

qFj

des. 2

Fiskeridirektoratet  
Biblioteket

LABORATORIEEKSPERIMENTER MED  
SILDELARVER (Clupea harengus L.)  
FRA DEN LOKALE SILDESTAMMEN I  
LINDÅSPOLLENE (HORDALAND)

Hovedoppgave i fiskeribiologi

av

Petter Fossum

Institutt for fiskeribiologi

Universitetet i Bergen

Våren 1980

Fiskeridirektoratet  
Biblioteket

FORORD

På grunn av tidligere publisering er 10 av figurene blitt presentert i Fossum & Johannessen (1979). Figur 1, 6, 7, 8, 28, 29 og 30 presenteres som de ble gjort første gang, mens figur 17, 18 og 27 er blitt noe omarbeidet.

## I N N H O L D

Forord	
1. Innledning	s. 1
2. Materiale og metode	s. 3
2.1. Feltarbeidet	s. 3
2.2. Eksperimentene i 1978	s. 3
2.3. Eksperimentene i 1979	s. 7
2.4. Definisjoner	s. 8
2.5. Opparbeidelse	s. 9
3. Resultater	s. 12
3.1. Hydrografi	s. 12
3.2. Overleving	s. 12
3.2.1. Overleving av larvegruppe A	s. 12
3.2.2. Overleving av larvegruppe B	s. 12
3.2.3. Overleving av larvegruppe C	s. 13
3.3. Vekst	s. 13
3.3.1. Tidspunkt for resorpsjon av plomme- sekken	s. 13
3.3.2. Endring i lengde	s. 13
3.3.3. Lengde frekvens fordeling	s. 15
3.3.4. Endring i vekt	s. 16
3.3.5. Inndeling i vektkategorier	s. 18
3.3.6. Kondisjon	s. 19
3.3.7. Stadievarighet og larvenes lengde i de forskjellige stadiene	s. 20
3.4. Ernæring	s. 24
3.4.1. Første fødeopptak	s. 24
3.4.2. Byttedyr tilsatt i eksperimentperioden	s. 24
3.4.3. Byttedyr i tarmen hos sildelarvene	s. 26
3.4.4. Aksepteringstrekant	s. 29
3.5. Fordøyelseshastighet	s. 30
3.5.1. Fordøyelseshastighet	s. 30
3.5.2. Passeringstid	s. 31
3.6. Byttedyrseleksjon	s. 31
3.6.1. Byttedyrseleksjon art	s. 31
3.6.2. Byttedyrseleksjon størrelse	s. 31
3.7. Daglig rasjon	s. 32

3.8.	Kritisk byttedyrtetthet .....	s. 34
3.8.1.	Lengdeøkning på plommesekkstadiet .....	s. 34
3.8.2.	Kritisk byttedyrtetthet .....	s. 35
3.9.	Krymping og døgnsonedannelse .....	s. 38
3.9.1.	Krymping .....	s. 38
3.9.2.	Døgnsonedannelse .....	s. 38
3.10.	Larvenes adferd i eksperimentakvariene og larvenes fordeling i plastikkposene .....	s. 39
4.	Diskusjon .....	s. 40
5.	Sammendrag .....	s. 53
6.	Takk .....	s. 54
7.	Litteratur .....	s. 55

## 1. INNLEDNING

Et av de sentrale problemer innenfor populasjonsdynamikk er å finne relasjonen mellom gytebestandens størrelse og årsklassestyrke (Ricker 1954, Beverton & Holt 1957). Studier av larver fra klekking til metamorfose kan være med på å løse dette problemet. Spørsmål som har stått sentralt i denne problemstillingen er: finnes det en kritisk periode i larvenes liv like etter plommesekkabsorpsjon (Hjort 1914, Marr 1956, May 1974), hvilke byttedyrtettheter må være til stede i sjøen for at larvene skal komme gjennom denne perioden, og hva består larvenes diett av. En forsøkte å løse disse problemene ved innsamling av egg, larver og byttedyr i sjøen (Lebour 1921 og 1924, Hardy 1924, Ogilvie 1927, Marshall et al. 1937, Wiborg 1948, Hentschel 1950, Bowers & Williamson 1951, Blaxter 1965, Bainbridge & Forsyth 1971, Schnack 1972, Bjørke 1978 o.a.). Noen spørsmål lot seg løse med denne metodikken som bl.a. om hva larvedietten besto av, mens det ikke ble funnet noen løsning på andre problemer som bl.a. kritisk byttedyrtetthet for vekst og overleving. Til dette var innsamlingsmetodikken for grov, slik at finstrukturen i larve- og byttedyrfordeling ikke kom fram. Larvenes krymping og utstøting av mageinnholdet ved fangst og fiksering (Blaxter 1965, Stevenson 1962, Hay 1979) vanskeliggjør også løsningen på problemer omkring ernæring og vekst.

Byttedyr og larver er ikke jevnt fordelt i sjøen, ansamlinger av byttedyr må være til stede for å gi larvene tilstrekkelig næring. I de senere år har påvisning av slike "patcher" med høye konsentrasjoner av byttedyr og larver, og prøvetaking fra slike, vært viet stor oppmerksomhet (Shelbourne 1957, Dragesund & Nakken 1973, Ellertsen et al. 1979b). En undersøkelse som tar sikte på å følge "patcher" av egg og larver av rødspette er planlagt i Nordsjøen, og et piloteksperiment er utført av Hill & Harding (1978). Undersøkelser i samme skala blir utført på Georges Bank, Nantucket shoals area. Undersøkelsene tar sikte på å følge "patcher" av sildelarver, estimere dødeligheten til sildelarvene fra dag til dag, finne larvenes kondisjon og overvåke tettheten av predatorer og byttedyr. Samplingen foretas med nett og pumper (Sherman 1979).

Forsøk under mer kontrollerte betingelser kan bli utført i basseng eller i plastposer (Dannevig 1886, Rollefson 1946, Gamble et al. 1976, Schnack 1976, Øiestad & Moksness 1979b, Ellertsen et al. 1979a). Basseng- og plastikkposeeksperimenter har den fordel at en kjenner

antallet larver ved utsetting og ved avslutning av forsøket. En kan i tillegg få gode estimater for byttedyrtetthet og sammensetning samt overvåke primærproduksjon og hydrografiske forhold.

Laboratorieforsøk har den fordel at en under kontrollerte betingelser kan holde larver i laboratoriet fram til metamorfose, og det er dermed åpnet store muligheter for å løse mange problemer innen larveøkologi, som f.eks. kritisk byttedyrtetthet for vekst og overleving. Forskere både i Europa og U.S.A. arbeider med eksperimentelle forsøk i laboratorier, Blaxter, Rosenthal, Hempel, Hunter og Laurence for å nevne noen av de fremste eksponentene for denne forskningen.

En av ICES arbeidsgrupper i 1979, som arbeidet med larvenes makro- og mikrofordeling i vannmassene, konkluderer blant annet med at den eksperimentelle strategien bør involvere in situ observasjoner (på sjøen) kombinert med observasjoner av larveernæring og metabolisme i laboratoriet og i forskjellige typer begrensede vannvolumer (poser av planktonduk, plastikkposer, basseng o.l.) (Anon 1979).

Formålet med dette arbeidet har vært å belyse problemer omkring vekst, overleving, byttedyrseleksjon og fordøyelseshastighet hos sildelarver (Clupea harengus L.) ved hjelp av laboratorieeksperimenter, samt å skaffe verdier for disse parametre til bruk ved modellbygging for å løse problemer angående biologi og rekruttering til den lokale sildestammen i Lindåspollene. Følgende problemstilling har vært relevant for denne undersøkelsen:

- I Vekst og overleving av sildelarver ved forskjellige konstante byttedyrtettheter.
- II Fordøyelseshastighet av forskjellige byttedyrorganismer.
- III Byttedyrseleksjon.
- IV Graden av krymping ved fiksering.
- V Kritisk byttedyrtetthet.

Lindåspollene nord for Bergen (Hordaland) har en lokal sildestamme, hvis biologi tidligere er undersøkt av Lie et al. (1978) og Furevik (1976). Silde gyter over et kort tidsrom og er derfor svært godt egnet til studier av larveøkologi, da en har en larvebestand med en felles livshistorie å ta prøver fra. Dette er en av årsakene til at IFB (Institutt for Fiskeribiologi, Universitetet i Bergen) har drevet rekrutteringsundersøkelser i Lindåspollene, som dette arbeidet er en del av.

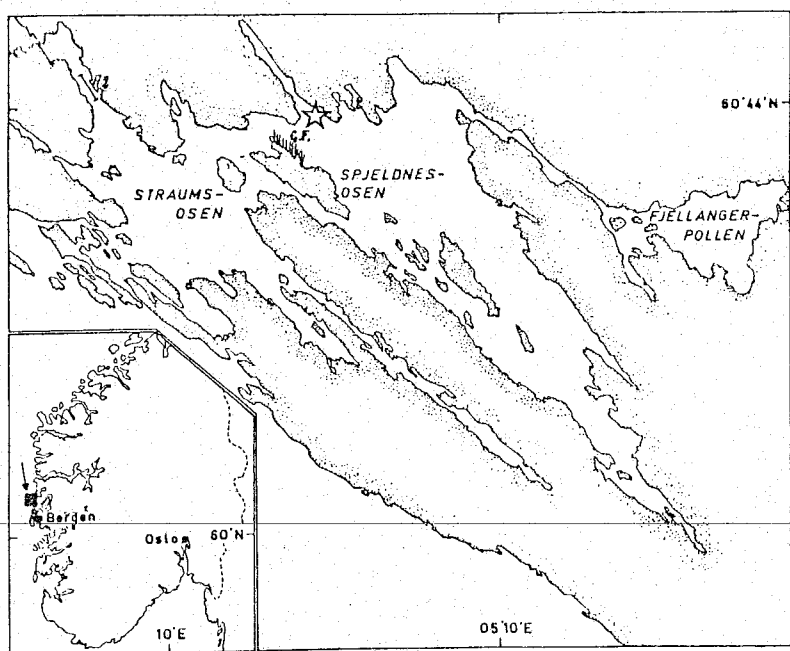


Fig.1 Lindåspollenes geografiske plassering med gytefelt (g.f.) og det provisoriske laboratoriet (☆) avmerket.

## 2. MATERIALE OG METODE

### 2.1. Feltarbeidet

Feltarbeidet ble utført i Lindåspollene (fig. 1) mars-april 1978. Til kunstig befruktning ble gytemoden sild fanget med garn nær gytefeltet natt til 16. og 21. mars. Gonadene ble dissekert ut og plassert i petriskåler. Disse ble transportert tørt og kaldt i tette isoporkasser. Temperaturen ble holdt på 4-5°C under transporten (Blaxter 1968). Naturlig gytte egg ble samlet inn 20. april. Dykkere hentet opp steiner belagt med sildeegg i øyerognstadiet fra gytefeltet. De eggbelagte steinene ble transportert til Bergen i store plastkar. I 1979 ble feltarbeidet utført i Lindåspollene april-mai. Det ble bare benyttet naturlig gytte egg som ble samlet på gytefeltet i månedskiftet april-mai.

Materialet har blitt opparbeidet og bearbeidet ved Institutt for Fiskeribiologi.

### 2.2. 1978 Eksperimentene

Til eksperimentene i 1978 ble det benyttet to typer akvarier. i) Klekkeakvarier til inkubering og klekking av egg og ii) eksperimentakvarier der forsøkene ble utført. Klekkeakvariene (fig. 2), limte glassakvarier, hadde et volum på 50 l. Hvert av akvariene var dimensjonert for tre ru glassplater som fungerte som substrat for eggene. Det var limt vertikaltgående skinner på langsidene i klekkeakvariet som spor for de eggbelagte glassplatene. Glassplatene var plassert slik at alle eggene var i kontakt med O<sub>2</sub>-rikt vann.

Eksperimentakvariene (fig. 3) var limte glassakvarier med 90 µm planktonduk bunn. Akvariene var lakkert svarte og rommet 8.8 l. Vann ble ledet inn i akvariene gjennom tynne plastikkør som var perforert med 4 små hull, og tettet i enden. Vannstrålene medførte omrøring i akvariene. Vannet som ble brukt under eksperimentene ble pumpet inn fra 120 m dyp, det var uten byttedyrorganismer og stabilt gjennom hele eksperimentperioden både når det gjelder temperatur og salinitet (målinger utført ved Havforskningsinstituttet og Akvariet i Bergen). Vannet til eksperimentakvariene ble filtrert gjennom et 7 µm Fulflo-filter. Dette ble gjort for å forhindre at detritus som løsnet i rørgangene skulle forurense akvariene, og for at eventuelle næringsorganismer skulle bli filtrert fra.



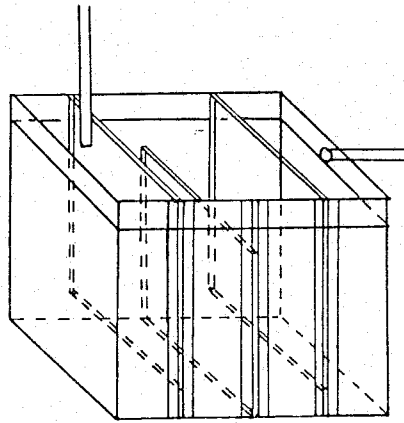


Fig.2 Klekkekar benyttet i 1978-eksperimentene.

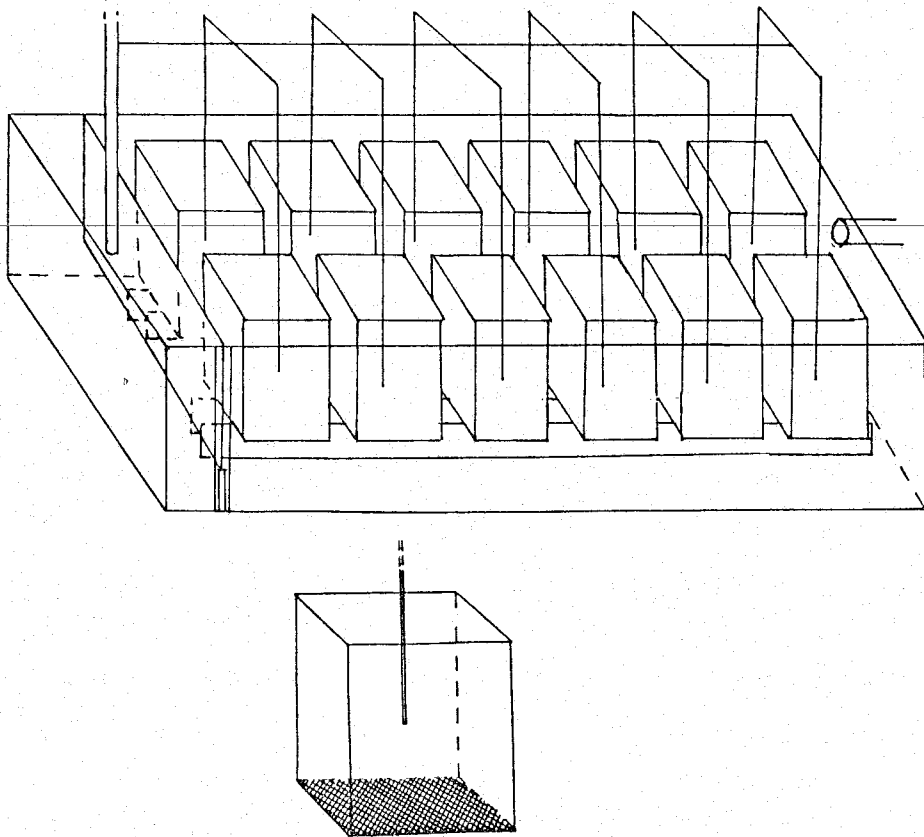


Fig.3 Skisse over akvarieoppsettet og et enkelt eksperiment-akvarium.

Som kunstig lyskilde ble det benyttet 3 x 60 watts lyspærer plassert 30 cm over vannbadet. I tillegg kom det noe lys inn gjennom vinduene i laboratoriet. Under eksperimentene ble lysforholdene tilnærmet de naturlige. Lyset ble styrt av et lysur som dempet og økte lysstyrken automatisk over en 2 timers periode, 04.00-06.00 om morgenen og 20.00-22.00 om kvelden. Dette førte til at lysstyrken lå over terskelverdien for beiting av sildelarvene på 0.1 lux (Blaxter 1966) gjennom 18 timer i døgnet. Lysmålingene midt på dagen 20. april 1978 ga verdier fra 5-100 lux avhengig av hvordan apparaturen ble plassert i akvariene. Apparaturen var så stor at den skygget for lyset når den ble rettet mot bunn og sider i akvariene, dette forklarer den store spredningen i resultatet. I de timene det var mørkt var det et meget svakt lys i pærene for å forhindre at larvene skadet seg ved kollisjon mot veggene i akvariet (Blaxter 1968).

Til eksperimentene ble det benyttet larver av vårgytende sild fra den lokale sildestammen i Lindåspollene ved Bergen. Det ble klekket larver fra kunstig befruktete og naturlig gyttede egg. Ved den kunstige befruktningen ble eggene fordelt utover ru glassplater og befruktet med melke fra flere hanner. Etter en halv time ble glassplatene skylt for å fjerne ovarievæske og overflødig melke, og satt på plass i klekkeakvariene. Inkuberingstemperaturen var 5.5°C og 6.5°C. 5.5°C er tilnærmet den temperaturen eggene utsettes for ved et naturlig gyteforløp (Aure 1972), og de fleste eggene ble inkubert ved denne temperaturen. Ved å inkubere noen egg ved en tidligere dato og ved en høyere temperatur vil en få to larvegrupper med en større aldersforskjell enn forskjellen i befruktningstidspunkt. En del av de naturlig gyttede eggene ble etter transporten til Bergen inkubert ved 8°C, resten ble plassert direkte i et eksperimentakvarium der temperaturen var 9°C.

50% klekking av den første larvegruppen, larvegruppe A, fra kunstig befruktete egg, skjedde etter 20 døgn, 200 larver ble overført til hvert av de 6 forsøksakvarier (tab. 1) med byttedyrtetthet 0, 0.001, 0.01, 0.1, 1 og 3 pr. ml. Det ble stor dødelighet på de kunstig befruktete eggene inkubert ved 5.5°C p.g.a. sopp- og bakterieangrep. Lengre inkubasjonstid, 24 døgn, førte til at sopp og bakterier fikk utvikle seg bedre. Av denne larvegruppen, larvegruppe B, ble 180, 200 og 240 larver overført til tre eksperimentakvarier (tab. 1) med byttedyrtetthet 0.1, 1 og 3 pr. ml. Larvegruppe C fra naturlig gyttede egg hadde 50% klekking 26. og 30. april. 350, 450, 850 og 800 larver ble overført til 4 eksperimentakvarier med byttedyrtetthet 0.1, 0.5, 1 og 3 pr. ml.

Tabell 1. Start og varighet av de forskjellige vekst- og overlevingseksperimentene.

Larvegruppe	Start	Varighet	Tetthet av byttedyrorganismer /ml
A	4 april (1978)	38 dager	0; 0.001; 0.01; 0.1; 1; 3
B	14 " "	39 "	0.1; 1; 3
C	30 " "	26 "	0.1; 0.5; 1; 3
Plastpose	12 mai (1979)	24 dager	antatt overskudd

Det ble utført 3 eksperimenter. Eksperiment nr. 1 ble utført for å bestemme vekst og overleving ved forskjellige byttedyrtettheter. Dette eksperimentet ble utført i tre paralleller, med larvene fra larvegruppe A, B og C (tab. 1). Byttedyrtettheten i eksperimentakvariene ble estimert hver morgen ved å telle 20, 60, 120 og 600 ml prøver fra akvariene med byttedyrtetthetene 3, 1, 0.5 og 0.1 pr. ml. Dette ble utført i en til tre paralleller avhengig av tiden som var til rådighet.

