaendringer på gytefelter og fordelingsmønstre

Klimaregimer i norske havområder

Norske havområder omfatter et areal på over 2 mill. km², mer enn 5 ganger Norges landområder inkludert Svalbard og Jan Mayen. Dette området er så stort at det spenner over flere ulike naturtyper og marine økosystemer med hver sine spesifikke nøkkelorganismer, og havklimaet spenner fra temperert-borealt i sør til rent arktisk i nord. Disse systemene vil ha ulike responser til klimaendringer. Nordsjøen vil ha ulike økosystemresponser på klimaendringer enn Barentshavet, og næringsvirksomheten i de to havområdene er også forskjellige. Norskehavet med sine store havdyp har ulike økosystemfunksjoner enn kontinentalsokkelhavene Nordsjøen og Barentshavet. Derfor er det viktig å dele dette store havområdet opp i de karakteristiske økosystemene. 1) Nordsjøen, 2) Norskehavet, 3) Barentshavet og 4) kystområdene. I tillegg kommer 5) det isdekte marine området som utgjør det nordlige Barentshavet og det Arktiske bassenget nord for Svalbard.

Fra store deler av dette havområdet henter Norge det store volumet av fiskeressursene, og de er stort sett alle boreale (kald-tempererte) fiskearter. Med noen unntak konsentrerer disse bestandene seg langs Norskekysten fra Møre til Finnmark om våren for å gyte. Unntakene er Nordsjøbestandene av torsk, hyse, sei, lyr, makrell og sild som gyter spredt ut over i de nordlige og sentrale deler av Nordsjøen, samt kolmule som gyter i havet vest for Irland og en annen komponent av makrell som gyter i samme område som kolmula.

Innen den 1 800 km lange kyststrekningen fra Møre til Øst-Finnmark er det den 400 km lange strekningen mellom Røst og Senja som utgjør det desidert viktigste delen gytefeltene for våre kommersielle fiskearter, og som følge av de store sesongmessige svingingene i planktonproduksjonen foregår gytingen for samtlige arter i et konsentrert tidsvindu om våren.

Dagens kunnskap om marine klimaendringer og virkningene på økosystemene har i stor grad sitt utgangspunkt i virkningene av de langperiodiske naturlige klimasvingningene i det forrige århundret. I våre havområder finnes verdens lengste havklimatidsserier som eksempelvis den russiske tidsserien for Kolasnippet øst i Barentshavet. Videre har vi lange tidsserier i de skotske målingene mellom Shetland og Færøyene. Langs hele norskekysten har vi hydrografiske målinger fra 1935, og til sist må det nevnes målingene fra værskipet Polarfront i Norskehavet hvor det finnes data fra 1948 til 2009.

Observerte virkninger av naturlige klimasvingninger på norske fiskebestander

Når det gjelder marine organismer har vi primært lange tidsserier for ulike fiskearter, og for norske områder gjelder dette i særlig grad for de to fiskebestandene nordøstarktisk torsk og norsk vårgytende sild. På lavere trofiske nivåer er det begrenset med tidsserier. På dyreplankton finnes det tidsserier fra The Sir Alistair Hardy Foundation (SAHFOS) fra 1948, men disse er begrenset til området sør for Norskehavet. Russiske måleserier for dyreplankton finnes for Norskehavet og Barentshavet fram til 1990. For planteplankton er tidsseriene begrenset til overflatemålinger ved hjelp av satellitter fra 1970-årene.

Kunnskapen og virkningene av klimaendringene i marine økosystemer er således primært knyttet til de store og viktige fiskebestandene og dernest til en viss grad på dyreplankton. Når det gjelder planteplankton er det først og fremst modellresultater som danner grunnlaget for prognoser for virkningene av klimaendringer.

I første halvdel av det 20. århundret foregikk det en oppvarming i Nord-Atlanteren som resulterte i samme endringer i økosystemet vi har sett under den siste perioden av oppvarming fra 1980-tallet til i dag. De boreale fiskeartene flyttet seg nordover. Det gjaldt både makrell (Astthorsson et al., 2012), nordøstarktisk torsk (Iversen 1934) samt en rekke andre arter (Tåning 1949; Drinkwater, 2006). Det ble også registrert at produktiviteten samtidig økte for de fleste av artene, i særdeleshet for norsk vårgytende sild (Tøresen og Østvedt, 2000) og for nordøstarktisk torsk (Sundby og Nakken, 2008). Konkret har disse endringene også påvirket hvor fisken gyter. Sundby og Nakken (2008) viste at for nordøstarktisk torsk forflyttet gytefisken seg nordover under oppvarmingen fra 1920-1940, sørover under avkjølingen fra 1950-1970 og nordover igjen fra 1980 fra til i dag. I de kalde periodene forsvant gytefeltene fra det meste av Finnmarkskysten, mens gyting på det sørlige Mørefeltet ble omfattende. I den varme perioden fra 1930-1950 samt under dagens varme situasjon har gytingen praktisk talt forsvunnet fra Møre mens stadig større andel av bestanden har gytt på kysten av Øst-Finnmark. Gytefeltene i de sentrale delene, altså i Lofoten og Vesterålen, har imidlertid opprettholdt sin betydning, fordi de har fått økt gyting fram nord i kaldere perioder og økt gyting fra sør i varmere.

Spesielle KILO-undersøkelser av nordøstarktisk hyse

Endringene som vi har sett i fordeling om mengde av nordøstarktisk torsk siden 1980-tallet har også vist seg i nordøstarktisk hyse. Karakteristisk for nordøstarktisk hyse (heretter kun *hyse*) er at årsklassestyrken varierer mye fra år til år, opp til en faktor på 60 (Bergstad et al., 1987). Sterke årsklasser på 0-gruppe stadiet vil dominere den voksne bestanden når de blir eldre (Figur 8.1). Den store variasjonen i årsklassestyrke har naturlig nok ført til store svingninger i bestandstørrelsen, og estimert total biomasse (for alder 3+) har fluktuert mellom 68 000 tonn og 607 000 tonn i perioden 1950 til 2006. Sterke årsklasser i 2004, 2005 og 2006, samt fravær av svake årsklasser siden 1997 har i de siste årene ført til at bestanden har vokst seg rekordstor, med bl.a. estimert total biomasse på over 1 200 000 tonn for 2009 og 2010 (ICES, 2012).

Årsklassestyrke blir vanligvis bestemt høsten det første leveåret (Ottersen og Loeng, 2000), og det er mange faktorer som spiller inn, både abiotiske og biotiske. Temperatur har vist seg å være en viktig komponent. Kalde år resulterer i svake årsklasser, imens både svake og sterke årsklasser forekommer i varme år. Høy temperatur kan derfor sies å være nødvendig med ikke tilstrekkelig for dannelse av en sterk årsklasse. Videre er det også en positiv sammenheng mellom antall ett år og eldre fisk og temperaturen fra året fisken ble gytt. Med andre ord, sterke årsklasser på 0-gruppestadiet holder seg sterke når de blir eldre, noe som understreker at årsklassestyrken blir bestemt det første leveåret. Merk forøvrig at korrelasjonen mellom mengde av voksen hyse og temperaturen i gyteåret blir gradvis svakere etter hvert som fisken blir eldre, noe som antageligvis skyldes fiskedødelighet. Effekten av høy temperatur i gyteåret på årsklassestyrken kan også sees i Figur 8.1, der relativt høy temperatur i 1983 og 1990 ble etterfulgt av høye mengder 1, 3 og 7 åringer med en tids forsinkelse som tilsvarte alderen på fisken. Dette mønsteret forekom derimot ikke etter år 2000, da temperaturen var generelt høy. Den jevnt høye temperaturen på 2000-tallet er antageligvis en viktig årsak til at bestanden har vokst seg rekordstor de siste årene.

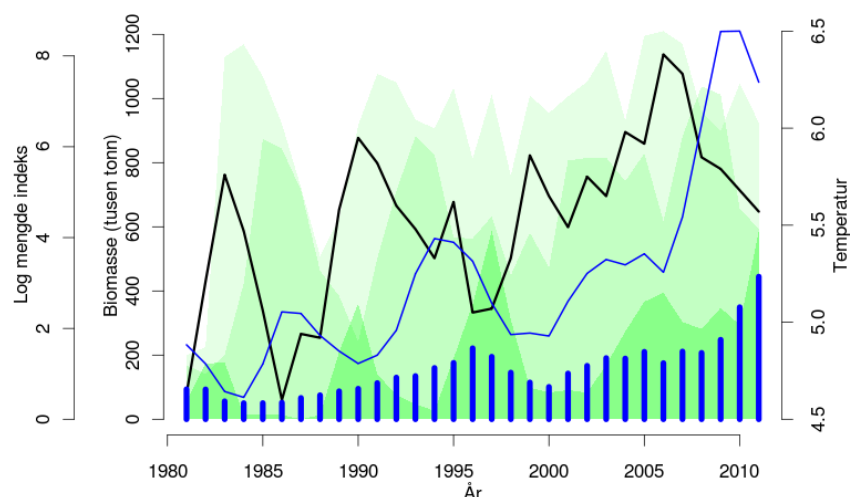
De underliggende mekanismene bak den positive temperatur-rekrutteringssammenhengen er sannsynligvis knyttet til den direkte temperaturpåvirkningen, gjennom bl.a. endringer i metabolisme, men også indirekte gjennom andre nivå i næringskjeden. Høy temperatur gir en høyere metabolisme, som igjen fører til raskere vekst, dersom mattilbudet er tilstrekkelig. Rask vekst i tidlige livsstadier øker sannsynligheten for å overleve (Ottersen og Loeng, 2000), og dermed også sannsynligheten for at en sterk årsklasse blir dannet. Det er også mulig at temperaturen har en direkte positiv effekt på fekunditeten til gytebestanden (Kjesbu et al., 1998; Dingsør et al., 2007). Videre vil høy temperatur

generelt sett øke primærproduksjonen (Mueter et al. 2009), og gi høyere produksjon av dyreplankton (Ellingsen et al. 2008), og er samtidig en indikator for høy transport av dyreplankton inn til Barentshavet (Helle and Pennington 1999; Sundby 2000). Disse faktorene resulterer i at hyselarvene vanligvis har tilgang på mer mat i varme år. Synkronisering av produksjon av planteplankton, dyreplankton og fiskelarver er også avgjørende for overlevelse av fiskelarvene (Cushing, 1990). Overlapsperioden mellom plante- og dyreplanktonproduksjon (Orlova et al., 2005), og mellom dyreplankton og fiskelarver (Ellertsen et al., 1989) har vist seg å være større i varme år. I tillegg til disse ovennevnte mekanismene, vil også langperiodisk temperaturvariasjon ha en innvirkning på rekrutteringen, noe som kan relateres til temperaturpåvirkning på gytebestanden.

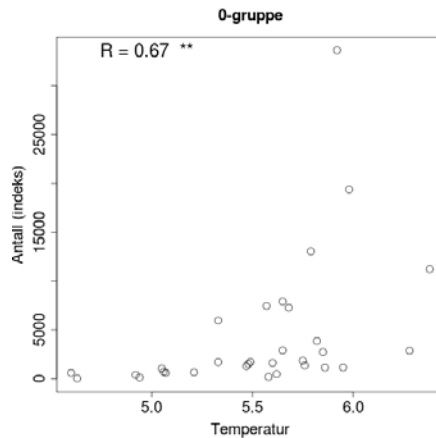
Gytebestandens tilstand er også en viktig faktor for årsklassestyrken av hyse (Eriksen et al., 2011). Sterke årsklasser vil vanligvis forekomme når gytebestanden er stor og dominert av eldre årsklasser (ICES, 2011). En lav gytebestand kan derimot, på tross for høy (og gunstig) temperatur resultere i svake årsklasser, men ikke nødvendigvis. I 1983 ble det dannet en sterk årsklasse til tross for at gytebestanden var lav. Temperaturen var da derimot relativt høy (Figur 8.1).

Konkurransen om mat blant de tidlige livsstadier (ved alder 0 og 1) vil også kunne ha en innvirkning på årsklassestyrken av hyse. Hyse, torsk og sild viser synkroniserte årsklassestyrker i sammenheng med temperatur, noe som kan resultere i økt konkurranse ved høy temperatur (Ottersen og Loeng, 2000; Dingsør et al., 2007). Det er for eksempel registrert høyere dødelighet av hyse om mengden 0-gruppe torsk er høy, noe som forklares ved økt konkurranse om mat (Dingsør et al., 2007). I tillegg til å konkurrere om mat, er torsk den viktigste predatoren på hyse, og kan utøve et så sterkt predasjonspress på ung hyse (under 2 år gamle) at årsklassestyrken påvirkes (ICES, 2011).

Det er også vist at fremherskende vindretning under driftsfasen til egg og larver påvirker den geografiske foredlingen av torskeegg og -larver, som igjen kan påvirke hvor mange som overlever (Ottersen og Sundby, 1995). Dette kan antageligvis være tilfelle for hyse også.



Figur 8.1: Årlig gjennomsnittstemperatur fra Fugløya-Bjørnøya-snittet (50-200 meters dyp) (svart linje), bestandsbiomasse (alder: 3+) (blå linje), gytebestand biomasse (histogram), og logaritmsk mengde indeks for 1-, 3- og 7-år gammel hyse (grønne områder).



Figur 8.2: Forhold mellom årlig gjennomsnittstemperatur fra Fugløya-Bjørnøya snittet (50-200 meter dyp) fra året fisken er gytt mot mengdeindeks av 0-gruppe.

Klimaendringer i 21. århundre

Fremtidens klimaendringer forventes å øke produksjonen av planteplankton og dyreplankton på våre breddegrader samt forflytte artene nordover. Som en følge av dette vil de boreale fiskeartene forflyttes nordover samtidig som produktiviteten øker. Mens produktiviteten i Nordsjøens fiskebestander bare er ventet å øke marginalt vil produktiviteten øke kraftig nordover mot Barentshavet (Cheung *et al.* 2011). Forflytningen av fiskebestander mot nordligere områder samt økt produktivitet i nord, vil generelt føre til økt aktivitet der, og helt nye fiskeriområder vil kunne bli tilgjengelige i området nord for Svalbard. Langs den smale kontinentalsokkelen nord for Svalbard vil det bli aktuelt med fiske etter bunnfisk som torsk, hyse og blåkveite. Inne i selve Polhavet nord for kontinentalsokkelen, vil pelagiske arter som lodde og sild kunne bli de viktigste artene. Bunnfiskartene vil også bre seg østover i Barentshavet, spesielt nordøstarktisk torsk. Dette vil også resultere i at betydningen av Lofoten og Vesterålen som gytefelt for både nordøstarktisk torsk og andre boreale arter vil øke. Samtidig må det forventes at mer varmekjære arter som lyr og lysing vil kunne få etablert nye gytefelt i området mellom Møre og Lofoten.

På verdensbasis er svært mange av fiskeressursene overutnyttet. Mange steder har de store fiskebestandene vist nedadgående trend siden 1970- og 1980-tallet som følge av overfiske. Det kan ikke forventes at det globalt er mulig å høste mer fiskeressurser ut av havet med mindre man reduserer fiskepresset. Store robuste gytebestander gir høyere avkastning, og det viktig at gytebestandene får bygge seg opp over kritiske nivåer. Forskerne står overfor et pedagogisk problem mot politiske beslutningstakere og fiskere når man skal forklare at man må fiske mindre for å få mer fisk. I mange havområder vil klimaendringene ha negative effekter på produksjonen av fisk. Dette vil bare forsterke presset på fiskeressursene. Nordlige farvann forventes å være blant de områdene i verdenshavene hvor fiskeriene vil være begunstiget med økende produksjon av kommersielle fiskearter etter hvert som temperaturen øker. Derfor har vi en særlig forpliktelse i å forvalte vår del av fiskeressursene bærekraftig. Norge har flere år på rad av FAO blitt rangert som nr. 1 i verden på fiskeriforvaltning. Dette skyldes ikke bare god fiskeriforvaltning, men også i høyeste grad en ansvarlig fiskerinæring. Det er imidlertid ingen grunn til å hvile på laurbærene. Klimaendringene vil uansett gi oss nye utfordringer, og det er behov for å fylle store kunnskapshull på veien mot en økosystembasert forvaltning av fiskeressursene.

9. Samlet vurdering av nøkkelområder

Tidlige stadier i fiskens liv – betydning for rekruttering til bestanden

Egg-, larve- og de pelagiske yngelstadiene utgjør den mest kritiske fasen i marine fiskers liv (Hjort 1914). I våre nordlige farvann er dette et tidsrom som strekker seg fra tidlig vår (begynnelsen av mars), når gytingen for de fleste fiskearter starter, til avkommet har utviklet seg til robust yngel på seinsommeren. Avkommet er utsatt for en eksponentielt avtagende naturlig dødelighet som starter med en svært høy dødelighet på egg- og de tidlige larvestadiene (Fossum 1988; Ellertsen et al. 1989). Som pelagisk yngel med en alder av 2-3 måneder i juli er det meste av den naturlige variable dødeligheten for den nye årsklassen gjennomgått, og det kan gjøres et første anslag for årsklassens styrke (Sundby et al. 1989). Dødeligheten skyldes en kombinasjon av predasjon fra andre planktonorganismer og planktonspisende fisk samt næringsmangel og sult. Naturlige faktorer som påvirker rekrutteringssuksessen i våre nordlige farvann er gytebestandens størrelse og eggproduksjon, næringstilgang fra mikrozooplankton, havklimaforhold i form av temperatur, lys og vindblanding, samt forekomst av planktoniske predatorer. Med en stor naturlig dødelighet vil det foregå en kontinuerlig seleksjon for de ekstremt beste individene. De ulike faktorene som bidrar til instantan dødelighet må anses som additive. Mens de fleste naturlige dødelighetsratene vil være lavere på de sterke individene, vil dødelighetspåvirkningen fra unaturlige kilder som ulike typer forurensning ramme både sterke og svake individer i like stor grad. Hele den kritiske fasen fra fiskelarver i første næringsopptak til livskraftig pelagisk yngel foregår for samtlige fiskearter i sjøens øvre 40 m hvor næringsorganismer finnes. Også de fleste av fiskeartene har eggstadiet konsentrert i det øvre sjiktet av sjøen. Unntakene er sild og lodde som har eggfasen på bunnen, samt Atlantisk kveite og blåkveite som har mesopelagiske egg som svever nede på 200 til 500 m dyp, nærmere beskrevet i avsnittet om vertikalfordeling seinere i kapittelet.

Egg-, larve- og yngeltransport gjennom Lofoten og Vesterålen

Fokusområdet for denne rapporten er kyst- og kontinentalområdene mellom Trænadjupet og den sørligste kysten av Troms, områdene som også betegnes Nordland VII og Troms II i forvaltningssammenheng. Da vurdering av de fritt drivende planktonressursene har vært et sentralt element i dette prosjektet, må også miljø- og ressursforhold oppstrøms i dette området vurderes. Det innebærer at gytefeltet og sirkulasjonsmønsteret sør til Møre må inkluderes. Det er to hovedgrener i transportmønsteret i norske kystfarvann nord for Stad (Sætre 1999) (Figurene 1.1 og 5.1.1). Begge hovedgrenene transporterer egg, larver og pelagisk yngel nordover, Den norske kyststrømmen (Kyststrømmen) med en bredde fra den ytre skjærgården og utover kontinentalsokkelen og Den norske Atlanterhavsstrømmen (Atlanterhavsstrømmen, ofte også kalt "Golfstrømmen") i et smalt belte langs eggakanten og med avgreninger inn de tverrgående dyprennene i kontinentalsokkelen.

Nordover fra Mørekysten hvor kontinentalsokkelens bredde øker til 66°N skjer det en splitting av de to strømgrenene (Figur 5.1.1). Langs den nordgående dyprenna inne ved kysten på innsiden av de store bankene går Kyststrømmen som en relativt sterk og smal strøm, "Helgelandsjeten", mens Atlanterhavsstrømmen følger kontinentalsokkelskråningen. Den største delen av gyteproduktene fra fiskeartene som gyter på Mørekysten blir transportert med "Helgelandsjeten". Det gjelder gyteproduktene fra torsk (Figur 5.3.5), sild (Figur 5.4.4), hyse (Figur 5.5.2), sei (Figur 5.6.2) og øyepål (Figur 5.7.2). Vanlig uer (Figur 5.10.2) blir også i stor grad transportert med "Helgelandsjeten", men en del av disse larvene og den pelagiske yngelen driver også i større grad ut over den brede sokkelen, og en mindre del kan også transporteres nordover med Atlanterhavsstrømmen. Også de førstnevnte artene kan under visse atmosfæriske forhold bli utsatt for vindsituasjoner som gjør at mindre mengder av gyteproduktene kan bli ført av gårde nordover med Atlanterhavsstrømmen langs eggakanten, men

det er sjeldent. Snabeluer framstår med et ganske ulikt transportmønster for larver og yngel. Med sine yngleområder langs eggakanten blir larver og yngel i sin helhet transportert nordover med Atlanterhavsstrømmen (Figur 5.11.2). Noe av yngelen fra snabeluer blir ført inn i de tversgående dyprennene som skjærer inn østover fra egg. Det gjelder først og fremst dyprennene sør og nord for Trænabanken.

