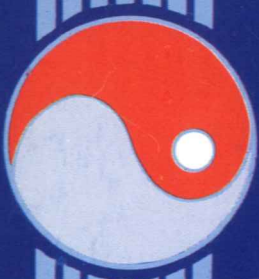


J. Strømstad

1987

nr. 6



help

havforskningsinstituttets
egg = egg larveprogram

Petter Fossum

Sult under larvestadiet -
en viktig rekrutteringsmekanisme?

HAVFORSKNINGSINSTITUTTETS EGG- OG LARVEPROGRAM (HELP)

SULT UNDER LARVESTADIET - EN VIKTIG REKRUTTERINGSMEKANISME?

av

Petter Fossum

Fiskeridirektoratets Havforskningsinstitutt

Postboks 1870, 5024 BERGEN

SAMMENDRAG

Et minisymposium i regi av Havforskningsinstituttets egg- og larveprogram (HELP) om rekruttering ble avholdt på Havforskningsinstituttet våren 1987. Det ble holdt flere innlegg der de viktigste hypoteser om hva som styrer rekrutteringen av de kommersielt utnyttbare marine fiskeslag ble lagt fram. Dette arbeidet omhandler sulthypotesen, og er i hovedsak en litteraturstudie. Noen supplerende resultater fra den NFFR-støttete torskelarveundersøkelsen i Lofoten i perioden 1975-1985 er gitt sammen med noen refleksjoner om torskelarvens næringsopptak under stagnerende og turbulente forhold.

SULTHYPOTESEN

Hjorts hypotese om en kritisk periode rett etter plommesekkresorbsjon.

Hjorts hypotese om en kritisk periode går ut på at en årsklasses størrelse ble bestemt kort tid etter klekking og kunne relateres til byttedyrtetthet og larvedrift. Bakgrunnen til denne hypotesen var at Hjort så at årsklassene både av sild og torsk var eksepsjonelt store i 1904. Larvene av torsk og sild oppholder seg i de samme vannmassene og forholdene må ha vært spesielt gunstige dette året. De positive elementene det fallt Hjort naturlig å peke på var mektigheten og retningen på den strømmen som fører larvene nordover langs land, men først og fremst larvenes næringstilbud.

Hjorts syn ble støttet av flere av hans samtidige som Sund, Soleim og senere Wiborg, som alle drev med feltstudier av larver. De forsøkte å verifisere hypotesen ved å påvise sultede larver i overgangsstadiet fra endogen til exogen ernæring, og selv om Soleim (1942) ved en anledning fant store mengder døde sildelarver viste dette problemet seg å være vanskelig å løse ved denne metodikken. Det har senere blitt reist spørsmål av Marr (1956) og May (1974) om sildelarvene Soleim fant var døde i sjøen eller om det bare var forurensning fra tidligere trekk, men Wiborg (1976) har bekreftet Soleims observasjon, og det er helt klart at dette er larver som var døde i sjøen.

Marr (1956) påpekte nødvendigheten av synoptiske dekninger og mente at dårlig dekning i tid og rom kunne være en forklaring på de motstridende resultatene han fikk da han forsøkte å verifisere Hjorts hypotese utfra materialet til Sette (1943) på makrell og Sette og Ahlstrøm (1948) på Stillehavssardin. Makrelldataene tydet på at det var en kritisk periode

rett etter plommesekkresorbsjon mens det ikke var noen ting i sardindataene som tydet på dette.

Shelbournes (1957) funn av rødspettelarver i god og dårlig kondisjon i gode og dårlige planktonpatcher var en støtte til Hjorts hypotese, og det viste at larvenes kondisjon var avhengig av næringstilbudet.

Studier av overlevingen av rødspettelarver (Bannister et al. 1974), larver av Japansk sardin (Nakai & Hattori 1962), sildelarver (Graham et al. 1972) og Japansk ansjos (Nakai et al. 1955) kan tyde på at sult forårsaker larvedød.

Evaluering av Hjorts hypotese.

Hjorts hypotese ble evaluert først av May (1974) og siden Dahlberg (1979) med et utvidet datasett. De lagde overlevingskurver av egg og larver fra mange forskjellige arter (figur 1.), både marine og limniske, men de kunne ikke finne klare bevis for en kritisk periode. De fleste kurvene viste en jevn dødelighet i hele perioden. Datasettene bærer imidlertid preg av at de stort sett er samlet inn under store overvåkningsprogrammer med liten oppløsning både i tid og rom. En vet heller ikke om det er samlet på en eller flere kohorter av larver. Våre resultater fra Lofoten (figur 2.) der jeg mener oppløsningen er rimelig god viser imidlertid det samme resultatet med jevn dødelighet gjennom hele egg, plommesekk og larveperioden, men dette er ikke ensbetydende med at sult ikke er noen viktig rekrutteringsregulerende mekanisme selv om det taler imot en enkelt kritisk periode.

Eksperimentell forskning; modellbygging.

Da Mays og Dahlbergs evalueringer ikke gav noen klare svar på om det er en kritisk periode ble mye av forskningen på larveøkologi flyttet fra feltstudier over til mere eksperimentell forskning i laboratoriet. Man

gikk inn i en "gullalder" innen larveforskning med Blaxter, Hunter, Houde, Lasker og Laurence m. fl. og det meste av aktiviteten ble flyttet over til den andre siden av Atlanteren. To typer av forskning ble drevet, empiriske eksperimenter der en forsøkte å holde byttedyrtettheten konstant og så undersøkte hvor høy den måtte være for å få overleving. Ved å kondisjonere forsøksakvariene med phytoplankton og benytte forskjellige byttedyrorganismer som artemia, hjuldyr, ciliater og naturlig plankton klarte man å drette opp forskjellige marine arter på så lave tettheter som 50-100 pr liter. Houde har vært en foregangsmann på dette feltet (se f. eks. Houde 1975,1978).