Byttedyrtettheten i en stamløsning med innsamlet plankton ble bestemt ved å telle tre parallelle prøver på 5 ml. Tettheten i akvariene med de fire høyeste byttedyrtetthetene ble justert til utgangstettheten. Akvariene med de tre laveste byttedyrtetthetene (0, 0.001, 0.01) ble tilført utgangsmengden av plankton. For å bestemme veksten ble det pipettert ut 5 larver fra alle eksperimentakvariene hver tredje dag. Det ble pipettert ut døde larver hver dag, slik at det til enhver tid var mulig å beregne antall overlevende. Larvene ble fiksert i 4% formalin. Mot slutten av eksperimentene, da antallet larver var lite, ble det bare fiksert larver en gang i uken, og antallet kunne også være mindre enn 5. Ved avslutningen av eksperimentene ble alle de gjenlevende larvene fiksert. Larvegruppe A ble avsluttet da larvene var 38 døgn gamle, larvegruppe B da larvene var 39 døgn gamle og larvegruppe C da larvene var 26 døgn gamle (tab. 1). Til beregning av overleving ble det antatt at de fikserte larvene ville ha hatt like stor dødelighet som de larvene som ble igjen i eksperimentakvariene hvis de ikke hadde blitt pipettert ut.

Eksperiment nr. 2 ble utført for å bestemme fordøyelseshastighet og byttedyrseleksjon. Dette eksperimentet ble utført i to paralleller med 1 og 3 uker gamle larver. 150 larver ble overført til et rengjort akvarium. Her tømte de tarmen og akklimatiserte seg i 24 timer. Så ble det tilsatt byttedyr i overskudd (4-5/ml) som det på forhånd ble fiksert prøver av for seinere å kunne påvise eventuell byttedyrseleksjon. Larvene beitet så én time. Etter endt beiting ble det lagt svart plast over akvariet for å stanse beitingen. Larvene ble deretter pipettert over i et rengjort akvarium.

Tabell 2. Antall larver fiksert i fordøyelseshastighetseksperimentet.

Fordøyelses- tid (timer)	$\frac{1}{2}$	$1\frac{1}{2}$	$2\frac{1}{2}$	$3\frac{1}{2}$	$4\frac{1}{2}$	$5\frac{1}{2}$	$6\frac{1}{2}$	$7\frac{1}{2}$	$8\frac{1}{2}$	$9\frac{1}{2}$	$10\frac{1}{2}$	$12\frac{1}{2}$	$14\frac{1}{2}$	$16\frac{1}{2}$	$24\frac{1}{2}$
Larvealder dager etter klekking															
8	25	10	10	10	10	10	8	11	10	-	10	11	10	10	-
22(M)	8	7	7	7	6	-	7	-	-	7	-	7	-	7	6
22(L)	8	8	8	8	9	8	8	-	-	8	-	8	-	8	7

22(M) 22 dager gamle larver som fordøyde i mørke

22(L) 22 dager gamle larver som fordøyde under normale lys-  
betingelser.

I parallellen med 3 uker gamle larver ble den ene halvparten av larvene etter endt beiting plassert i et akvarium med normale lysforhold, og den andre halvparten i et som var helt mørklagt. Begge akvariene var rengjort på forhånd og uten byttedyrorganismer. Dette ble gjort for å påvise eventuelle forskjeller i fordøyelsestid i lys og mørke (se tabell 2). Fordøyelsestiden er lik tidspunktet fra endt beiting til fiksering + en halv time. En går ut fra at larvene beitet like effektivt i hele beiteperioden. Av denne grunn vil et byttedyr etter endt beiting, i gjennomsnitt, allerede ha oppholdt seg i tarmen i en halv time. Larvenes eventuelle byttedyrseleksjon ble studert ved å sammenligne det tilsatte for og larvenes tarminnhold (Blaxter 1965, Rosenthal 1969, Detwyler & Houde 1970). Det ble her bare benyttet larver som var fiksert inntil  $3\frac{1}{2}$  time etter endt beiting for å unngå at noe av tarminnholdet skulle være utstøtt av tarmen.

Det tredje eksperimentet gikk ut på å bestemme krympingen av silde-larvene ved fiksering. Larvene ble målt i bedøvet tilstand. MS222 ble brukt som bedøvelsesmiddel. Deretter ble de fiksert på vanlig måte. Ved senere opparbeidelse av disse larvene kan en finne hvor mye de har krympet.

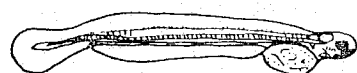
Byttedyrorganismene ble samlet inn i Byfjorden ved Bergen fra 10 meters dyp. En sirkulasjonspumpe som leverte 70 l pr. min. ble benyttet. Pumpehodet ble senket ned 10 meter under normal vannstand. Pumpehodet hang fritt i sjøen og kom ikke i kontakt med den benthiske faunaen. Vannet ble silt over en 500  $\mu\text{m}$  planktonduk for å fjerne adulte copepoder og annet som kunne tenkes å predatere på silde-larvene. Så ble vannet silt over en 90  $\mu\text{m}$  planktonduk slik at plankton med størrelse mellom 90 og 500  $\mu\text{m}$  ble fanget. Pumpetiden varierte mellom 2 og 12 timer avhengig av planktontettheten i sjøen. Det ble fiksert prøver på alt innsamlet plankton.

### 2.3. 1979 Eksperimentene

Metodikken under eksperimentene i 1979 skilte seg ikke særlig fra metodikken i 1978 eksperimentene. Bortsett fra at vekstekspri-mentene ble utført i 6 m<sup>3</sup> store plastikkposer plassert ute i Lindåspollene og at overlevingseksperiment ikke ble utført. Ellers ble de samme eksperimentene som ble utført i 1978 også utført i 1979. Her nevnes bare de forandringer som ble foretatt. Forsøkene ble flyttet fra Bergen til Lindås.

I vekstekspri-mentene (tabell 1) ble 1000-3000 larver satt ut i 3 reservoirposer. Byttedyr ble tilsatt i overskudd ved start av for-søket, og larver ble fiksert etter 9, 16 og 24 døgn. To av posene ble ødelagt p.g.a. svært ugunstige værforhold i eksperimentperioden. Eksperimentakvariene ble benyttet både til inkubering av egg og til eksperimenter. Vannet som ble benyttet ble pumpet direkte fra 10 meters dyp i Lindåspollene. Alle larvene stammet fra naturlig gytte egg som ble samlet på gytefeltet.

I 1979 ble benzokain benyttet som bedøvingsmiddel i stedet for MS222. Larvene som ble benyttet i disse forsøkene ble fanget i plastikkposene. Disse posene virker som larvereservoirer. En undervannslykt (5 w) ble benyttet til å oppspore larvene, og de ble fanget med 500 ml plastikkbegre. I 1979 ble det utført stadie-



plommesekklengde ( $\mu m$ )

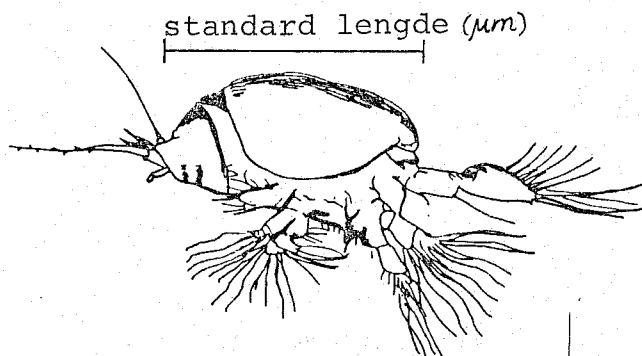
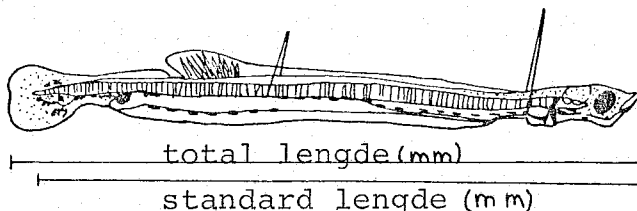


plommesekkbredde ( $\mu m$ )

plommesekkhøyde ( $\mu m$ )

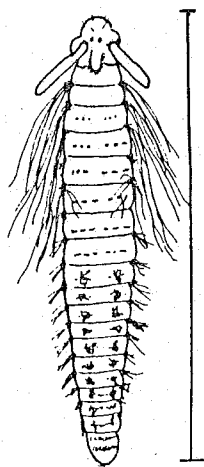
myotomhøyde ( $\mu m$ )

Sildelarve



Copepod nauplie

Polycheat larve



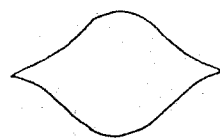
total lengde ( $\mu m$ )

Bivalv larve



skallbredde ( $\mu m$ )

skall lengde ( $\mu m$ )



skallhøyde ( $\mu m$ )

Fig.4 Angivelse av ulike parametre på byttedyr og sildelarver.

varighetseksperimenter. Her ble 200 nyklekkede sildelarver overført til et eksperimentakvarium. 20 stk. ble så fiksert hvert døgn så lenge det var larver til stede. I 1978 ble stadievarigheten bestemt ut fra de larvene som ble fiksert i veksteksperimentet.

Til reservoirposene ble det fanget store mengder adulte copepoder med en stor håv med 350  $\mu$ m maskevidde og åpningsareal 1 m<sup>2</sup>. Det ble også tilsatt plankton med størrelsen (90-350  $\mu$ m) innsamlet med pumpe.

#### 2.4. Definisjoner

Standard lengde:

Med standard lengde (SL) menes avstanden fra enden av notochord til fremre del av maxille (Wyatt 1972). (Se fig. 4.) Det er den tilbakeberegnete sanne lengde ved fiksering som er benyttet i dette arbeidet etter formelen: Sann lengde = 1.11 x Fiksert lengde i 4% formalin (1978)  
Sann lengde = 1.06 x Fiksert lengde i 4% formalin (1979)

Total lengde:

Med total lengde (TL) menes avstanden fra enden av preordialfinnen til fremre del av maxille (se fig. 4).

Myotomhøyde:

Med myotomhøyden menes avstanden mellom ventral- og dorsalsiden (se fig. 4).

Øyediameter:

Med øyediameter menes den lengste diameter som kan trekkes gjennom øyet.

Metamorfose:

Defineres som det tidspunkt fiskelarver har utviklet anatomiske og morfologiske karakterer som er lik de voksnes. Hos sildelarver skjer dette ved en alder av ca. 60 dager og en lengde på 35-40 mm (Øiestad & Moksness 1979a).

Spesifikk veksthastighet (K):

Oppgis i prosent og ble kalkulert etter formelen:

$$W_t = W_{t_0} \cdot e^{kt}$$

hvor  $W_{t_0}$  og  $W_t$  er middel tørrvekt ved begynnelsen og slutten av et tidsintervall i dager (t) (Laurence 1978).

Relativ kondisjonsfaktor:

Relativ kondisjonsfaktor ble kalkulert etter formelen:

$$RKF = \frac{V \text{ (mg tørrvekt)} \cdot 10^3}{SL \text{ (mm)}^n}$$

hvor n varierer fra art til art (Ehrlich et al. 1976).

EYS:

EYS - "End of yolk sac stage" er det tidspunkt da plommesekken er oppbrukt. Det kan ofte se ut som om larven har plommesekk etter EYS, men det er bare den tomme hudfolden som har omgitt plommesekken.

PNR:

PNR - "Point of no return", tidspunkt for irreversibel utsulting av larvene. 50% dør selv om de blir tilbudt byttedyr i overskudd (Blaxter & Hempel 1963).

## 2.5. Opparbeidelse

Der metodikken bare ble benyttet i en av feltsesongene er dette fremhevet. Under opparbeidelsen ble det benyttet et Wild M3 binokular med måleokular. Alle larvene ble undersøkt med hensyn på total lengde (1978), standard lengde, øyediameter (1978), myotomhøyde og tarminnhold. I tillegg ble plommesekken målt og volumbestemt etter formelen  $Vol = 4/3\pi \cdot \frac{L}{2} \cdot \frac{H}{2} \cdot \frac{B}{2}$  (fig. 4). Larvene ble stadiestemt etter Doyle (1977). Byttedyrene i tarmen ble bestemt til følgende grupper: Copepode egg, nauplier, copepoditter og adulte copepoder, polychaetlarver, bivalv larver, cirriped nauplier og diatomeer. Fordøyelsesgrad av alle byttedyr ble bestemt til nyslukt og fordøyd (tabell 3).

Øyediameter, myotomhøyde, plommesekk lengde, -bredde og -høyde og tarminnholdet ble målt med 50 x forstørrelse. De andre målene ble tatt ved 12 x forstørrelse. Tarmen ble delt i to der pigmenteringen



Tabell 3. Fordøyelsesgrad av byttedyrorganismene

Fordøyelsesgrad	Kriterier til bestemmelse av fordøyelsesgrad
Nyslukt	Ingen tegn på fordøyelse, eller til at innholdet i byttedyret har trukket seg bort fra skallet
Fordøyd	Skallet tomt eller enkelte partikler inne i det

skifter fra dorsal- til ventralsiden av tarmen (fig. 4) og den bakerste delen ble fjernet. Tarmen ble åpnet og tarminnholdet undersøkt, standard lengde ble målt på copepod nauplier, skallbredden på bivalv larver og total lengde på polychaetlarver (fig. 4). Larvene ble tørket i varmeskap ved 50°C, til konstant vekt og veid på en Cahn elektrobalanse til nærmeste µg.

Dyreplankton ble opparbeidet under 25 x forstørrelse.

Tabell 4 viser hvordan volumet av de forskjellige byttedyrene er beregnet. Forholdet mellom copepod naupliens standard lengde og bredde er satt lik 1: 0.47 (Ellertsen pers. med.).

Tabell 4. Volumberegning av byttedyrorganismene.

Byttedyr	Tilnærmet form	Volumet beregnet etter formel
Copepod egg	Kule	$4/3 \cdot \pi \cdot R^3$
Copepod nauplie	Ellipse	$4/3 \cdot \pi \cdot \frac{SL}{2} \cdot (0.47 \cdot \frac{SL}{2})^2$
Copopoditt (harpacticoid)	Sylinder	$\pi \cdot (\frac{0.25 \cdot SL}{2})^2 \cdot SL$
Polychaet larve	Sylinder	$\pi \cdot (\frac{0.30 \cdot TL}{2})^2 \cdot TL$
Bivalv larve	Ellipse	$4/3 \cdot \pi \cdot \frac{sb}{2} \cdot \frac{sl}{2} \cdot \frac{sh}{2}$
SL = Standard lengde		(fig. 4)
R = Eggradius		"
TL = Totallengde		"
sb = bivalvlarvenes skallbredde		"
sl = " skall-lengde		"
sh = " skallhøyde		"

Forholdet mellom standard lengde og bredde hos harpacticoide copepoder er satt lik 1: 0.25 (Moksness 1978). Forholdet mellom totallengden og bredden av en polychaetlarve er anslått å være lik 1: 0.30. Egenvekt av zooplanktonet ble satt lik en. Forholdet mellom tørrvekt og våtvekt er lik 1: 0.17 (Gaudy 1974). Et gram tørrvekt av zooplankton inneholder 5252 calorer (Laurence 1976).

Byttedyrseleksjon er beregnet etter Berg (1979). For å teste om korrelasjonskoeffisientene var høye nok til å anta at det var en lineær eller eksponentiell sammenheng mellom to parametre ble det benyttet tabeller i Zar (1974).

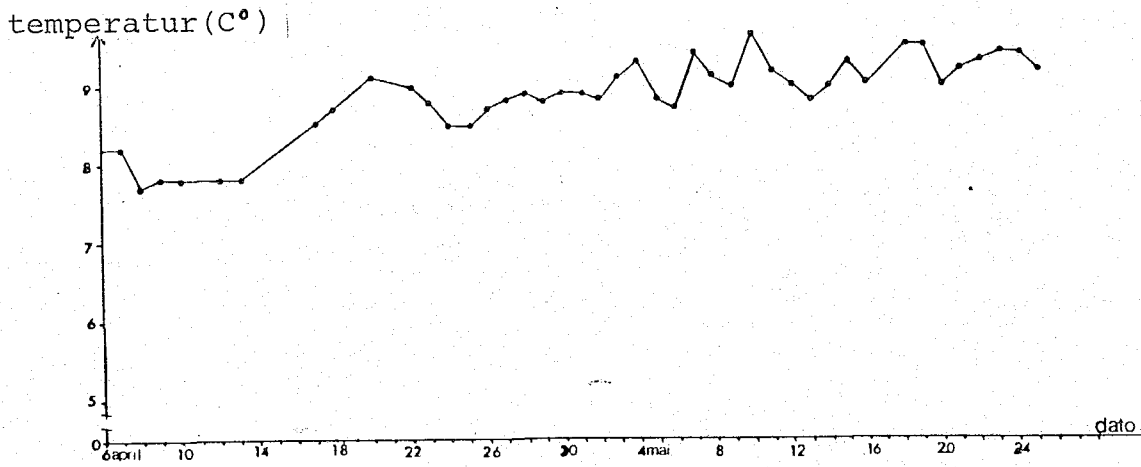


Fig.5 Temperaturen i eksperimentakvariene (1978).

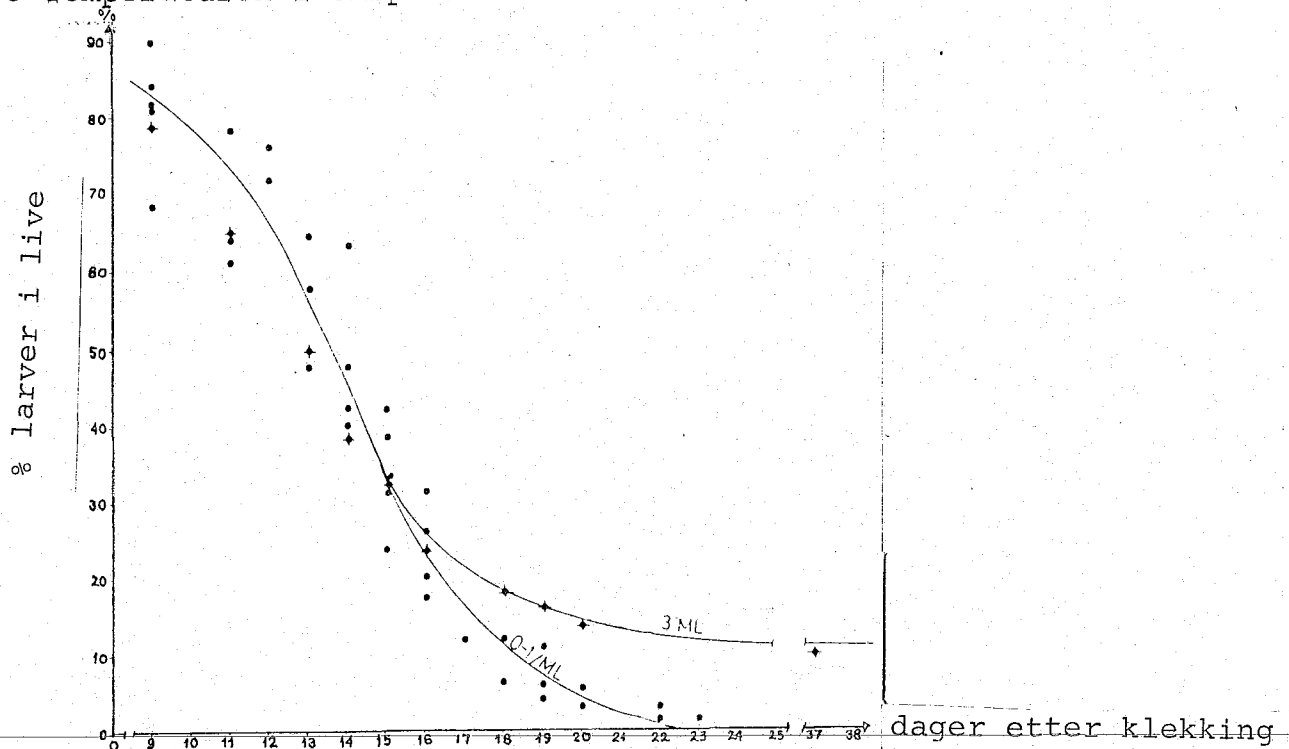


Fig.6 Overleving av larver tilbudt byttedyrtettheter mellom 0-3/ml. (Larvegruppe A. Antall larver ved start av eksperimentet, n=200.)