Den spesielle splittingen av de to transportveiene gjør at det brede bankområdet fra 64°N til Trænadjupet (67°N) generelt er et område med svært lave konsentrasjoner av fiskeplankton, noe som også klart kommer fram fra både tidligere planktonundersøkelser i felt og i modelleringen som er gjennomført i dette prosjektet. Til tross for at banktopografien også her har en konsentrerende virkning på plankton finnes det allikevel lave konsentrasjoner, fordi transportveiene for fiskeplankton inn mot disse bankområdene mangler.

Ved 67°N skjer store endringer i både strømningsmønsteret og fordelingen av egg, larver og yngel. Årsaken til endringene i strømningsmønsteret er igjen å finne i bunntopografien. Det skyldes den kraftige styrende virkningen av Trænadjupet samt det at kontinentalsokkelen går over i å bli smalere nordover. *For det første* gjør Trænadjupet at en gren av Atlanterhavsstrømmen styres inn sørøstover langs sørskrånningen av Trænadjupet. Dette er en viktig transportvei for dyreplankton fra kildeområdet i Norskehavet. Spesielt kopepoden raudåte (*Calanus finmarchicus*) blir transportert inn på sokkelområdene her hvor de små og yngste stadiene (naupliestadiene) utgjør en helt sentral næringskilde i de fiskelarverike områdene. Den gode næringstilgangen for fiskelarver er en av årsakene til at gyteintensiteten og størrelsen på gytefeltene for flertallet av fiskeartene øker i betydning nord for Trænadjupet. Det gjelder torsk (Figur 5.3.1), hyse (Figur 5.5.1), sei (Figur 5.6.1), øyepål (Figur 5.7.1) og vanlig uer (Figur 5.10.1). *For det andre* gjør også Trænadjupet at det skjer en 90° dreining mot nordvest for hoveddelen av Kyststrømmen ("Helgelandsjeten") som styres ut langs nordsiden av Trænadjupet. En liten del på omtrent 10 % av Kyststrømmen fortsetter nordøstover inn i Vestfjorden, og den delen av fiskelarver og yngel som befinner seg i den østligste delen av Kyststrømmen nærmest land blir ført inn i Vestfjorden. Nord for Trænadjupet svinger Kyststrømmen tilbake 90° til høyre og fortsetter i nordøstlig retning over Røstbanken og Vesterålsbankene parallelt med Atlanterhavsstrømmen langs eggakanten. Smalningen av kontinentalsokkelen gjør at de to strømgrenene presses sammen, og transporten av egg, larver og yngel skjer i et etter hvert sammenhengende belte videre nordover kysten. Samtidig får larve- og yngeltransporten tilskudd fra de nye lokale gytefeltene, og i tillegg kommer forsyningene av egg og larver fra gytefeltene for torsk, sei, hyse og øyepål inne i Vestfjorden og ved Røst. Dette avkommet tilføres Kyststrømmen fra øst via tidevannpassasjene Røsthavet og Moskenesstraumen primært, men også via Nappstraumen og Gimsøystraumen. Resultatet blir et kontinuerlig belte av egg, larver og yngel på Vesterålsbankene fra en rekke av de viktigste fiskeartene som har Barentshavet og Norskehavet som beiteområde for ungfisk og voksen fisk. Noen av artene transporteres nærmere land og Lofotveggen, andre transporteres nærmere eggakanten. Også her påvirker imidlertid bunntopografien detaljene i transportmønsteret, men den store mengden av avkom fra de ulike fiskeartene blandes i stor grad sammen i transporten videre nordover (torsk Figur 5.3.6; sild Figur 5.4.5; hyse Figur 5.5.3; sei Figur 5.6.3; øyepål Figur 5.7.3; vanlig uer Figur 5.10.3; snabeluer Figur 5.11.3).

I den videre transporten nord for Andenes langs kysten av Troms har de tre bankene Sveinsgrunnen, Malangsgrunnen og Fugløygrunnen igjen en kraftig bunntopografisk styring på strømmen hvor transporten av egg, larver og yngel videre nordover bremses opp på grunn virveldannelsen over disse tre bankene. Innerst på disse tre bankene er det gytefelt for lodde, men det har ikke vært gyteaktivitet her i de seinere årene, sannsynligvis på grunn av varmere havklima de siste 20 årene. Ved overgang til

et kaldere klima kan sannsynligheten for at lodda igjen tar i bruk disse gytefeltene øke. Det er imidlertid en begrenset andel av loddebestanden som gyter på kysten av Troms, slik at selv med retur til disse gytefeltene vil sårbarheten for lodde fra en eventuell petroleumsaktivitet i Nordland VII og Troms II være mye mindre enn for artene som er omtalt over. Den siste av de kommersielt viktigste artene som har de tidligste stadiene i fokusområdet er blåkveite. Den gyter fra langs eggakanten fra omkring 68°30'N og nordover og med en gren også inn i Bjørnøyrenna i Barentshavet (Figur 5.8.1). Blåkveita gyter svært dypt, produserer svært store egg. Med egg på over 4 mm i diameter hører de med blant verdens største fiskeegg. I tillegg er de tunge med en uvanlig lang utviklingstid fram til klekking, over 2 måneder. Den høye spesifikke vekten av blåkveiteegg gjør at de driver med Atlanterhavsstrømmen nordover på svært store dyp, dypere enn 200 m og ned mot mer enn 500 m. Med disse spesielle egenskapene er blåkveiteegg i en særstilling med hensyn til beskyttelse for forurensningspåvirkning fra overflaten, og når eggene klekkes etter mer enn 2 måneder, og larvene må opp i det pelagiske overflatelaget for å finne næring har avkommet drevet i det alt vesentlige nord for Tromsøflaket og vil være å finne utenfor det primære influensområdet for potensielle kilder for overflateforurensning fra fokusområdet. Polartorsk gyter langs iskanten nord i Barentshavet og vil ikke være influert av hendelser langs Norskekysten.

Alle fiskeartene som er beskrevet over har Barentshavet og Norskehavet som beiteområde for ungfisk og voksen fisk. I tillegg er det to andre viktige fiskebestander som til dels utnytter disse to havområdene som sommerbeite. Det gjelder kolmule og makrell. Disse to bestandene har imidlertid ikke nordnorsk sokkel som område for egg, larver og pelagisk yngel. Kolmula gyter vest for De britiske øyer og makrellen gyter til dels i samme område og til dels spredt ut over i Nordsjøen. Tabell 7.1 viser størrelsen, representert ved gjennomsnittlig kvote/fangst de siste to årene, for alle de viktige kommersielle bestandene i Norskehavet og Barentshavet. Til sammen representerer totalkvotene i hele Norskehavet og Barentshavet et fiske på omtrent 3 millioner tonn. Av dette totalkvantumet har 70 % av fisken egg-, larve- og yngelfasene konsentrert til å passere gjennom fokusområdet utenfor Lofoten-Vesterålen. 12 % av fisken har egg-, larve- og yngelfasene i stor deler av randen rundt hele Barentshavet med blåkveita langs vestranden, lodda i sør og polartorsken langs østkanten og nordkanten. For de resterende 18 % av fisken er det områdene rundt De britiske øyer og Nordsjøen som huser egg-, larve- og yngelstadiene. Også dette er spredt ut over et relativt stort geografisk område.

Størstedelen av Norskehavets og Barentshavet fiskeriressurser passerer således gjennom Lofoten, Vesterålen og kysten av Troms i de mest kritiske fasene mens de er konsentrert til sjøens øvre blandingslag.

Tabell 7.1: Gjennomsnittlige fangstkvoter for 2012 og 2013 for de viktigste fiskeartene som fanges i Norskehavet og Barentshavet fordelt på områdene hvor fisken har egg-, larve- og yngelfasene.

Lofoten-Vesterålen-Troms		Barentshavet		Rundt De britiske øyer og Nordsjøen	
Nordøstarktisk torsk	846	Lodde Barentshavet	320	Makrell 50 %	280
Norsk vårgytende sild	726	Polartorsk	20	Kolmule 50 %	260
Nordøstarktisk hyse	278	Blåkveite	15	Brosme 50%	10
Norsk arktisk sei	164				
Snabeluer	28				
Nordnorsk kysttorsk	21				
Steinbit	17				
Brosme 50 %	10				
Lange	8				
Øyepål	6				
Vanlig uer	0				
SUM 1000 tonn	2103	SUM 1000 tonn	355	SUM 1000 tonn	550
Prosent andel	70	Prosent andel	12	Prosent andel	18

Vertikalfordeling av egg, larver og pelagisk yngel

De fleste av våre fiskearter har pelagiske egg. Det er egg som har en positiv oppdrift i sjøen og vil konsentrere seg mot overflaten i varierende grad avhengig av vindblanding (Sundby 1983). I KILO-prosjektet er det innsamlet egg fra flere av våre viktigste fiskearter, og for første gang gjort detaljerte målinger av flyteevne på egg fra nordøstarktisk hyse, nordøstarktisk sei, øyepål og lyr.

Laboratoriemålingene viser at alle disse fiskeartene har pelagiske egg, i tillegg til eggene fra nordøstarktisk torsk hvor det finnes omfattende målinger av flyteevne fra tidligere (Solemald og Sundby 1981). Unntakene for våre viktigste fiskearter er sild og lodde som har egg på bunnen, men fiskelarver som stiger opp mot overflatelagene når eggene klekkes. I tillegg finnes noen arter med mesopelagiske egg som svever nede i vannmassene på flere hundre meters dyp (Sundby 1991). Dette gjelder egg fra atlantisk kveite inne i de nordnorske fjordene (Haug et al. 1986), og egg fra blåkveite langs eggakanten (Ådlandsvik et al. 2004; kapittel 5.8 i denne rapporten). For første gang er det også blitt målt flyteevne på de mesopelagiske blåkveiteeggene (Kapittel 5.8 i denne rapporten). Også for fiskeartene med mesopelagiske egg vil fiskelarvene stige mot overflatelaget etter klekking i dypet.

For de pelagiske eggene torsk, hyse, sei, lyr og øyepål er det modellert vertikalfordeling av eggene i et snitt over Vesterålsbankene fra Gimsøy til eggakanten. Det er gjort beregninger av vertikalfordelinger i tre posisjoner langs dette snittet: 1) nær land, 2) midt over bankområdet og 3) ute ved eggakanten. Nær land hvor sjøens saltholdighet er lavest vil eggene være noe dypere fordelt i sjøen på grunn av lavere oppdrift, mens ute ved eggakanten hvor saltholdigheten er høyest vil eggene flyte litt lettere. Flyteevnen av eggen fra de ulike artene varierer noe, men den største virkningen på vertikalfordelingen skyldes varierende vindblanding. I vindstille vær med lav turbulens og vertikal blanding vil eggene fra samtlige av de pelagiske artene være nær konsentrert overflaten. Figurene viser vertikalfordelingen ved svak vind på 2 m/s. Ubetydelige mengder av egg er da blandet ned under 20 m dyp. Også ved vindhastighet på 5 m/s som tilsvarer midlere vindhastighet i området for april måned er det ikke vesentlig mer nedblanding av eggene. Ved kraftig vindblanding på 15 m/s vil derimot eggene bli fordelt betydelig dypere nedover i vannmassene.

Alle vertikalprofilene av eggene avbilder den gjennomsnittlige eggfordelingen som er beregnet ved å balansere oppdriftskreftene som driver eggene til overflaten mot den turbulente vertikale diffusjonen som blander eggene nedover i dypet. Det er viktig å tolke dette resultatet på korrekt måte: Turbulens i havet er en høyst dynamisk prosess på samme måte som skyer i atmosfæren. En sky som tilsynelatende har en fast form kan bestå av stadig nye partikler fra kondensert vann i luften som strømmer raskt gjennom skyen og som løses opp til klar vanddamp igjen straks luften har passert gjennom skyen. På samme måte har de enkelte eggene i sjøens øvre lag ingen fast vertikal posisjon nedover gjennom vannkolonnen. De er i en kontinuerlig roterende bevegelse som i en mixmaster, men med økende konsentrasjon mot overflaten på grunn av eggenes oppdrift. Eksempelvis viser Figur 5.6.5 fordelingen av hyseegg midt ute på kontinentalsokkelen ved en vindhastighet på 2 m/s (midtre panel, blå stiplet kurve). Ca. halvdel (~50 %) av eggene befinner seg i de øverste 5 m av sjøen. Det betyr ikke at det er de samme identiske eggene som befinner seg her hele tiden, men at 100 % av eggene befinner seg i 50 % av tiden i de øverste 5 m av sjøen. Derfor vil alle eggene i en viss del av tiden ha kontakt med overflaten av sjøen, men tiden de tilbringer på overflaten vil avta med økende vind og turbulens. Det samme prinsippet gjelder selvsagt også for forurensningspartikler med positiv oppdrift. Det betyr også at økende vind med dypere nedblanding ikke nødvendigvis vil gi lavere eksponering og kontaktrate mellom egg/larver og forurensningspartikler, fordi også forurensningspartiklene vil blandes tilsvarende ned i sjøen på tilsvarende måte som eggene (Sundby 1997), og fordi økt turbulens også øker kontaktraten mellom partiklene (Rothschild og Osborn 1988; Sundby og Fossum 1990; Pecseli et al. 2011).

Det samme grunnleggende prinsippet om vertikalbevegelse for fiskeegg som beskrevet over gjelder i samme grad for larvene, men oppholdstiden i overflatelagene vil være kortere enn for de pelagiske eggene, fordi larvene har en dypere fordeling enn eggene. Kunnskapen om vertikalfordeling av fiskelarver må hentes fra torsk og sild, siden dette er de eneste artene hvor det finnes mer omfattende kunnskap om vertikalfordelingen (Kristiansen et al. 2013; Ferreira et al 2012). De prinsipielle mekanismene som styrer vertikalfordelingen av torskelarvene som lys og byttedyrskonsentrasjon og turbulens er imidlertid allmenngyldige prinsipper som også må ligge til grunn for fiskelarver fra andre arter. I mangel av kunnskap for de øvrige artene må det derfor antas at vertikalfordelingen av andre arter har samme kvalitative trekk, selv om de ikke kan antas å være helt like. Den viktigste ulikheten mellom arter vil være styrt av eventuelle forskjeller i byttedyrpreferanser og evne til vertikalvandring. Faktaboksen for vertikalfordeling av torskelarver viser at det vertikale tyngdepunktet for larvene svinger mellom overflaten og 30 m dyp og med en gjennomsnittlig dybde på 15 m. Videre vises det at de ligger nærmere overflate når vindblandingen er lav og når det er skumring og mørke. Det er normalt høyere byttedyrskonsentrasjoner nær overflatelaget, men siden også risikoen for at larvene selv blir spist er høyere i overflatelaget vil valg av vertikal posisjon være en balanse mellom å spise og bli spist. Det er også en annen mekanisme enn næringsøk som vil drive fiskelarver til overflaten. Enkelte arter har larver som er avhengige av å svelge luft for å fylle svømmeblæren. Det gjelder spesifikt arter som brisling og sild (faktaboks om fylling av svømmeblære).

Det kan konkluderes med at fiskelarver og pelagisk yngel er fordelt i det øvre pelagiske laget mellom 30 m dyp og overflaten gjennom hele den pelagiske driftfasen. Tyngdepunktet i fordelingen av larver kan svinge mellom hele dette dybdesjiktet, mens gjennomsnittlig dybde over tid vil ligge på ca. 15 m dyp. De enkelte individene pendler opp og ned i vannsøylen avhengig av individenes akutte behov når det gjelder næringsopptak og unnvikelse av predatorer. Larvene må derfor anses for å være svært sårbare overfor ulike typer forurensning fra overflaten. Økende vindblanding og turbulens vil fordele larvene jevnere ut gjennom vannsøylen, men de samme mekanismene vil også fordele

forurensningspartikler fra overflaten tilsvarende dypere ned. Artene som har pelagiske egg vil i større grad være utsatt for kontakt med overflateforurensning enn larvene. For de artene som her er undersøkt gjelder det egg fra torsk, hyse, sei, øyepål og lyr. Inne i fjordene på randen av fokusområdet vil pelagiske egg være fordelt litt dypere neddykket under det lette brakkevannslaget. Eksempelvis vil egg fra fjordtorsk ha vertikalt tyngdepunkt på mellom 5 og 10 m dyp (Myksvoll et al. 2011) avhengig av de lokale hydrografiske forholdene. Sild og lodde har bunnegg og er således i større grad beskyttet mot overflateforurensning, men på den andre siden vil disse i sterk grad være utsatt for forurensning fra bunnen. De mest beskyttede artene er de som har mesopelagiske egg som svever ned i dypet på flere hundre meters dyp. Det gjelder blåkveite langs eggakanten og atlantisk kveite inne i fjordene.

Kritiske perioder i marine økosystem på høye bredder

Verdenshavene huser en stor diversitet av ulike marine økosystemer som har svært ulike virkemåter. På samme måte som på land finnes det ”ørkener” og ”regnskoger” i havet, men også mange flere ulike typer økosystemer. Longhurst (1998) definerte mer enn 50 distinkte typer marine økosystemer i verdenshavene, hver av dem ulike fysiske drivkrefter og ulike strukturer og virkemåter for planktonsamfunnene. Barber (1988) definerte verdenshavene i større grupper av økosystemer, såkalte biomer. På denne måter kunne verdenshavene deles i et 10-talls ulike biomer.

Virkemåten for den typen av marine økosystemer som omfattes av Norskehavet og Barentshavet er svært spesielt, og må sies å utgjøre ett unntak i verdenshavene. Det særegne ved våre områder er et ekstremt våroppblomstringssystem med en intens og konsentrert planteplanktonproduksjon om våren når lyset kommer tilbake etter at vintermørket slipper taket. Og fordi planteproduksjonen i havet besørger av den høye konsentrasjon av mikroskopiske planter som har egenskapen at de forbruker de tilgjengelige næringssaltene i lyssonen på kort tid, blir våroppblomstringen i havet mye kortere og mer intens enn slik vi kjenner den fra landjorda i Norge. Som et resultat av dette må alle organismer på høyere nivåer i næringsnettet tilpasse seg denne dynamikken. Derfor gyter våre fiskearter i løpet av en svært avgrenset periode på våren. Nord for 62°N er det sjelden at fiskebestander har noen vesentlig gyteaktivitet ut over en to måneders periode. Den sesongmessige svingningen i planktonproduksjon er målbar helt ned mot 30°, men da som en svakere årlig syklus hvor det også er planteplanktonproduksjon om vinteren. Følgelig er det også mulig for fiskebestander å gyte vinterstid på disse breddegradene. I tropiske og subtropiske strøk gyter fiskebestandene mer eller mindre hele året.

Størrelsen på fiskebestandenes årsklasser avhenger i særlig grad av gunstige forhold for overleving av de sårbare egg, larver og yngel i det korte tidsrommet for planktonoppblomstringen. Stadieutviklingen for avkommet forplanter seg som en bølge samtidig som de transporteres nordover kysten. I våre nordlige farvann er derfor vårparten fra mars til juli en særlig kritisk fase for de nye årsklassene av fisk. På sørligere bredder fordeles risikoen ut over hele året og gjør økosystemet mindre utsatt for en akutt forurensning, men like utsatt for kontinuerlig forurensning.

Kystnære fiskeressurser på grunt vann mindre enn 30 m dyp

Gruntvannsområdene er spesielt verdifulle for de artene som har sin hovedutbredelse her. Sårbarheten er størst for egg og nyklekte larver i første halvår. Nullgruppe av de kommersielle artene sei, kysttorsk og rognkjeks vurderes også å være sårbare.