Den andre veien å gå var mer sofistikerte eksperimenter der en indirekte forsøkte å finne larvene næringsbehov. Parametere som søkvolum, oksygenopptak, fangstsuksess, aktivitet og fordøyeshastighet ble undersøkt. Dette ble videre benyttet til energibetraktninger for å estimere kritisk byttedyrtetthet av forfattere som Rosenthal & Hempel (1971), Blaxter & Staines (1971), Hunter & Thomas (1974) og Solberg & Tilseth (1984). Larvemodeller ble laget for å beskrive vekst og dødelighet ved forskjellige byttedyrtettheter, og noen av de mest kjente på dette feltet er Vlymen (1977), Laurence (1977), Beyer & Laurence (1979) og her i landet Ellertsen et al. (1981).

Solberg og Tilseths studie konkluderte med at 40-50 nauplier måtte være tilstede for at gjennomsnitts torskelarven skulle overleve, et resultat som føyer seg bra inn i resultater med andre arter.

Fremkasting av alternative hypoteser.

Selv om modellene ble mer og mer kompliserte mente nok mange av de toneangivende forskerne at de var inne på et villspor. Fiskelarver er del av et komplisert økosystem hvor det heller er snakk om næringsnett enn om enkle relasjoner mellom larven og dens byttedyr. Det eksperimentene derimot viste var at overgangen fra endogent til exogent fødeopptak var en kritisk periode der larven trenger høyere byttedyrtetthet enn senere i larveperioden, da i første rekke søkvolumet og fangstsuksessen er

betydelig forbedret. Gode estimat for larvens søkvolum har det vært vanskelig å finne og dette er et eksempel på problemer en har i laboratoriet. Detaljert observasjon av larvenes bevegelsesmønster for å kartlegge svømmeaktivitet, persepsjonsavstand og handlingstid har vært utført med flere arter. Men en kan sette spørsmålstegn ved om larven oppfører seg normalt under de gitte forsøksbetingelser, larvers adferd in situ og i større vannvolum kan tyde på at dette ikke er tilfelle. Når så søkvolumet går inn som en svært viktig faktor for å beregne kritisk byttedyrtetthet, kan det kanskje forklare hvorfor en har fått så høye verdier som 50-100 byttedyrorganismer pr liter i disse eksperimentene.

Patchdannelse.

Så høye tettheter er sjeldne i felt, men de forekommer i lite eksponerte områder. Dette fikk forfattere som Vlymen (1977), Lasker (1975), Houde (1975) og O'Connell og Raymond (1970) til å framlegge en patch hypotese som innebærer at patcher, fronter eller skikt med høyere tetthet må være tilstede for at larvene skal overleve. Mye tyder på at dette kan være tilfelle med arter som sild og ansjos, og at ansjoslarvene oppsøket phytoplanktonpatcher er godt kjent. Danske undersøkelser på sildelarver i Nordsjøen har i to år vist at larvepatcher forflytter seg langs en høyproduktiv front (Christensen et al. 1985, Richardson et al. 1986). Våre undersøkelser viser at torskelarvene befinner seg i det gjennomblandete laget (Ellertsen et al. 1977), mens sildelarver hadde et tetthetsmaksimum rundt haloklinen da vi undersøkte vertikalfordelingen på Møre i 1985 (Bjørke, Fossum og Sætre 1986). Dette tyder på at det kan finnes forskjellige rekrutteringsstrategier her.

Andre hypoteser;mesoskalaforsøk.

På denne tiden kastet mange av de fremtredende forskerne øynene sine på andre interessante hypoteser som predasjon, spesielt på postlarvenivå, retensjon og storskalavariasjoner i miljøet. Noe av grunnen til dette var at man hadde begynt å arbeide med mesoskalaforsøk, store plast eller presenningposer, basseng og poller og navn som Øiestad(1985), Schnack(1976), Gamble (in press), MacLachlan et al. 1981, Huse & Jensen

(1980) og Paulsen et al.(1985) kan nevnes i denne forbindelse. Man arbeidet med arter som sild, torske, lodde og diverse flatfisk. Forsøkene viste at marine fiskelarver hadde et enormt overlevingspotensiale der det ikke var predatorer tilstede. Når det så også ble hevdet at næringsforholdene var marginale førte det til at mange sluttet å tro på at sult var noen viktig rekrutteringsregulerende mekanisme. Men med noe kjennskap til zooplankton samplingsproblemer i basseng og pollforsøkene er det fristende å bemerke at dette egentlig er høyproduktive eutrofe systemer og at de reelle byttedyrtetthetene larvene blir eksponert for kan være betydelig høyere enn de 1-5 pr liter som er nevnt. Et svært interessant resultat fra et mesoskalaforsøk er rapportert av Gamble (in press), han fant bare vekstreduksjon hos sildeelarver, ingen nedsatt overleving ved betydelig redusert byttedyrtetthet. Men sildeelarver er forholdsvis sultresistente p. g.a. høy tørrvekt ved klekking, og dette resultatet er derfor ikke direkte overførbart til andre arter.