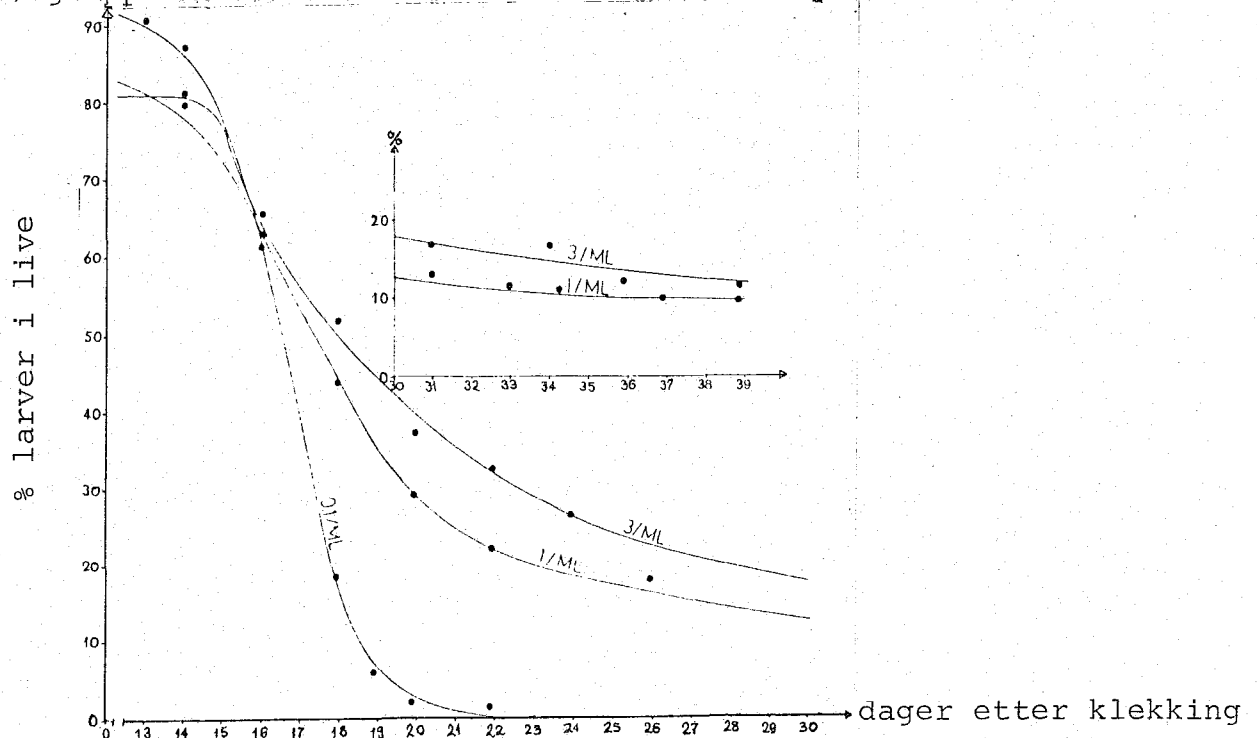


Fig.7 Overleving av larver tilbudt byttedyrtettheter mellom 0.1-3/ml. (larvegruppe B). Antall larver ved start av eksperimentet. n=200.

### 3. RESULTATER

#### 3.1. Hydrografi

I 1978 hadde larvegruppe A, med 50% klekking 4. april, noe varierende temperatur under forsøket. Temperaturen var  $8 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$  fram til 14 dager etter 50% klekking. Den steg deretter til  $9 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$  og holdt seg der resten av eksperimentperioden. Årsaken til at temperaturen stiger utover i eksperimentperioden er at vannet varmes opp når det passerer gjennom rørgangene, avhengig av lufttemperaturen i rommene rørgangene går gjennom. Larvegruppe B og C med 50% klekking 14. og 30. april hadde stabile temperaturforhold,  $9 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$  (se fig. 5). I 1979 var temperaturen  $5.5 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$  i eksperimentperioden. Saliniteten var stabil i hele eksperimentperioden i 1978 med en verdi på  $34 \text{ }^{\circ}/\text{oo}$  (Samuelsen pers. med.). I 1979 var saliniteten  $30 \text{ }^{\circ}/\text{oo}$  i eksperimentperioden. Oksygenmetningen var stabil og over 90% i hele eksperimentperioden i 1978.

#### 3.2. Overleving

##### 3.2.1. Overleving av larvegruppe A

Av larvene i larvegruppe A (se fig. 6) overlevde 80% inntil 10 dager etter 50% klekking. Da inntraff en drastisk reduksjon i antall overlevende og bare 30% av larvene var i live 15 dager etter 50% klekking. Den høye dødeligheten fortsatte i akvarier med byttedyrtettheter 0, 0.001, 0.01, 0.1 og 1 byttedyr/ml, og her var det ingen larver som var i live mer enn 22 dager etter 50% klekking. Larvene som ble tilbudt 3 byttedyr/ml viste en bedre overleving utover 15 dager etter 50% klekking, og overlevingskurven flater ut på 15% overlevende larver 20 dager etter klekking. Ved avslutning av eksperimentet (38 dager) var det 10% av larvene som fortsatt var i live. Kurvene er trukket etter skjønn.

##### 3.2.2. Overleving av larvegruppe B

I larvegruppe B (fig. 7) overlevde 80% av larvene inntil 15 dager etter 50% klekking. Deretter ble larvene utsatt for høy dødelighet, spesielt de larvene som ble tilbudt den laveste byttedyrtettheten (0.1 byttedyr/ml), og ingen av disse larvene var i live utover 21 dager etter 50% klekking. Kurven som viser overlevingen av larvene som ble tilbudt 1 og 3 spiselige organismer/ml begynte å flate ut ved 20 og 30% overleving 24 dager etter 50% klekking. Ved avslutning av eksperimentet (39 dager) var 10 og 12% av larvene

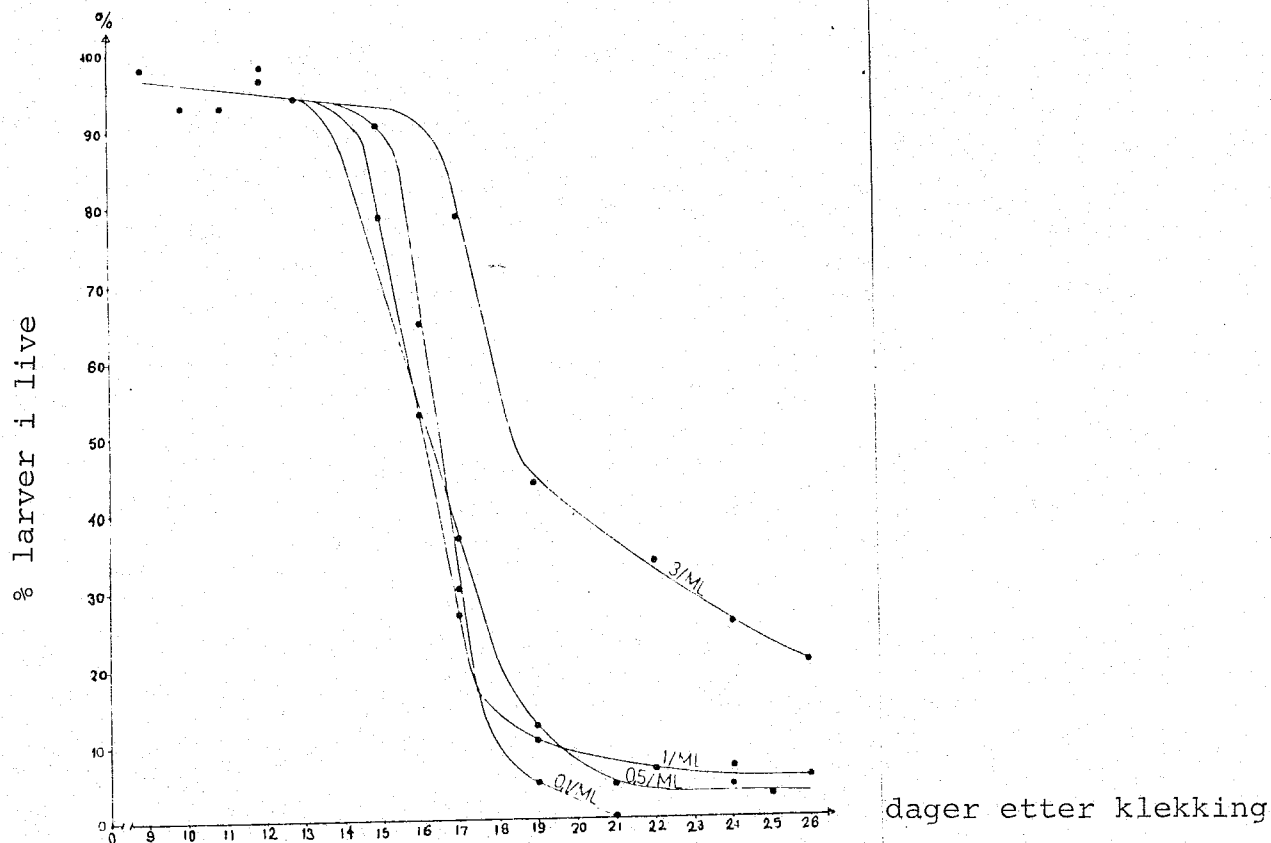


Fig.8 Overleving av larver tilbudt byttedyrtettheter mellom 0.1-3/ml. (larvegruppe C). Antall larver ved start av eksperimentet, n=400-800.

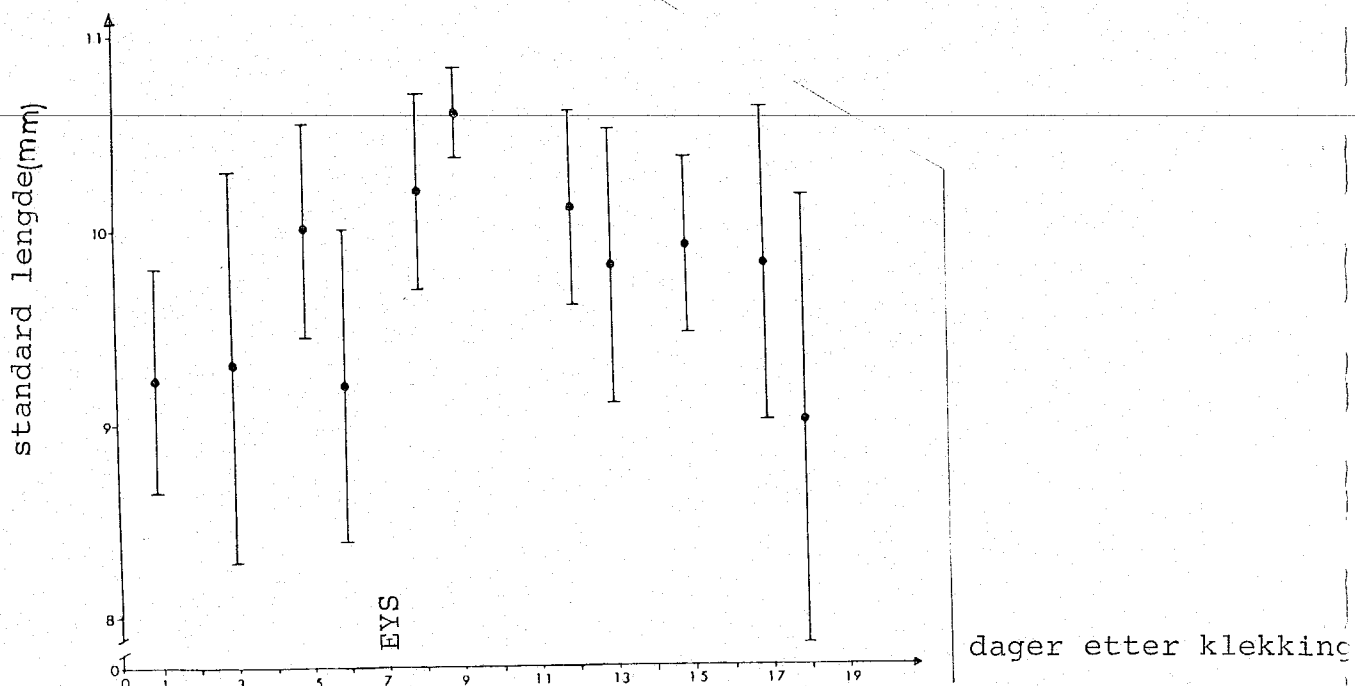


Fig.9 Endring i lengde av sultede larver, gjennomsnittslengder med standard avvik. Larvene er fra larvegruppe A, tilbudt 0 og 0.001 byttedyr/ml.

som ble tilbudt 1 og 3 spiselige organismer/ml i live. Kurvene er trukket etter skjønn.

### 3.2.3. Overleving av larvegruppe C

Larvene i larvegruppe C (fig. 8) fra naturlig gyttede egg, overlevde 90% fram til 15 dager etter 50% klekking. Deretter fulgte en periode med stor dødelighet, spesielt utsatt var larvene som ble tilbudt de tre laveste byttedyrtetthetene. Alle larvene som var blitt tilbudt den laveste byttedyrtettheten var døde 21 dager utover 50% klekking. Kurven som viser larvenes overleving flatet ut ved 5 og 7% overleving mot slutten av eksperimentet for de larvene som var tilbudt 0.5 og 1 byttedyr/ml. Larvene som var tilbudt 3 byttedyr/ml var utsatt for den samme store dødeligheten etter 17 døgn. Dette forandret seg noe etter 19 døgn da larvene gikk inn i en fase med noe lavere dødelighet. Ved avslutning av eksperimentet, 26 dager etter 50% klekking, var 20% av disse larvene i live. Kurvene er trukket etter skjønn.

### 3.3. Vekst

#### 3.3.1. EYS

Larvene nådde EYS ved en alder av 7 dager ved 9.0°C, og 9 dager ved 5.5°C.

#### 3.3.2. Endring i lengde

Veksten over den relativt korte eksperimentperioden i 1978 er antatt å være lineær bortsett fra veksten av de larvene som ble tilbudt så lave byttedyrtettheter at alle larvene døde før eksperimentene ble avsluttet. Den daglige gjennomsnittlige lengdeøkning over hele eksperimentperioden er vist for den høyeste byttedyrtettheten (3/ml) for alle tre larvegruppene og den nest høyeste (1/ml) for larvegruppe B og C (tabell 5). Det samme gjelder ligningen for regresjonslinjene som er tilpasset dataene og korrelasjonskoeffisientene (tabell 5). Gjennomsnittslengden av larvene med standard avvik er fremstilt mot alder for alle larvene ved ulike byttedyrtettheter (fig. 9-13). I 1979 er det p.g.a. få observasjoner ikke tilpasset noen lineærregresjon til dataene. Det ble bare trukket linjer gjennom de forskjellige observasjonene av larvenes lengde (fig. 13). Den daglige, gjennomsnittlige lengdeøkning for disse larvene er vist i tabell 5.

60 delte vekst?

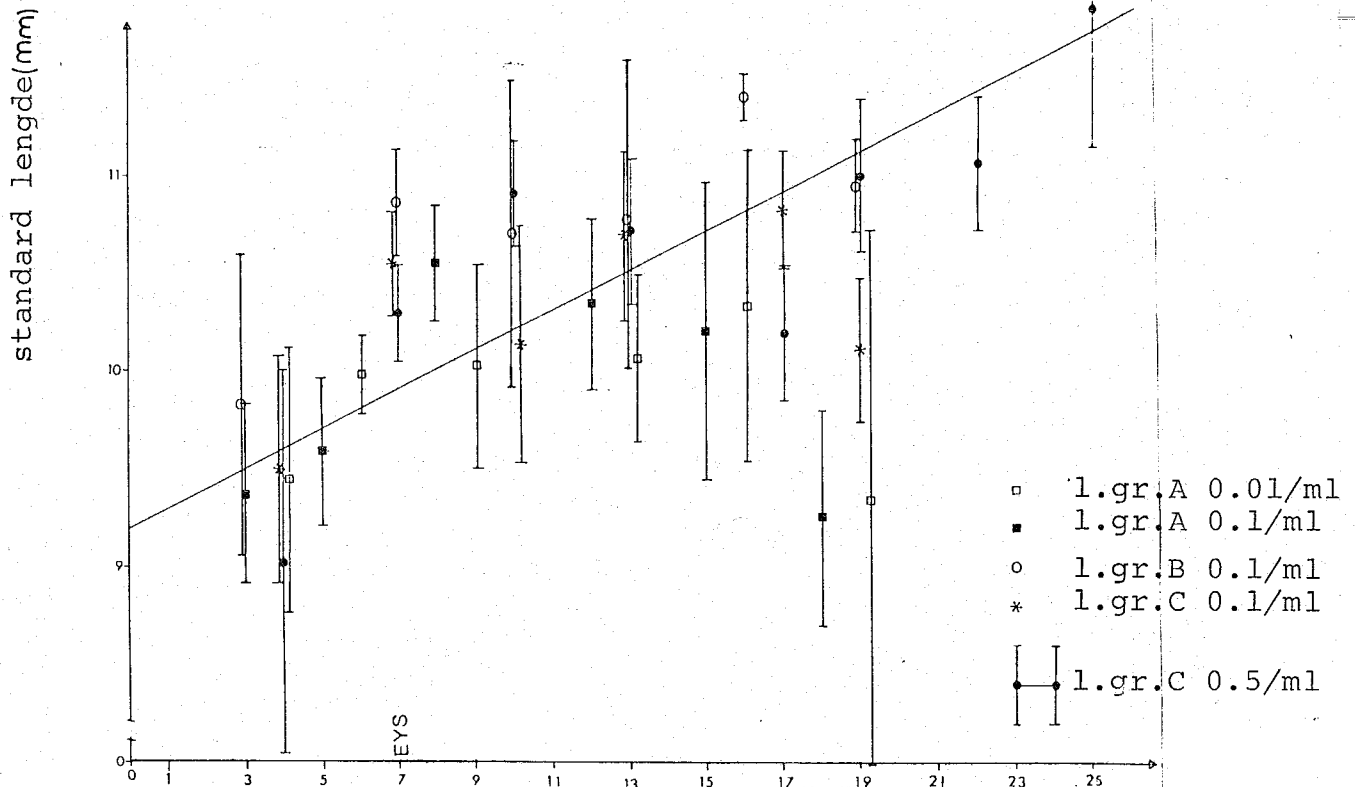


Fig. 10 Endring i lengde av larver tilbudt 0.01, 0.1 og 0.5 byttedyr pr.ml. Gjennomsnittslengder med standard avvik. dager etter klekking

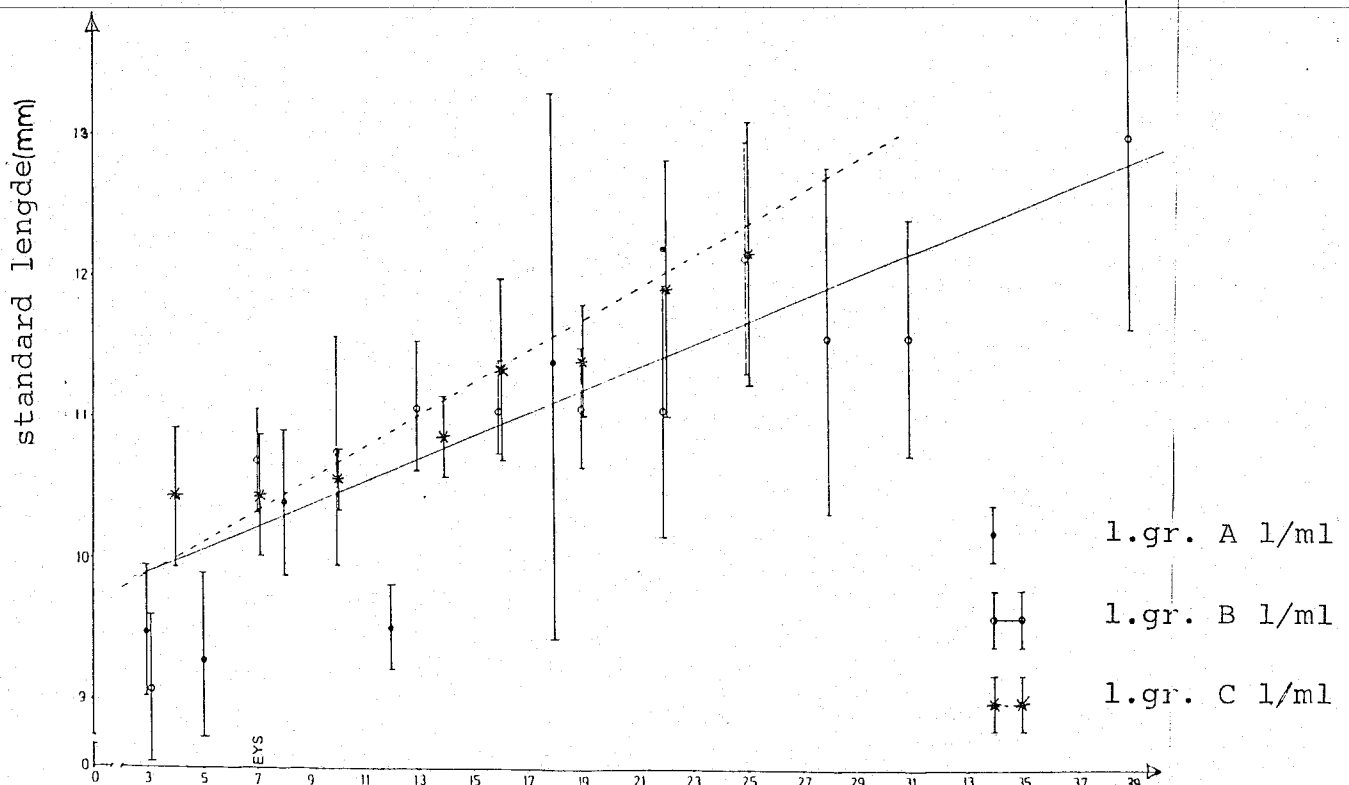


Fig. 11 Endring i lengde av larver tilbudt 1. byttedyr pr. ml. Gjennomsnittslengder med standard avvik. dager etter klekking

Tabell 5. Daglig veksthastighet av sildelarvene i mm/dag ved forskjellige byttedyrtettheter.