Krepsdyrartene taskekrabbe, strandkrabbe, strandreke og eremittkreps har sin utbredelse nesten utelukkende i slike gruntvannsområder. Det samme gjelder fiskeartene tangkutling, tangsprell, vanlig ulke og panserulke. For voksne individer av disse artene vil større bunn dyp representere en barriere for vandring og utveksling mellom områder. De har alle pelagiske larvestadier som gjør at larver kan

transporteres fra et gruntvannsområde til et annet. Artene lyr, rødnebb, lomre, sandflyndre og rødspette har også sin hovedutbredelse i gruntvannsområder, men forekommer også noe dypere. Rognkjeks legger egg på bunn nær strandsonen og yngelen tilbringer sitt første leveår nær gyteplassene, før den vandrer til havs. Den voksne gytefisken er i området kun om våren og forsommeren. Rognkjeks gyter langs store deler av norskekysten, men fiskeridata tyder på at yttersida av Senja er et spesielt viktig gytefelt.

Artene torsk, sei, hyse, gråsteinbit, kveite, lange, brosme og kloskate er utbredt over stort dybdeintervall, men er også vanlige i gruntvannsområdene. For sei og kysttorsk er gruntvannsområdene spesielt viktig for nullgruppen.

Bunnorganismer

Bunndyr sørger for omsetning og tilbakeføring av sedimentert organisk materiale fra produksjon i vannsøylen over, den såkalte bentisk-pelagiske kobling. Det skjer ved at frigjorte næringsalter fra energiomsetning ved bunnen føres tilbake i vannmassene og blir transportert videre tilbake i det øvre øvre laget for planktonproduksjon ved vertikale strømmer og turbulent diffusjon. De fleste bunndyr har pelagiske larver som transporteres i de øvre vannlag hvor de utgjør en betydelig del av dyreplanktonet. De utgjør en viktig fødekilde for dyr som livnærer seg på plankton, inkludert fisk og fiskelarver. I de nordlige områder er produksjonen i plankton knyttet til en kort periode av året med høy intensitet og dette gir seg utslag i sterke pulser av organisk materiale som havner på bunnen. Dette materiale er hovedføden til bunndyr og omdannes til bunndyrbiomasse. Denne biomasse kan utgjøre et lager av energi og næring som virker dempende på effekten av de store årlige produksjonssvingningene og virke stabiliserende på næringstilførselen til det marine økosystem via oppstrømning eller som føde for fisk og andre organismer.

Større bunnfauna-organismer skaper habitat for andre arter som lever ved bunn. Her er koraller (sjøfjær, hornkoraller og steinkoraller) og svamper de mest betydningsfulle på grunn av størrelse, romlig kompleksitet og alder på de habitater de tilbyr. Det er vist at disse dyregruppene huser en mengde assosierte arter, inklusiv fisk, og at de derfor har en viktig rolle i det marine næringsnett og for marint mangfold.

I området Lofoten, Vesterålen og Troms finnes et unikt og meget variert undersjøisk landskap med tilhørende bunnfaunabiotoper (Buhl-Mortensen et al 2010 og 2012). I området er den bentisk-pelagiske koblingen ekstra sterk på de grunne bankene hvor bunnfauna og fisk kommer svært nært hverandre. Videre finnes store korallforekomster i området som representerer et høyt lokalt biomangfold og viktig habitat for en del fiskearter. I området finnes også en rekke undervannsraviner som gjestes av hval og som har en spesiell bunnfauna, hvor plankton og andre organiske partikler kan konsentreres.

Bunndyr er spesielt følsomme for aktiviteter som fysisk påvirker bunnen dette kan dreie seg om nedslamming, knusing, omveltning av sedimenter eller forurensning. Det er spesielt gjentatt forstyrrelse av bunnen eller knusing og forurensning av korallrev som vi kunne føre til langvarige skader. De fleste revene i området (her finnes > 1000 rev - bare på Røstrevet kan det være flere enn 500 enkeltrev) er 6000-9000 år gamle og forurensning eller knusing kan betraktes som en irreversibel skade.

Samlet sårbarhet for fiskeressursene i Lofoten-Vesterålen

Sårbarhet for et økosystem er et både vanskelig og upresist begrep. Det er dessuten svært relativt; det gir liten mening å snakke om sårbarhet i sin alminnelighet. Sårbarhet må relateres til spesifikke påvirkningsfaktorer ("stressorer"). Et økosystem kan ha ulik sårbarhet, eller motsatt - *robusthet*, overfor ulike påvirkningsfaktorer. Og siden et økosystem hele tiden varierer med hensyn til produktivitet og artssammensetning vil også sårbarheten variere avhengig av hvilken tilstand det er i. Sårbarheten overfor spesifikke påvirkningsfaktorer vil først og fremst variere mye mellom ulike typer av marine økosystemer, og derfor er det også viktig å vurdere sårbarhet relativt til de ulike typene av økosystemer.

I denne rapporten har vi begrenset beskrivelsen av økosystemet til bunndyr og fiskeressurser. For fiskeressursene har vi fokusert på de planktoniske stadiene for fisken og for kystnære gruntvannsressurser. Det er fordi dette er ressurser som er spesielt utsatt for påvirkninger fra overflaten av sjøen. I denne konkrete sammenheng er det olje på sjøen i form av en kontinuerlig lekkasje, et enkeltstående utslipp eller en ukontrollert utblåsning som vurderes sårbarheten vurderes opp mot. For bunnfaunaen vil i tillegg også langtidsakkumulering av forurensningskomponenter fra ulike oljekomponenter og andre kjemikalier være en del av sårbarhetsvurderingen.

Konsentrasjonen av fiskeplankton i Lofoten, Vesterålen og kysten av Sør-Troms er enestående på norsk kontinentalsokkel. Ingen andre steder har en så fullstendig dominerende rolle for de tidlige stadiene for fiskeriressursene i Barentshavet og Norskehavet. Disse to økosystemene gir for tiden en årlig avkastning i form av fiske på ca. 3 millioner tonn; 70 % av disse fiskeressursene har Lofoten, Vesterålen og kysten av Sør-Troms som gytefelt eller som område hvor larvene og den pelagiske yngelen driver gjennom. Det er bankene mellom Lofotodden og Andenes som har de aller største konsentrasjonene av fiskeplankton. Området kan sies å være viktigst i fiskerisammenheng for nordøstarktisk torsk (skrei) og norsk vårgytende sild, fordi dette utgjør de to største bestandene. Men området er like viktig for en rekke andre arter selv om disse ikke utgjør fiskerimessig like stor økonomisk betydning. Det gjelder først og fremst nordøstarktisk hyse og nordøstarktisk sei, men også arter som nordnorsk kysttorsk, snabeluer, steinbit, brosme og lange. I sum er disse øvrige artene økonomisk av samme betydningen som én av artene fra sild eller torsk. De artene som området har minimal betydning for i de planktoniske stadiene er kolmule og makrell som gyter langt sør for fokusområdet. I tillegg kommer artene med gyting nord for fokusområdet. Det gjelder blåkkeite og lodde. Av disse to artene kan lodde bli influert i begrenset grad i perioder når gyting foregår på kysten av Sør-Troms.

De høye konsentrasjonene av plankton i produksjonssesongen avspeiles også i livet på bunnen av kontinentalsokkelen og langs strandsonen. Sedimentering av biomasse i vannmassene gir grunnlag for livsformene på bunnen og i strandsonen gjennom det som kalles bentisk-pelagisk kopling. Korallrevene i området er en viktig del av dette bunndyrssamfunnet, og langs den bratte kontinentalskråningen finnes det undervannsraviner som gir et strømningsmønster som konsentrerer marine organismer i området og gjør det attraktivt som fødeområde for sjøpattedyr.

Våroppblomstringsdynamikken med konsentrert forekomst i tid for de planktoniske stadiene fra gytingen starter tidlig vår til den pelagiske yngelen går ut av overflatelagene på seinsommeren er det andre særegne trekket for området. Det er knyttet til den sesongmessige svingningen mellom sommerlys og vintermørke som bare finnes i havområder på høye bredder. Tilsvarende våroppblomstringsdynamikk i verdenshavene finnes bare lenger nord i Norskehavet og i Barentshavet, helt nordligst i Beringshavet og i selve Polhavet; i tillegg finnes slike forhold den sørligste delen av

den sørlige halvkule mot det Antarktiske kontinentet. Men i disse andre våroppblomstringsområdene finnes ikke egg-, larve- og yngelområder med en slik konsentrasjon som i Lofoten og Vesterålen. Det finnes imidlertid andre områder i verdenshavet med like høy og til dels høyere fiskeproduksjon. Det er de store oppstrømningsøkosystemene (Humboldtstrømmen utenfor Chile-Peru; Benguleastrømmen utenfor Namibia og Sør-Afrika, samt Kanaristrømmen utenfor Nordvest-Afrika). Men her er til gjengjeld den årlige produksjonssyklusen helt forskjellig med planktonproduksjon og gyting største delen av året. Mens gytingen i våroppblomstringssystemer er avgrenset til 2 måneder er det i de store oppstrømningsystemene kun 2 måneder i året at gyting ikke forekommer. Derfor er risikoen fra en eventuell akutt forurensningssituasjon betydelig lavere i disse andre høyproduktive områdene.

10. Samarbeidende prosjekter inkludert liste over vitenskapelige publikasjoner, doktorgrader, hovedfagsoppgaver og rapporter som er gjennomført i samarbeid med KILO

Prosjektet KILO ble startet opp i november/desember 2011 og ble avsluttet 1. mars 2013. Med en prosjektperiode avgrenset til 15 måneder, hvor også egne laboratorieundersøkelser, feltundersøkelser og modellutvikling har vært en del av aktiviteten, har det i stor grad vært nødvendig å utnytte forskere med omfattende og lang erfaring innen forskning på fiskens tidlige stadier. Det har blitt oppsummert og syntetisert tidligere omfattende kunnskap om fiskens tidligste stadier. I tillegg er det utnyttet ny kunnskap fra prosjekter som har løpt parallelt med KILO.

De samarbeidende prosjektene har vært BIOWAVE, et Forskningsråds-finansiert samarbeidsprosjekt mellom Havforskningsinstituttet, Det norske meteorologiske institutt og Geofysisk institutt, - Universitetet i Bergen. Der hvor det studeres energioverføringen fra atmosfære til hav og hvordan dette påvirker vertikalblandingen av pelagiske fiskeegg. Videre har det vært nært samarbeid med to dr.gradsprosjekter. I prosjektet "Connectivity among subpopulations of Norwegian Coastal cod" er det studert separasjonsmekanismene i den tidlige egg og larvefasen mellom skrei og ulike nordnorske kysttorskbestander. Prosjektet har vært støttet av Bjerknes senter for klimaforskning med Mari Myksvoll som doktorgradsstudent. Disputas ble gjennomført i april 2012. I prosjektet "Theoretical and experimental studies of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) egg buoyancy within a metapopulation framework" er det studert de grunnleggende biologiske og fysiske prosessene som bestemmer flyteevne for fiskeegg, spesielt torsk. Prosjektet har vært støttet av det koreanske forskningsfondet og Havforskningsinstituttets to forskningsprogrammer for Biologiske mekanismer og Klima-fisk med Kyung-Mi Jung som doktorgradsstudent. Disputas ble gjennomført i oktober 2012. Det har vært et nært samarbeid mellom de to doktorgradsprosjektene. Videre er det gjennomført to mastergradsprosjekter som har bidratt direkte inn i KILO når det gjelder kunnskap om nordøstarktisk hyse. Begge studentene ble uteksaminert i juni 2012. Rocio Castaño-Primo gjennomførte mastergradsprosjektet "A model approach to the spawning grounds and early life history of Northeast Arctic haddock (*Melanogrammus aeglefinus*)" hvor gytefeltene om nordøstarktisk hyse ble beregnet ut i fra observerte fordelinger og 0-gruppe hyse. Camilla S. Landa gjennomførte mastergradsprosjektet "Geographical distribution and abundance of Northeast Arctic haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) in a fluctuating climate" hvor virkningene av klimaendringer på fordeling av nordøstarktisk hyse ble analysert. Et pågående mastergradsprosjekt med Martin S. Jørgensen som student har bidratt i KILO når det gjelder måling av flyteevne på egg fra hyse, sei, lyr, øyepål og lysprikkfisk samt beregning av vertikalfordeling av eggene. Det er første gang flyteevne er blitt målt på flere av disse artene.

På de neste sider er det listet publikasjoner og rapporter fra de samarbeidende prosjektene.

Castaño-Primo, R. 2012. A model approach to the spawning grounds and early life history of Northeast Arctic haddock (*Melanogrammus aeglefinus*). Master Thesis on Joint Nordic Master's Programme in Marine Ecosystems and Climate. University of Bergen, Aarhus University, University of Iceland, University of the Faroe Islands. 112 p.

Castaño-Primo, R., Vikebø, F.B., and Sundby, S. 2013. A model approach to identify the spawning grounds and describing the early life history of Northeast Arctic haddock (*Melanogrammus aeglefinus*). Submitted to *ICES Journal of Marine Science*.

Catalán, I. A., Vollset, K. W., Morales-Nin, B. & Folkvord, A. 2011. The effect of temperature gradients and stomach fullness on the vertical distribution of larval herring in experimental columns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 404, 26-32.

Ferreira, S., Stenevik, E. K., Vollset, K. W., Korneliussen, R. & Folkvord, A. 2012. Vertical migration of Norwegian spring-spawning herring larvae in relation to predator and prey distribution. *Marine Biology Research* 8, 605-614.

Frommel, A. Y., Maneja, R. H., Lowe, D. M., Malzahn, A., Geffen, A., Folkvord, A., Piatkowski, U., Reusch, T. & Clemmesen, C. 2012. Ocean acidification effects on larvae of a commercially important fish species, Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Nature Climate Change* 2, 42-46.

Jung, K-M. 2012. Theoretical and experimental studies of Atlantic cod (*Gadus morhua L.*) egg buoyancy within a metapopulation framework. PhD Thesis. Institute of Biology, University of Bergen.

Jung, K-M, Folkvord, A., Kjesbu, O.S., Agnalt, A.L., Thorsen, A., and Sundby S. 2012. Egg buoyancy variability in local populations of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Marine Biology*, 12 p. doi 10.1007/s00227-012-1984-8.

Jung, K-M., Svardal, A.M., Eide, T., Thorsen, A., and Kjesbu O.S. 2012. Seasonal trends in adenylate nucleotide content in eggs of recruit and repeat spawning Atlantic cod (*Gadus morhua L.*) and implications for egg quality and buoyancy. *Journal of Sea Research*.

Jung, K-M., Folkvord, A., Kjesbu, O.S., and Sundby, S. 2013. "The causes of buoyancy in eggs of marine teleosts": a quarter of a century after the seminal work of Craik and Harvey (1987). Submitted to *Proceedings of The Royal Society B. Biological Sciences*.

Koedijk, R., Imsland, A. K., Folkvord, A., Stefansson, S. O., Jonassen, T. M. & Foss, A. (2012). Larval rearing environment influences the physiological adaptation in juvenile Atlantic cod, *Gadus morhua*. *Aquaculture International* 20, 467–479.

Kristiansen, T., Drinkwater, K.F., Lough, G.R., and Sundby, S. 2011. Recruitment Variability in North Atlantic Cod and Match-Mismatch Dynamics. *PLoS ONE*, 6(3): 1-11. e17456.

Kristiansen, T. Vollset, K.W., Sundby, S., and Vikebø, F. 2013. Behavior determines vertical distribution of first feeding larval cod. *ICES Journal of Marine Science*.

Landa, C. 2012. Geographical distribution and abundance of Northeast Arctic haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) in a fluctuating climate. Master Thesis on Joint Nordic Master's Programme in Marine Ecosystems and Climate. University of Bergen, Aarhus University, University of Iceland, University of the Faroe Islands. 120 p.

Landa, C., Stiansen, J.E., Sundby, S., and Dingsøy, G. 2013. Recruitment, distribution shifts and habitat temperature of arcto-boreal fish in a warming Barents Sea – with special emphasis on haddock (*Melanogrammus aeglefinus*). Submitted.

Langangen Ø., Stige LC, Yaragina N, Vikebø FB, Bogstad B and Gusdal Y. 2013. Egg mortality of Northeast Arctic cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*). *ICES Journal of Marine Science*.

Maneja, R. H., Frommel, A. Y., Browman, H. I., Skiftesvik, A. B., Clemmesen, C., Geffen, A. J., Folkvord, A., Piatkowski, U., Durif, C. & Bjelland, R. 2012. The swimming kinematics of larval Atlantic cod, *Gadus morhua* L., are resilient to elevated seawater $p\text{CO}_2$. *Marine Biology*. 00: 000-000. DOI:10.1007/s00227-012-2054-y

Maneja, R. H., Frommel, A. Y., Geffen, A. J., Folkvord, A., Piatkowski, U., Chang, M. Y. & Clemmesen, C. (in press). Effects of ocean acidification on the calcification of otoliths of larval Atlantic cod, *Gadus morhua* L. *Marine Ecology Progress Series*. 00: 000-000. doi: 10.3354/meps10146

Meyer, S., Caldarone, E., Chicharo, M. A., Clemmesen, C., Folkvord, A., Holt, G. J., Høie, H., Malzahn, A., Moran, D., Petereit, C., Støttrup, J. & Peck, M. A. 2012. On the edge of death: Impacts of temperature, species and body size on RNA-DNA ratios of starving marine fish larvae. *Journal of Marine Systems* 93, 11-24.

Moloney, CL., St John MA., Denman, K.L., Karl, DM., Köster, FW., Sundby, S. and Wilson, RP. 2011. Weaving marine food webs from end-to-end under global change. *Journal of Marine Systems* 84: 106-116. doi:10.1016/j.jmarsys.2010.06.012

Myksvoll, M.S. 2012. Connectivity among subpopulations of Norwegian Coastal cod. PhD Thesis. Geophysical Institute, University of Bergen.

Myksvoll, M.S., Sundby, S., Ådlandsvik, B. and Vikebø, F.B. 2011. Retention of coastal cod eggs in a fjord caused by interactions between egg buoyancy and circulation pattern. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and ecosystem Science* 3: 279-294. Doi: 10.1080/19425120.2011.595258

Myksvoll, M.S., Sandvik, A.D., Skardhamar, J., and Sundby, S. 2012. Importance of high resolution wind forcing on eddy activity and particle dispersion in a Norwegian fjord. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 113: 293-304. doi.org/10.1016/j.ecss.2012.08.019

Myksvoll, M.S., Sandvik, A.D., and Sundby, S. 2012. Effects of river regulation on hydrography, circulation and transport of cod eggs. Submitted.

Myksvoll, M.S., Jung, K-M., Albretsen, J. and Sundby, S. 2013. Modeling dispersal of eggs and quantifying connectivity between Norwegian Coastal cod subpopulations. *ICES Journal of Marine Science*. 13 p. doi:10.1093/icesjms/fst022.

Olsen, E. and Sundby, S. 2012. Utfordringen med oljevirksomhet i gytefelt. Havforskningsrapporten. *Fisken og Havet* Særnummer 1: 69-71

Opdal AF, Vikebø FB. and Fiksen Ø. 2011. Parental migration, climate and thermal exposure of larvae: spawning in southern regions gives Northeast Arctic cod a warm start. *Marine Ecology Progress Series*, 439: 255-262.

Röhrs, J. Christensen, K., Hole, L.R., Broström, G., Drivdal, M., and Sundby, S. 2012. Observation-based evaluation of surface wave effects on currents and trajectory forecasts. *Ocean Dynamics*. 15 pp. Doi 10.1007/s10236-012-0576-y

Stenevik EK, Nash R, Vikebø FB, Fossum P, Bakkeclass K (2012) Survey design and the perceived abundance of herring larvae: A case study for Norwegian Spring Spawning herring (*Clupea harengus*). *Fisheries Oceanography*, 21(5): 363-373.

Vikebø, FB., Ådlandsvik, B., Albretsen, J., Sundby, S., Stenevik, EK., Huse, G., Svendsen, E., Kristiansen, T., Eriksen, E. 2011. Real-time ichthyoplankton drift in Northeast Arctic cod and Norwegian spring-spawning herring. *PLoS ONE* 6 (11): 1-7. e27367.

Vikebø FB., Korosov A., Stenevik EK. and Slotte A. 2012. Match-mismatch in Norwegian spring spawning herring and spring phytoplankton bloom - observational records from herring larval surveys and SeaWIFS. *ICES Journal of Marine Science*, doi:10.1093/icesjms/fss083

Vollset, K. W., Catalán, I. A., Fiksen, Ø. & Folkvord, A. 2013. Effect of food deprivation on distribution of larval and early juvenile cod in experimental vertical temperature and light gradients. *Marine Ecology Progress Series* 00, 000-000. doi: 10.3354/meps10129

Vollset, K. W., Folkvord, A. & Browman, H. I. 2011. Foraging behaviour of larval cod (*Gadus morhua*) at low light intensities. *Marine Biology* 158, 1125-1133.