Utviklingen de seneste årene har gått mot feltundersøkelser igjen, og mange forfattere rapporterer om sensitivitet hos fiskelarver på suboptimale næringsstilbud og at det er en forbindelse mellom in situ byttedyrtetthet og overleving. Eksempler på dette er arbeid av Yoder(1983), Walsh et al. 1980, Bacun & Nelson 1977, Parrish & MacCall 1978 , Frank & Leggett 1982, Nielson et al. 1977 og Crecco et al. 1983.

Mer sofistikerte metoder som har vært benyttet de senere årene er studier av RNA/DNA forhold, fettsyresammensetningen, histologiske undersøkelser og dagsonestudier.

Kritisk periode hypotesen er blitt erstattet med alternative hypoteser og jeg vil nevne noen av dem:

- | | | |
|---------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| - Match/ mismatch | Cushing | Kritisk periode satt i sammenheng med våropp-
oppblomstringen |
| - Næring som begrensende faktor | Bacun & Parrish (1980)
Iles & Sinclaire (1982)
Sutcliffe et al. (1983)
Jones & Hall (1974)
Cushing (1982) | Hele larveperioden er en kritisk periode og det er størrelsen på ev. produksjon i larvenes utbredelsesområde som bestemmer overlevingen fra år til år. Eksempler; Upwellingsomr, retensjonsomr, estuarin sirkulasjonsomr og størrelsen på den fraksjonen av zooplankton larvene vokser opp på. |
| - Patchhypotese | Vlymen (1977)
Lasker (1975)
Houde (1975) | Den gjennomsnittlige bytte-
dyrtettheten er for lav.
Larveoverlevingen avhengig av dannelsen av patcher, max. skikt ev. fronter. |
| - Konkurranshypotese | Frazer (1970)
Van der Veer &
Sadée (1984)
Frank (1986) | Konkurransforhold mellom geleformer og fiskelarver om microzooplankton. |
| - Vekst / dødelighet | Ware (1975)
Nikolskii (1969)
Shepherd &
Cushing (1980) | Rask vekst i larveperioden minimaliserer predasjonsdød. Avhengig av temperatur og gode ernæringsforhold. |

UNDERSØKELSENE I LOFOTEN

Torskelarvene starter å spise 6 dager gamle, men er i en negativ energibalanse allerede etter 8 dager (Solberg & Tilseth 1984). En stor andel av disse larvene har grønt tarminnhold (fecal pellets fra zooplankton, ciliater, rotatorier) som ser helt grøtaktig ut i mikroskop. Tarmen fortsetter å være grønn, ja hele larven kan være gulgrønn utover i postlarveperioden, om dette skyldes mageinnhold fra nauplier eller om larven fortsetter å spise fecalpellets el. lign. vites ikke. Larvenes mageinnhold er etter at det er mulig å bestemme det (8-10 dager gamle larver) helt dominert av cop. nauplier. Helt sporadisk blir det funnet peridinium, coscinodiscus, tintinider, rotatorier og bivalvlarver. Larvene går over på copepoditter når de er 3-4 uker gamle og har en standard lengde på 10-12 mm.

Larvene på yttersiden av Lofoten er i en dårligere ernærings situasjon enn de på innersiden der byttedyrtettheten vanligvis er høyere (fig. 3). Størrelsen på byttedyrene i tarmen til torskelarvene er derimot mindre på innersiden, og kanskje mer egnet som første næringsopptaksorg (fig. 4). Larvenes viktigste første næringsopptaksområde har i perioden 1982-85 vært på innsiden av Lofoten (fig. 5). Et plot av mageinnhold mot byttedyrtetthet (fig. 6) viser at den kritiske byttedyrtettheten må ligge et sted mellom 5-10 nauplier pr. liter en tetthet ofte påtruffet i området.

Noen tanker om fangstsuksess uunder stagnerende og turbulente forhold.

Torskelarvene befinner seg i de øverste 30 meter med de høyeste konsentrasjonene mellom 10-20 meter. Torskelarver selekterer byttedyr etter størrelsen og prefererer dyr i størrelse 200-300 μm i første næringsopptaksperioden. De er i motsetning til clupeidlarver med sin stereotype adferd opportuniste og vil forfølge et byttedyr de ikke klarer å fange i første forsøk. Miljøet torskelarvene befinner seg i er gjennomblandet og forholdsvis små vindstyrker kan forårsake turbulent omrøring. Både torskelarvene og deres viktigste byttedyr copepodnauplier er istand til å foreta vertikalvandring under rolige forhold.