*Så lange de kan plusses er vel vedtatt alle asfyg as byttedyrtetthet?*

*Spørte de for EYS?*

Larvegruppe	Byttedyr tetthet/ml	Tidsinterv. (dager)	Daglig vekst-hast. mm/dag	F (x) = Ax + B <sup>+</sup>	
				B	r <sup>2</sup>
A	3	0-38	0.19	8.71	0.97
B	1	0-39	0.08	9.56	0.89
B	3	0-39	0.11	9.32	0.92
C	1	0-26	0.11	9.66	0.96
C	3	0-26	0.12	9.27	0.98
Pl. pose	-	0-24	0.25	-	-
Pl. pose	-	9-16	0.33	-	-
Pl. pose	-	9-24	0.25	-	-

*12*  
*vegl.*

<sup>+</sup>F (x) = Larvenes standard lengde etter x dager

A = Daglig veksthastighet

B = Larvenes standard lengde ved klekking

Larvene som ble tilbudt 0.001 spiselige organismer/ml ble ikke observert med byttedyr i tarmen i eksperimentperioden. Disse ble derfor slått sammen med larvene tilbudt 0 spiselige organismer/ml til en gruppe, og resultatene behandles samlet (fig. 9). Larvene nådde sin største lengde 2 døgn etter EYS, 9 døgn etter 50% klekking. De lengste larvene var da 10.8 mm lange.

De larvene som ble tilbudt byttedyrtettheter på 0.01, 0.1 og 0.5 byttedyrmyr/ml (fig. 10) i eksperimentperioden hadde ikke nok byttedyr tilgjengelig til å få en jevn vekst.

Ved en byttedyrtetthet på 0.01 byttedyr/ml er det en svak vekst fram til 16 dager etter 50% klekking. Larvene krymper deretter p.g.a. utsulting, og det er ingen larver tilbake etter 19 dager. Det ble observert én larve med rester av et byttedyr i tarmen ved denne byttedyrtettheten.

Ved byttedyrtetthet 0.1/ml, en tetthet som ble tilbudt larvene fra alle tre larvegruppene, klarer enkelte av larvene å beite tilfredsstillende mens mesteparten dør ut. Det er ikke den samme utviklingen i de tre parallellene. Larvene fra larvegruppe A viser



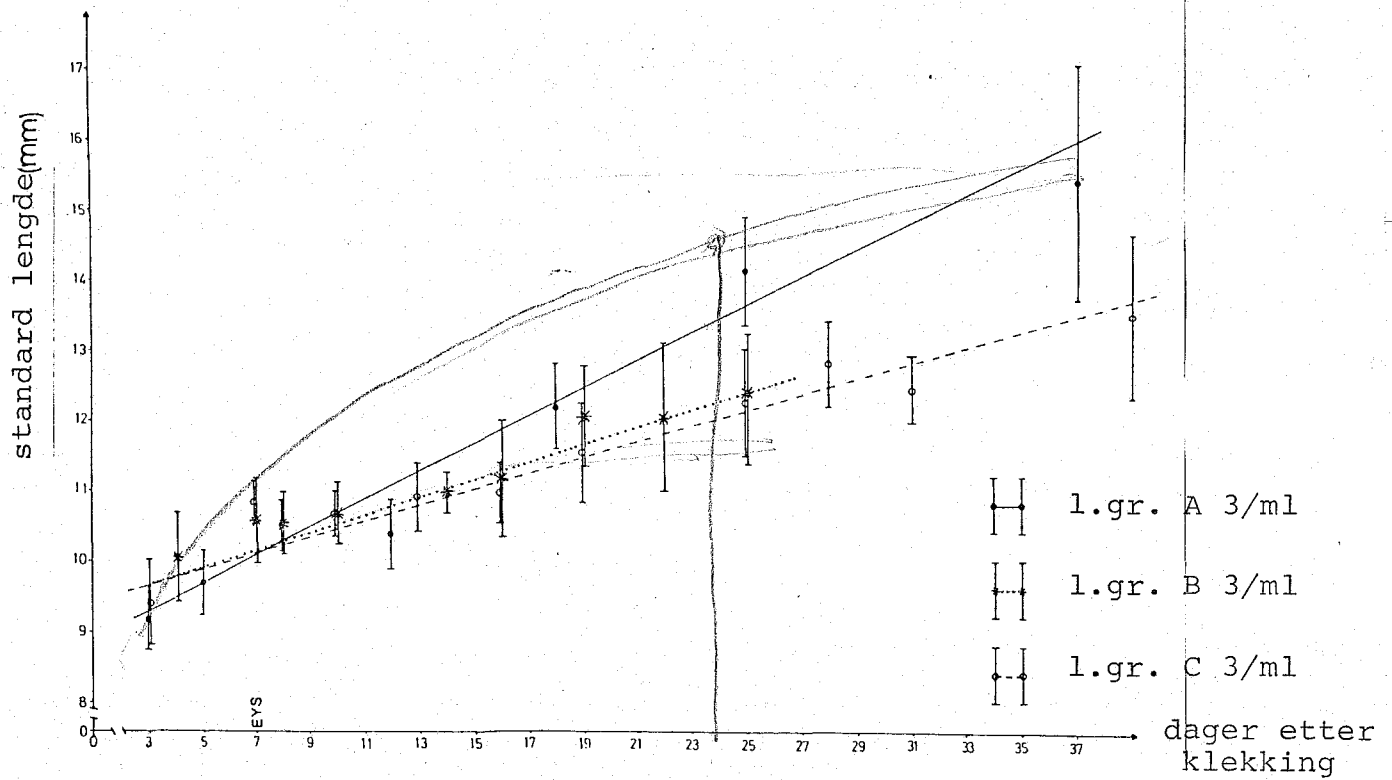


Fig.12 Endring i lengde av larver tilbudt 3 byttedyr pr. ml.  
Gjennomsnittslengder med standard avvik.

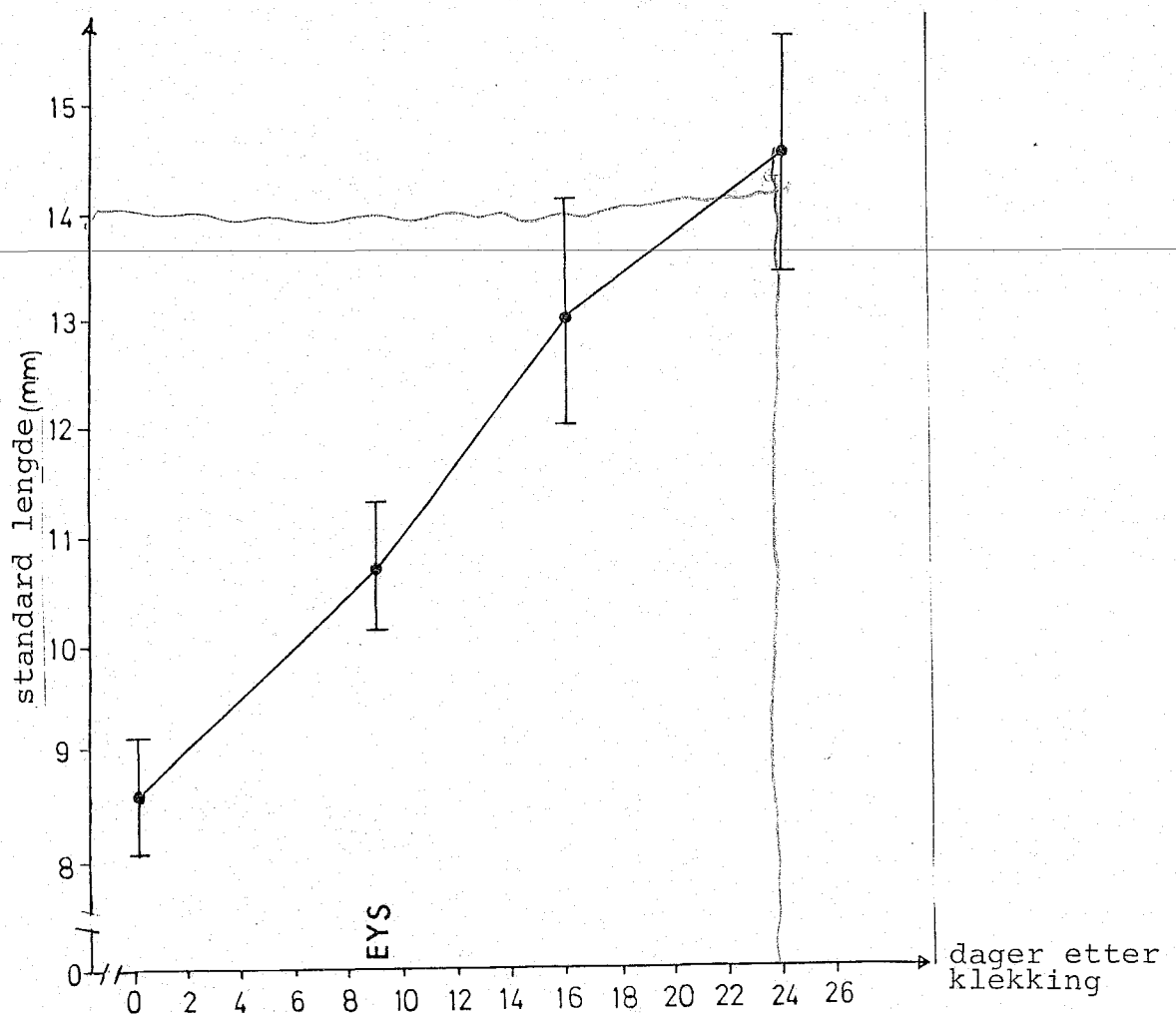


Fig.13 Endring i lengde av larvene i plastikkposeeksperimentet.

ved denne byttedyrtettheten ingen endring fra det som ble observert ved en byttedyrtetthet på 0.01 byttedyr/ml. Larver fra larvegruppe B har ved denne byttedyrtettheten jevn vekst fram til 19 dager etter 50% klekking. Larvene fra larvegruppe C har en vekst som er en mellomting mellom det larvene fra larvegruppe A og B hadde.

Ved alle tre parallellene med larver tilbudt 0.1 byttedyr/ml var det én eneste larve igjen etter 22 døgn.

Byttedyrtettheten 0.5 pr. ml ble bare tilbudt larver fra larvegruppe C. Det er jevn vekst helt fram til avslutningen av eksperimentet etter 26 dager, bortsett fra en lav verdi 17 døgn etter 50% klekking.

Vekst av larver tilbudt 1 og 3 spiselige organismer/ml er vist i fig. 11 og 12. Det er stor forskjell mellom veksten av de tre larvegruppene tilbudt 1 spiselig organisme/ml. Best vekst hadde larvene i larvegruppe C med 0.11 mm/døgn mens larvene i larvegruppe B hadde en vekst på 0.08 mm/døgn. Larvegruppe A skilte seg ut fra de to andre larvegruppene. Overlevingen var dårlig, og det var ingen larver til stede etter 22 døgn.

Ved den høyeste byttedyrtettheten (3/ml) var også veksten av larvene i de tre larvegruppene forskjellig. Best vekst hadde larvegruppe A med 0.19 mm/døgn. Larver i gruppe B og C vokste henholdsvis 0.11 og 0.12 mm/døgn.

Standardavviket på lengdedataene var minst i tiden omkring plommesekkabsorpsjon. Det var større på plommesekkstadiet og hadde en tendens til å øke utover i eksperimentperioden. Dette gjelder alle larvene ved de forskjellige byttedyrtetthetene.

Larvene i plastikkposeforsøkene i 1979 (fig. 13) hadde en meget god vekst fram til 16 døgn, 0.37 mm/døgn, mens den avtok fra 16 til 24 døgn. Vekstraten var da 0.17 mm/døgn. Standardavviket var 0.6 mm ved 9 døgns alder; etter 16 døgn, 1 mm og etter 24 døgn 1.1 mm.

### 3.3.3. Lengdefrekvens fordeling

Lengdefrekvens fordelingen av 1, 8, 22 og 25 døgn gamle larver fra larvegruppe C er vist i fig. 14. Både larvene tilbudt 1 og 3 spiselige organismer/ml er tatt med, 1 døgn etter 50% klekking og ved avslutning av eksperimentet, da lengdefrekvens fordelingen var

Andel av larvene i de forskjellige lengdegruppene (%)

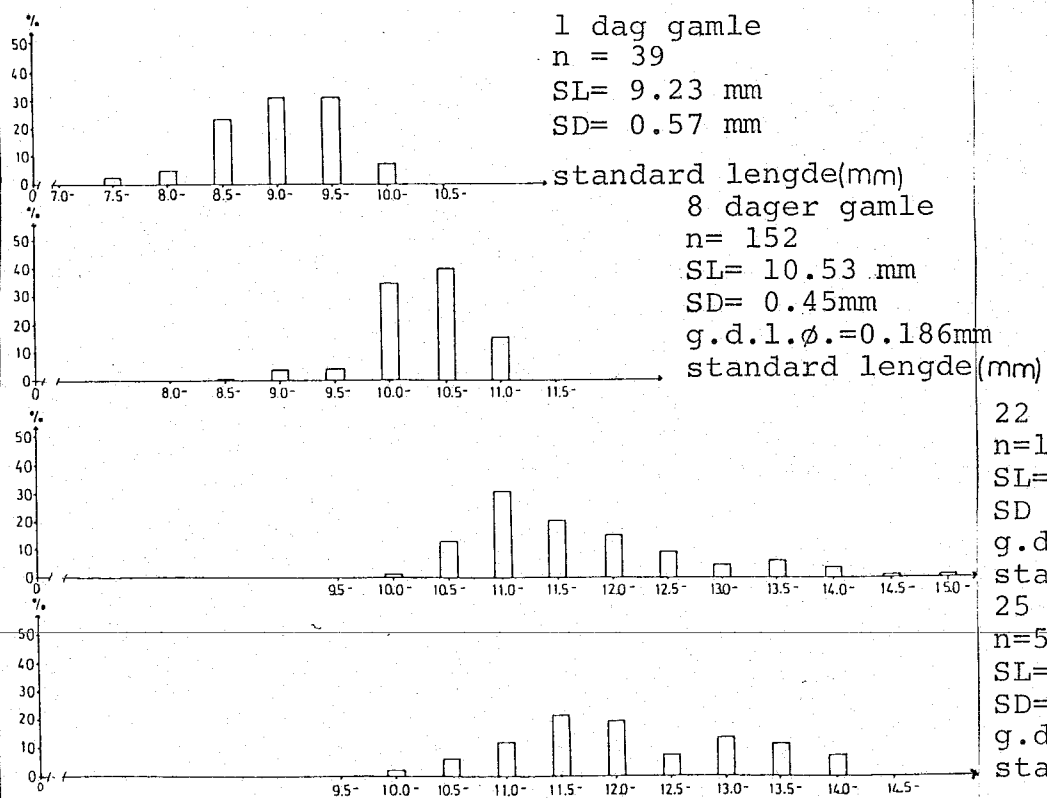


Fig.14 Lengde-frekvens fordeling.

ens. Ved alder 8 og 22 dager er det bare larvene tilbudt 3 byttedyr/ml som er tatt med i figuren. 1 døgn etter 50% klekking var gjennomsnittslengden av larvene 9.2 mm, (ekstremverdier 7.8 og 10.3 mm), 60% av larvene målte mellom 9 og 10 mm.

8 døgn etter 50% klekking var gjennomsnittslengden økt til 10.5 mm som tilsvarte en gjennomsnittlig daglig lengdeøkning på 0.19 mm. Den minste av larvene målte 8.9 mm, den største 11.5 mm. 75% av larvene målte mellom 10 og 11 mm.

22 døgn etter 50% klekking var gjennomsnittslengden 12.0 mm. Den minste larven ble målt til 10.1 mm, den lengste 15.2 mm. 50% av larvene målte mellom 11 og 12 mm. Dette gir en gjennomsnittlig daglig lengdeøkning på 0.11 mm i perioden fra 8 til 22 døgn, mens det for perioden 1-22 døgn tilsvarer 0.13 mm/døgn.

Ved avslutningen av eksperimentet (25 døgn) var gjennomsnittslengden 12.4 mm. Dette gir en gjennomsnittlig daglig lengdeøkning på 0.13 mm i perioden fra 22-25 døgn. I perioden fra 1-25 døgn blir den daglige, gjennomsnittlige lengdeøkningen 0.13 mm/døgn. Den minste larven ved avslutningen av eksperimentet var 10.4 mm, den største 14.3 mm. 40% av larvene målte mellom 11.5 og 12.5 mm.

#### 3.3.4. Endring i vekt

Fig. 15 viser larvene med entydig økning eller minking av vekt fra det tidspunkt da en skulle forvente tilfredsstillende beiting. Dette gjelder larvene i plastposeeksperimentene i 1979, larvene som ble tilbudt 3 spiselige organismer/ml og larvene tilbudt 1 spiselig organisme/ml fra larvegruppe B og C i 1978. Kurvene er trukket etter skjønn. Larvene i plastikkposeeksperimentene viste svært god vekst. Etter en kort periode med avtagende vekt etter klekking (6-7 dager) nådde de en minimumsvekt på ca. 90 µg. Deretter fulgte god vekst fram til avslutningen av eksperimentet.

Larvene fra larvegruppe A, tilbudt 3 spiselige organismer/ml, hadde dårlige betingelser omkring EYS. Men da de senere klarte å beite tilfredsstillende, vokste de godt fram til avslutningen av eksperimentet.