11. Litteraturliste

- Ahlstrom, E.H. 1959. Vertical distribution of pelagic fish eggs and larvae off California and Baja California. Fishery Bulletin U.S., 60: 107-146.
- Albert, O.T., Nilssen, E.M., Nedreaas, K.H. and Gundersen, A.C. 2001. Distribution and abundance of juvenile Northeast Arctic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in relation to survey coverage and the physical environment. ICES Journal of Marine Science, 58: 1053-1062.
- Albert, O.T., Nilssen, E.M., Stene, A., Gundersen, A.C. and Nedreaas, K.H. 2001. Maturity classes and spawning behaviour of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). Fisheries Research, 51: 217-228.
- Albretsen, J., Sperrevik, A.K., Staalstrøm, A., Sandvik, A.D., Vikebø, F. and Asplin, L. 2011. NorKyst-800 report no. 1: User manual and technical descriptions. Fisken og Havet: 1-51.
- Anon 2006. St.meld.nr. 8 (2005-2006) Helhetlig forvaltning av det marine miljø i Barentshavet og havområdene utenfor Lofoten (forvaltningsplan), Ministry of Environment, Oslo.
- Anon. (Sundby, S. and Godø, O.R.)1994. Life history of the Arcto-Norwegian cod stock. Pp. 12 -45 In ICES Cooperative Research Report. No. 205. Spawning and Life History Information for North Atlantic Cod Stocks, 150 pp.
- Astthorsson, O.S., Valdimarsson, H., Gudmundsdottir, A. and Oskarsson, G.J. 2012. Climate-related variations in the occurrence and distribution of mackerel (*Scomber scombrus*) in Icelandic waters. ICES Journal of Marine Science, 69: 1289-1297.
- Axelsen, B.E., Anker-Nilssen, T., Fossum, P., Kvamme, C. and Nøttestad, L. 2001. Pretty patterns but a simple strategy: predator-prey interactions between juvenile herring and Atlantic puffins observed with multibeam sonar. Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie, 79: 1586-1596.
- Axelsen, B.E., Nøttestad, L., Fernö, A., Johannessen, A. and Misund, O.A. 2000. 'Await' in the pelagic: dynamic trade-off between reproduction and survival within a herring school splitting vertically during spawning. Marine Ecology Progress Series, 205: 259-269.
- Barber, R.T. 1988. Ocean basin ecosystems. Concepts of Ecosystem Ecology. Springer, New York. S. 171-193.
- Belttestad, A.K., Nakken, O. and Smedstad, O.M. 1975. Investigations on the diel vertical migration of 0-group fish in the Barents Sea. Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersøkelser, 16: 229-244.
- Bergstad, O.A., Jørgensen, T. and Dragesund, O. 1987. Life history and ecology of the gadoid resources of the Barents Sea. Fisheries Research, 5: 119-161.
- Bjørke, H. 1981. Distribution of fish eggs and larvae from Stad to Lofoten during April 1967-80. In: R. Sætre and M. Mork (Editors), The Norwegian Coastal Currents. University of Bergen, Bergen, pp. 583-603.
- Bjørke, H. and Bakkeplass, K. 1991. Vertikalfordelingen av fiskeyngel utenfor Nord-Norge i juni-august. HELP - Havforskningsinstituttets egg- og larveprogram, Bergen. Report nr. 40, 24 pp.
- Bjørke, H., Bakkeplass, K. and Hansen, K. 1991. Yngelundersøkelser i juli 1991 utenfor norskekysten. HELP - Havforskningsinstituttets egg- og larveprogram, Bergen. Report nr. 42, 35 pp.
- Bjørke, H., Bakkeplass, K. and Hansen, K. 1991. Yngelundersøkelser i juni-juli 1990 utenfor kysten av Nord-Norge. HELP - Havforskningsinstituttets egg- og larveprogram, Bergen. Report nr. 37, 45 pp.
- Bjørke, H., Ellertsen, B., Hansen, K. and Bakkeplass, K. 1989. Yngelundersøkelser i juli-august i 1988 og 1989 utenfor Norskekysten. HELP - Havforskningsinstituttets egg- og larveprogram, Bergen. Report nr. 28, 74 pp.
- Bjørke, H., Fossum, P. and Sætre, R. 1987. Yngelundersøkelser - 1985. HELP - Havforskningsinstituttets egg- og larveprogram, Bergen. Report nr. 12, 74 pp.

- Bjørke, H., Hansen, K. and Sundby, S. 1987. Postlarveundersøkelser i 1986. HELP - Havforskningsinstituttets egg- og larveprogram, Bergen. Report nr. 3, 18 pp.
- Bjørke, H. and Sætre, R. 1994. Transport of larvae and juvenile fish into central and northern Norwegian waters. *Fisheries Oceanography*, 3: 106-119.
- Blaxter, J.H.S. and Denton, E.J. 1976. Function of the swimbladder-inner ear-lateral line system of herring in the young stages. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 56: 487-502.
- Blaxter, J.H.S. and Hempel, G. 1963. The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). *Journal du Conseil. Conseil Permanent international pour l'Exploration de la Mer*, 28: 211-240.
- Boehlert, G.W., Gadomski, D.M. and Mundy, B.C. 1985. Vertical distribution of ichthyoplankton off the Oregon coast in spring and summer months. *Fishery Bulletin U.S.*, 83: 611-621.
- Brewer, G.D. and Kleppel, G.S. 1986. Diel vertical distribution of fish larvae and their prey in nearshore waters of Southern California. *Marine Ecology-Progress Series*, 27: 217-226.
- Buhl-Mortensen, L., Bøe, R., Dolan, M.F.J., Buhl-Mortensen, P., Thorsnes, T., Elvenes, S. & Hodnesdal, H. 2012. Banks, troughs and canyons on the continental margin off Lofoten, Vesterålen, and Troms, Norway, Ch. 51. pp 703-715, in Harris, P. & Baker, E. (eds.) *Seafloor Geomorphology as Benthic Habitat: GeoHab Atlas of seafloor geomorphic features and benthic habitats*. Elsevier Insights E-Book. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-385140-6.00051-7>
- Buhl-Mortensen, P., Buhl-Mortensen, L., Dolan, M., Dannheim, J. and Kröger, K. 2009. Megafaunal diversity associated with marine landscapes of northern Norway: a preliminary assessment. *Norwegian Journal of Geology*, 89: 163-171.
- Buhl-Mortensen, P., Dolan, M. and Buhl-Mortensen, L. 2009. Prediction of benthic biotopes on a Norwegian offshore bank using a combination of multivariate analysis and GIS classification. *ICES Journal of Marine Science*, 66: 2026-2032.
- Buhl-Mortensen, L., Buhl-Mortensen, P. & Holte, B., 2010. Dyphavet utenfor Lofoten-Vesterålen-Troms- Naturtyper og dyreliv, Ch. 6.2 pp 68-75, in Buhl-Mortensen, L., Hodnesdal, H. & Thorsnes, T (eds). *Til bunns i Barentshavet*, Skipnes press, (executiv summary in English).
- Busch, K. E. T., Iversen, K. R. og Larsen, L-H. 2012. Kystnære fiskerier utenfor Lofoten, Vesterålen og Senja. SALT rapport nr: 1002. 96+38s.
- Bøe, R., Bellec, V.K., Dolan, M.F.J., Buhl-Mortensen, P., Buhl-Mortensen, L., Slagstad, D. and Rise, L. 2009. Giant sandwaves in the Høla glacial trough off Vesterålen, North Norway. *Marine Geology*, 267: 36-54.
- Castaño-Primo, R. 2012. A model approach to the spawning grounds and early life history of Northeast Arctic haddock (*Melanogrammus aeglefinus*). University of Bergen, 112 pp.
- Castaño-Primo, R., Vikebø, F.B., and Sundby, S. 2013. A model approach to identify the spawning grounds and describing the early life history of North-East Arctic haddock (*Melanogrammus aeglefinus*). Submitted.
- Catalán, I.A., Vollset, K.W., Morales-Nin, B. and Folkvord, A. 2011. The effect of temperature gradients and stomach fullness on the vertical distribution of larval herring in experimental columns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 404: 26-32.
- Cheung, W.W.L., Dunne, J., Sarmiento, J.L. and Pauly, D. 2011. Integrating ecophysiology and plankton dynamics into projected maximum fisheries catch potential under climate change in the Northeast Atlantic. *ICES journal of Marine Science*, 68(6): 1008-1018.
- Coombs, S.H. 1981. A density-gradient column for determining the specific-gravity of fish eggs, with particular reference to eggs of the mackerel *Scomber scombrus*. *Marine Biology*, 63: 101-106.

- Coombs, S.H., Morgans, D. and Halliday, N.C. 2001. Seasonal and ontogenetic changes in the vertical distribution of eggs and larvae of mackerel (*Scomber scombrus* L.) and horse mackerel (*Trachurus trachurus* L.). *Fisheries Research*, 50: 27-40.
- Cushing, D.H. 1969. The regularity of the spawning season of some fishes. *Journal du Conseil*, 33: 81-97.
- Cushing, D.H. 1990. Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology*, 26: 249-293.
- Czesny, S.J., Graeb, B.D.S. and Dettmers, J.M. 2005. Ecological consequences of swim bladder noninflation for larval yellow perch. *Transactions of the American Fisheries Society*, 134: 1011-1020.
- Dannevig, A. 1919. Fiskeegg og yngel i Lofoten. *Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersøkelser*, 3: 1-63.
- Dahle, G., Jørstad, K., Rusaas, H. and Otterå, H. 2006. Genetic characteristics of broodstock collected from four Norwegian coastal cod (*Gadus morhua*) populations. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 209-215.
- Dingsør, G.E., Ciannelli, L., Chan, K.S., Ottersen, G. and Stenseth, N.C. 2007. Density dependence and density independence during the early life stages of four marine fish stocks. *Ecology*, 88: 625-634.
- Dragesund, O. 1970. Distribution, abundance and mortality of young and adolescent Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* Linné) in relation to subsequent year class strength. *Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersøkelser*, 15: 451-556.
- Dragesund, O. 1970. Factors influencing year-class strength of Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* Linné). *Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersøkelser*, 15: 381-450.
- Dragesund, O. 1970. Recruitment studies of Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* Linné). Dr. philos. thesis, University of Bergen.
- Dragesund, O. 1995. Recruitment and trophic interactions between oceanic fish populations and coastal fish stocks, Elsevier, Amsterdam.
- Dragesund, O., Hamre, J. and Ulltang, Ø. 1980. Biology and population dynamics of the Norwegian spring-spawning herring. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions. Conseil international pour l'Exploration de la Mer*, 177: 43-71.
- Dragesund, O., Johannessen, A. and Ulltang, Ø. 1997. Variation in migration and abundance of Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* L.). *Sarsia*, 82: 97-105.
- Dragesund, O., P.T. Hognestad. 1966. Forekomst av egg og yngel av fisk i vest- og nordnorske kyst- og bankfarvann våren 1965. *Fiskets Gang*, 52: 467-472.
- Drinkwater, K.F. 2006. The regime shift of the 1920s and 1930s in the North Atlantic. *Progress in Oceanography*, 68: 134-151.
- Døving, K.B., Marstøl, M., Andersen, J.R. and Knutsen, J.A. 1994. Experimental evidence of chemokinesis in newly hatched cod larvae (*Gadus morhua* L.). *Marine Biology*, 120: 351-358.
- Egils Skallagimssons saga 2003. *Egils Skallagimssons saga*. Norsk. Oversatt av Hallvard Lie. Aschehoug, Oslo. sider 32-33.
- Eldevik, T., Nilsen, J.E.Ø., Iovino, D., Olsson, K.A., Sandø, A.B. and Drange, H. 2009. Observed sources and variability of Nordic seas overflow. *Nature Geoscience*, 2: 405-409.
- Ellertsen, B., Fossum, P., Solemdal, P. and Sundby, S. 1987. The effect of biological and physical factors on the survival of Arcto-norwegian cod and the influence on recruitment variability. Contribution to the third soviet/norwegian symposium in Murmansk, 26.-30. May 1986: "The effect of oceanographic conditions on distribution, and population dynamics of commercial fish stocks in the Barents Sea.": 29 pp.
- Ellertsen, B., Fossum, P., Solemdal, P. and Sundby, S. 1989. Relation between temperature and survival of eggs and first-feeding larvae of northeast Arctic cod (*Gadus morhua* L.). *Rapports et Procès-verbaux des Réunions. Conseil international pour l'Exploration de la Mer*, 191: 209-219.

- Ellertsen, B., Fossum, P., Solemdal, P. and Tilseth, S. 1984. A case study on the distribution of cod larvae and availability of prey organisms in relation to physical processes in Lofoten. Flødevigen Rapportserie, 1: 453-477.
- Ellertsen, B., Moksness, E., Solemdal, P., Strømme, P., Tilseth, S., Westgård, T., and Øiestad, V. 1977. Vertical distribution and feeding of cod larvae in relation occurrence and size of prey organisms. ICES M. (mimeo) F:34: 1-22.
- Ellertsen, B., Moksness, E., Solemdal, P., Tilseth, S., Westgård, T. and Øiestad, V. 1981. Growth and survival of cod larvae in an enclosure. Experiments and a mathematical model. Rapports et Procès-verbaux des Réunions. Conseil international pour l'Exploration de la Mer, 178: 45-57.
- Ellertsen, B., Solemdal, P., Strømme, T., Sundby, S., Tilseth, S., Westgård, T. and Øiestad, V. 1981. Spawning period, transport and dispersal of eggs from the spawning area of Arcto-Norwegian cod (*Gadus morhua* L.). Rapports et Procès-verbaux des Réunions. Conseil international pour l'Exploration de la Mer, 178: 260-267.
- Ellertsen, B., Solemdal, P., Strømme, T., Tilseth, S., Westgård, T. and Moksness, E. 1980. Some biological aspects of cod larvae (*Gadus morhua* L.). Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersøkelser, 17: 29-47.
- Ellingsen, I.H., Dalpadado, P., Slagstad, D. and Loeng, H. 2008. Impact of climatic change on the biological production in the Barents Sea. Climatic Change, 87: 155-175.
- Eriksen, E., Bogstad, B. and Nakken, O. 2011. Ecological significance of 0-group fish in the Barents Sea ecosystem. Polar Biology, 34: 647-657.
- Ferreira, S., Stenevik, E.K., Vollset, K.W., Korneliussen, R. and Folkvord, A. 2012. Vertical migration of Norwegian spring-spawning herring larvae in relation to predator and prey distribution. Marine Biology Research, 8: 605-614.
- Fiksen, Ø. and Folkvord, A. 1999. Modelling growth and ingestion processes in herring *Clupea harengus* larvae. Marine Ecology Progress Series, 184: 273-289.
- Fiksen, Ø., Jørgensen, C., Kristiansen, T., Vikebø, F. and Huse, G. 2007. Linking behavioural ecology and oceanography: larval behaviour determines growth, mortality and dispersal. Marine Ecology Progress Series, 347: 195-205.
- Fiksen, Ø., Utne, A.C.W., Aksnes, D.L., Eiane, K., Helvik, J.V. and Sundby, S. 1998. Modelling the influence of light, turbulence and ontogeny on ingestion rates in larval cod and herring. Fisheries Oceanography, 7: 355-363.
- Folkvord, A. 2005. Comparison of size-at-age of larval Atlantic cod (*Gadus morhua*) from different populations based on size- and temperature-dependent growth models. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 62: 1037-1052.
- Folkvord, A., Blom, G., Johannessen, A. and Moksness, E. 2000. Growth dependent age estimation in herring (*Clupea harengus* L.) larvae. Fisheries Research, 46: 91-103.
- Folkvord, A., Høie, H., Johannessen, A. and Solbakken, T. 2009. Effects of prey concentration, light regime and parental origin on growth and survival of herring larvae under controlled experimental conditions. ICES Journal of Marine Science, 66: 1702-1709.
- Folkvord, A., Rukan, K., Johannessen, A. and Moksness, E. 1997. Early life history of herring larvae in contrasting feeding environments determined by otolith microstructure analysis. Journal of Fish Biology, 51: 250-263.
- Fossum, P. 1988. A tentative method to estimate mortality in the egg and early fish larval stages, with special reference to cod (*Gadus morhua* L.). Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersøkelser, 18: 329-349.
- Fossum, P. 1996. A study of first-feeding herring (*Clupea harengus* L.) larvae during the period 1985-1993. ICES Journal of Marine Science, 53: 51-59.

- Fossum, P. and Moksness, E. 1993. A study of spring- and autumn-spawned herring (*Clupea harengus* L.) larvae in the Norwegian Coastal Current during spring 1990. *Fisheries Oceanography*, 2: 73-81.
- Fossum, P. and Øiestad, V. 1992. De tidlige livsstadiene hos fisk i møte med trusselen fra petroleumsvirksomheten. HELP sluttrapport. HELP - Havforskningsinstituttets egg- og larveprogram, Bergen. Report nr. 43, 78 pp.
- Fox, C.J., Taylor, M., Dickey-Collas, M., Fossum, P., Kraus, G., Rohlf, N., Munk, P., et al. 2008. Mapping the spawning grounds of North Sea cod (*Gadus morhua*) by direct and indirect means. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 275: 1543-1548.
- Furnes, G.K. and Sundby, S. 1981. Upwelling and wind induced circulation in Vestfjorden. Proc. from Norwegian Coastal Current Symposium, Geilo, Norway, 9-12 September 1980 (Eds: R.Sætre and M. Mork). University of Bergen 1981: 152-178.
- Gallego, A. and Heath, M. 1997. The effect of growth-dependent mortality, external environment and internal dynamics on larval fish otolith growth: an individual-based modelling approach. *Journal of Fish Biology*, 51: 121-134.
- Green, B.S. 2008. Maternal effects in fish populations. *In Advances in Marine Biology*, pp. 1-105. Ed. by D.W. Sims.
- Grimm, V. and Railsback, S.F. 2005. *Individual-based modeling and ecology*, Princeton University Press, Princeton.
- Gull-Thoris saga 1898. Gull-Thoris saga eller Thorskfirdinga saga. Udgiven for Samfund til udgivelse av gammel nordisk litteratur ved Kr. Kålund. Møllers Bogtrykkeri, København. Side 8.
- Haidvogel, D.B., Arango, H., Budgell, W.P., Cornuelle, B.D., Curchitser, E., Di Lorenzo, E., Fennel, K., et al. 2008. Ocean forecasting in terrain-following coordinates: Formulation and skill assessment of the Regional Ocean Modeling System. *Journal of Computational Physics*, 227: 3595-3624.
- Hamre, J. 1990. Life history and exploitation of the Norwegian spring-spawning herring.
- Hansen, B. and Østerhus, S. 2007. Faroe Bank Channel overflow 1995-2005. *Progress in Oceanography*, 75: 817-856.
- Haug, T., Kjørsvik, E. and Solemdal, P. 1986. Influence of some physical and biological factors on the density and vertical distribution of Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus* eggs. *Marine Ecology Progress Series*, 33: 207-216.
- Heath, M.R. 1992. Field investigations of the early life stages of marine fish. *Advances in Marine Biology*, 28: 1-174.
- Heath, M.R., Henderson, E.W. and Baird, D.L. 1988. Vertical distribution of herring larvae in relation to physical mixing and illumination. *Marine Ecology Progress Series*, 47: 211-228.
- Helland, A. 1908. Norges land og folk. Nordlands Amt. Annen del. Aschehoug & Co. Kristiania.
- Helle, K. 1993. Distribution and abundance of early juvenile Arcto-Norwegian cod (*Gadus morhua* L.) in relation to water mass properties and prey abundance. University of Bergen, 116 pp.
- Helle, K. and Pennington, M. 1999. The relation of the spatial distribution of early juvenile cod (*Gadus morhua* L.) in the Barents Sea to zooplankton density and water flux during the period 1978-1984. *ICES Journal of Marine Science*, 56: 15-27.
- Higgs, D.M. and Fuiman, L.A. 1996. Ontogeny of visual and mechanosensory structure and function in Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus*. *Journal of Experimental Biology*, 199: 2619-2629.
- Hjort, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in light of biological research. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions. Conseil international pour l'Exploration de la Mer*, 20: 1-228.