Vertikalvandringsmønsteret brytes ned ved turbulent omrøring først for torskelarvene siden for copepod naupliene (Ellertsen et al. 1984, Tilseth & Ellertsen 1984). En kan tenke seg 4 forskjellige regimer med økende turbulent omrøring:

- TURBULENS
- i) Både torskelarvene og byttedyrene vertikalvandrer, og under slike "optimale" forhold vil torskelarvene følge etter høye byttedyr- konsentrasjoner og være midt i matfatet gjennom hele døgnet.
 - (svært liten)
 - ii) Med økende turbulens klarer ikke torskelarvene å vertikallandre mens byttedyrene vertikalvandrer. Torskelarvene blir værende på mellom 10-20 meters dyp. Naupliene vandrer om kvelden gjennom laget der torskelarvene er fordelt, konsentreres om natten opp mot overflaten som virker som et tak for å synke ned gjennom torskelarvefordelingen om morgenen
 - +
 - iii) Hverken torskelarvene eller byttedyrene klarer å vertikallandre, men torskelarvene møter på flere byttedyr under de moderat turbulente forholdene (Rothschild & Osborn 1986) enn under rolige værforhold. Torskelarvene klarer å fange byttedyr, men fangstsuksessen er redusert i forhold til hva den er under stagnerende forhold.
 - ++
 - iiii) Hverken torskelarvene eller byttedyrene klarer å vertikallandre, torskelarvene oppdager mange byttedyr, men de klarer ikke å fange dem fordi de farer forbi synsfeltet, fangstsuksessen er nærmest lik null.
 - +++

Om det er en bedre strategi for torskelarvene å forfølge byttedyr under turbulente forhold enn å oppsøke patcher under rolige forhold vites ikke, men det er kanskje lite trolig at torskelarvene skal kunne skifte mellom to adferdsmønstre. Et der de sikter seg inn mot byttedyret for mer eller mindre å suge det i seg, og et der de forfølger byttedyr som farer forbi. En måte å få vite mer om dette på er å undersøke om det finnes en bestemt grad av omrøring der næringsopptaket optimaliseres.

REFERANSER

- Bakun, A. and C.S. Nelson. 1977. Climatology of upwelling related processes off Baja California. Coop. Oceano. Fish. Invest. Rep. 19: 107-127.
- Bakun, A. and C.S. Nelson. 1977. Climatology of upwelling related processes off Baja California. Coop. Oceano. Fish. Invest. Rep. 19: 107-127.
- Bakun, A., and R.H. Parrish. 1980. Environmental inputs to fishery population models for eastern boundary current regions. In Workshop on the Effects of Environmental Variation on the Survival of Larval Pelagic Fishes. Lima, Peru. 20 April- 5 May 1980. IOC Workshop Rep. 28, UNESCO, Paris. p.67-104.
- Bannister, R.C.A., D. Harding and S.J. Lockwood. 1974. Larval mortality and subsequent year-class strength in the plaice (Pleuronectes platessa L.). In J.H.S. Blaxter (editor), The Early Life History of Fish, p.21-37. Springer-Verlag, N.Y.
- Beyer, J.E. and G.C. Laurence, 1979. Modelling growth and mortality of larval herring (Clupea harengus L.). The Early Life History of Fish Symp. int. Coun. Explor. Sea, 1979. M:6.
- Bjørke, H., P. Fossum and R. Sætre, 1986. Distribution, Drift and Condition of Herring Larvae off Western Norway in 1985. ICES. CM:H:39.
- Blaxter, J.H.S. and M.E. Staines, 1971. Food searching potential in marine fish larvae. In "Fourth European Marine Biology Symposium" (ed. D.J. Crisp): 467-485, Cambridge University Press.
- Christensen, V., M. Heath, T. Kiørboe, P. Munk, H. Paulsen and K. Richardson, 1985. Investigations on Relationship of Herring Larvae, Plankton Production and Hydrography at Aberdeen Bank, Buchan Area, September 1984. ICES. CM:L:23.

- Crecco, V.A. and T.F. Savoy. 1983. Effects of fluctuations in hydrographic conditions on year-class strength of American shad (Alosa sapidissima) in the Connecticut River. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 41: 1216-1223.
- Cushing, D.H., and J.G.K. Harris. 1973. Stock and recruitment and the problem of density-dependence. In B.B. Parrish (ed.) Fish Stocks and Recruitment. Rapp. P.-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer. 164: 142-155.
- Dahlberg, M.D. 1979. A review of survival rates of fish eggs and larvae in relation to impact assessment. Mar. Fish. Rev., 41(3): 1-12.
- Ellertsen, B., P. Solemdal, S. Sundby, S. Tilseth, T. Westgård and V. Øiestad. 1979b. Feeding and vertical distribution of cod larvae in relation to availability of prey organisms. The Early Life History of Fish Symp. int. Coun. Explor. Sea, (FM:Poster 1). (Mimeo).
- Ellertsen, B., E. Moksness, P. Solemdal, S. Tilseth, T. Westgård and V. Øiestad. 1981. Growth and survival of cod larvae in an enclosure. Experiments and a mathematical model. Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer., 178: 45-57.
- Ellertsen, B., P. Fossum, P. Solemdal, S. Sundby and S. Tilseth. 1984. A case study on the distribution of cod larvae and availability of prey organisms in relation to physical processes in Lofoten. In: E. Dahl, D.S. Danielssen, E. Moksness and P. Solemdal (Editors), The Propagation of Cod Gadus morhua L., Flødevigen rapportser., 1: 453-477.
- Frank, K.T. and W.C. Leggett. 1982. Coastal water mass replacement: its effect on zooplankton dynamics and the predator-prey complex associated with larval capelin (Mallotus villosus) Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 991-1003.