Larvene fra larvegruppe B og C tilbudt 3 spiselige organismer/ml og larvene fra larvegruppe B tilbudt 1 spiselig organisme/ml hadde

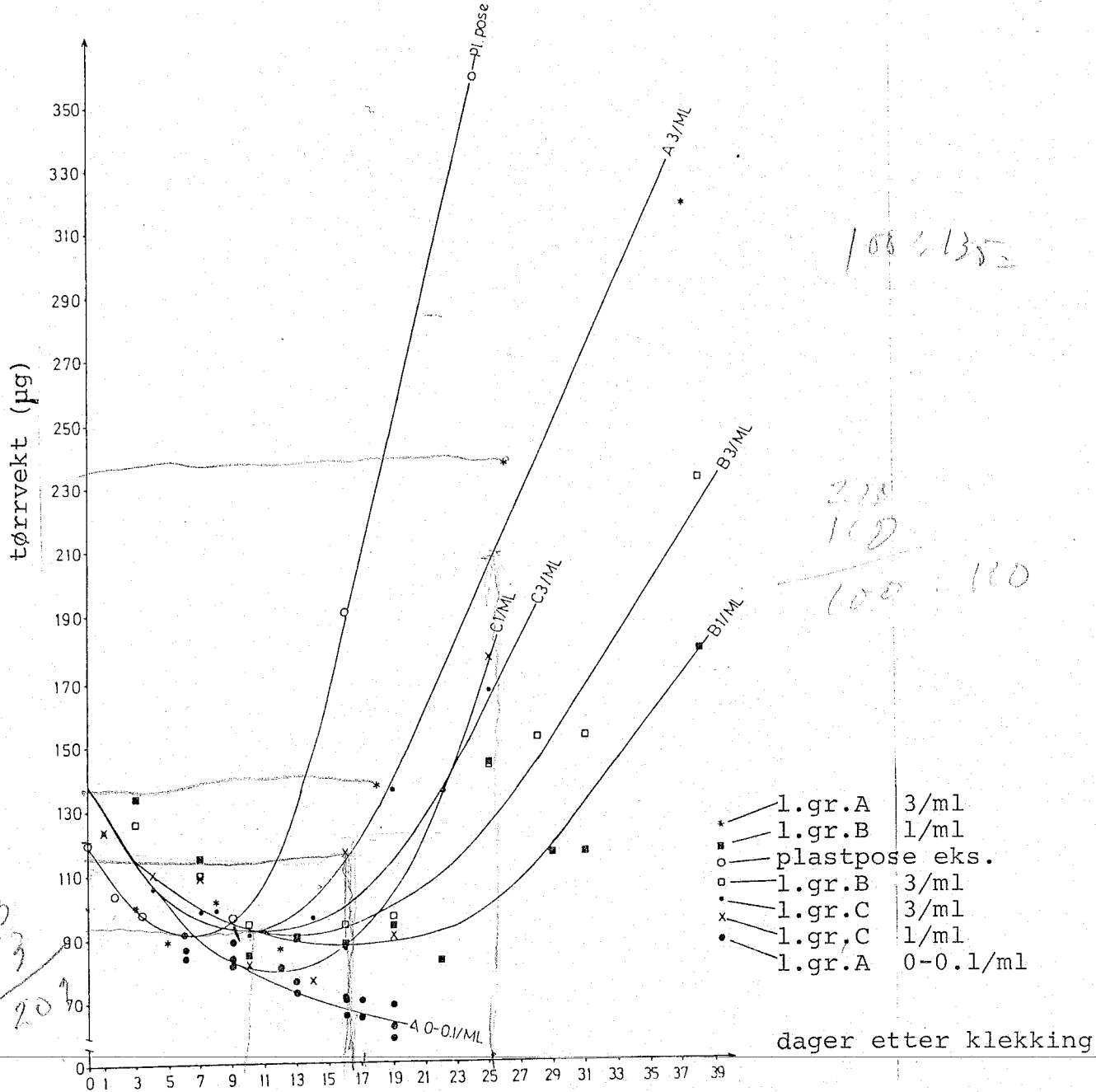


Fig.15 vektendringer i eksperimentperioden

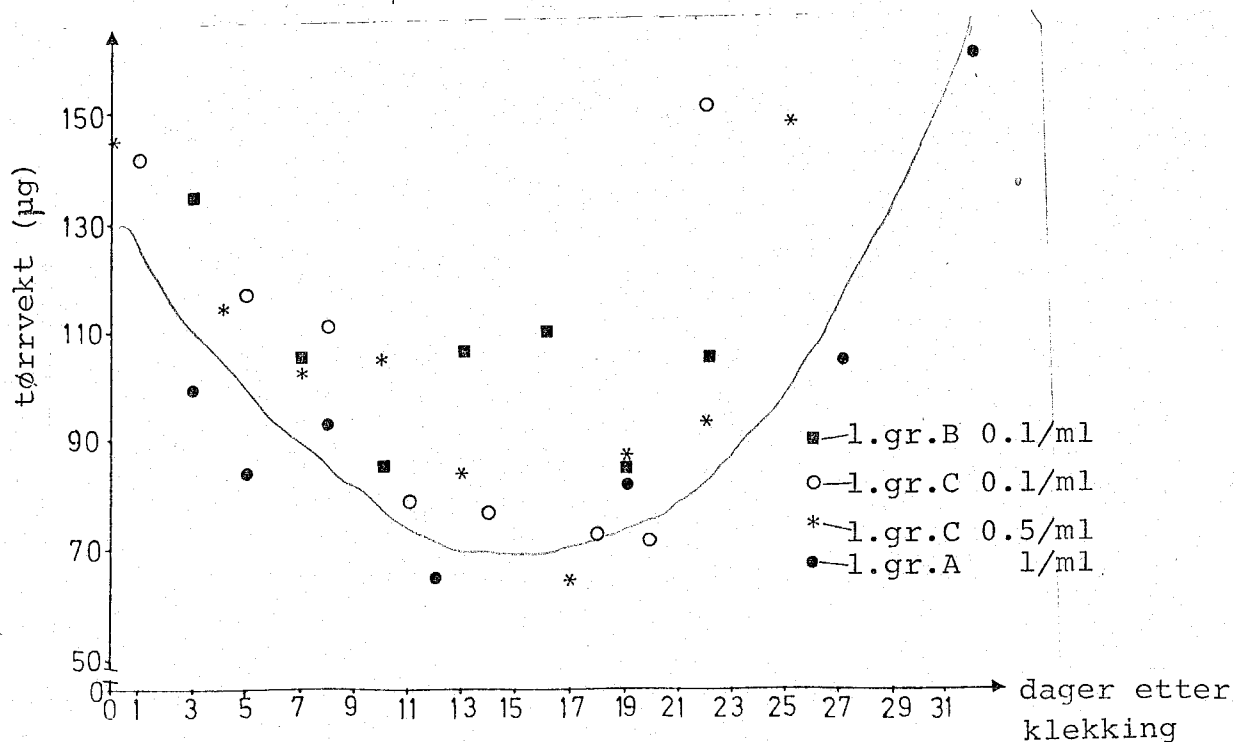


Fig.16 Vektendringer i eksperimentperioden

bedre forhold omkring EYS, og ingen av disse larvene nådde en minimumsvekt under 80  $\mu$ g. Etter at de klarte å beite tilfredsstillende, vokste de jevnt fram mot avslutningen av eksperimentet, C (3/ml) best, B (3/ml) middels og B (1/ml) dårligst.

Larvene fra larvegruppe A, tilbudt 0, 0.001, 0.01 og 0.1 spiselige organismer/ml, hadde en negativ endring i vekt i hele eksperimentperioden. Ingen av disse larvene klarte å beite tilfredsstillende, og alle larvene døde i løpet av en 20 dagers periode.

Fig. 16 viser endring i vekt av de larvegruppene som ble tilbudt marginale forhold. Disse har ingen entydig endring i vekt. De fleste larvene vil dø i løpet av 20 dager, og disse taperne vil prege prøvene fram til dette tidspunkt. Så vil de få som har overlevd dominere. Dette gjelder larvene fra larvegruppe A tilbudt 1 spiselig organisme/ml og larvene fra larvegruppe C tilbudt 0.1 spiselige organismer/ml. Larvene fra larvegruppe B, tilbudt 0.1 spiselige organismer/ml klarer å beite tilfredsstillende en periode. Så bryter det hele sammen, og de fleste larvene dør.

Den spesifikke veksthastigheten til sildelarvene fra 50% klekking til EYS, fra EYS til 16 dager etter 50% klekking, fra 16 dager til avslutning av eksperimentene og fra EYS til avslutning av eksperimentene er vist i tabell 6. Fram til plommesekkabsorpsjon (EYS) ved en levealder på 9 dager er det en negativ vekst for alle larvene på mellom 2.4-6.8%. Larver som ble tilbudt dårlige forhold hadde fortsatt negativ vekst i perioden fra 9-16 dager, de andre hadde en positiv vekst på 0-9.9% i den samme perioden. I perioden mellom 16 og 25 dager forsvinner mange av larvene som hadde negativ vekst i forrige periode. Alle de andre larvene har en positiv vekst i denne perioden. Enkelte larver som var tilbudt marginale forhold går over fra negativ til positiv vekst. En spesifikk veksthastighet på mellom 4.3 og 10.5% ble observert i perioden 16-25 dager etter klekking. Over hele perioden på 25 eller 39 dager var veksten positiv for larvene som hadde en så lang levealder. Veksten var mellom 0.2 og 4.7%. Fra EYS til avslutning av eksperimentet var veksten i laboratoriet 2.0-4.1%, i plastikkposen 8.8%. Plastikkposeeksperimentene ble avsluttet etter 24 dager, og larvegruppe A ble avsluttet etter 38 dager, dette er satt lik 25 og 39 dager i tabellen.

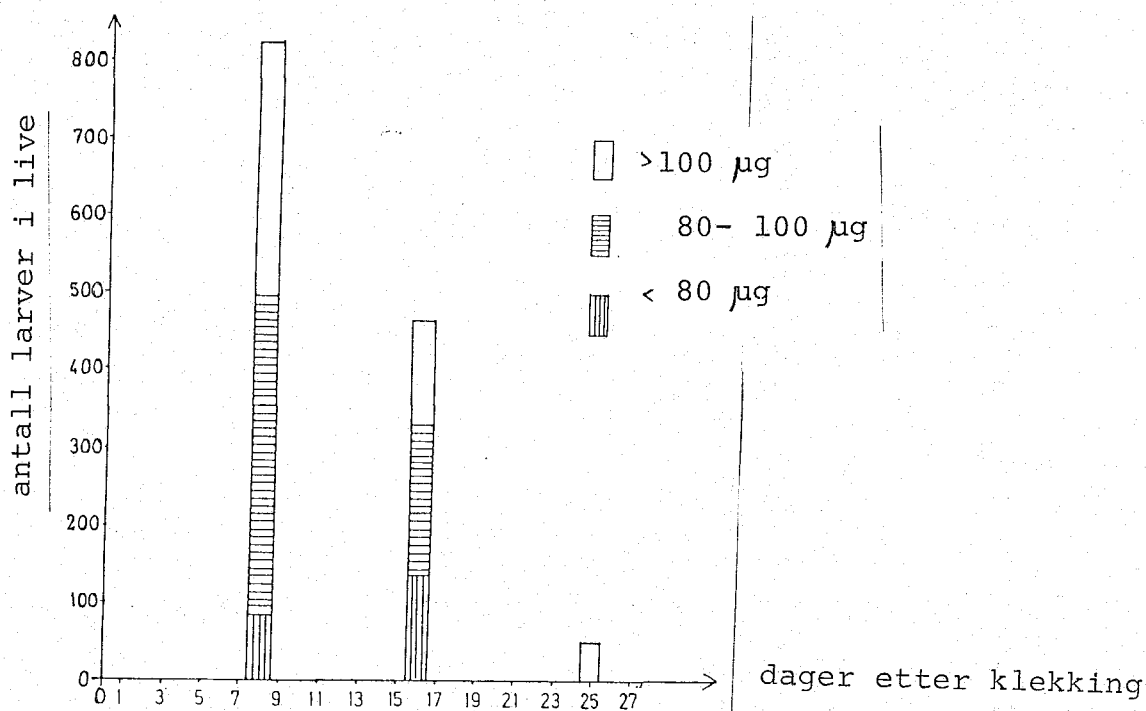


Fig. 17 Inndeling av larvepopulasjonen i vektkategorier. Larvene er fra larvegruppe C tilbudt 1 byttedyr pr. ml.

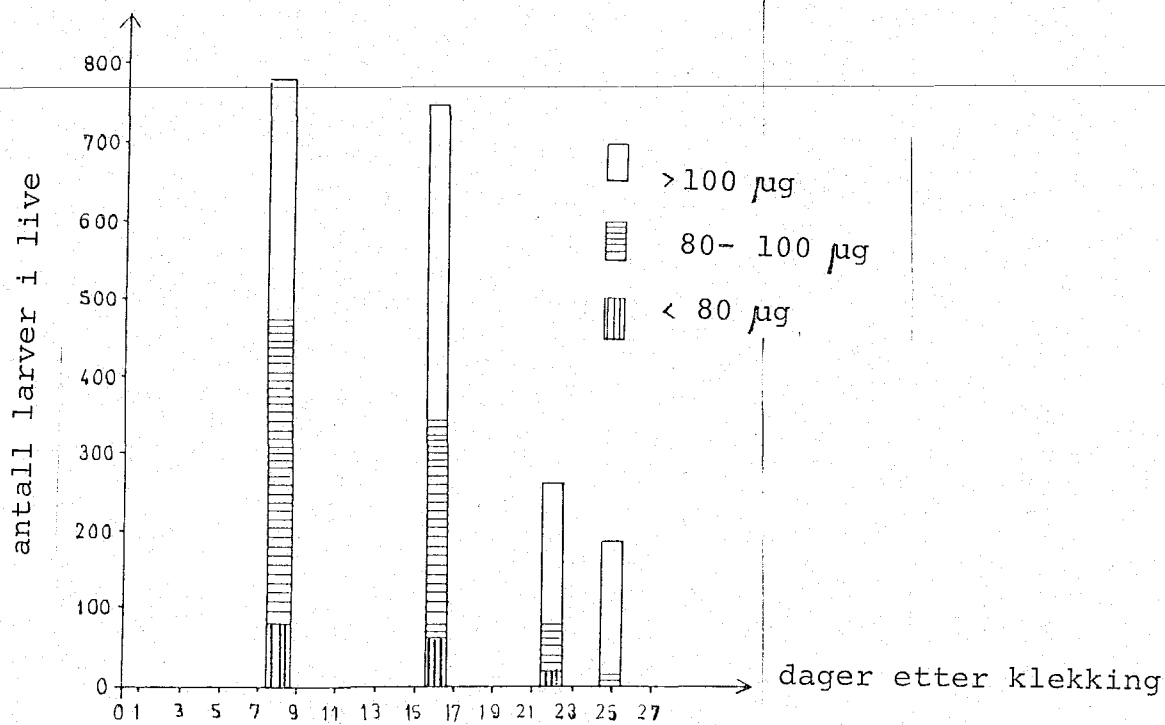


Fig.18 Inndeling av larvepopulasjonen i vektkategorier. Larvene er fra larvegruppe C tilbudt 3 byttedyr pr.ml.

Tabell 6. Spesifikk veksthastighet av sildelarvene ved forskjellig byttedyrtetthet.

Larvegruppe	Byttedyr- tetthet/ml	Spesifikk veksthastighet (%) i tidsintervallene				
		0-9	10-16	17-25	26-39	10-25(39) <sup>x</sup> dogn
A	0	-6.5	-3.5			
A	0.001	-5.0	-3.0			
A	0.01	-5.6	-3.3			
A	0.1	-6.8	-3.5			
A	1	-5.1	-1.3			
A	3	-4.1	3.1	8.4	2.0	4.1 <sup>x</sup>
B	0.1	-5.0	4.3			
B	1	-4.0	-1.1	5.4	1.6	2.0 <sup>x</sup>
B	3	-4.4	0.0	4.6	3.5	2.8 <sup>x</sup>
C	0.1	-5.7	-1.3			
C	0.5	-2.9	-7.1	10.5		2.2
C	1	-5.4	5.9	4.3		3.6
C	3	-3.9	1.4	4.7		3.4
Pl.pose		-2.4	9.9	8.0		8.8

20.4.89

Spesifikk veksthastighet (k) i %,  $W_t = W_{t_0} \cdot e^{kt}$ , der  $W_{t_0}$  og  $W_t$  er middel tørrvekt ved begynnelsen og slutten av et tidsintervall i dager.

$$113 = 93 \cdot e^{kt}$$

### 3.3.5. Inndeling av larvene i vektkategorier

En inndeling av larvene i vektkategorier (Ehrlich 1974, Øiestad & Moksness 1979b) vil gi et inntrykk av larvenes kondisjon. Larver med lavere vekt enn 80 µg er tapere som vil forsvinne ut av larvepopulasjonen. Larver med en vekt mellom 80 og 100 µg er i faresonen, og larver med en høyere vekt enn 100 µg er utenfor fare.

Inndelingen av larvegruppe C, tilbudt 3 byttedyr/ml og 1 byttedyr/ml, og larvene fra plastikkposeeksperimentet i 1979, i vektkategorier er vist i fig. 17-19. Fra disse gruppene ble det fiksert store prøver.

Larvene fra larvegruppe C tilbudt 1 byttedyr/ml (fig. 17) hadde stor dødelighet fram til 16 dager etter 50% klekking, og det var da



Andelen av larvene (%) i de forskjellige vektkategoriene

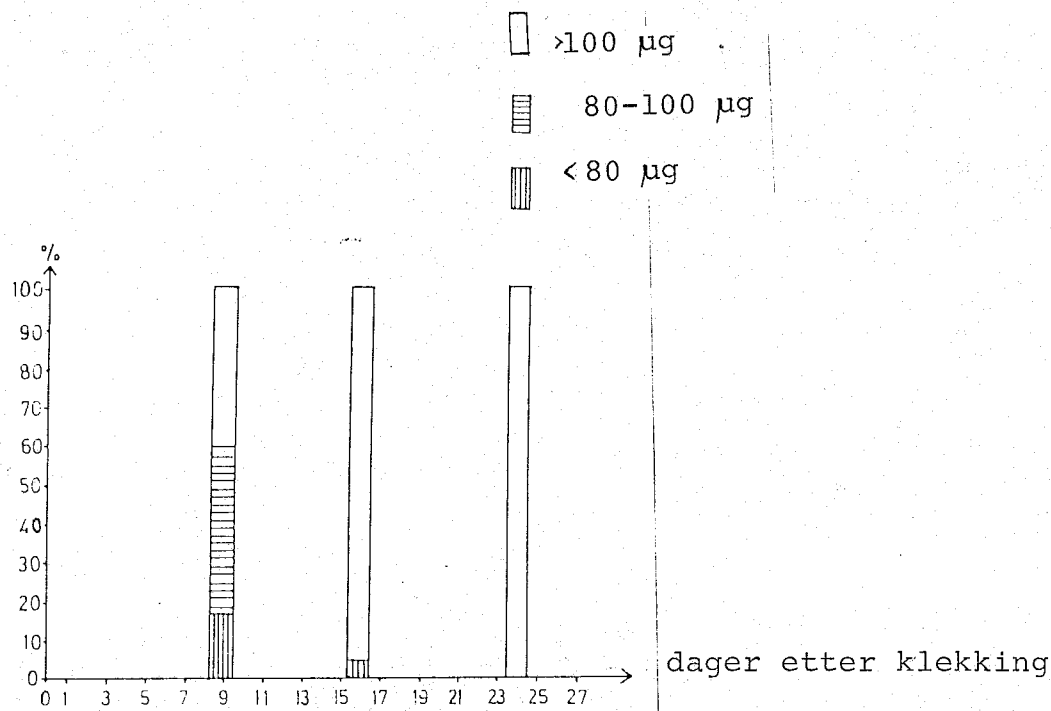


Fig. 19 Inndeling av larvepopulasjonen i vektkategorier. Larvene er fra plastikkposeeksperimentet.