- Hognestad, P.T. 1969. Forekomst av fiskelarver i nordnorske kyst- og bankfarvann våren 1969. *Fiskets Gang*, 55: 58-61.
- Houde, E.D. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *American Fisheries Society Symposium*, 2: 17-29.
- Hunt von Herbing, I. 2002. Effects of temperature on larval fish swimming performance: the importance of physics to physiology. *Journal of Fish Biology*, 61: 865-876.
- Hunter, J.R. and Coyne, K.M. 1982. The onset of schooling in northern anchovy larvae, *Engraulis mordax*. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigation Reports*, 23: 246-251.
- Husebø, Å., Stenevik, E.K., Slotte, A., Fossum, P., Salthaug, A., Vikebø, F., Aanes, S., et al. 2009. Effects of hatching time on year-class strength in Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus*). *ICES Journal of Marine Science*, 66: 1710-1717.
- ICES. 2011. Report of the Arctic Fisheries Working Group (AFWG), 28 April-4 May 2011, Hamburg Germany. ICES CM 2011/ACOM:05. 659 pp.
- ICES. 2012. Report of the Arctic Fisheries Working Group 2012 (AFWG), 20 - 26 April 2012, ICES Headquarters, Copenhagen. ICES CM 2012/ACOM:05. 666 pp.
- Iversen, T. 1933. Nogen iakttagelser over fiskeyngel i trålfangster i Barentshavet. *Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersøkelser*, 4: 1-12.
- Iversen, T. 1934. Some observations on cod in northern waters. *Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersøkelser*, 4: 1-35.
- Jakobsen, T. 1987. Coastal cod in northern Norway. *Fisheries Research*, 5:223-234.
- Johannessen, A., Blom, G., Folkvord, A. and Svendsen, H. 1995. The effect of local wind on the distribution of Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* L.) larvae, Elsevier, Amsterdam.
- Johannessen, A., Slotte, A., Bergstad, O.A., Dragesund, O. and Røttingen, I. 1995. Reappearance of Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* L.) at spawning grounds off southwestern Norway, Elsevier, Amsterdam.
- Jung, K.-M. 2012. Theoretical and experimental studies of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) egg buoyancy within a metapopulation framework. PhD thesis, University of Bergen, 128 pp.
- Jung, K.-M., Folkvord, A., Kjesbu, O.S., Agnalt, A.-L., Thorsen, A. and Sundby, S. 2012. Egg buoyancy variability in local populations of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Marine Biology*, 159: 169-180.
- Karlsson, S. and Mork, J. 2003. Selection-induced variation at the pantophysin locus (*PanI*) in a Norwegian fjord population of cod (*Gadus morhua* L.). *Molecular Ecology*, 12: 3265-3274.
- Kjesbu, O.S. 1989. The spawning activity of cod, *Gadus morhua* L. *Journal of Fish Biology*, 34: 195-206.
- Kjesbu, O.S., Witthames, P.R., Solemdal, P. and Walker, M.G. 1998. Temporal variations in the fecundity of Arcto-Norwegian cod (*Gadus morhua*) in response to natural changes in food and temperature. *Journal of Sea Research*, 40: 303-321.
- Kristiansen, T., Vollset, K.W., Sundby, S. and Vikebø, F. 2013. Behavior determines vertical distribution of first feeding larval cod. Submitted to *ICES Journal of Marine Science*.
- Kristiansen, T., Drinkwater, K.F., Lough, R.G. and Sundby, S. 2011. Recruitment variability in North Atlantic cod and match-mismatch dynamics. *PloS one*, 6.
- Kristiansen, T., Jørgensen, C., Lough, R.G., Vikebø, F. and Fiksen, Ø. 2009. Modeling rule-based behavior: habitat selection and the growth-survival trade-off in larval cod. *Behavioral Ecology*, 20: 490-500.
- Landa, C.S. 2012. Geographical distribution and abundance of Northeast Arctic haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) in a fluctuating climate. MSc thesis, University of Bergen, 120 pp.
- Lasker, R. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fishery Bulletin U.S.*, 73: 453-462.

- Longhurst, A.R. 1998. Ecological geography of the sea, Academic Press, San Diego, CA.
- Makhotin, V., Solemdal, P., Korsbrekke, K., and Salthaug, A. 2001. Types and frequency of malformations and mortality in eggs of Arcto-Norwegian cod: A field study. ICES CM 2001/ N:12 : 17pp.
- Martell, D.J., Kieffer, J.D. and Trippel, E.A. 2005. Effects of temperature during early life history on embryonic and larval development and growth in haddock. *Journal of Fish Biology*, 66: 1558-1575.
- McGurk, M.D. 1986. Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: Role of spatial patchiness. *Marine Ecology Progress Series*, 34: 227-242..
- Melle, W. 1985. Predasjon på torskens egg og larver i Lofoten. University of Bergen, 142 pp.
- Melle, W., and Ellertsen, B. 1984. Predation on cod eggs and larvae: potential predators in the spawnings grounds of Northeast Arctic cod. ICES Larval Fish Ecology WG, Hirtshals, June 25-29 1984: 19 pp.
- Melle, W. and Skjoldal, H.R. 1998. Reproduction and development of *Calanus finmarchicus*, *C-glacialis* and *C-hyperboreus* in the Barents Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 169: 211-228.
- Melle, W. Ellertsen, B. And Skjoldal, H.R. 2004. Zooplankton: The link to higher trophic levels. Pages 137-202. In: *The Norwegian Sea Ecosystem*. H.R. Skjoldal et al. (eds). Tapir Academic Press. 559p.
- Mitchelson-Jacob, G. and Sundby, S. 2001. Eddies of Vestfjorden, Norway. *Continental Shelf Research*, 21: 1901-1918.
- Moloney, C.L., St John, M.A., Denman, K.L., Karl, D.M., Köster, F.W., Sundby, S. and Wilson, R.P. 2011. Weaving marine food webs from end to end under global change. *Journal of Marine Systems*, 84: 106-116.
- Montgomery, J.C., Jeffs, A., Simpson, S.D., Meekan, M. and Tindle, C. 2006. Sound as an orientation cue for the pelagic larvae of reef fishes and decapod crustaceans. *Advances in Marine Biology*, 51: 143-196.
- Mortensen, P.B. & J.H. Fosså 2006. Species diversity and spatial distribution of invertebrates on *Lophelia* reefs in Norway. - *Proceedings of the 10th International Coral Reef Symposium*. Okinawa, Japan, pp 1849-1868.
- Mueter, F.J., Broms, C., Drinkwater, K.F., Friedland, K.D., Hare, J.A., Hunt, G.L., Jr., Melle, W., et al. 2009. Ecosystem responses to recent oceanographic variability in high-latitude Northern Hemisphere ecosystems. *Progress in Oceanography*, 81: 93-110.
- Munk, P., Kiørboe, T. and Christensen, V. 1989. Vertical migrations of herring, *Clupea harengus*, larvae in relation to light and prey distribution. *Environmental Biology of Fishes*, 26: 87-96.
- Mykxvoll, M.S. 2012. Connectivity among subpopulations of Norwegian coastal cod - Impacts of physical-biological factors during egg stages. PhD thesis, University of Bergen, 138 pp.
- Mykxvoll, M.S., Sundby, S., Ådlandsvik, B. and Vikebø, F.B. 2011. Retention of coastal cod eggs in a fjord caused by interactions between egg buoyancy and circulation pattern. *Marine and Coastal Fisheries*, 3: 279-294.
- Nedreaas, K. and Smedstad, O.M. 1987. 0-group saithe and herring off the Norwegian coast in 1986 and 1987. HELP - Havforskningsinstituttets egg- og larveprogram, Bergen. Report nr. 9, 27 pp.
- Nissling, A., Kryvi, H. and Vallin, L. 1994. Variation in egg buoyancy of Baltic cod *Gadus morhua* and its implications for egg survival in prevailing conditions in the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 110: 67-74.
- Olivar, M.P., Salat, J. and Palomera, I. 2001. Comparative study of spatial distribution patterns of the early stages of anchovy and pilchard in the NW Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 217: 111-120.
- Olsen, E., Aanes, S., Mehl, S., Holst, J.C., Aglen, A. and Gjosaeter, H. 2010. Cod, haddock, saithe, herring, and capelin in the Barents Sea and adjacent waters: a review of the biological value of the area. *ICES Journal of Marine Science*, 67: 87-101.

- Opdal, A.F., Vikebø, F.B. and Fiksen, Ø. 2011. Parental migration, climate and thermal exposure of larvae: spawning in southern regions gives Northeast Arctic cod a warm start. *Marine Ecology Progress Series*, 439: 255-262.
- Orlova, E.L., Boitsov, V.D., Dolgov, A.V., Rudneva, G.B. and Nesterova, V.N. 2005. The relationship between plankton, capelin, and cod under different temperature conditions. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 1281-1292.
- Orvik, K.A. and Skagseth, O. 2005. Heat flux variations in the eastern Norwegian Atlantic Current toward the Arctic from moored instruments, 1995-2005. *Geophysical Research Letters*, 32.
- Orvik, K.A., Skagseth, Ø. and Mork, M. 2001. Atlantic inflow to the Nordic Seas: current structure and volume fluxes from moored current meters, VM-ADCP and SeaSoar-CTD observations, 1995-1999. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers*, 48: 937-957.
- Otterlei, E., Nyhammer, G., Folkvord, A. and Stefansson, S.O. 1999. Temperature- and size-dependent growth of larval and early juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*): a comparative study of Norwegian coastal cod and northeast Arctic cod. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56: 2099-2111.
- Ottersen, G. and Loeng, H. 2000. Covariability in early growth and year-class strength of Barents Sea cod, haddock, and herring: the environmental link. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 339-348.
- Ottersen, G. and Sundby, S. 1995. Effects of temperature, wind and spawning stock biomass on recruitment of Arcto-Norwegian cod. *Fisheries Oceanography*, 4: 278-292.
- Ottersen, G. and Sundby, S. 2005. Life history of Arcto-Norwegian cod. In: *ICES Cooperative Research Report No 274*, pp 11-18, Spawning and life history information for North Atlantic cod stocks 152 p.
- Otterå, H., Agnalt, A. and Jørstad, K. 2006. Differences in spawning time of captive Atlantic cod from four regions of Norway, kept under identical conditions. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 216-223.
- Owen, R.W. 1981. Microscale plankton patchiness in the larval anchovy environment. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions. Conseil international pour l'Exploration de la Mer*, 178: 364-368.
- Paradis, A.R., Pepin, P. and Brown, J.A. 1996. Vulnerability of fish eggs and larvae to predation: review of the influence of the relative size of prey and predator. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 1226-1235.
- Pecseli, H.L., Trulsen, J. and Fiksen, Ø. 2012. Predator-prey encounter and capture rates for plankton in turbulent environments. *Progress in Oceanography*, 101: 14-32.
- Pedersen, T. 1984. Variation in peak spawning of Arcto-Norwegian cod (*Gadus morhua* L.) during the time period 1929-1982 based on indices estimated from fishery statistics. *Flødevigen Rapportserie*, 1: 301-316.
- Pittman, K., Skiftesvik, A.B. and Harboe, T. 1989. Effect of temperature on growth rates and organogenesis in the larvae of halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Rapports et Procès-verbaux des Réunions. Conseil international pour l'Exploration de la Mer*, 191: 421-430.
- Rollefsen, G. 1933. The otoliths of cod. *Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersøkelser*, 4: 1-14.
- Rollefsen, G. 1940. Utklekking og oppdretting av saltvannsfisk. *Naturen*, 6-7: 197-217.
- Rosby, T., Prater, M.D. and Sjøiland, H. 2009. Pathways of inflow and dispersion of warm waters in the Nordic seas. *Journal of Geophysical Research-Oceans*, 114.
- Rothschild, B.J. and Osborn, T.R. 1988. Small-scale turbulence and plankton contact rates. *Journal of Plankton Research*, 10: 465-474.
- Runnstrøm, S. 1941. Quantitative investigations on herring spawning and its yearly fluctuations at the west coast of Norway. *Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersøkelser*, 6: 5-71.

- Saborido-Rey, F., Kjesbu, O.S. and Thorsen, A. 2003. Buoyancy of Atlantic cod larvae in relation to developmental stage and maternal influences. *Journal of Plankton Research*, 25: 291-307.
- Sars, G.O. 1879. Report of practical and scientific investigations of the cod fisheries near Loffoden Islands, made during the years 1864-1869. Translated from "Indberetninger til Departementet for det Indre fra Cand. G.O Sars om de av ham i årene 1864-69 anstillede praktisk-videnskabelige Undersøgelser angaaende Torskfiskeriet i Lofoten", Christiania 1869. Translated by H. Jacobsen. In Rep. U.S. Comm. Fish., 1877, Pt. IV: 565-705.
- Shepetchkin, A.F. and McWilliams, J.C. 2005. The regional oceanic modeling system (ROMS): a split-explicit, free-surface, topography-following-coordinate oceanic model. *Ocean Modelling*, 9: 347-404.
- Skjoldal, H.R., Sætre, R., Fernö, A., Misund, O.A. and Røttingen, I. 2004. The Norwegian Sea ecosystem, Tapir Academic Press, Trondheim.
- Skogen, M.D., Monstad, T. and Svendsen, E. 1999. A possible separation between a northern and a southern stock of the northeast Atlantic blue whiting. *Fisheries Research*, 41: 119-131.
- Slotte, A. 1999. Effects of fish length and condition on spawning migration in Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* L.). *Sarsia*, 84: 111-127.
- Soleim, P.A. 1942. Årsaker til rike og fattige årganger av sild. Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersøkelser, 7: 1-39.
- Solemdal, P. 1997. Maternal effects - a link between past and the future. *Journal of Sea Research*, 37: 213-227.
- Solemdal, P. and Ellertsen, B. 1984. Sampling fish larvae with large pumps: Quantitative and qualitative comparisons with traditional gear. *Flødevigen Rapportserie*, 1: 335-363.
- Solemdal, P. and Sundby, S. 1981. Vertical distribution of pelagic fish eggs in relation to species, spawning behaviour and wind conditions. *Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea*, 1981 G: 77. 26 pp.
- Solemdal, P., Knutsen, T., and Bjørke, H: 1989. Spawning areas and spawning period of Northeast Arctic haddock (*Melanogrammus aeglefinus* L.). Havforskningsinstituttets egg-og larveprogram (HELP) 25/1989: 43s.
- Solhaug, T. 1976. De norske fiskeriers historie 1815-1880. Bind 1, Universitetsforlaget.
- Stene, A., Gundersen, A.C., Albert, O.T., Nedreaas, K.H. and Solemdal, P. 1999. Early development of northeast Arctic Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*). *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 25: 171-177.
- Stenevik, E.K., Nash, R.D.M., Vikebø, F., Fossum, P. and Bakkeplass, K. 2012. The effects of survey design and circulation pattern on the perceived abundance of herring larvae: a case study for Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus*). *Fisheries Oceanography*, 21: 363-373.
- Stenevik, E.K., Sundby, S. and Agnalt, A.L. 2008. Buoyancy and vertical distribution of Norwegian coastal cod (*Gadus morhua*) eggs from different areas along the coast. *ICES Journal of Marine Science*, 65: 1198-1202.
- Sundby, S. 1983. A one dimensional model for the vertical distribution of pelagic fish eggs in the mixed layer. *Deep-Sea Research*, 30: 645-661
- Sundby, S. 1981. Vestfjordundersøkelsene 1978. 1. Ferskvannsbudsjett og vindforhold. *Fisken og Havet*, 1982(1): 16 s. 18 fig.
- Sundby, S. 1990. Factors affecting the vertical distribution of fish eggs. HELP - Havforskningsinstituttets egg-og larveprogram, Bergen. Report nr. 34, 15 pp.
- Sundby, S. 1991. Factors affecting the vertical distribution of eggs. *ICES Marine Science Symposia*, 192: 33-38.
- Sundby, S. 1984. Influence of bottom topography on the circulation at the continental shelf of northern Norway. *Fiskeridirektoratets Skrifter serie Havundersøkelser*, 17: 501-519.

- Sundby, S. 1995. Wind climate and foraging of larval and juvenile Arcto-Norwegian cod (*Gadus morhua*). Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 121: 405-415.
- Sundby, S. 1997. Turbulence and ichthyoplankton: influence on vertical distributions and encounter rates. *Scientia Marina*, 61: 159-176.
- Sundby, S. 2000. Recruitment of Atlantic cod stocks in relation to temperature and advection of copepod populations. *Sarsia*, 85: 277-298.
- Sundby, S. 2006. Klimavariasjoner, klimaendringer og virkninger på marine økosystemer. *Cicerone* 4/2006, 37-39.
- Sundby, S. and Fossum, P. 1990. Feeding conditions of Arcto-Norwegian cod larvae compared with the Rothschild-Osborn theory on small-scale turbulence and plankton contact rates. *Journal of Plankton Research*, 12: 1153-1162.
- Sundby, S. and Nakken, O. 2008. Spatial shifts in spawning habitats of Arcto-Norwegian cod related to multidecadal climate oscillations and climate change. *ICES Journal of Marine Science*, 65: 953-962.
- Sundby, S. and Solemdal, P. 1984. Egg production of the Arcto-Norwegian Cod in the Lofoten area estimated by egg surveys. Proceedings of the Soviet-Norwegian symposium on Reproduction and recruitment of Arctic cod, Leningrad 25-30 September 1983:113-135.
- Sundby, S. og Bratland, P. 1987. Kartlegging av gytefeltene for norsk-arktisk torsk i Nord-Norge og beregning av eggproduksjonen i årene 1983 - 1985 (Spatial distribution and production of eggs from Northeast-arctic cod at the coast of Northern Norway 1983-1985). *Fisken og Havet*, 1987(1): 1-58.
- Sundby, S. og Johannessen, M. 2011. Rekordhøy konsentrasjon av torskeegg i Lofoten våren 2011. I 21 ulike aviser og radiokanaler 13. og 14 april 2011.
- Sundby, S., Bjørke, H., Soldal, A.V. and Olsen, S. 1989. Mortality rates during the early life stages and year-class strength of northeast Arctic cod (*Gadus morhua* L.). *Rapports et Procès-verbaux des Réunions. Conseil international pour l'Exploration de la Mer*, 191: 351-358.
- Sundby, S., Ellertsen, B. and Fossum, P. 1994. Encounter rates between first-feeding cod larvae and their prey during moderate to strong turbulent mixing. *ICES Marine Science Symposia*, 198: 393-405.
- Sysoeva, T.K. and Degtereva, A.A. 1964. The relation between feeding of cod larvae and pelagic fry and the distribution and abundance of their principal food organisms. *ICNAF Special Publications*, 6: 411-416.
- Sættersdal, G. , og Hysten, A. 1959. Skreiundersøkelsene og skreifisken i 1959. *Fisken og Havet* 1: 20.
- Sættersdal, G. and Loeng, H. 1987. Ecological adaptation of reproduction in Northeast Arctic cod. *Fisheries Research*, 5: 253-270.
- Sætre, R. 1999. Features of the central Norwegian shelf circulation. *Continental Shelf Research*, 19: 1809-1831.
- Sætre, R., Toresen, R. and Anker-Nilssen, T. 2002. Factors affecting the recruitment variability of the Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* L.). *ICES Journal of Marine Science*, 59: 725-736.
- Thorne, R.E. and Thomas, G.L. 2008. Herring and the "Exxon Valdez" oil spill: an investigation into historical data conflicts. *ICES Journal of Marine Science*, 65: 44-50.
- Thorsen, A., Witthames, P.R., Marteinsdottir, G., Nash, R.D.M. and Kjesbu, O.S. 2010. Fecundity and growth of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) along a latitudinal gradient. *Fisheries Research*, 104: 45-55.
- Thygesen, U.H. and Ådlandsvik, B. 2007. Simulating vertical turbulent dispersal with finite volumes and binned random walks. *Marine Ecology Progress Series*, 347: 145-153.
- Tilseth, S. and Ellertsen, B. 1984. Food consumption rate and gut evacuation processes of first feeding cod larvae (*Gadus morhua* L.). *Flødevigen Rapportserie*, 1: 167-182.