- Frank, K.T. 1986. Ecological significance of the ctenophore Pleurobrachia pileus off Southwestern Nova Scotia. Can.J.Fish. Aquat.Sci., 43: 211-222.
- Fraser, J.H. 1970. The ecology of the ctenophore Pleurobrachia pileus in Scottish waters. J.Cons.Perm.Int.Explor.Mer., 33: 149-168.
- Graham, J.J., S.B.Chenoweth, and C.W. Davis. 1972. Abundance, distribution, movements and lengths of larval herring along the western coast of the Gulf of Maine. Fish.Bull., U.S., 70: 307-321.
- Houde, E.D. 1975. Effects of stocking density and food density on survival, growth and yield of laboratory-reared larvae of sea bream Archosargus rhomboidalis (L.) (Sparidae). J.Fish.Biol. 7: 115-127.
- Houde, E.D. 1978. Critical food concentrations for larvae of three species of tropical marine fishes. Bull.Mar.Sci. 28: 395-411.
- Hunter, J.R. and G.L.Thomas. 1974. Effect of prey distribution and density on the searching and feeding behavior of larval anchovy (Engraulis mordax Girard). In J.H.S. Blaxter (editor), "The early life history of fish": 559-574. Springer Verlag. New York.
- Huse, I. and P.A. Jensen. 1980. Status of an intensive cod rearing project in Norway. ICES. CM:F:23.
- Iles, T.D. and M.Sinclair. 1982. Atlantic herring: stock discreteness and abundance. Science (Wash., DC), 215: 627-633.
- Jones, R. and W.B.Hall. 1974. Some observations on the population dynamics of the larval stage in the common gadoids. In J.H.S. Blaxter (editor). The Early Life History of Fish, p. 87-102. Springer-Verlag, N.Y.
- Lasker, R. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first-feeding. Fish.Bull., 73: 453-462.

- Laurence, G.C.. 1977. A bioenergetic model for the analysis of feeding and survival potential of winter flounder (Pseudopleuronectes americanus) larvae during the period from hatching to metamorphosis. Fish Bull. U.S., 75: 529-546.
- MacLachlan, P., D.D. Seaton and J.C. Gamble. 1981 Developmental patterns of experimentally enclosed populations of autumn and spring-spawning Atlantic Herring larvae. ICES. CM:L:21.
- Marr, J.C. 1956. The "critical period" of the early life history of marine fishes. J.Cons.Perm.Int.Explor.Mer., 21:160-170.
- May, R.C. 1974. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept. In J.H.S. Blaxter (editor). The Early Life History of Fish.: 3-19. Springer-Verlag, N.Y.
- Nakai, Z., and S.Hattori. 1962. Quantitative distribution of eggs and larvae of the Japanese sardine by year, 1949 through 1951. Bull. Tokai Reg.Fish.Res.Lab., 9: 23-60.
- Nakai, Z., and S.Hattori. 1955. Progress report of the cooperative Iwashi resources investigations April 1949- December 1951. Fish. Agency Tokai Reg.Fish.Res.Lab., Tokyo.:1-116.
- Neilson, W.R., M.C.Ingham and W.E.Schaff. 1977 Larval transport and year-class strength of Atlantic menhaden Brevortia tyrannus. Fish.Bull., 75(1): 23-41.
- Nikolskii, G.V. 1969. Theory of fish population dynamics. Oliver and Boyd, Edinb. 1-323.
- O'Connell, C.P., and L.P.Raymond. 1970. The effects of food density on survival and growth of early post yolk-sac larvae of northern anchovy (Engraulis mordax Girard) in the laboratory. J.Exp.Mar. Biol.Ecol., 5: 187-197.

- Parrish, R.H. and A.D. MacCall. 1978. Climatic variation and exploration in the Pacific mackerel fishery. Calif. Dept. Fish and Game, Fish. Bull., 167:1-110.
- Paulsen, H., P. Munk and T. Kjørboe. 1985. Extensive rearing of Turbot larvae (Scophthalmus maximus L.) on low concentrations of natural plankton. ICES. CM:Q:33.
- Richardson, K., H. Paulsen, P. Munk, T. Kjørboe, V. Christensen and S. Nyhammer, 1986. Herring larvae distribution, plankton production and hydrography in the Buchan area (Scotland) in September- October, 1985. ICES. CM:L:32.
- Rosenthal, H. and G. Hempel. 1971. Experimental estimates of minimum food density for herring larvae. Rapp. P.-v. Reun. Cons. perm. int Explor. Mer., 160: 125-127.
- Rothschild, B.J. & Osborn, T.R., 1986. Biodynamics of the sea: Preliminary observations on high dimensionality and the effect of physics on predator-prey interrelationships. ICES. CM:L:25.
- Schnack, D. 1976. Progress report on studies of the survival and growth of larval herring in large bags suspended in Departure Bay, British Columbia. Canada. Fish. Mar. Service, Data Record no. 17:1-11.
- Sette, O.E. 1943. Biology of the Atlantic mackerel (Scomber scombrus) of North America. Part I: Early life history, including the growth, drift, and mortality of the egg and larval populations. U.S. Fish., Wildl. Serv. Fish. Bull., 50: 149-237.
- Sette, O.E. & Ahlstrøm, E.H., 1948. Estimations of abundance of the eggs of the Pacific pilchard (Sardinops caerulea) off Southern California during 1940 and 1941. J. mar. Res., 7(3): 511-542.
- Shelbourne, J.E., 1957. The feeding and condition of plaice larvae in good and bad plankton patches. J. mar. biol. Ass. U.K., 36:539-552.