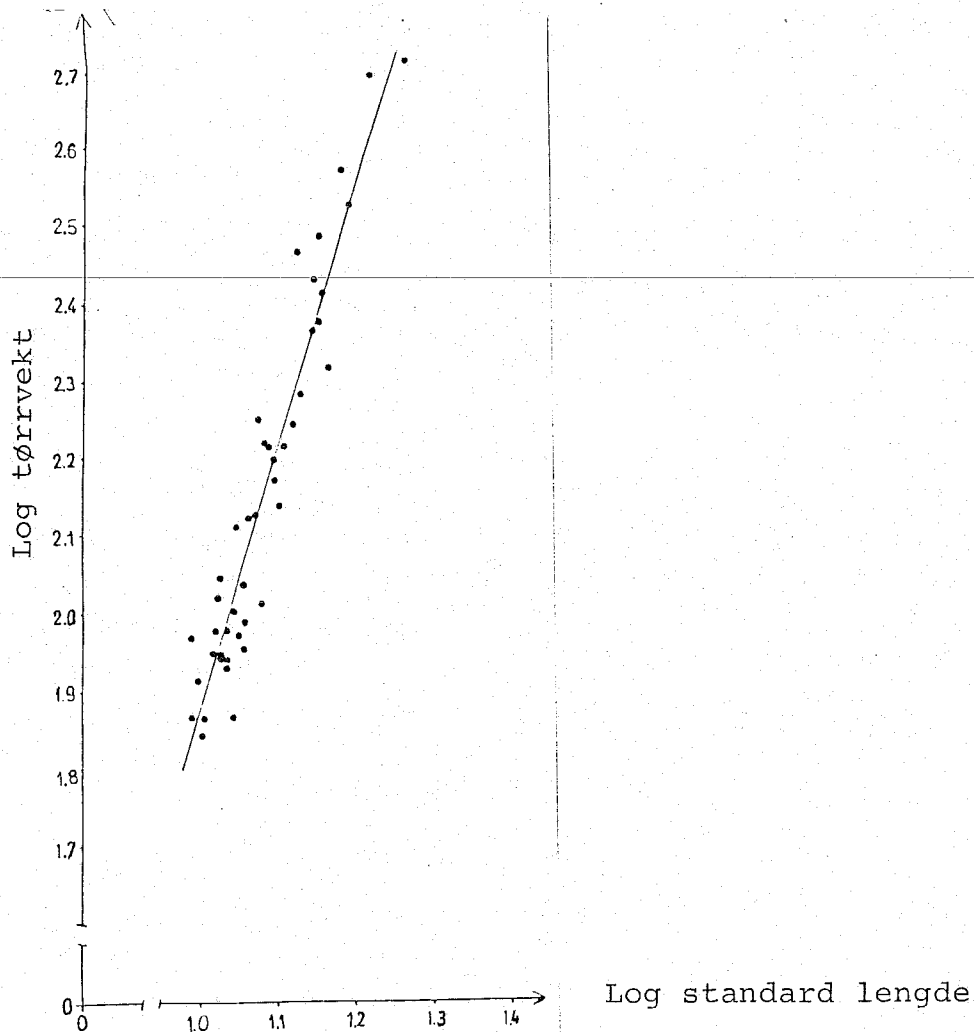


Fig. 20 Regresjonslinjen med punkter for logaritmen av tørrvekt mot logaritmen til standard lengde for sildelarver, 9-39 dager gamle.

blitt flere tapere i populasjonen. Fram til 25 dager etter 50% klekking dør taperne og de som var i faresonen ut. Noen få av de som var utenfor faresonen 16 dager etter 50% klekking dør også. Det er da bare larver utenfor faresonen tilbake.

For larvene fra larvegruppe C, tilbudt 3 byttedyr/ml viser fig. 18 liten endring i larvepopulasjonen fra 8 til 16 dager etter 50% klekking. Det er noen flere larver utenfor faresonen 16 dager enn 8 dager etter 50% klekking. Fra 16 til 22 dager etter 50% klekking opptrer det massedød blant larvene, og de fleste taperne og de som var i faresonen etter 16 dager dør ut. 25 dager etter klekking er det så å si bare larver utenfor faresonen tilbake.

Antallet av larver i plastposen var ikke kjent, så andelen av larvepopulasjonen i de forskjellige vektkategoriene er bestemt ved prøvetaking fra posen (fig. 19). 9 dager etter 50% klekking er det 17% tapere til stede, 42% er i faresonen mens 41% er utenfor faresonen. Det ble undersøkt 157 larver. 16 dager etter 50% klekking ble det bare funnet en eneste taper. Denne utgjorde 4% av prøven. Resten av larvepopulasjonen var utenfor faresonen. 24 dager etter klekking var alle larvene utenfor faresonen.

### 3.3.6. Kondisjon

Regresjonslinjen for logaritmen av tørrvekt mot logaritmen av standard lengde er vist på fig. 20. Linjen følger ligningen.

$$\log W (\text{tørrvekt}) = -1.58 + 3.4584 \log SL$$

med korrelasjonskoeffisient  $r^2 = 0.90$

Ligningen bygger på materiale fra sildelarvene var 9-39 dager gamle. Det er bare benyttet larver som har vært tilbudt gode betingelser til denne beregningen. Den relative kondisjonsfaktoren (Ehrlich et al. 1974) blir i tiden fra 9-39 dager:

$$RKF = \frac{W(\text{mg tørrvekt}) \cdot 10^3}{SL (\text{mm})^{3.4584}}$$

Larvene som ble benyttet i eksperimentene med de dårligste betingelsene krymper når de nærmer seg sultedød, og deres kondisjon vil bli beregnet alt for høyt. RKF kan benyttes til å beregne kondisjonen relativt sett til alle de andre larvegruppene innenfor dette tidsrommet. Larver som blir liggende

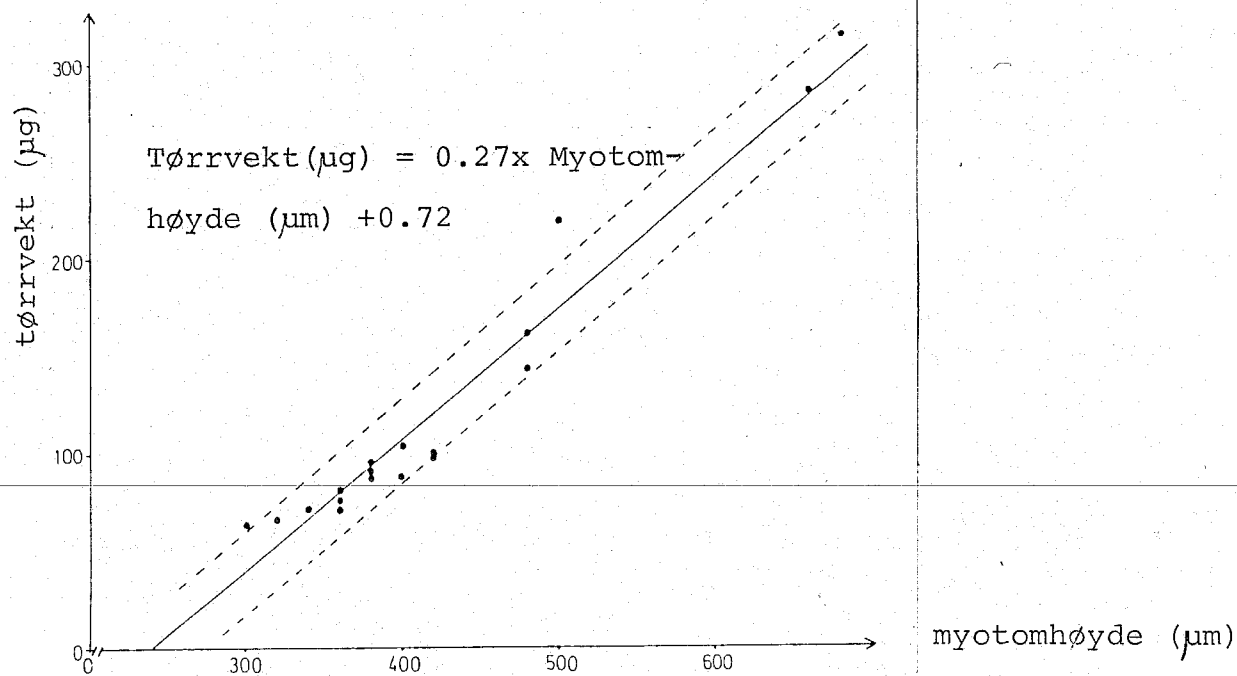


Fig. 21 Tørrvekt som funksjon av myotomhøyde.----- 95% konfidensintervall for en estimert tørrvektverdi.

under regresjonslinjen vil ha dårlig kondisjon og larver over regresjonslinjen god kondisjon.

Det er ønskelig å finne et morfometrisk uttrykk for larvenes kondisjon slik at en ikke trenger å bestemme larvenes tørrvekt. Fig. 21 viser et plot av myotomhøyde mot tørrvekt for et tilfeldig utvalg på 19 larver. En linjær regresjonslinje tilpasset dataene for kroppshøyde mot tørrvekt beskrives av ligningen:

$$\text{Tørrvekt } (\mu\text{g}) = 0.270 \cdot \text{Myotomhøyde } (\mu\text{m}) + 0.72$$

Determinasjonskoeffisienten ( $r^2$ ) har en verdi på 0.94. Dette tilsier at bare 6% av variasjonene i myotomhøyde ikke fører til en tilsvarende variasjon i tørrvekt.

Nullhypotesen  $H_0$ : Det er ingen samvariasjon mellom myotomhøyde og tørrvekt, ble forkastet på 1% nivå.

På figuren er tegnet inn 95% konfidensintervall for en estimert tørrvekt verdi.

*IM i dødningsruen?*

### 3.3.7. Stadievarighet og larvenes lengde i de forskjellige stadiene

Varighet av stadiene 1a og 1b:

Tabell 7 viser varigheten av stadiene 1a og 1b, de to første plommesekkstadiene (Doyle 1977) i eksperimentene i 1978 ved en temperatur på 8-9°C.

Tabell 7. Andelen av larvepopulasjonen (%) i stadiene 1A og 1B i perioden fra 50% klekking til 9 døgn etter klekking. 1978 eksperimentene.

Alder (døgn)	Stadium 1A	Stadium 1B	Stadium 1C	Antall larver
0	100	0	0	14
1	8	64	28	39
2	7	36	57	30
3	7	28	65	29
4	0	0	100	19
5	0	0	100	12
6	0	3	97	31
7	0	2	98	40
8	0	1	99	142
9	0	0	100	29

Alle larvene var i stadium 1a det første døgnet etter 50% klekking. Det andre døgnet dominerer larvene i 1b stadiet (64%), mens 1a stadiet nesten er borte (8%). Larvene i stadium 1c utgjør allerede 28% av larvepopulasjonen, andelen av 1c larver øker deretter, og det er ingen 1a og 1b larver til stede 4 dogn etter 50% klekking. 1a stadiet forsvinner ut av larvepopulasjonen 3 dogn etter 50% klekking.

Tabell 8 viser varigheten av stadiene 1a og 1b i 1979 eksperimentene.

Tabell 8. Andel av larvepopulasjonen (%) i stadiene 1A og 1B i perioden fra klekking til 9 dogn etter klekking. 1979 eksperimentene.

Alder (dogn)	Stadium 1A	Stadium 1B	Stadium 1C	Antall larver
0 <sup>x</sup>	73	27	0	22
0 <sup>xx</sup>	47	53	0	36
1	36	64	0	25
2	9	83	8	35
3	8	79	13	38
4	0	46	54	37
5	5	42	53	19
6	0	12	88	16
7	0	17	83	6
8	0	0	100	18

<sup>x</sup> under klekking

<sup>xx</sup> 9 timer etter klekking

Ved klekking var 73% av larvene i stadium 1a, 27% i stadium 1b. Det var larver i stadium 1a til stede i en lengre periode i 1979 enn i 1978. 1, 2 og 3 dogn etter klekking var 36, 9 og 8% av larvene i stadium 1a. Larver i stadium 1c ble funnet fra allerede det andre døgnet etter klekking. Larver i stadium 1c dominerte ikke før 4 dogn etter klekking. Det ble funnet en 1a larve 5 dogn etter klekking. Deretter ble ingen 1a larver registrert. 1b larvene dominerte larvepopulasjonen fra 0-3 dogn etter klekking og forsvant ut av larvepopulasjonen 9 dogn etter klekking.

Varigheten av 1c stadiet (1978):

Hvor lenge larvene var i 1c stadiet der plommesekken brukes opp, er avhengig av hvilke betingelser de ble tilbudt. Varigheten av 1c stadiet er vist i tabell 9, 10 og 11.

Tabell 9. Varighet av 1C stadiet. Byttedyrtetthet 3/ml. Antall larver i stadiene 1C og 2A er indikert.

Alder (døgn)	1C	2A	Antall larver
12	3	0	3
13	5	0	5
14	5	0	5
15	8	2	10
18	2	1	3
19	5	5	10
25	9	18	27
28	1	4	5
31	0	5	5
37	0	6	6
39	0	5	5

Det var ingen forskjell på varigheten av 1c stadiet hos larver tilbudt 3 byttedyr/ml fra gruppe A, B og C (tabell 9). Fram til og med 14 dager etter 50% klekking er det bare 1c larver til stede. Fra 16-31 dager etter 50% klekking følger en periode med både 1c og 2a larver. Deretter består larvepopulasjonen av 2a, 2b og 2c larver (Doyle 1977) fram til avslutning av eksperimentene.

Varigheten av 1c stadiet hos larvene fra larvegruppe A, B og C som ble tilbudt 1 byttedyr/ml er vist i tabell 10. Larvene fra gruppe A døde ut etter 22 døgn. En eneste larve fra denne gruppen nådde stadium 2a etter 18 døgn. Av larvene fra gruppe B er det ikke larver i stadium 2a før etter 25 dager etter 50% klekking. Det er både 1c og 2a larver til stede helt fram til avslutningen av eksperimentene. Varigheten av 1c stadiet hos larvene fra larvegruppe C, tilbudt 1 byttedyr/ml, skiller seg ikke fra varigheten av 1c stadiet hos larvene som ble tilbudt 3 byttedyr/ml. Det ble funnet en larve i 2a stadiet 16 døgn etter 50% klekking. Deretter øker andelen av 2a larver i populasjonen fram til avslutningen av

Tabell 10. Varigheten av 1C stadiet ved en byttedyrtetthet på 1/ml. Antall larver i stadiene 1C og 2A i larvegruppe A, B og C er indikert.

Alder (døgn)	1C			2A			Antall larver
	A	B	C	A	B	C	
12	3	-	-	0	-	-	3
13	-	5	-	-	0	-	5
14	-	-	5	-	-	0	5
16	-	5	4	-	0	1	10
18	2	-	-	1	-	-	3
19	-	5	4	-	0	0	9
22	1	5	3	0	0	2	11
25	-	2	8	-	3	27	40
28	-	4	-	-	1	-	5
31	-	3	-	-	1	-	4
39	-	1	-	-	5	-	6

0: ingen larver i dette stadiet

-: ingen larver fiksert

eksperimentet etter 25 døgn, da 77% av larvene var i stadium 2a. Varigheten av stadium 1c hos larvene fra larvegruppe C, tilbudt 0.5 byttedyr/ml, er vist i tabell 11.

Tabell 11. Varigheten av 1C stadiet ved en byttedyrtetthet på 0.5/ml. Antall larver i stadiene 1C og 2A er indikert.

Alder (døgn)	1C	2A	Antall larver
13	5	0	5
17	5	0	5
19	4	0	4
22	3	2	5
25	2	6	8

Larver i stadium 2a ble observert 22 dager etter 50% klekking og ved avslutningen av eksperimentet etter 25 døgn.

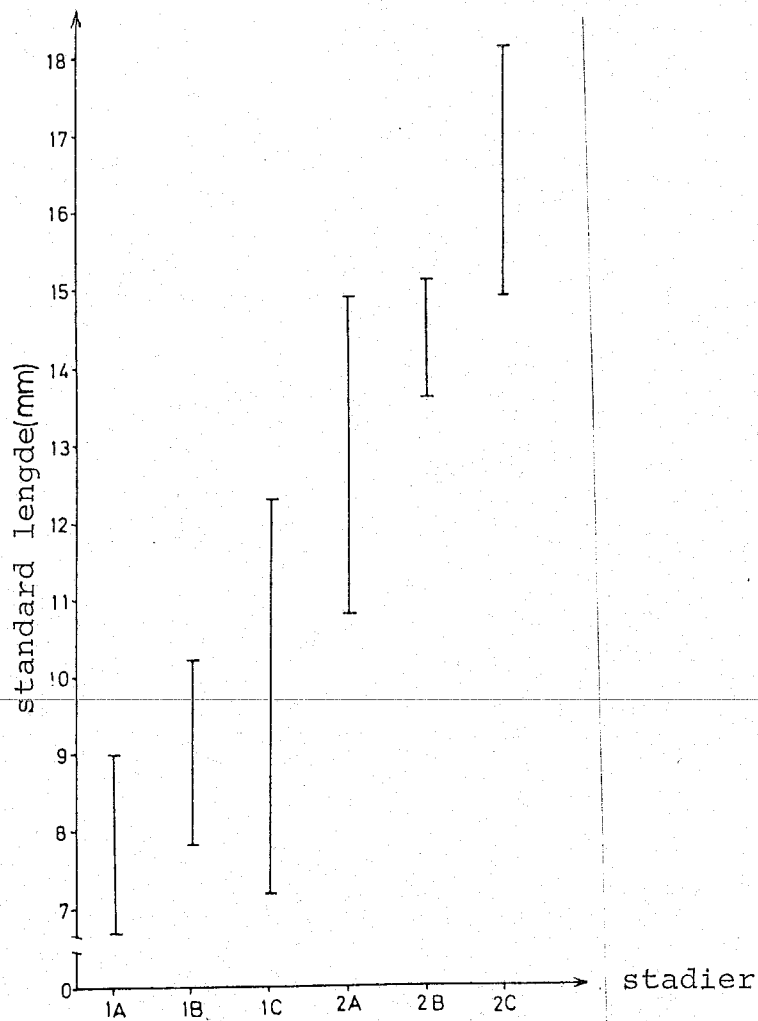


Fig. 22 Standard lengde av sildelarvene i de forskjellige stadiene (Doyle 1977).



1 larve fra hver av larvegruppene A og C, tilbudt 0.1 byttedyr/ml, var i stadium 2a ved fiksering 22 dager etter 50% klekking.

Lengden av larvene i stadium 1a-2c:

Fig. 22 angir minste og største standard lengde av sildelarvene i de forskjellige stadiene 1a-2c. Larvene i stadium 1a hadde en standard lengde på 6.7-9.0 mm, 1b larver 7.8-10.4 mm. 1c larvenes standard lengde varierte mest, 7.1-12.3 mm. Dette er også stadiet hvor de fleste larvene dør ut. 2a larver ble målt fra 10.8-14.9 mm. 2b og 2c larvene var dårlig representert i prøvene, men 2b larvene som var til stede målte mellom 13.6 og 15.1 mm, og 2c larvene 14.9-18.1 mm.

### 3.4. Ernæring

#### 3.4.1. Første fødeopptak

Første fødeopptak ble observert 4 døgn etter 50% klekking. Larvene var da i stadium 1b og 1c, den gjennomsnittlige larvelengden var 10.3 mm. Copepod nauplier, det viktigste byttedyret i hele eksperimentperioden, ble funnet i larvenes tarm 4 døgn etter 50% klekking. Den minste larven (stadium 1c) med copepod nauplier i tarmen var 10.0 mm. Bivalv larver ble også funnet i tarmen på 4 døgn gamle larver, samt i tarmen på en 9.8 mm lang 1b larve. Polychaet larver ble funnet i tarmen på larvene fra 7 døgns alder av. Den minste sildelarven med polychaet larve i tarmen var 9.9 mm lang, og den var i stadium 1b. Copepod egg ble funnet i larver fra 8 døgns alder av. Den minste larven med copepod egg i tarmen var 10.7 mm, og den var i stadium 1c. Copepoditter ble først funnet i tarmen hos larver som var 25 døgn gamle. Den minste larven med copepoditter i tarmen var 11.5 mm, og den var i stadium 2a. Copepod nauplier, bivalv larver og polychaet larver ble funnet i tarmen til larvene i hele eksperimentperioden. Sildelarvene beitet svært lite på copepod egg.

#### 3.4.2. Byttedyr tilsatt i eksperimentperioden

Tabell 12 viser hvilke grupper av byttedyr som var hovedbestanddelen av innsamlet plankton.