- Tilseth, S. and Ellertsen, B. 1984. The detection and distribution of larval Arcto-Norwegian cod, *Gadus morhua*, food organisms by an in situ particle counter. *Fishery Bulletin U.S.*, 82: 141-156.
- Toresen, R. 1991. Predation on the eggs of Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* L.) on a spawning ground on the west coast of Norway. *ICES Journal of Marine Science*, 48: 15-21.
- Toresen, R. and Østvedt, O.J. 2000. Variation in abundance of Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus*, Clupeidae) throughout the 20th century and the influence of climatic fluctuations. *Fish and Fisheries*, 1: 231-256.
- Tåning, Å.V. 1949. On changes in the marine fauna of the north-western Atlantic. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions. Conseil international pour l'Exploration de la Mer*, 125: 26-29.
- Utne, K.R., Huse, G., Ottersen, G., Holst, J.C., Zabavnikov, V., Jacobsen, J.A., Oskarsson, G.J., et al. 2012. Horizontal distribution and overlap of planktivorous fish stocks in the Norwegian Sea during summers 1995-2006. *Marine Biology Research*, 8: 420-441.
- Vikebø, F., Jørgensen, C., Kristiansen, T. and Fiksen, Ø. 2007. Drift, growth, and survival of larval Northeast Arctic cod with simple rules of behaviour. *Marine Ecology Progress Series*, 347: 207-219.
- Vikebø, F., Sundby, S., Ådlandsvik, B. and Fiksen, Ø. 2005. The combined effect of transport and temperature on distribution and growth of larvae and pelagic juveniles of Arcto-Norwegian cod. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 1375-1386.
- Vikebø, F.B., Husebø, Å., Slotte, A., Stenevik, E.K. and Lien, V.S. 2010. Effect of hatching date, vertical distribution, and interannual variation in physical forcing on northward displacement and temperature conditions of Norwegian spring-spawning herring larvae. *ICES Journal of Marine Science*, 67: 1948-1956.
- Vikebø, F.B., Korosov, A., Stenevik, E.K., Husebø, Å. and Slotte, A. 2012. Spatio-temporal overlap of hatching in Norwegian spring-spawning herring and the spring phytoplankton bloom at available spawning substrata. *ICES Journal of Marine Science*, 69: 1298-1302.
- Vikebø, F.B., Sundby, S., Ådlandsvik, B. and Otterå, O.H. 2007. Impacts of a reduced thermohaline circulation on transport and growth of larvae and pelagic juveniles of Arcto-Norwegian cod (*Gadus morhua*). *Fisheries Oceanography*, 16: 216-228.
- Vikebø, F.B., Ådlandsvik, B., Albretsen, J., Sundby, S., Stenevik, E.K., Huse, G., Svendsen, E., et al. 2011. Real-time ichthyoplankton drift in Northeast Arctic cod and Norwegian Spring Spawning herring. *PloS one*, 6.
- Wiborg, K.F. 1948. Investigations on cod larvae in the coastal waters of northern Norway. *Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersøkelser*, 9: 1-27.
- Wiborg, K.F. 1954. Forekomst av fiskeegg og -yngel i nordnorske farvann våren 1952 og 53. Foreløpig beretning III. *Fiskets Gang*. 40: 5-9.
- Wiborg, K.F. 1954. Investigations on zooplankton in coastal and offshore waters of western and northwestern Norway with special reference to the copepods. *Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersøkelser*, 11: 1-246.
- Wiborg, K.F. 1956. Forekomst av fiskeegg og fiskeyngel i nordnorske farvann våren 1954 og 55. *Fiskets Gang*. 42:133-138.
- Wiborg, K.F. 1957. Factors influencing the size of the year classes in the Arcto-Norwegian tribe of cod. *Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersøkelser*, 11: 1-24.
- Wiborg, K.F. 1960. Forekomst av egg og yngel av fisk i vest- og nordnorske kyst- og bankfarvann våren 1959. *Fiskets Gang*. 46:522-528.

- Wiborg, K.F. 1960. Investigations on pelagic fry of cod and haddock in coastal and offshore areas of northern Norway in July-August 1957. Fiskeridirektoratets Skrifter Serie Havundersøkelser, 12: 1-18.
- Wiborg, K.F. 1961. Forekomst av egg og yngel av fisk i vest- og nordnorske kyst- og bankfarvann våren 1960. Fiskets Gang, 47:190-195.
- Wiborg, K.F. 1962a. Forekomst av egg og yngel av fisk i vest- og nordnorske kyst- og bankfarvann våren 1961. Fiskets Gang, 48:161-164.
- Wiborg, K.F. 1962b. Forekomst av egg og yngel av fisk i vestnorske kyst- og bankfarvann og ved Skrova i Lofoten våren 1962. Fiskets Gang, 48:689-690.
- Woolley, L.D. and Qin, J.G. 2010. Swimbladder inflation and its implication to the culture of marine finfish larvae. Reviews in Aquaculture, 2: 181-190.
- Wyatt, T. 1987. Saint Peter's thumb, with some views on the circulation of the Norwegian Sea in the late 18th century. ICES CM (mimeo). C:30. 10 p.p.
- Ådlandsvik B., Ostrowski M., 2010. Fysiske forhold utenfor kysten av Nordnorge, Ch. 7 pp 75-79, in Buhl-Mortensen, L., Hodnesdal, H. & Torsnes, T (eds). *Til bunns i Barentshavet*, Skipnes press, (executive summary in English).
- Ådlandsvik, B. and Sundby, S. 1994. Modelling the transport of cod larvae from the Lofoten area. ICES Marine Science Symposia, 198: 379-392.
- Ådlandsvik, B., Coombs, S., Sundby, S. and Temple, G. 2001. Buoyancy and vertical distribution of eggs and larvae of blue whiting (*Micromesistius poutassou*): observations and modelling. Fisheries Research, 50: 59-72.
- Ådlandsvik, B., Gunderson, A.C., Nedreaas, K.H., Stene, A. and Albert, O.T. 2004. Modelling the advection and diffusion of eggs and larvae of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the north-east Arctic. Fisheries Oceanography, 13: 403-415.

Appendix

KILO Temabokser

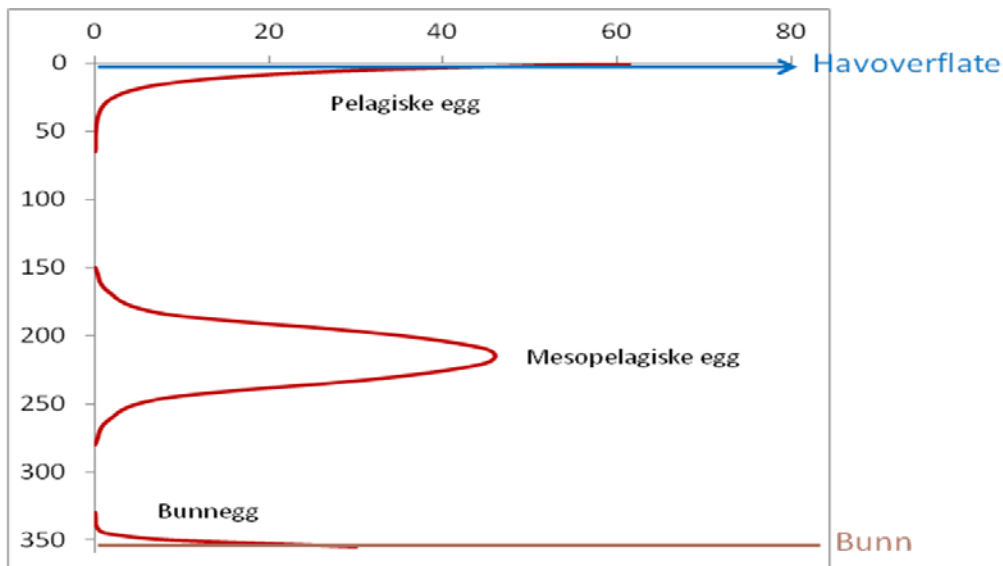
1. Flyteevne og vertikalfordeling av fiskeegg
2. Å måle tettheten av et fiskeegg
3. Langs motorveier og melkeruter på Helgelandskysten
4. Opp eller ned? - Å spise eller bli spist
5. Fra nyklekt og sårbar sildelarve til robust yngel - ett tusen ganger vektøkning på 91 dager
6. Fylling av svømmeblæren hos fiskelarver
7. Kystmodellen NorKyst800 – en strømmodell for hele norskekysten. Modellørens nye arbeidshest
8. Vertikal plassering av gyteprodukter påvirker horisontal transport
9. Våroppblomstring og tilgang byttedyr langs Norskekysten
10. Knekker egg-gåta til blåkkeita

Flyteevne og vertikalfordeling av fiskeegg

Fiskeegg er vertikalt fordelt i ulike dybdelag i sjøen. De kan deles inn i tre hovedgrupper avhengig av flyteevne og vertikal fordeling. Fra gyting til klekking holder de en ganske konstant egenvekt som følge av den fysiologiske evnen til å regulere den osmotiske trykkforskjellen mellom det salte sjøvannet og det betydelig mindre salte embryoet og plommemassen.

Den desidert største gruppen hører til *pelagiske egg* som betyr at de er lettere enn vannet i sjøens øverste lag. Derfor vil de flyte opp og være konsentrert mot overflaten. Men på grunn av turbulens som alltid er til stede som følge av vindblanding og tidevannsstrøm vil ikke alle eggene flyte på selve overflaten men være blandet ned i sjøen i varierende grad avhengig av blandingen fra den varierende vinden. Fiskearter med slike egg i norske farvann er eksempelvis skrei, hyse, sei, lyr og øyepål. Den andre og nest største gruppen er *mesopelagiske egg* som er tyngre enn vannet i overflaten, men lettere enn bunnvannet. Slike egg vil holde seg svevende nede i dypet på et nivå hvor de er i likevekt. Eksempel på fiskearter med slike egg er den store kveita og de bitte små lysprikkfiskene. Her kan eggene sveve med nøytral likevekt nede på 200 - 300 m dyp. Her betyr ikke turbulens og vindblanding noe for vertikalfordelingen, men indre bølger som kan være mer enn 100 m høye kan gjøre at eggene dramatisk svinger opp og ned i vannsøylen. Også fjordtorsken har egg som er dykket ned under overflaten, men da bare rett under det tynne brakkvannslaget i fjordene.

Den siste kategorien er *bunnegg* som er tyngre enn vannet selv på bunnen. I ferskvann som er mye lettere enn sjøvannet er det denne kategorien som er det vanlige, men i sjøvann er det bare et lite fåtall fiskearter som har bunnegg. I våre farvann gjelder det sild og lodde. Loddeeggene graves ned i bunnen slik som lakseegg i elvene. Men de kan blandes litt opp fra bunnen når det er kraftig bunnstrøm. Sildeeggene blir gytt på bunnens overflate på grove bunnsstrukturer, men siden disse er klebrige ligger de limt til underlaget.

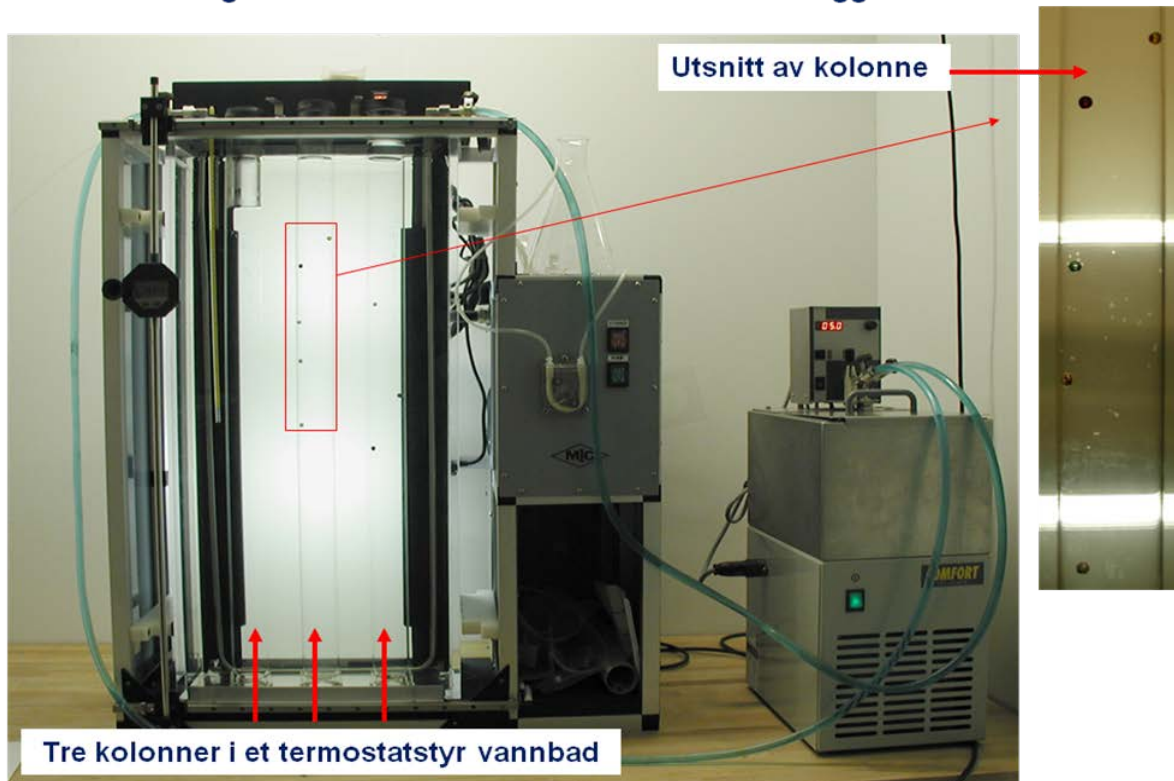


Å måle tettheten av et fiskeegg

Tetthet, eller masse pr. volumenhet, varierer mellom ulike stoffer. Gull er som kjent blant de tyngste stoffene med en tetthet på $19,3 \text{ g/cm}^3$. Olje, avhengig av type, har en tetthet på mellom $0,8$ og $0,9 \text{ g/cm}^3$. Rent ferskvann ved $4 \text{ }^\circ\text{C}$ har en tetthet på $1,0000 \text{ g/cm}^3$, mens tettheten på det salte Atlanterhavsvannet utenfor kysten av Nord-Norge er på noe over $1,0271 \text{ g/cm}^3$. Det kan synes pedantisk å oppgi tettheter med et slikt presisjonsnivå, men en endring i verdien i siste siffer er drivkraften bak mektige havstrømmer. Derfor opererer havforskerne med enda ett til to sifre bak kommaet før de er fornøyde.

For planktonorganismer i sjøen, eksempelvis fiskeegg, er kravet til målenøyaktighet nesten like stort. Tilsvarende endringer i tetthet på fiskeegg kan avgjøre om de finnes i overflatelaget av sjøen eller nede på 500 m dyp. Derfor er ikke en høypresisjons laboratorievekt god nok til å måle vekt og tetthet på fiskeegg. Dessuten må vekten av dem måles i levende tilstand. Derfor brukes *tetthetsgradientkolonnen* som vist i figuren. Den består av en eller flere glassylindre ("kolonner") som er fylt med sjøvann med jevnt økende saltholdighet fra toppen mot bunnen av kolonnen. Jo høyere saltholdighet dess tyngre er vannet. For å kalibrere kolonnen brukes glasskuler hvor tettheten av dem er kjent med en nøyaktighet på nærmeste $0,0002 \text{ g/cm}^3$. Når kolonnen er fylt og de kalibrerte glasskulene er satt inn er systemet klart for å måle tettheten på fiskeegg. Fotoutsnittet fra den ene av kolonnene viser de kalibrerte glasskulene sammen med hyseegg. Kolonnene er omgitt av en termostatstyrt gjennomsiktig vannbeholder. Konstant temperatur er nødvendig for å kontrollere tettheten på sjøvannet i kolonnene helt nøyaktig. Når kolonnene med det varierende saltvannet er satt opp under kontrollerte og rolige omstendigheter er systemet stabilt over flere uker, selv under tung sjøgang og storm, og tettheten på fiskeeggene kan beholdes for måling helt fra nybefruktet tilstand til klekking.

Tetthetsgradientkolonne for å måle tetthet av fiskeegg

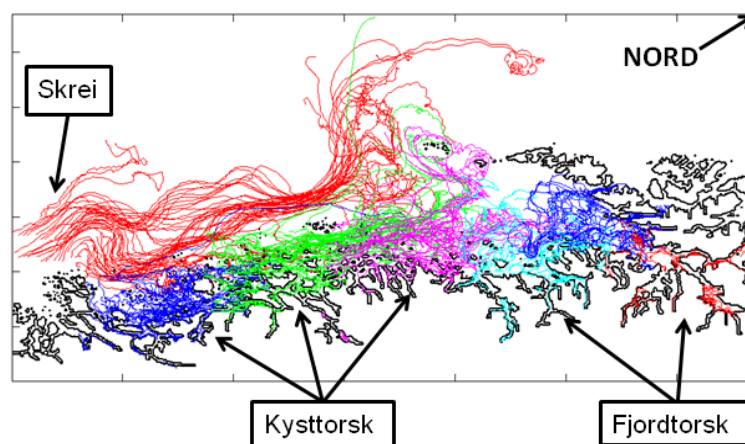


Torskeegg langs motorveier og melkeruter på Helgelandskysten

Verdens største torskebestand, *skreien*, gyter ikke bare i Lofoten men også flere steder langs Helgelandskysten. Her sør gyter *skreien* side om side med *kysttorsken*, gjerne ute på kysten blant holmer og skjær, og *fjordtorsken*, helst inne i avskjermede fjordarmer. Alle disse tre bestandene tilhører arten Atlantisk torsk men er allikevel genetisk forskjellig fra hverandre. Forskjellene er ikke store, men nok til at det er begrenset blanding mellom bestandene.

Torskeegg og larver driver passivt med havstrømmene, og etter hvert som de vokser har de i økende grad mulighet til å kontrollere sin vertikalbevegelse. De tidlige livsstadier er derfor fullstendig prisgitt at det fysiske havmiljøet bringer dem til gunstige oppvekstområder. *Skreien* gyter i de frie vannmassene utenfor Helgelandskysten (røde linjer på figuren) og blir dermed rask transportert nordover med kyststrømmen. Oppholdstiden innenfor dette geografiske området er derfor lav, og det er fordelaktig for avkommet å følge ”motorveien” nordover til Barentshavet og skreiens oppvekstområder. I Barentshavet er det gode beiteforhold og grunnlaget kan legges for en sterk årsklasse. *Kysttorsken* er derimot mer stedbunden enn skreien og tilbringer store deler av livet i kystsonen innenfor et begrenset geografisk område. Gyteplassene ligger gjerne innenfor grunnlinjen (kystens ytterpunkter) og derfor blir egg og larver værende igjen i kystsonen i mye større grad (blå, grønn og rosa linjer på figuren). De driver også nordover med kyststrømmen men på grunn av en uregelmessig kystlinje, holmer og skjær dannes mange virvler og bakevjer som gjør transporten tregere langs ”melkeruta”. I løpet av eggstadiet, som varer i ca 20 dager, har skreieggene drevet opp mot 300 km nordover mens kysttorskeggene bare er transportert 50-80 km bort fra gytefeltt. *Fjordtorsken* er også svært stedbunden, og tilbringer gjerne hele livet innenfor en fjord helt fra eggstadiet, til yngel og fram til og med kjønnsmodning. Egg som er gytt inne i fjordene får en dypere fordeling i vannsøylen som fører til at opp mot 90 % blir værende igjen i fjorden. En enkelt fjordbestand kan derfor anses å være isolert fra nabobestandene, spesielt tilpasset til sin egen fjord, og er dermed særlig utsatt for endringer i lokalmiljøet.

Strømmodeller med høy horisontal oppløsning har gjort det mulig å modellere detaljerte spredningsmønstre langs Helgelandskysten. Kunnskap om lokale strømforhold har vist at plasseringen av gytefeltt er avgjørende for skjebnen til gyteproduktene. Gyting utenfor grunnlinjen gjør at eggene følger ”motorveien” mot Barentshavet, mens skjermede gyteplasser på innsiden bremser eggene og veien nordover er vesentlig saktere langs ”melkeruta”. Skreieggene og larvene er primært utsatt for en eventuell oljeforurensning i de åpne vannmassene ute på kontinentalsokkelen i den mest kritiske perioden om våren, mens kysttorsken vil være utsatt for oljeforurensning som strander langs kysten mellom øyer, holmer og skjær.