- Shepherd, J.G., and D.H. Cushing. 1980. A mechanism for density dependent survival of larval fish as the basis of a stock-recruitment relationship. J.Cons.Perm.Int.Explor.Mer., 39: 160-167.
- Solberg, T. & Tilseth, S. 1984. Growth, energy consumption and prey density requirements in first feeding larvae of cod (Gadus morhua L.). In: E. Dahl, D.S. Danielssen, E. Moksness and P. Solemdal (Editors). The Propagation of Cod Gadus morhua L., Flødevigen rapporter., 1:145-166.
- Soleim, P.A. 1942. Causes of rich and poor classes of herring. [In Norw. Engl. summ.] Fiskeridir. Skr. Ser. Havunders., 7(2):1-39.
- Sutcliffe, W.H., Jr., R.H. Loucks, K.F. Drinkwater, and A.R. Coote. 1983. Nutrient flux onto the Labrador Shelf from Hudson Strait and its biological consequences. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40: 1692-1701.
- Tilseth, S. & Ellertsen, B., 1984. The detection and distribution of larval Arcto-Norwegian cod, Gadus morhua, food organisms by an in situ particle counter. Fish. Bull., 82(1):141-156.
- van der Veer, H.W., and C.F.M. Sadee. 1984. Seasonal occurrence of the ctenophore Pleurobrachia pileus in the Western Dutch Wadden Sea. Mar. Biol., 79: 219-227.
- Vlymen, W.J., 1977. A mathematical model of the relationship between larval anchovy (Engraulis mordax) growth, prey microdistribution, and larval behavior. Environ. Biol. Fishes, 2(3):211-233.
- Walsh, J.J., T.E. Whitledge, W.E. Esaias, R.L. Smith, S.A. Huntsman, H. Santander and B.R. de Mendida. 1980. The spawning habits of the Peruvian anchovy, Engraulis ringens. Deep-Sea Res., 27: 1-28.
- Ware, D.M. 1975. Relation between egg size, growth and natural mortality of larval fish. J. Fish. Res. Board Can., 32: 2503-2512.

Wiborg, K.F. 1976. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept. J.Cons.Perm.Int.Explor.Mer., 37: 111.

Øiestad, V. 1985. Predation on fish larvae as a regulatory force, illustrated in mesocosm studies with large groups of larvae. NAFO Sci. Coun. Studies, 8: 25-32.

Yoder, J.A. 1983. Statistical analysis of the distribution of fish eggs and larvae on the Southeastern U.S. continental shelf with comments on oceanographic processes that may affect larval survival. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 17: 637-650.

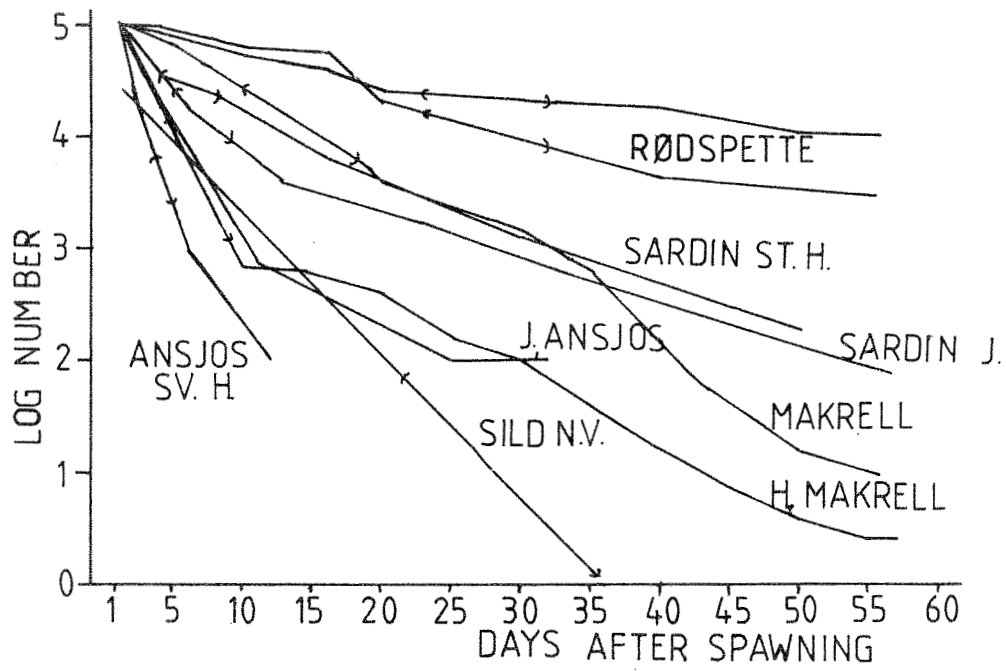


Fig. 1. Overlevingskurver etter Dahlberg (1979). (—)-plommesekkstadiet.