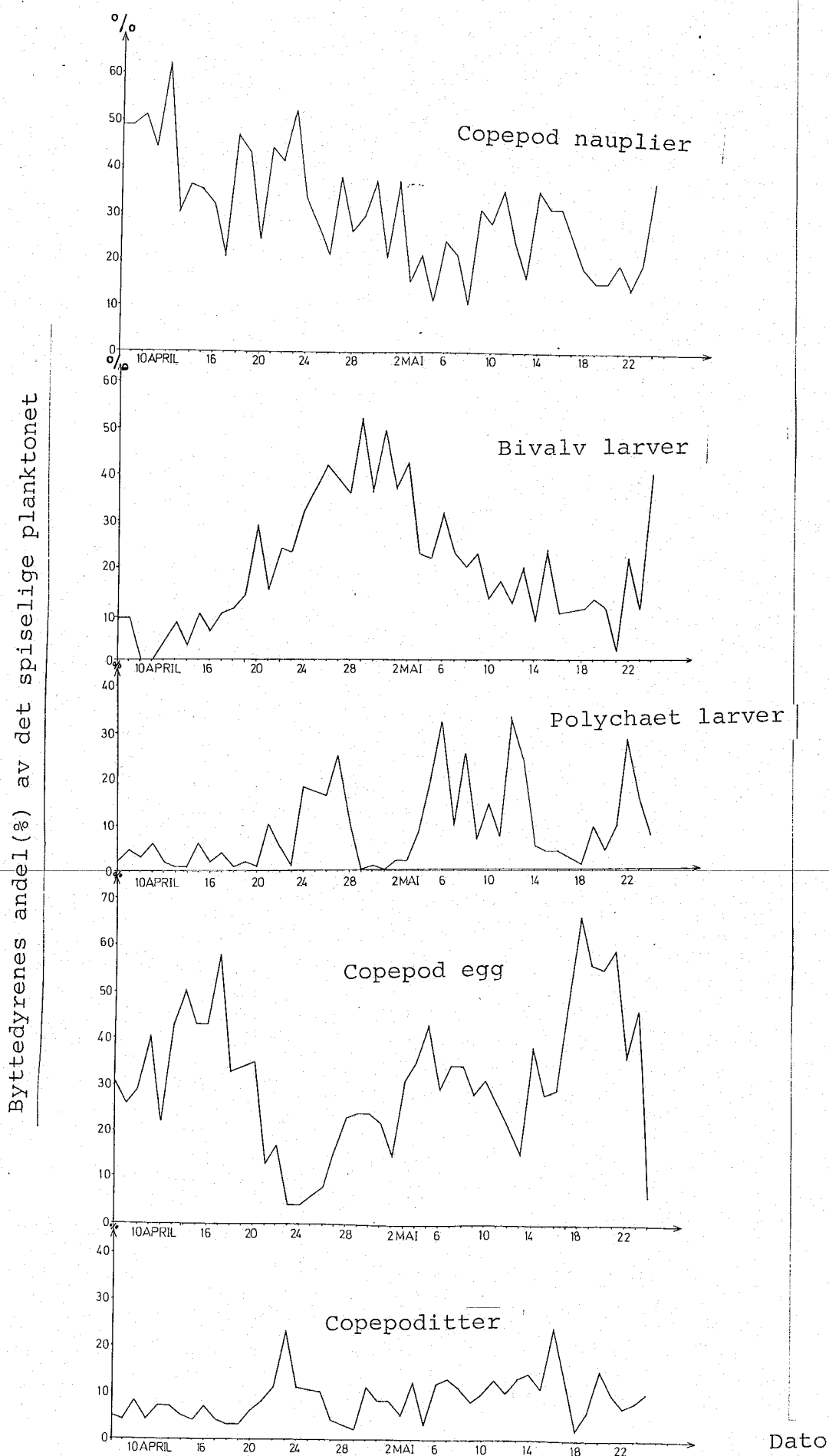


Fig.23 Byttedyrsammensetningen i tilsatt plankton. De forskjellige byttedyrenes andel (%) av det spiselige planktonet.

Tabell 12. Byttedyrorganismer i innsamlet plankton.

Gruppe	Byttedyrorganisme	Utviklingsstadium
1a	Calanoide copepoder:	egg, eggsekker, nauplier copepoditter
1b	Harpakticoide copepoder:	egg, eggsekker, nauplier, copepoditter og adulte
2	Bivalv larver:	hovedsakelig <u>Mytilus edulis</u> larver
3	Polychaet larver:	Spionide larver
4	Ostracod larver, pigghud larver, meduser (flere arter), Podon sp., krillarver, cirriped nauplier m.fl.	

Det var alt overveiende dyr i gruppe 1, 2 og 3 som ble identifisert i tarmen til sildelarvene. Andelen av copepod egg, copepod nauplier, copepoditter, bivalv larver og polychaet larver av totalt spiselig plankton i det innsamlete plankton i løpet av eksperimentperioden er vist i fig. 23. Ved eksperimentets begynnelse var andelen av copepod nauplier oppe i 50%. Etter 5 dager gikk andelen av copepod nauplier ned til 35%. I løpet av 14 dager utover i eksperimentperioden minket så nauplienes andel av totalt spiselig plankton til ca. 20%, med enkeltobservasjoner på 10%.

Det var svært lite bivalv larver til stede i det innsamlede planktonet ved eksperimentets begynnelse. Andelen av bivalv larver var deretter økende utover i eksperimentperioden med en maksimalverdi 29. april på 50%. Andelen av bivalv larver avtok så til 10%, med en enkeltobservasjon på 2%, 21. mai. Deretter økte andelen av bivalv larver helt mot slutten av eksperimentperioden til en verdi på 40%.

Det var lite polychaet larver til stede i det innsamlede planktonet under store deler av eksperimentperioden, men det var enkelte topper der polychaet larvene var mer tallrike. I periodene 24.-29. april, 4.-14. mai og 22.-23 mai var andelen av polychaet larver av totalt spiselig zooplankton 20-30%. Andelen av copepod egg varierte mellom 25% og 50% i eksperimentperioden, men i en periode (20.-28. april) var verdiene under 20% og 23. og 24. april ble det funnet verdier på ca. 4%.

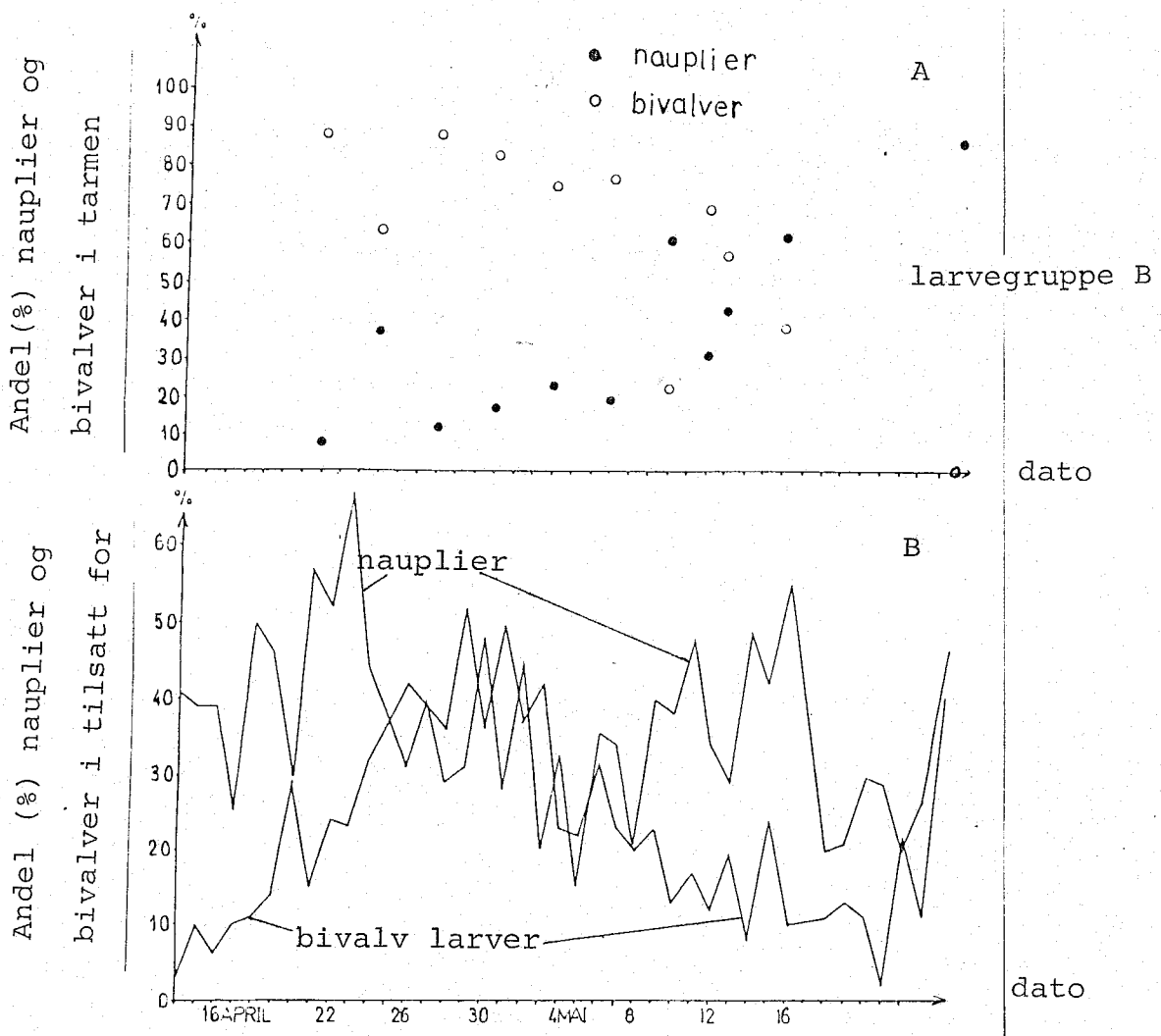


Fig.24 Andel av naupliar (naupliar+copepoditter) og bivalv larver i tarmen (A) og i tilsatt for (B).

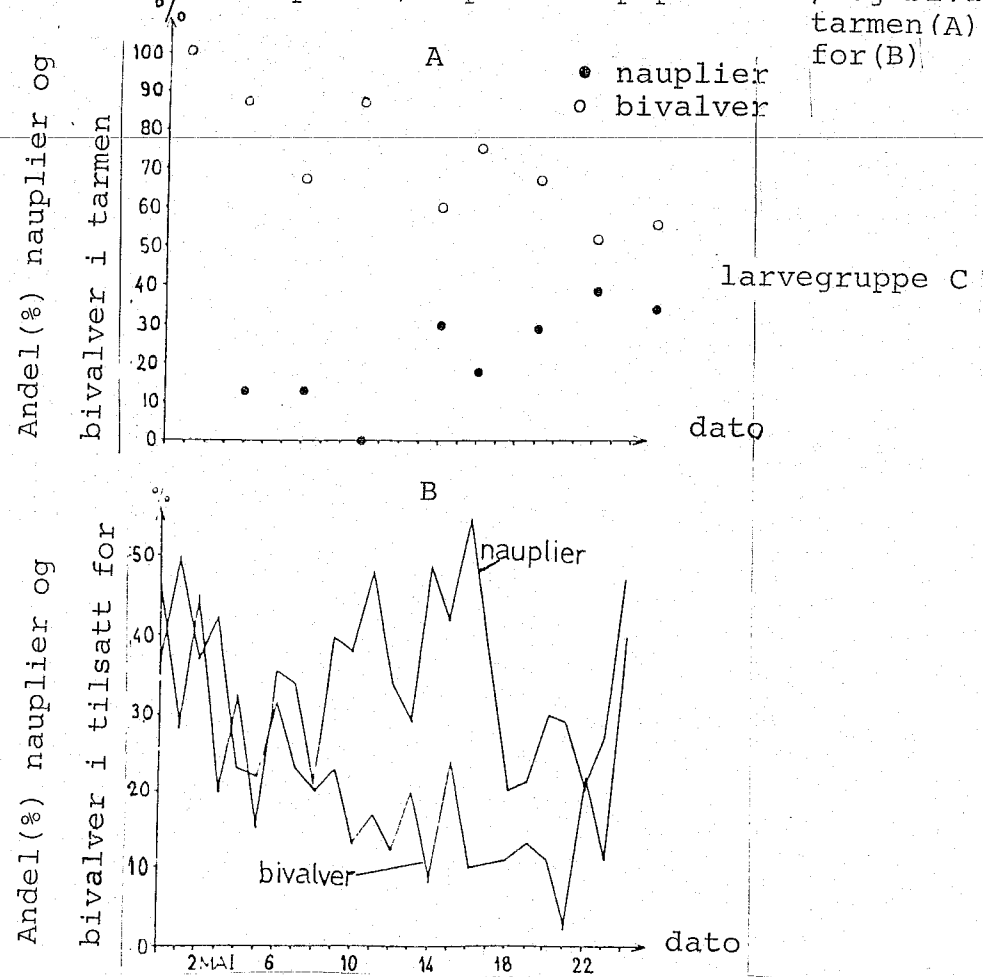


Fig.25 Andel av naupliar (naupliar+copepoditter) og bivalv larver i tarmen (A) og i tilsatt for (B).

Andelen av copepoditter og adulte copepoder lå rundt 5% i første del av eksperimentperioden (april) med verdier litt over 10% i perioden 22.-26. april. Senere (mai) var andelen av copepoditter og adulte copepoder rundt 10% med en maksimumsverdi (16. mai) på 24%.

### 3.4.3. Byttedyr i tarmen til sildelarvene

Fig. 24 og 25 viser andelen av bivalv larver og copepod nauplier + copepoditter i tarmen til sildelarvene og av totalt spiselig zooplankton i foret. Figurene viser at sildelarvene ved første næringsopptak hovedsakelig beiter på bivalv larvene som har liten unnvikelsesevne. Dette fortsetter de med i de påfølgende dagene. Larvene fra larvegruppe B ble tilbudt store mengder bivalv larver fra de var 10-20 dager gamle. Dette gjenspeiler seg i undersøkelsen av tarminnholdet ved at andelen av bivalv larver i tarmen er svært høyt i hele denne perioden, for senere å avta til 0 etter 38 dager (23. mai). Det samme gjelder sildelarvene fra larvegruppe C, hvor bivalv larvene utgjorde en hoveddel av tarminnholdet i tiden for første næringsopptak. Andelen av bivalv larvene avtok så utover i eksperimentperioden. Ved avslutning av larvegruppe C utgjør allikevel bivalv larvene en betydelig andel av tarminnholdet til disse larvene som ikke var eldre enn 25 dager da larvegruppen ble avsluttet.

Frekvensen av copepod nauplier + copepoditter i tarmen øker jevnt gjennom hele eksperimentperioden. Dette på tross av at andelen av disse byttedyr i tilsatt fôr ligger på et stabilt nivå mellom 20-30% mesteparten av den aktuelle del av eksperimentperioden. Andre byttedyr som copepod egg og polychaet larver opptrådte mer sporadisk i tarmen til sildelarvene og er derfor ikke nevnt her.

Ved undersøkelsen av tarminnholdet ble larvematerialet delt opp i tre lengdegrupper (se tabell 13). Antallet larver fiksert i de tre lengdegruppene er vist i tabell 14. Det er bare benyttet larver fra vekst- og overlevingseksperimentet i 1978. Larvene er eldre enn 3 dager, og de er tilbudt 0.1 spiselige organismer/ml eller mer. I tarmen til larvene som ble tilbudt lavere byttedyrtetthet ble det bare funnet uidentifiserbare rester av et byttedyr i en larve.

Tabell 13. Inndeling av larvene i lengdegrupper.

Lengdegruppe	Standard lengde	Kriterier for inndelingen
Gr. 1	Larver < 11 mm	Larver i tiden for første næringsopptak og larver som ikke klarer å beite tilfredsstillende
Gr. 2	Larver 11-12 mm	Larver som beiter tilfredsstillende (1c larver) og er i vekst
Gr. 3	Larver $\geq$ 12 mm	Larver eldre enn stadium 10, beiter tilfredsstillende og er i god vekst

Tabell 14. Antallet larver fiksert i de forskjellige lengdegruppene.

Byttedyrtetthet	Larvegruppe A				Larvegruppe B				Larvegruppe C				
	0.1	1	3	$\Sigma$	0.1	1	3	$\Sigma$	0.1	0.5	1	3	$\Sigma$
Lengdegr.1(<11mm)	21	14	12	47	10	16	21	47	25	26	20	19	92
Lengdegr.2(11-12mm)	2	-	1	3	15	24	13	52	4	12	31	20	67
Lengdegr.3( $\geq$ 12mm)	-	2	12	14	-	10	17	27	1	4	18	20	43

Tabell 15 viser byttedyrantallet i tarmen til larvene i de forskjellige lengdegruppene fra de forskjellige larvegruppene. Det ble funnet byttedyr i tarmen til 26% av larvene fra gr. 1 av i alt 184 larver. De tilsvarende tall for gruppe 2 og 3 var 56% og 65% av 122 og 84 larver. Totalt hadde 44% av 390 larver byttedyr i tarmen ved fiksering. Det ble funnet 411 bivalv larver, 214 copepoder (nauplier + copepoditter + adulte copepoder) og 34 andre byttedyr i tarmen til sildelarvene.

Det var larvene fra larvegruppe B som hadde flest byttedyr i tarmen. Tabell 16 viser andelen av larvene i de tre lengdegruppene tilbudt byttedyrtettheter mellom 0.1 og 3 pr. ml med byttedyr i tarmen.

Tabell 15. Byttedyrantallet i tarmen til forskjellige lengdegrupper og larvegrupper.

Lengde gr.	Bivalv larver				Copepoder nauplier copepoditter adulte			Andre		Ant. larver m. byttedyr i tarm	Tot. ant. larver
	$\Sigma$	$\bar{X}1$	$\bar{X}2$	$\Sigma$	$\bar{X}1$	$\bar{X}2$	$\Sigma$	$\bar{X}1$	$\bar{X}2$		
1	146	3.11	0.79	46	0.98	0.25	13	0.28	0.07	47	184
2	190	2.79	1.56	86	1.26	0.70	7	0.10	0.05	68	122
3	75	1.36	0.89	82	1.49	0.98	14	0.25	0.17	55	84
Alle	411	2.42	1.05	214	1.26	0.55	34	0.20	0.09	170	390

Larvegr.	Bivalv larver		Nauplier		Larver m. byttedyr	Tot. ant. larver
	$\bar{X}1$	$\bar{X}2$	$\bar{X}1$	$\bar{X}2$		
A	0.75	0.14	2.42	0.45	12	64
B	3.31	1.84	1.64	0.91	70	126
C	1.93	0.87	0.78	0.35	90	200

$\bar{X}1$  - Gjennomsnittlig antall byttedyr i tarmen til de larvene som hadde byttedyr i tarmen ved fiksering.

$\bar{X}2$  - Gjennomsnittlig antall byttedyr i tarmen til alle larvene.

$\Sigma$  - Det totale byttedyrantallet i tarmen til sildelarvene.

Tabell 16. Andel av larvene (%) i de forskjellige larvegruppene, tilbudt byttedyrtettheter mellom 0.1-3, med byttedyr i tarmen.

Larvegr. Byttedyrt.	Larvegruppe A				Larvegruppe B				Larvegruppe C				
	0.1	1	3	$\Sigma$	0.1	1	3	$\Sigma$	0.1	0.5	1	3	$\Sigma$
Lengdegr.1	5	0	8	4	30	31	33	32	8	46	30	63	36
Lengdegr.2	100	-	0	67	40	71	77	63	0	58	39	70	49
Lengdegr.3	-	50	58	57	-	60	94	81	100	75	33	75	58
Totalt	13	6	32	19	36	56	65	56	10	52	35	69	45

0: ingen larver med byttedyr i tarmen.

--: ingen larver fiksert i denne lengdegruppen.