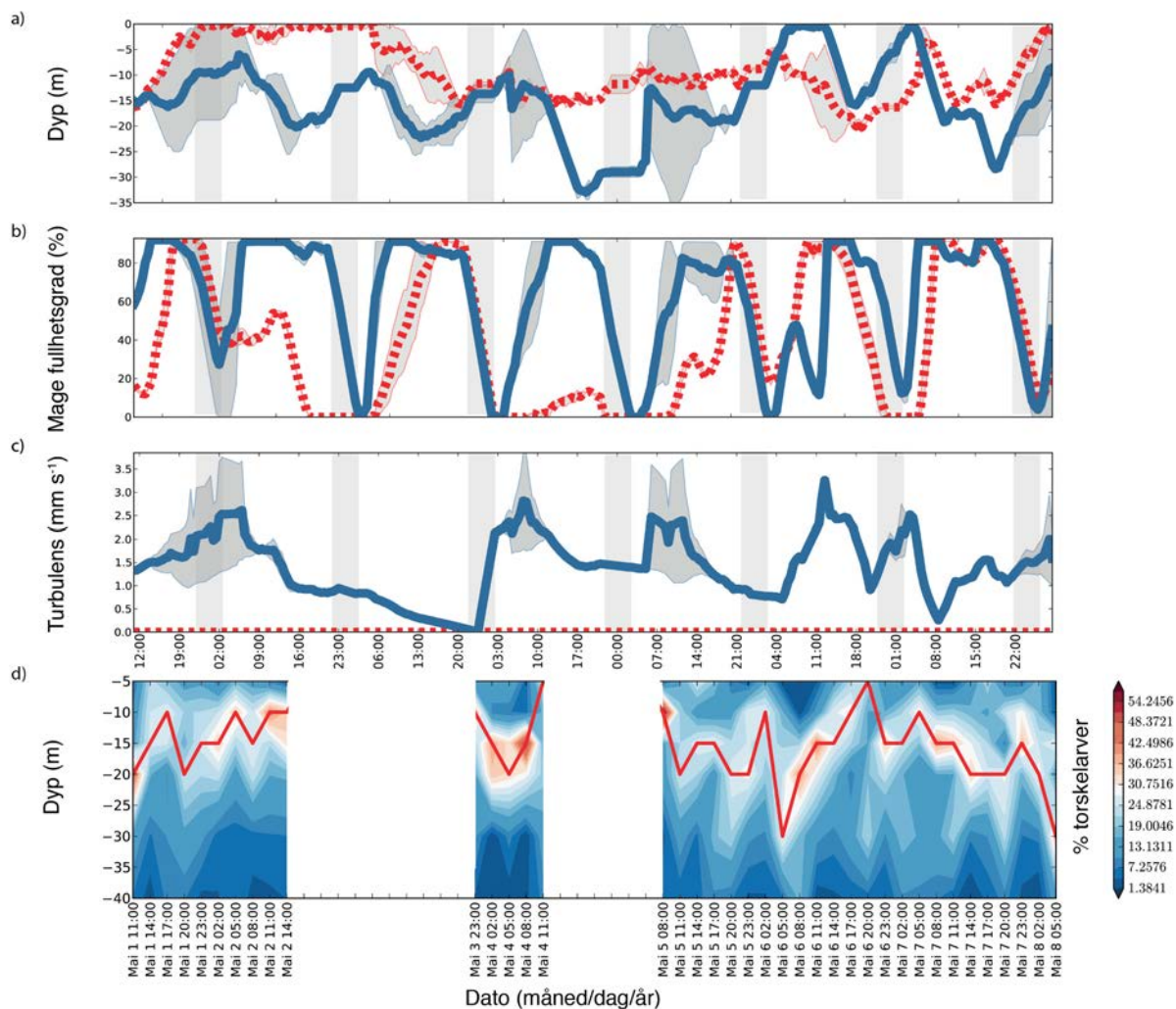
Figur 1: Transport av torskeegg langs Helgelandskysten fra skrei (rødt), kysttorskbestander (blå, grønn, rosa) og fjordbestander (lyseblå, rød).

Opp eller ned? – Å spise eller bli spist

For plankton organismer slik som torske larver, er det mange faktorer som påvirker muligheten for å overleve den kritiske fasen gjennom egg og larvestadiet. Torskens (*Gadus morhua*) egg utvikles til larver i løpet av tre uker avhengig av temperaturen. Høyere vanntemperatur gir raskere utvikling enn kaldere vann og utviklingen vil derfor gå raskere i mai enn i april. Ved klekking er torske larvene rundt 4 mm store og deres egenbevegelse er begrenset av larvenes tilstand (utvikling, størrelse, mattilgang). Ved klekking er larvene utstyrt med en plommesekk som gir dem næring for de første 3-5 dagene, men for å unngå å sulte er larvene avhengige av å ta til seg ekstern næring så snart som mulig. Rett etter klekking driver larvene mer eller mindre passivt rundt i vannet og er avhengig av å klekkes i et område som er rikt på mat for å unngå sultedøden. Men torske larvenes begrensede bevegelighet gjør dem også sterkt utsatt for dødelighet i form av beiting fra ulike organismer fra små maneter til større fisk. Observasjoner viser at torske larvene rett etter klekking oppholder seg stort sett i overflatelaget (de øvre 20 m av vannsøylen) hvor mattilgangen er relativt god. De gode lysforholdene i overflaten gjør det lettere for torske larvene å finne mat siden de er visuelle jegere, men øker samtidig larvenes sannsynlighet for selv å bli spist. Etter hvert som larvene vokser og utvikler bedre svømmeegenskaper kan de utnytte stadig større deler av vannsøylen. Observasjoner tyder på at torske larver starter å bevege seg vertikalt i vannsøylen når de er 6-8 mm og at de har en aktiv vertikal adferd når de er 9-13 mm. Dersom torske larvene kan forflytte seg opp og ned i vannsøylen gjennom dagen er de bedre i stand til å redusere sannsynligheten for å bli spist ved å oppholde seg på dyp der lysmengden er lavere enn ved overflaten, men fortsatt sterk nok til at larvene ser byttedyr de kan spise.

En ny studie kombinerer observasjoner med en matematisk modell til å undersøke hvordan ulike miljøforhold påvirker den vertikale fordelingen av torske larver i vannsøylen. Observasjonene beskriver de biologiske og fysiske forhold samt vertikal fordeling av torske larver i Lofoten. Ved å benytte observerte verdier av lys, vind, temperatur, og fordeling av dyreplankton kan man modellere forholdene i vannsøylen slik torske larvene opplever dem. Den matematiske modellen beregner dermed fødeinntak, adferd og fysiologisk tilstand på bakgrunn av observasjonene. Adferd modelleres ved å anta at torske larvene beveger seg vertikalt i vannsøylen slik at de til enhver tid vil redusere risikoen for å bli spist og samtidig øke mulighetene for å finne mat. En slik vertikal adferd er ofte observert i naturen både hos fisk og dyreplankton. Modellresultatene kan dermed sammenliknes med observerte vertikale fordelinger av torske larver for å undersøke hvilke faktorer som til enhver tid er avgjørende for den observerte fordelingen av torske larver.

Når det er lite mat i vannsøylen oppholder torske larvene seg helt i overflaten for å spise selv om dette medfører en høyere sannsynlighet for å bli spist av større plankton og fisk. Alternativet er å sulte. Ettersom tilgangen og fordelingen av mat (dyreplankton) endrer seg over tid forandrer også den modellerte vertikale distribusjonen av torske larver seg. Høyere tetthet av byttedyr gjør at torske larvene fordeler seg dypere i vannsøylen siden de kan opprettholde fødeinntaket ved lavere lysintensitet. En dypere fordeling av torske larver finner man også når turbulens (blandingsprosess) i vannsøylen øker. Årsaken er at småskala turbulens øker antallet byttedyr som bringes inn i larvens synsfelt selv om både torske larven og byttedyret ikke beveger seg. Turbulens øker dermed påtreffsraten (antall tilfeller av kontakt per tid) mellom torske larve og byttedyr og bidrar til at larvene kan opprettholde et høyt fødeinntak selv ved lave byttedyrstettheter eller ved mindre lysintensitet. Når vinden ved overflaten er høy, er også turbulensen i vannsøylen høyere, noe som gjør at torske larvene kan bevege seg dypere hvor det er tryggere å oppholde seg samtidig som de opprettholder høy vekst (Figur 1).

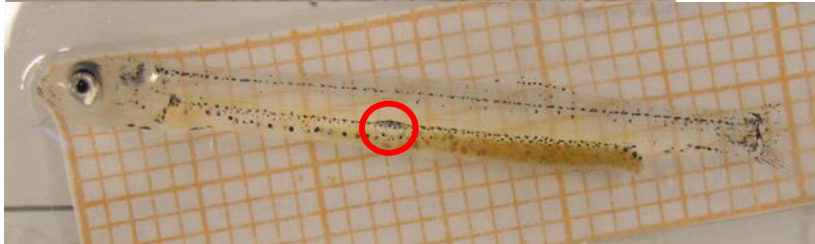
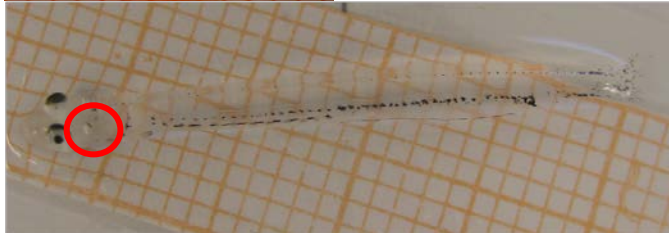


Figur 1. a) Modellert vertikal fordeling av torskelarver i Lofoten i 1-8 mai 1991 der effekten av turbulens på vertikal adferd er slått på (heltrukken blå linje) eller slått av (stiplet rød linje) i den matematiske modellen for torskelarver. Det ble benyttet 100 torskelarve-individer i modellen og standard avviket mellom individene er vist som grått felt rundt middelverdien. Også vist er b) modellert magefullhetsgrad (0-100 %) og c) turbulensen i vannsøylen beregnet fra vinden ved overflaten for det dypet torskelarvene oppholdt seg. I panel d) vises den observerte prosentvise fordelingen av torskelarver med dypet der maksimum antall larver ble observert er vist som en rød linje. Grå horisontale bokser viser periodene for natt da det er vanskelig å finne mat.

Fra nyklekt og sårbar sildelarve til robust yngel – ett tusen ganger vektøkning på 91 dager

Fiskelarver generelt gjennomgår en dramatisk vektøkning og utvikling fra klekking til metamorfose, som markerer begynnelsen på det juvenile stadiet. Sildelarver klekker ved en lengde på rundt 8 mm og med en tørrvekt på om lag 0,2 mg. De metamorfoserer ved en lengde på 40-50 mm, og ved en tørrvekt på nærmere 200 mg. Dette innebærer en vektøkning på 1000 ganger, noe som er imponerende sammenlignet med menneskets vektøkning på ca. 20 ganger fra fødsel til voksen alder. For å kunne bidra til neste generasjon må silda vokse ytterligere 1000 ganger fra begynnelsen av det juvenile

stadiet til de blir kjønnsmodne. Denne store vektøkningen innebærer at larvene og yngelen må være særdeles effektive i sin søken etter næring. I tillegg til økning i størrelsen i seg selv, gjennomgår larvene en



gjennomgripende forvandling fra å være små forsvarsløse individer som har fiender overalt, til å bli effektive beiter av plankton og etter hvert andre organismer. Sildelarver er lite pigmenterte i tiden etter klekking, og dette gjør dem mindre synlige

for aktuelle predatorer (øverste bilde). Den mest synlige delen av larven er de pigmenterte øynene, som de trenger for å kunne finne mat. Etter hvert som de blir større utvikles bl.a.

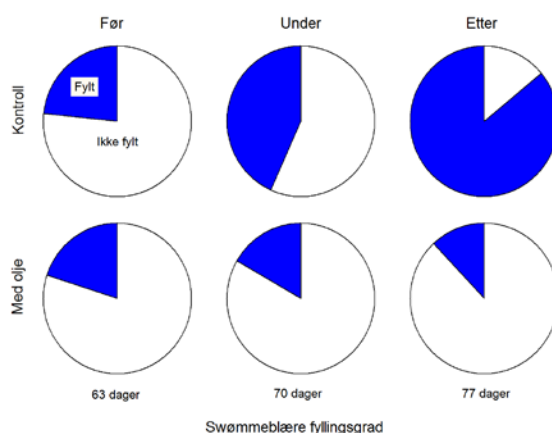
Sildelarver fra kontrollgruppene i forsøket (i tilnærmet samme skala) fra dag 7, 56, 77 og 91 (fra topp til bunn). Legg merke til den fylte bulla ved dag 56 og den fylte svømmeblæren ved dag 77 (merket med rød sirkel). 1 cm skala er vist på nederste bilde.

pigmenter på buksiden for å redusere kontrasten mot havoverflaten, noe som gir beskyttelse mot større fisk som lurar lengre nede i havdypet (nederste bilde). Samtidig som larvene gjør det de kan for å redusere sjansen for å bli oppdaget, utvikler de også stadig mer effektive sanseorgan som gjør at de selv oppdager mulige fiender i tide. Bl.a. utvikler larven et mer lysfølsomt syn i tillegg til fargesynet de har fra tiden rett etter klekking. Et annet eksempel er det luftfylte hulrommet, bulla, som utvikles i hoderegionen. Dette organet setter larvene bedre i stand til å oppfatte lyd- og trykkendringer (nest-øverste bilde). Senere blir svømmeblæren også fylt med luft, og det gjør at larvene forbedrer lyd- og trykkoppfattelsen ytterligere (nest-nederste bilde). Etter hvert som sildelarvene blir større får de også mer utviklede muskler og finner, noe som gjør at de får bedre svømmeegenskaper og lettere kan komme seg unna predatorer (nederste bilde). Det komplekse samspillet mellom utvikling og vekst hos fiskelarver gjør larvestadiet til en svært dynamisk og sårbar periode i fiskens liv.

Fylling av svømmeblæren hos fiskelarver

Sildelarver (*Clupea harengus*) har i likhet med andre arter fra bl.a. sildefamilien, en direkte åpning mellom svelget og svømmeblæren, og dette medfører at larvene må til vannoverflaten for å snappe luft og fylle svømmeblæren. Andre arter har en lukket svømmeblære med egne gassproduserende organ, noe som gjør at de ikke jevnlig må til vannoverflaten. Hos flere arter finnes en forbindelse mellom svelget og svømmeblæren kun tidlig i larvestadiet, og denne er sannsynligvis av betydning første gang svømmeblæren fylles. Dermed ser det ut til at de fleste fiskelarvene må til overflaten minst en gang i løpet deres tidlige livshistorie for å få normal utvikling av svømmeblærens struktur og funksjon. For flere marine fiskearter i oppdrett har problemer med fylling av svømmeblæren forårsaket misdannelser og økt dødelighet. Hos torsk (*Gadus morhua*) manifesterer dette seg som skjevheter i ryggsoylen i området der den fylte svømmeblæren skulle ha vært. Det er vist for flere arter at det er et begrenset tidsvindu larven er i stand til å fylle svømmeblæren, og at hvis ikke den gjør det innen dette tidsrommet, så vil svømmeblæren forbli luftfri og/eller deformert. En av funksjonene til svømmeblæren er at den bidrar med hydrostatisk løft, slik at larvene kan bruke mindre energi på å opprettholde posisjonen i vannsoylen. En funksjonell svømmeblære kan derfor være av avgjørende betydning for vekst og overlevelse. I naturen vil fiskelarver være spesielt utsatt og sårbare for forurensninger på havoverflaten i perioden for førstegangs fylling av svømmeblæren. For norsk vårgytende sild vil dette foregå i perioden fra begynnelsen av mai til midten av juli. I tillegg til faren for feilutvikling, innebærer en overflatebasert forurensning en økt risiko for inntak av høye konsentrasjoner av toksiske komponenter som kan være skadelige og i verste fall dødelige.

For å klargjøre mulige effekter av en barriere på vannoverflaten for sildelarver, ble det i regi av KILO gjennomført et forsøk der noen av sildelarvene ble eksponert for et lag med olje i vannoverflaten. For å skille effektene av en forhindret tilgang til luft i seg selv fra mulige toksiske effekter av mineralolje eller råolje, ble matolje benyttet som barriere (for flere detaljer se vedlegg 1). I underkant av 25 % av larvene hadde fylt svømmeblæren i begge gruppene ved start av olje-eksponeringen (se figur nedenfor). Etter 2 uker hadde nærmere 80 % i kontrollgruppen luftfylt svømmeblære mens andelen i den eksponerte gruppen hadde sunket. Fyllingen av luft var relatert til fiskestørrelse, og gjennomsnittlig størrelse for fylling av luft i svømmeblæren hos sildelarvene fra kontrollgruppen var ca. 31 mm. Forsøket viser at et oljelag på vannoverflaten effektivt kan hindre sildelarver i å fylle svømmeblæren med luft.



Andel sildelarver med fylte svømmeblærer i kontroll gruppen økte fra start av eksponering (63 dager etter klekking), mens den ble redusert mot slutten av eksponeringen (77 dager etter klekking) i den eksponerte gruppen.

Kystmodellen NorKyst800 – en strømmodell for hele norskekysten. Modellørens nye arbeidshest

Kystmodellen NorKyst800 er en beregningsmodell som simulerer bl.a. strøm, saltholdighet, temperatur med 800m romlig oppløsning og med høy oppløsning i tid for hele norskekysten. Kunnskap om miljøforholdene langs kysten er viktig for å for eksempel kunne vurdere hvordan fiskeegg og larver sprer seg fra gytefeltene til oppvekstområdene, si noe om effekten av eventuelle oljeutslipp og beregne bæreevnen for akvakultur.

Slik kunnskap om miljøforholdene trenger vi i sann tid og som prognoser frem noen dager. Vi trenger også resultater om fortiden, gjerne flere tiår tilbake i tid. NorKyst-800 vil, med sin høye oppløsning i tid og rom, kunne beregne nødvendige detaljer i strøm og miljøvariable inn mot kysten og i større fjordområder for hver time de siste tiårene, for i dag, og for ca en uke frem i tid.

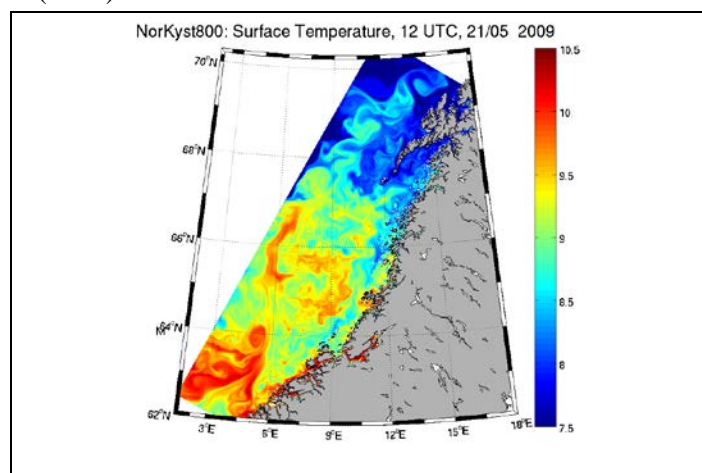
Resultater fra NorKyst-800 vil gi nødvendig informasjon om miljøforholdene, særlig strøm, dersom det skulle skje ulykker i kystnære områder. Disse resultatene kan for eksempel brukes til å beskrive spredning av oljeforurensing eller flytende gjenstander på en realistisk måte nær kysten og innover i fjordene. Et eksempel på graden av detaljer man får frem med 800m horisontal romlig oppløsning er vist i figur 1, der vi ser hvirvler med ulik størrelse langs hele kysten. Dette bildet endrer seg hurtig fra dag til dag ettersom noen nye virvler dannes, noen dør og noen er mer stasjonære. En animasjon som viser hvordan dette kan endre seg fra dag til dag kan finnes på

http://www.imr.no/temasider/modeller/kystmodellen/kystmodellen_norkyst800/nb-no.

Det er også viktig å merke seg at satellittbilder som viser overflatetemperatur eller alger i sjøen viser et lignende romlig mønster!

Hvordan fungerer NorKyst-800?

NorKyst-800 består bl.a. av databaser med realistiske drivkrefter og nødvendig verktøy for automatisk å kunne sette opp og gjennomføre en simulering av et hvilket som helst område langs norskekysten. Databasen for bunntopografi inneholder 2600 x 900 gitterruter med 800m x 800m flateinnhold. I vertikalen er det 35 nivåer. I prinsippet kan hele norskekysten simuleres på en gang, men i praksis vil vi simulere mindre områder av gangen. Beregningene må gjøres på såkalte super-datamaskiner og er krevende både med hensyn til regnetid og diskplass. En mer detaljert beskrivelse av NorKyst-800 kan finnes i Albretsen et al. (2011).



Figur 1: Øyeblikksbilde av overflatetemperatur 21. mai 2009. Resultatene er hentet fra en NorKyst-800 simulering som er satt opp på et delområde som dekker strekningen Stad–Senja.