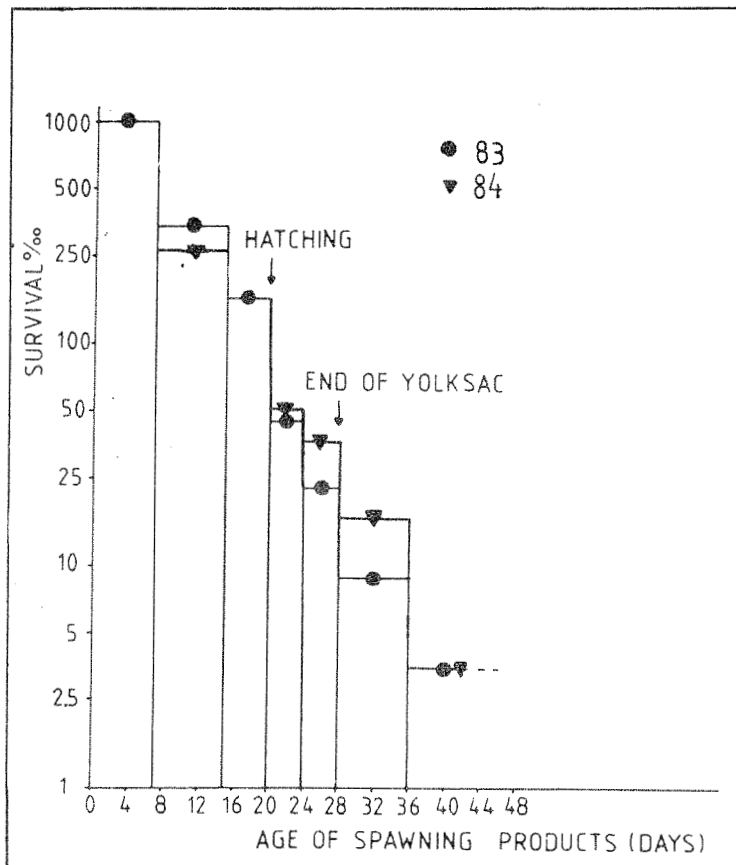


Fig. 2. Overlevingen av gyteprodukter av torsk i Lofoten 1983-84.

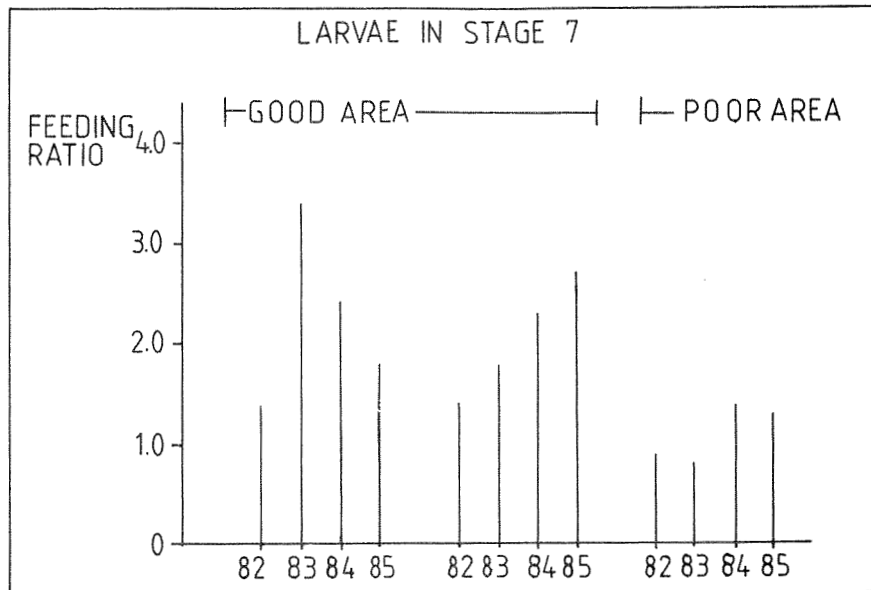


Fig. 3. Mageinnholdet til torske-larver fra Vestfjorden (good area) og fra yttersiden av Lofoten (poor area).

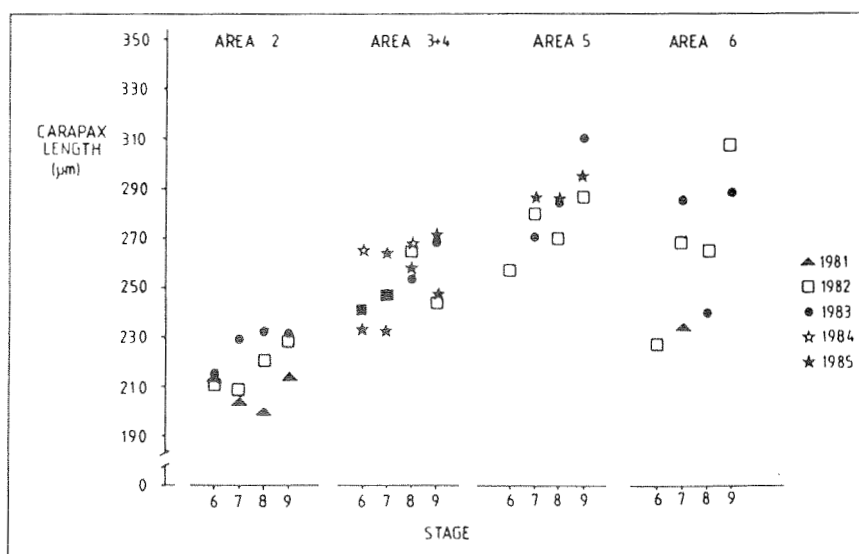


Fig. 4. Størrelsen på byttedyrene funnet i tarmen til 6-30 dager gamle torske-larver i perioden 1981-85.