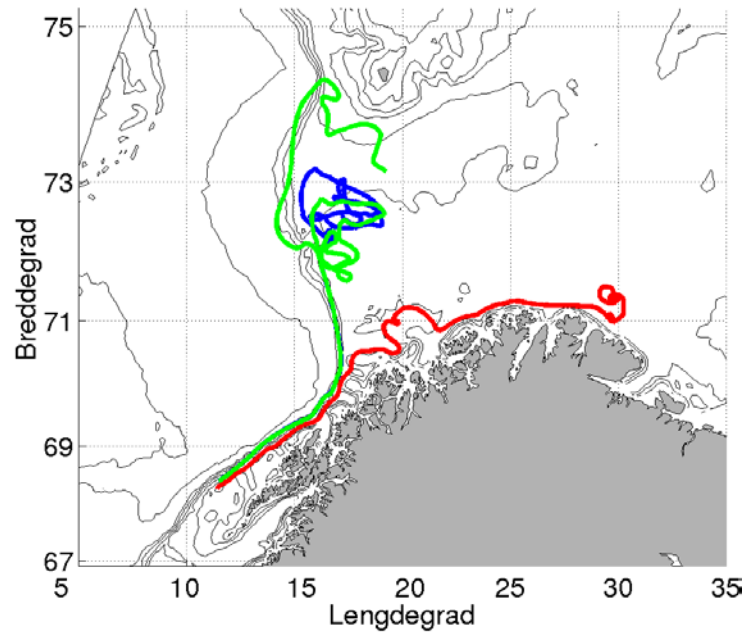
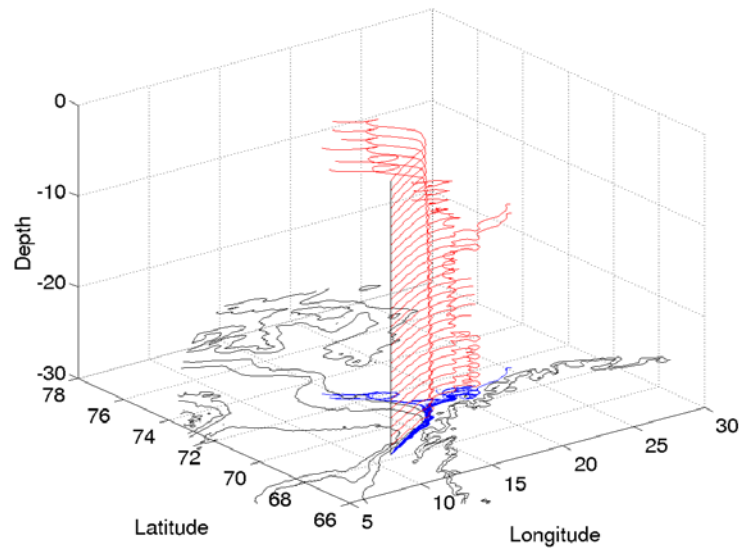
Vertikal plassering av gyteprodukter påvirker horisontal transport

En rekke av våre fiskebestander vandrer mot strømmen langs Norskekysten for å legge sine egg og la strømmene frakte gyteproduktene tilbake til gunstige oppvekstområder. Eksempelvis vandrer skrei fra Barentshavet til definerte gyteplasser fordelt langs Norskekysten fra Møre til Finmarksysten, hovedsakelig Lofoten/Vesterålen. Individuell vertikal plassering av egg er dynamisk og avhenger av eggenes tetthet, tetthet av omliggende vannmasser og vertikal miksing. I middel er imidlertid den vertikale fordeling av egg fra de fleste fiskearter eksponentielt avtagende fra overflaten og ned gjennom de øverste 50-100 meter (se faktaboks om vertikal fordeling av egg). Etter klekking overlever fiskelarver på innholdet i plommesekken sin før de selv må skaffe mat. For torskelarver gjelder det de første 4-5 dager. Den videre vertikale plassering av torskelarver varierer da med tilgjengelig lys (dvs. gjennom døgnnet og sesongen), temperatur, og fordeling av byttedyr og predatorer (se faktaboks om vertikal fordeling av torskelarver). Det er sannsynlig at denne adferden også varierer mellom individer. Noen er villig til å ta større sjanser ved å plassere seg høyere i vannsøylen, hvor omgivelsene er mer opplyst og hvor byttedyrene letter kan sees. Imidlertid vil det også innebære at visuelle predatorer i samme sjikt lettere ser fiskelarvene. Enkelte larver kan eksempelvis instinktivt velge å plassere seg dypere i vannsøylen. Andre faktorer som kan spille inn er selvsagt hvorvidt larvene er sulten eller mett. Er det lite mat og sulten gnager har man ikke annet valg enn å ta noen sjanser – og det kan vise seg skjebnesvangert.

Vertikal plassering påvirker altså larvens lokale vekst og overlevelse. Imidlertid kan det være overraskende for noen at det også påvirker fremtidig vekst og overlevelse simpelthen fordi drivbaner i ulike dyp kan lede i vidt forskjellige retninger. Ved å kombinere numeriske havmodeller med modeller for individuell vertikal fordeling av egg og larver, som tar hensyn til faktorene listet over, er det vist at individer som befinner seg i ulike dyp, men starter fra samme gyteplass, kan ende opp mange titalls kilometer fra hverandre ved ankomst til oppvekstområdene i Barentshavet (Fig 1; Vikebø et al. 2005,2007; Fiksen et al. 2007).

Numeriske studier antyder også at egg og larver som driver nær overflaten i større grad enn individer noen titalls meter lenger nede tenderer til å ha drivbaner lengre fra kyst og ende opp lenger vest og nord i Barentshavet. Tilsvarende er imidlertid ikke demonstrert med drivlegemer i sjøen, men observasjonsgrunnlaget er også mangelfullt. Dersom dette er reelt er det en rekke mekanismer som kan ha betydning. Det kan det ha sammenheng med hvordan havet responderer på vindpådrag. Vannmassene driver til høyre for vindretning og denne avbøyningen forsterkes med dypet. Når fremherskende vindretning er fra sørvest, hvilket er tilfelle langs den midtnorske kyst tidlig vår, vil gyteprodukter nede i vannsøylen ha en større avbøyning mot kyst enn gyteproduktene som driver nærmere overflaten. En annen faktor er at strømhastighetene avtar med dypet slik at oppholdstiden langs kysten øker. Sannsynligheten for å henge igjen i roligere vannmasser inn mot kysten som følge av variasjon i styrke og retning på kyststrømmen er dermed høyere lenger nede i vannsøylen.

Er dette betydningsfullt? Ja, dersom avstand fra kyst og endestoppet i Barentshavet hvor yngelen bunnsår påvirker miljøeksponering. Observasjoner av byttedyrsfordeling, fiskelarver, turbulens, lys, temperatur m.m. fra lokaliteter i Vestfjorden gjennom flere dager viser at larvene responderer på endringer i miljøet (Kristiansen et al. 2013). Årsak og virkning er imidlertid svært komplisert. Videre studier både av vertikal fordeling av gyteprodukter og strøm i ulike dyp er derfor nødvendig for å forstå detaljene i hvordan dette påvirker horisontal utbredelse fra gyting til yngelen blir stasjonær nær bunn i Barentshavet ca seks måneder senere.



Figur 1: Drivbaner for modellerte partikler i ulike dyp (hentet fra Vikebø et al. 2007; Fiksen et al. 2007). Fiskelarvene som driver i ulike faste dyp i venstre panel har også en aktiv horisontal svømming vinkelrett på strømretning med styrke en kroppslengde per sekund. I panelet til høyre har fiskelarvene en aktiv døgnvandring opp om natten og ned om dagen, og grønn drivbane representerer en larve som oppholder seg i de øvre 20 m, blå mellom 20-30 m og rød dypere enn 50 m.

Våroppblomstring og tilgang byttedyr langs Norskekysten

Flere av våre store fiskebestander vandrer langt sør langs kysten før de gyter sine egg og lar gyteproduktene drive fritt i vannmassene mot oppvekstområder lenger nord. Eksempelvis har sild egnede gytesubstrater langs store deler av norskekysten, men likevel velger de største individene å vandre hovedsakelig til Møre for å gyte sine egg, mens mindre individer gyter lengre nord (Slotte og Fiksen, 2000). De nyklekkede fiskelarvene får med seg en 'matpakke' på veien, den såkalte plommesekken, som rommer mat for de første kritiske dagene. Derne må larvene selv finne sin egen mat. Tidlige stadier av raudåte utgjør hovednæringskilden for mange fiskelarver. Det er vanlig å anta at produksjon av raudåte-avkom starter med den store økningen i planteplanktonproduksjonen som våroppblomstringen representerer (Melle og Skjoldal, 1998). Med andre ord, dersom vi klarer å kartlegge våroppblomstringstidspunktet får vi også en rimelig god pekepinn på når og hvor byttedyr for fiskelarver er tilgjengelig.

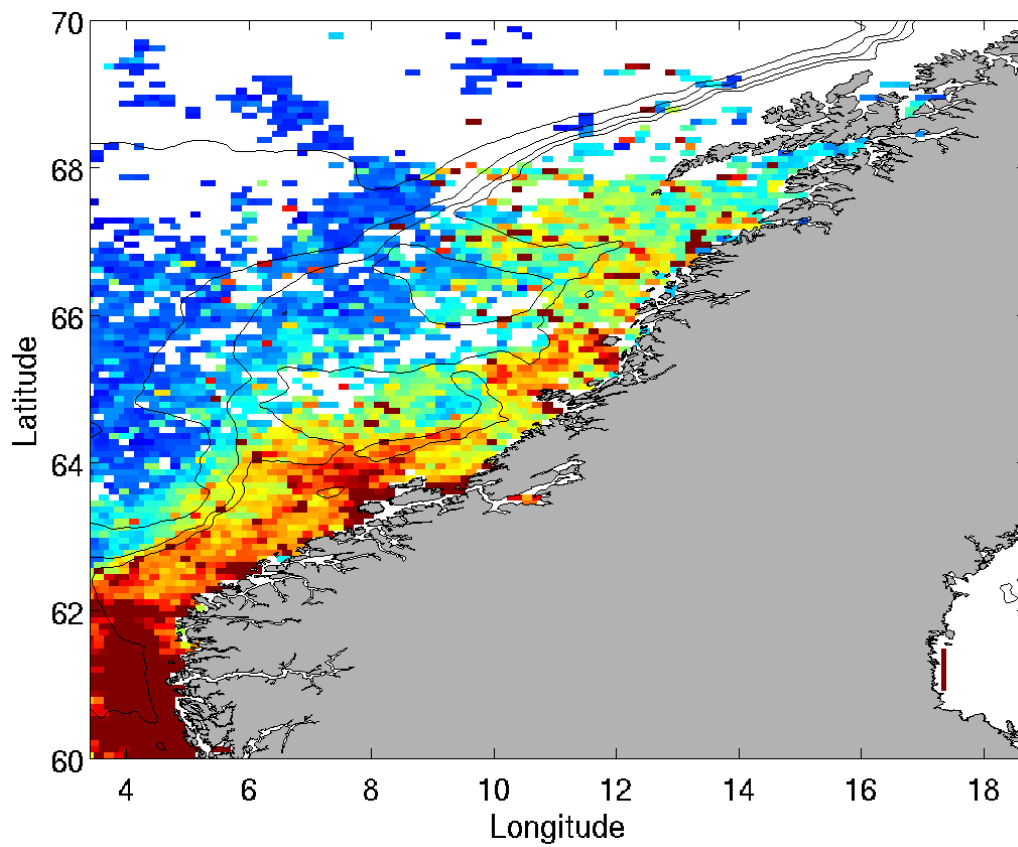
Allerede i 1914 postulerte Johan Hjort at like etter klekking, mens larvene går fra å være avhengig av plommesekken til selv å måtte skaffe egen føde, er det kritisk at byttedyrskonsentrasjonene er tilstrekkelige høye. Senere er larvene mer robuste og har fått videreutviklet ferdighetene som kreves for å overleve under varierende byttedyrstilgjengelighet.

Våroppblomstringen varierer mellom år og fra et sted til et annet. Den starter tidligere ved kysten enn i åpent hav som følge av forskjeller i lagdelingen, og senere ved høyere breddegrader, som følge av sesong og breddegradsavhengig tilgjengelighet på lys. Feltundersøkelser kan bidra til å kartlegge når våroppblomstringen finner sted, men lider under manglende kontinuerlige målinger i tid og rom. Imidlertid samles det kontinuerlig inn data fra satellitter som kretser i bane rundt jorda (oceancolor.gsfc.nasa.gov). Disse kan registrere en rekke variable, blant annet konsentrasjoner av klorofyll. Klorofyll er en forbindelse som bidrar til at planter absorberer lys som trengs i fotosyntesen. Avhengig av hvor mye lys klorofyll absorberer kan satellittene 'se' kontraster i vannmasser med høye og lave konsentrasjoner av klorofyll. Satellitter kan dermed registrere romlige og temporære klorofyllvariasjoner, som igjen er et mål på planktonproduksjonen.

En undersøkelse av våroppblomstring langs norskekysten viser at tidspunktet varierer betydelig fra Møre til Lofoten og mellom år (Tabell 1; Vikebø et al., 2012). I middel starter våroppblomstringen 37 dager tidligere i breddegradsintervallet 60-62°N enn i intervallet 68-70°N. I området Helgelandskysten til Lofoten er mellomårlig variabilitet omtrent halvparten av hva som er tilfellet rundt Møre. Med tanke på de kostnadene voksen gytende fisk betaler for å vandre langt sør før de gyter sine egg må det følge med en tilsvarende belønning. Denne belønningen er nok sammensatt, men satellittobservert tidspunkt for våroppblomstring indikerer at gyting langs den midtnorske sokkel gir tilstrekkelig byttedyrskonsentrasjoner tidligere enn for gyteplasser lengre nord. For sild er dette antatt å være fordelaktig for å gi en forlenget beitesesong for både sildeavkommet og for den ferdigutgytte silden som skal legge på seg nok fett til neste overvintring med begrenset føde tilgjengelighet.

Tabell 1: Satellittobservert midlere dag i året for oppstart av våroppblomstring på den norske sokkelen grunnere enn 300 meter. Standardavviket for årlige midler i parentes.

Breddegrad	60-62°N	62-64°N	64-66°N	66-68°N	68-70°N
Dag i året (standardavvik)	58 (8.4)	71 (10.8)	87 (7.0)	88 (5.6)	95 (8.6)



Figur 1: Konsentrasjon av klorofyll a fra satellitobservasjoner midlet over en 8 dagers periode med midtpunkt 15. mars 2001. Hvite ruter angir at det er for mye skydekke til å gi en verdi for konsentrasjon. Konsentrasjonene er her mellom 0 (mørk blå) og større eller lik 1 (brun) mg per m³.

Knekker egg-gåta til blåkveita

Forskere på Havforskningsinstituttet har funnet egenvekten på blåkveiteegg i tetthetskolonne. Det er ikke gjort tidligere og kan benyttes til å modellere driften til blåkveiteeggene

To måneders klekkesid

Metoden gjør det mulig for forskerne å registrere hvordan egget flyter oppover og nedover i vannsøylen, det som på forskerspråket heter vertikal fordeling, etter hvert som det utvikler seg. Etter hvert vet en ganske mye om flyteevnen til torskeegg. De kan flyte helt oppe i de øverste vannlagene for så å bli blandet nedover igjen av vind og bølger.

– Eggene fra blåkveita er ikke i like stor grad påvirket av vær og vind, og vil ligge meir stabilt i vannsøylen. Men blåkveiteeggene har klekkesid på hele to måneder, og på denne tida varierer de, som alle fiskeegg, litt i vekt. Selv en minimal vektendring kan ha stor innvirkning på flyteevnen. En vektøkning så liten som en promille, kan senda et blåkveiteegg 100 meter oppover i vannsøylen, forklarer Petter Fossum.



Figur 1: Befruktede blåkveiteegg frå forsøk om bord på F/F "G.O.Sars", 16 timer etter befruktning. Foto: Magnus E. Johannessen

Milepel om bord

Blåkveite-forsøket ble gjort om bord på forskningsfartøyet «G.O. Sars» på årets siste KILO-tokt (KILO: Kunnskapsinnhenting Barentshavet-Lofoten og Vesterålen).

Forskerne lette først etter blåkveiteegg i havet. Til å hjelpe seg hadde de en finmasket håv, som vanligvis blir brukt til å samle inn plankton. Men selv om forskerne saumfor over 75 000 kubikkmeter

vann, så fant de bare to egg; ett på 150 meters dyp og ett på 575 meter. Bunntålinga ga bedre resultater. Forskerne fant ei gytemoden blåkveite vest for Bjørnøya. De klarte å befrukte store mengder egg, som så ble plassert i tetthetskolonner.

– Disse eggene målte i underkant av fire millimeter. Morfisken var ikke større enn 62 centimeter, og trolig førstegangsgytende. De to eggene vi fant i det fri var henholdsvis 4,2 og 4,4 millimeter store. Vi trenger å gjøre flere målinger med egg fra større fisk for å få mer robuste tall, men det er uansett en milepæl at vi har funnet egenvekten på et blåkveiteegg. Det har ikke blitt gjort i tetthetskolonne tidligere, sier Petter Fossum.

Ulik eggstrategi

Ute i havet kan mye gå galt under gytingen og før eggene blir til voksen fisk. Frå år til år kan det variere mye hvor mange egg og larver som klarer seg. Hvor mange som overlever betyr svært mye for størrelsen på fiskebestanden. Forskerne kjenner ikke alle årsakene til at rekrutteringen svinger slik; men havklima og tilgangen på dyreplankton er avgjørende faktorer. Forskjellige fiskearter har helt ulike rekrutteringsstrategier. De fleste kommersielle artene i norske farvann gyter bittesmå egg fritt i vassmassene.

– Andre, som for eksempel hai, føder små kopier av seg selv eller gyter kjempestore egg med en miniutgave av seg selv inni. Noen arter passer nøye på egg og larver, andre gyter eggene fritt i vassmassene og ferdig med det. Det kan synes tilfeldig, men evolusjonen har fått virke på de ulike artene slik at rekrutteringsstrategien er nøye tilpasset miljøet, forklarer Fossum. Ei blåkveite kan leve i over 30 år og gyte hundretusen egg årlig. Til sammenligning gyter torsken flere millioner egg i året, og inntil 50 millioner egg i sin levetid. Per tusen egg er det bedre overleving hos blåkveita enn hos torsken.

Sentral kunnskap

KILO-prosjektet gjør opp status for de kommersielle fiskebestandene på sokkelen utenfor Lofoten og Vesterålen. Mellom annet undersøker forskerne hvorledes egg, larver, yngel og ungfisk fordeler seg og blir transportert rundt i dette området.

– Når vi bruker modeller som beregner hvorledes eggene blir spredd med havstrømmene, trenger vi å vite akkurat i hvilket dyp eggene fra de ulike artene legger seg inn. Disse modellene er helt sentrale verktøy ved et oljeutslipp, og gjør at vi langt på vei kan svare på om og eventuelt i hvilken grad egg og yngel blir truffet av utslippet, forklarer Petter Fossum.

Retur: Havforskningsinstituttet, Postboks 1870 Nordnes, NO-5817 Bergen



HAVFORSKNINGSINSTITUTTET
Institute of Marine Research

Nordnesgaten 50 – Postboks 1870 Nordnes
NO-5817 Bergen
Tlf.: +47 55 23 85 00 – Faks: +47 55 23 85 31
E-post: post@imr.no

HAVFORSKNINGSINSTITUTTET
AVDELING TROMSØ

Sykehusveien 23, Postboks 6404
NO-9294 Tromsø
Tlf.: +47 55 23 85 00 – Faks: +47 77 60 97 01

HAVFORSKNINGSINSTITUTTET
FORSKNINGSSTASJONEN FLØDEVIGEN

NO-4817 His
Tlf.: +47 55 23 85 00 – Faks: +47 37 05 90 01

HAVFORSKNINGSINSTITUTTET
FORSKNINGSSTASJONEN AUSTEVOLL

NO-5392 Storebø
Tlf.: +47 55 23 85 00 – Faks: +47 56 18 22 22

HAVFORSKNINGSINSTITUTTET
FORSKNINGSSTASJONEN MATRE

NO-5984 Matredal
Tlf.: +47 55 23 85 00 – Faks: +47 56 36 75 85

REDERIAVDELINGEN

Research Vessels Department
Tlf.: +47 55 23 85 00 – Faks: +47 55 23 85 32

AVDELING FOR SAMFUNNSKONTAKT OG KOMMUNIKASJON
Public Relations and Communication

Tlf.: +47 55 23 85 00 – Faks: +47 55 23 85 55
E-post: informasjonen@imr.no

www.imr.no