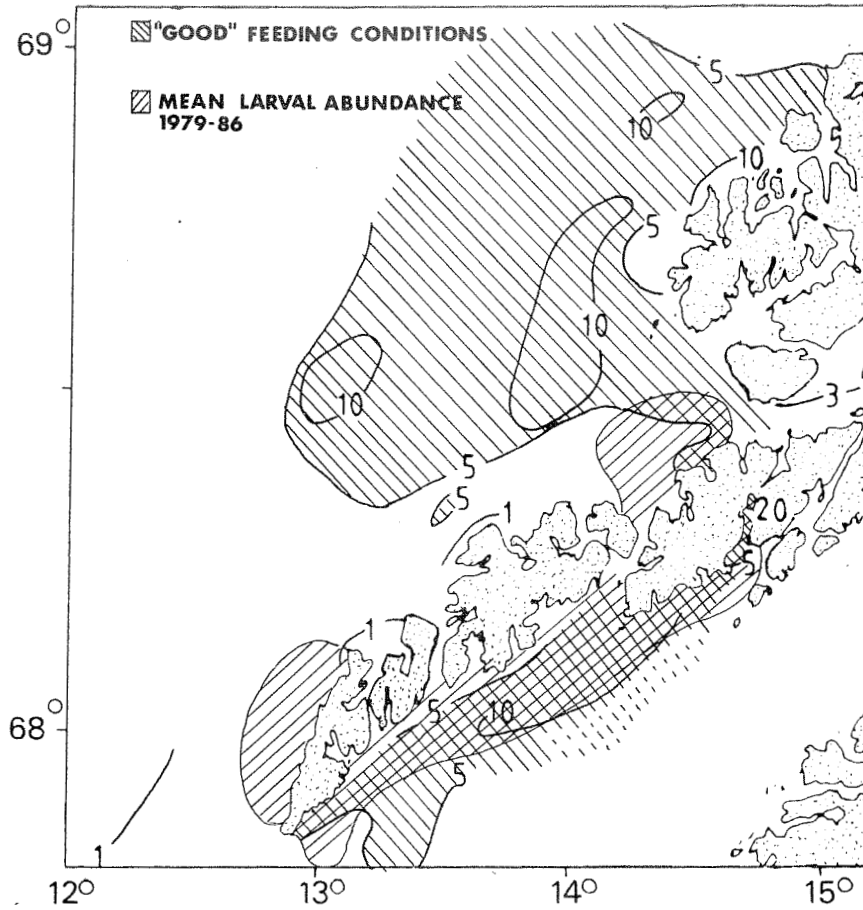


Fig. 5. Horisontalfordelingen av nauplier (eksemplifisert med 1981 fordelingen) og torskelarver (1979 - 86) i første næringsopptak.

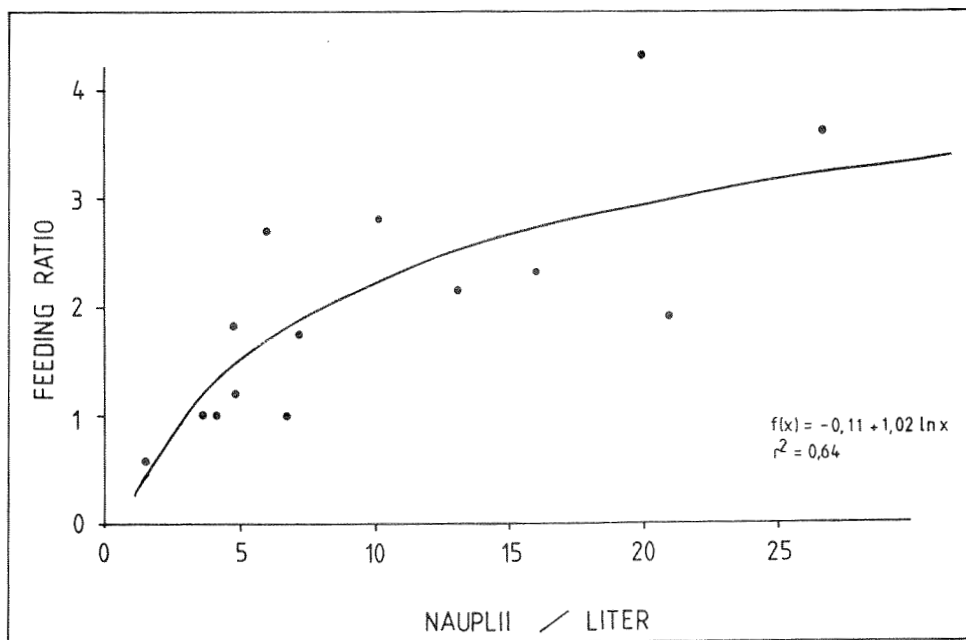


Fig. 6. Et plot av byttedyrtettheten i sjøen mot antall byttedyr i torskelarvens tarm.

Denne rapportserien har begrenset distribusjon. Opplysninger om programmet og rapportene kan rettes til

Programledelsen for HELP
Fiskeridirektoratets Havforskningsinstitutt
Postboks 1870
5024 Bergen

Oversikt over tidligere utkomne rapporter.

- | | | |
|------|--------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1987 | Nr. 1. | P.Solemdal og P.Bratland: Klekkeforløp for lodde i Varangerfjorden 1986. |
| | Nr. 2. | T.Haug og S.Sundby: Kveitelarver og miljø. Undersøkelser på gytefeltene ved Sørøya. |
| | Nr. 3. | H.Bjørke, K.Hansen og S.Sundby: Postlarveundersøkelser i 1986. |
| | Nr. 4. | H.Bjørke, K.Hansen og W.Melle: Sildeklekking og seigyting på Møre 1986. |
| | Nr. 5. | H.Bjørke and S.Sundby: Abundance indices for the Arcto-Norwegian cod in 1979-1986 based on larvae investigations. |