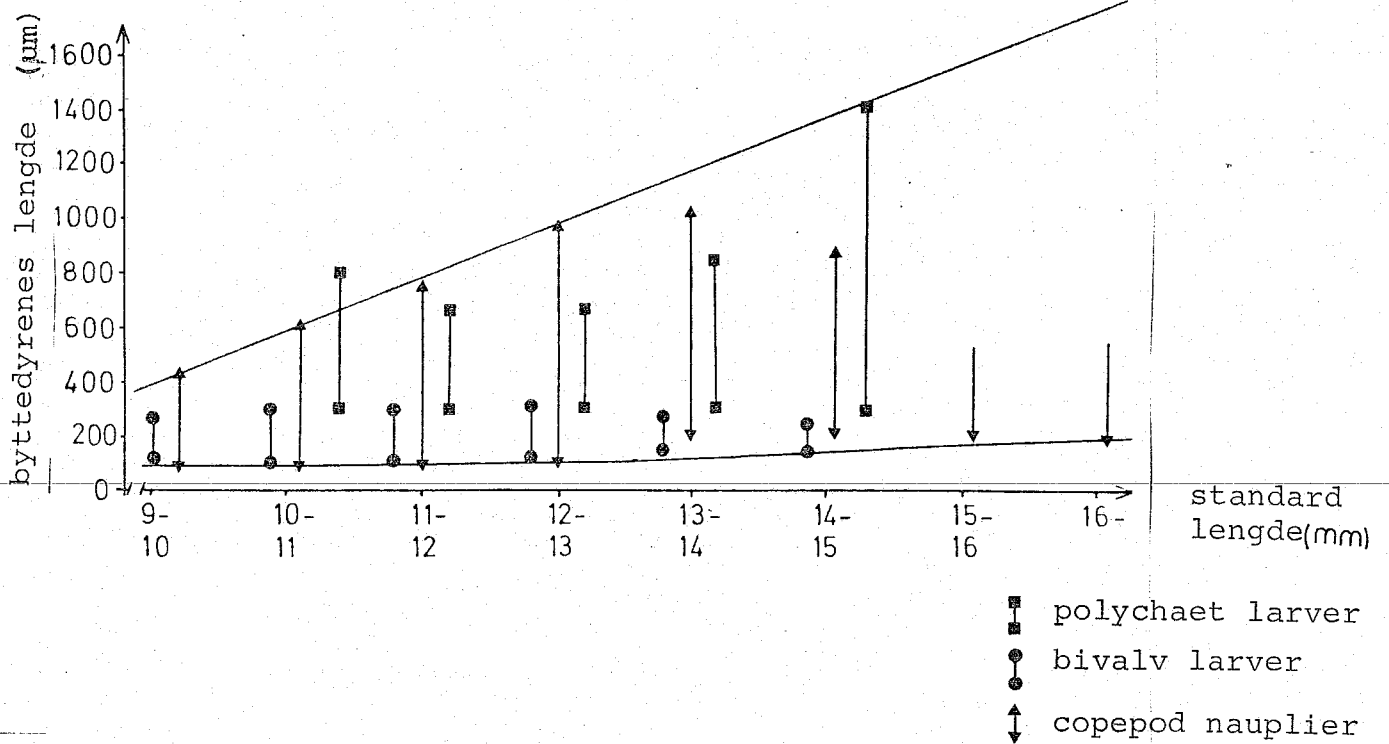


Fig.26 Aksepteringstrekant for sildelarver med en standard lengde mellom 9 og 16 mm.



Den største andelen av larver med byttedyr i tarmen ble funnet i larvegruppe B, deretter fulgte larvegruppe C. Den minste andelen med byttedyr i tarmen ble funnet i larvegruppe A. En spesielt høy verdi ble funnet hos larvegruppe A i lengdegruppe 2 tilbudt 0.1 byttedyr pr. ml. Dette skyldes at det ble fiksert bare 2 larver, og begge disse hadde byttedyr i tarmen. Det samme gjelder larvegruppe C, 0.1 byttedyr pr. ml. Her ble det bare fiksert en larve i lengdegruppe 3, og denne hadde byttedyr i tarmen.

Etter som byttedyrtettheten øker, blir det en større andel av larvene som har byttedyr i tarmen for alle tre larvegruppene. Ved den laveste byttedyrtettheten er det svært varierende hvor stor andel av larvene som har byttedyr i tarmen.

Etter en beiteperiode på 1 time ved en byttedyrtetthet på 4-5 pr. ml hadde 67% av 8 dager gamle larver og 82% av 22 dager gamle larver byttedyr i tarmen.

Den larven som hadde flest bivalvlarver i tarmen var 12.7 mm lang, og i tarmen til denne larven ble det funnet 20 bivalv larver og 2 copepod nauplier.

I en 14.0 mm lang larve ble det funnet 8 copepod nauplier og 2 bivalv larver. Dette var det høyeste antallet copepod nauplier som ble funnet i tarmen til noen sildelarver.

#### 3.4.4. Aksepteringstrekant

Fig. 26 angir forholdet mellom sildelarvenes lengde (SL) og lengden på dyrene de spiser. Ved første næringsopptak tar larven byttedyr fra 100-400  $\mu\text{m}$ . Figuren viser at det ble funnet en polychaet larve på 1400  $\mu\text{m}$  i en 14 mm lang sildelarve, og en copepoditt på 850  $\mu\text{m}$  i en 13 mm lang sildelarve. Den nedre grense for størrelsen på byttedyrene de spiser forandrer seg ikke så mye etter som sildelarvene vokser. Sildelarver helt opp til 16 mm tok 200  $\mu\text{m}$  store nauplier. Larvene med en standard lengde på 15-16 mm var så dårlig representert i prøvene at en øvre grense på byttedyrene disse spiste ikke er tatt med.

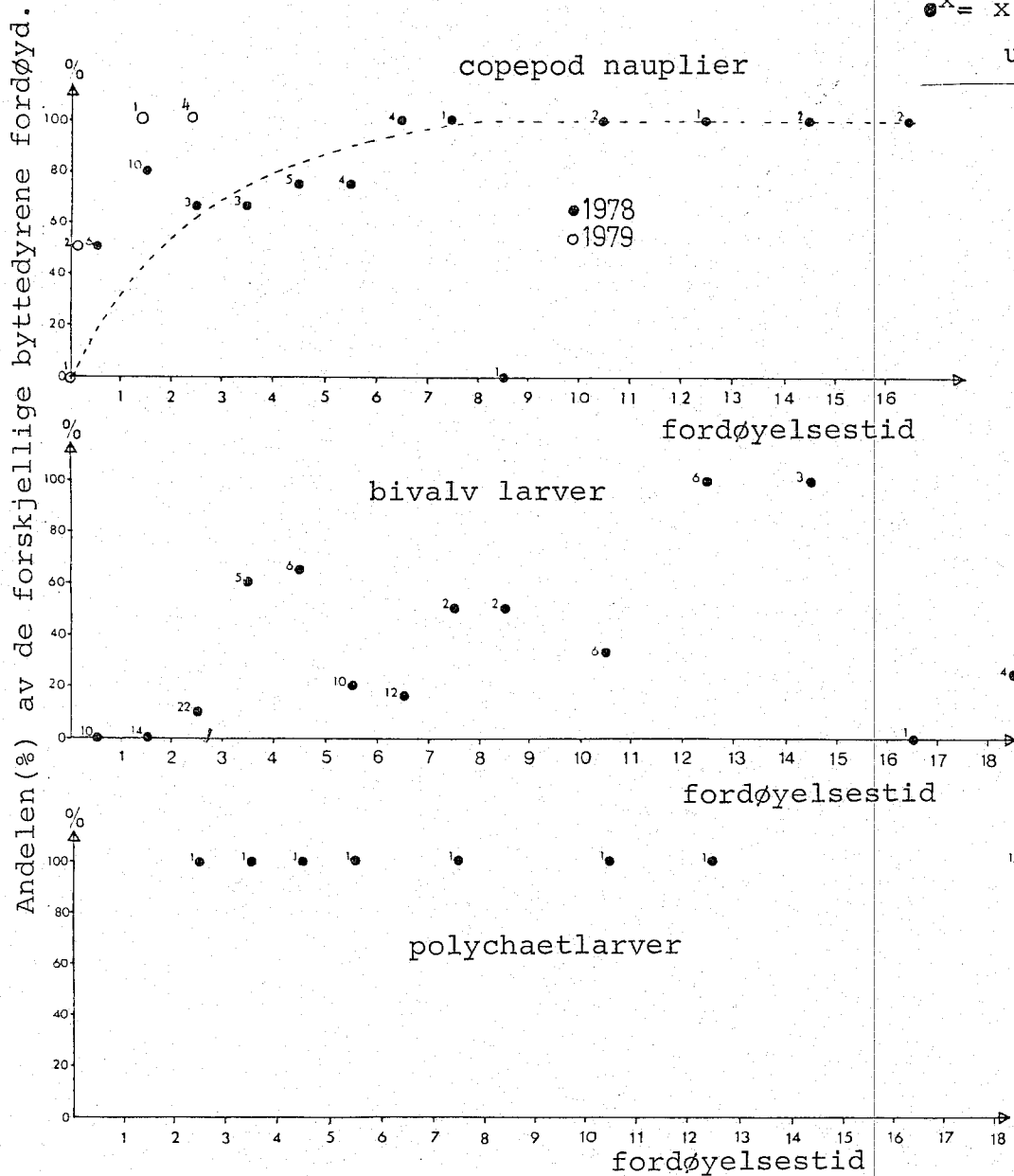


Fig. 27 Fordøyelsestid, 8 dager gamle larver. Andelen av byttedyrene fordøyd i løpet av 18 timer.

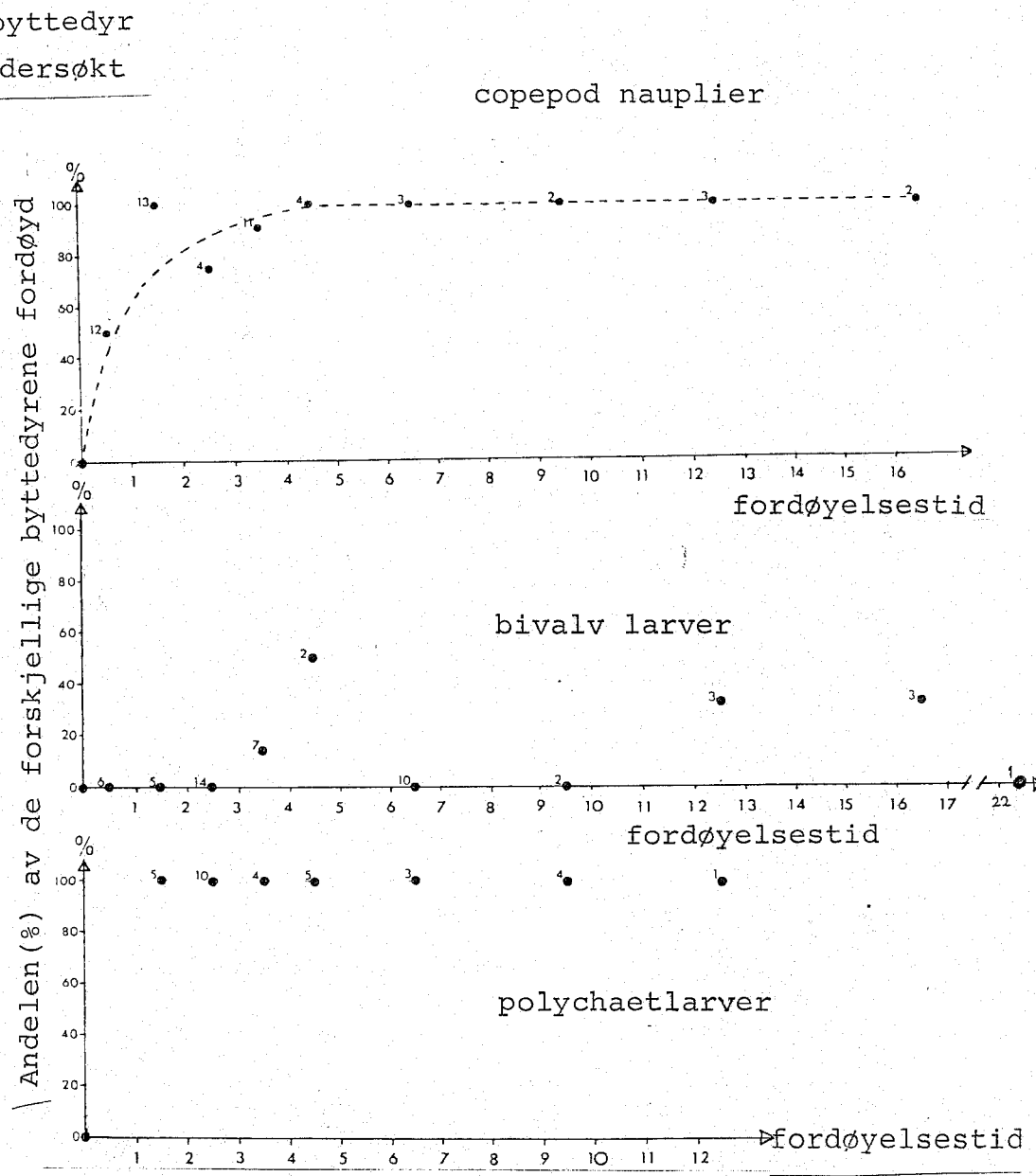


Fig. 28 Fordøyelsestid, 22 dager gamle larver. andelen av byttedyrene fordøyd i løpet av 22 timer.

### 3.5. Fordøyelseshastighet

#### 3.5.1. Fordøyelseshastighet

Eksperimentene i 1978 (fig. 27 og 28) viste at 50% av copepod naupliene ble fordøyd i løpet av en halv time, både av 8 dager og 22 dager gamle larver. Etter en og en halv time var 80 og 100% av copepod naupliene fordøyd av henholdsvis 8 og 22 dager gamle larver. Ingen ufordøyde copepod nauplier ble funnet i tarmen til 22 dager gamle sildelarver etter mer enn  $3\frac{1}{2}$  times fordøyelsestid. Det ble funnet 1 ufordøyd copepod nauplius av 4 undersøkte etter  $2\frac{1}{2}$  time, og en ufordøyd av 11 undersøkte etter  $3\frac{1}{2}$  times fordøyelsestid. Når det gjelder 8 dager gamle larver ble det funnet 1 ufordøyd copepod nauplius etter  $2\frac{1}{2}$ ,  $3\frac{1}{2}$ ,  $4\frac{1}{2}$ ,  $5\frac{1}{2}$  og  $8\frac{1}{2}$  times fordøyelsestid av 3, 3, 5, 4 og 1 undersøkte byttedyr. 22 dager gamle larver fordøyer copepod nauplier i løpet av  $1\frac{1}{2}$  time, mens resultatene fra de 8 dager gamle larver ikke var så entydig, selv om det må kunne antas at fordøyelsestiden var 1-2 timer.

Eksperimentene ble gjentatt i 1979 under de samme betingelser, men temperaturen var litt lavere ( $6^{\circ}\text{C}$ ). Det ble bare benyttet 9 dager gamle larver. Svært få larver beitet tilfredsstillende, og det ble funnet svært få byttedyr i tarmen. Resultatene kunne bekrefte det inntrykket 1978-eksperimentene ga (se fig. 27) at sildelarver fordøyer copepod nauplier svært raskt (1-2 timer) allerede fra tiden for første fødeopptak.

Det ble ikke funnet noen forskjell mellom fordøyelseshastigheten i lys og i mørke.

De fleste bivalv larvene passerer ufordøyd gjennom tarmen. Noen få tomme bivalvskall ble funnet etter en fordøyelsestid på 3-4 timer. Dette gjelder både 8 og 22 dager gamle larver.

Det ble funnet polychaetlarverester i tarmen både til 8 og 22 dager gamle larver. I larvene som ble undersøkt etter  $\frac{1}{2}$  times fordøyelsestid ble det ikke funnet fordøyde polychaet larver mens det ble funnet børster fra polychaet larver etter  $1\frac{1}{2}$  time hos 22 dager gamle larver, og etter  $2\frac{1}{2}$  time hos 8 dager gamle larver. Polychaet larvene var alltid fullstendig fordøyd slik at fordøyelsestiden er mindre enn  $1\frac{1}{2}$  og  $2\frac{1}{2}$  time for 22 og 8 dager gamle larver.

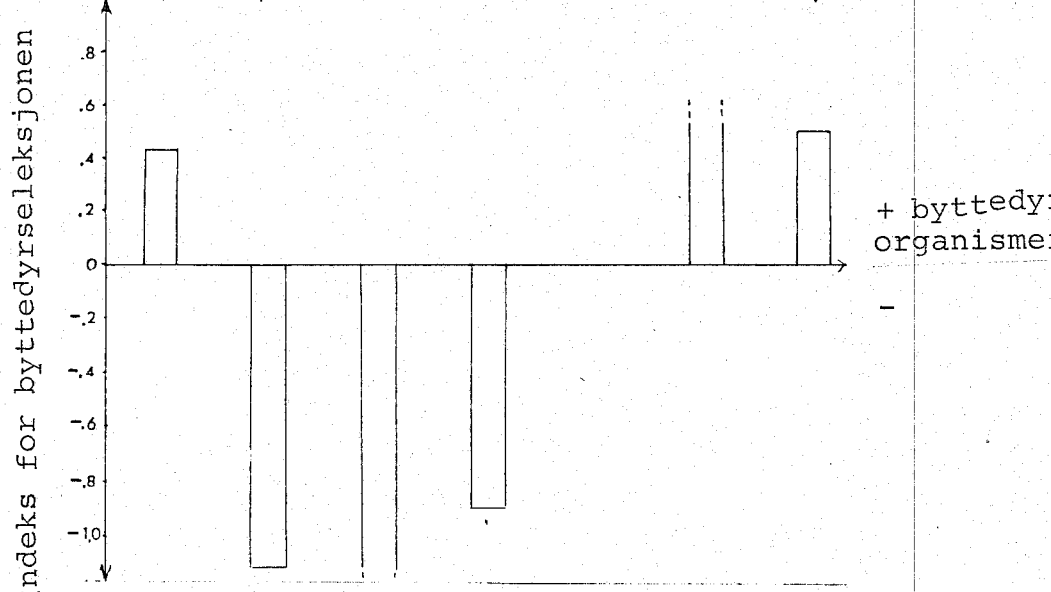
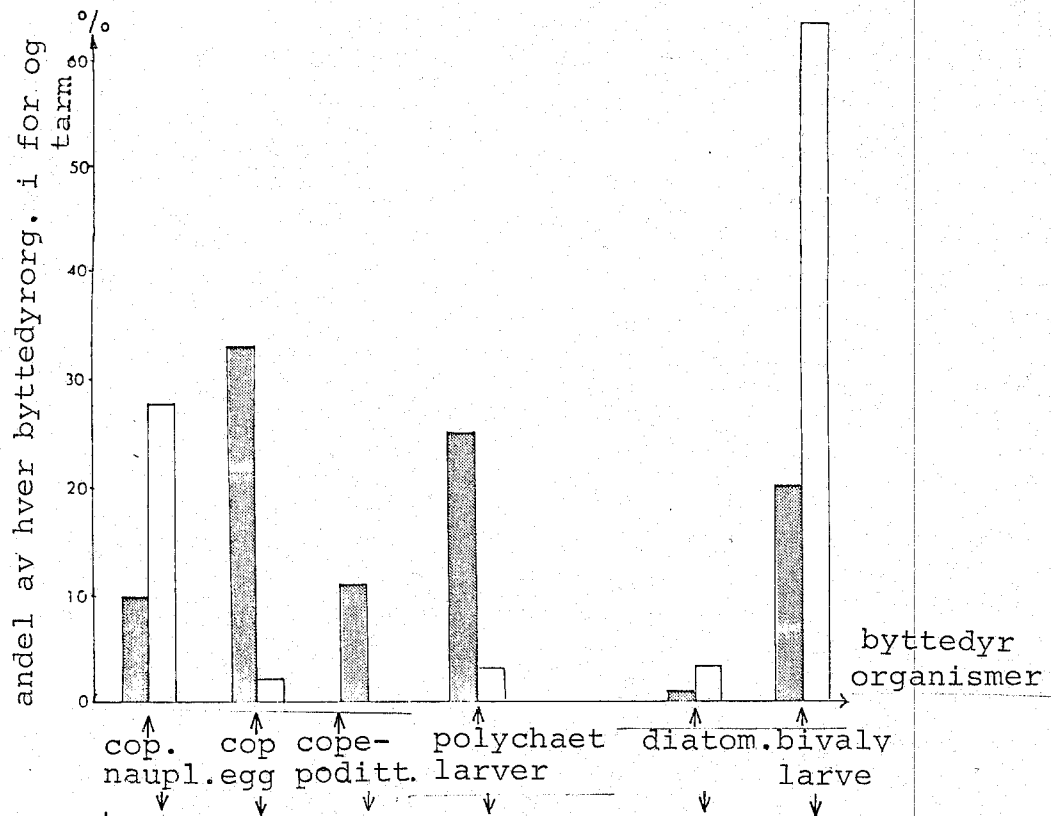


Fig. 29 Byttedyrseleksjon i 8 dager gamle larver

andel av hver byttedyrorg. i for og tarm

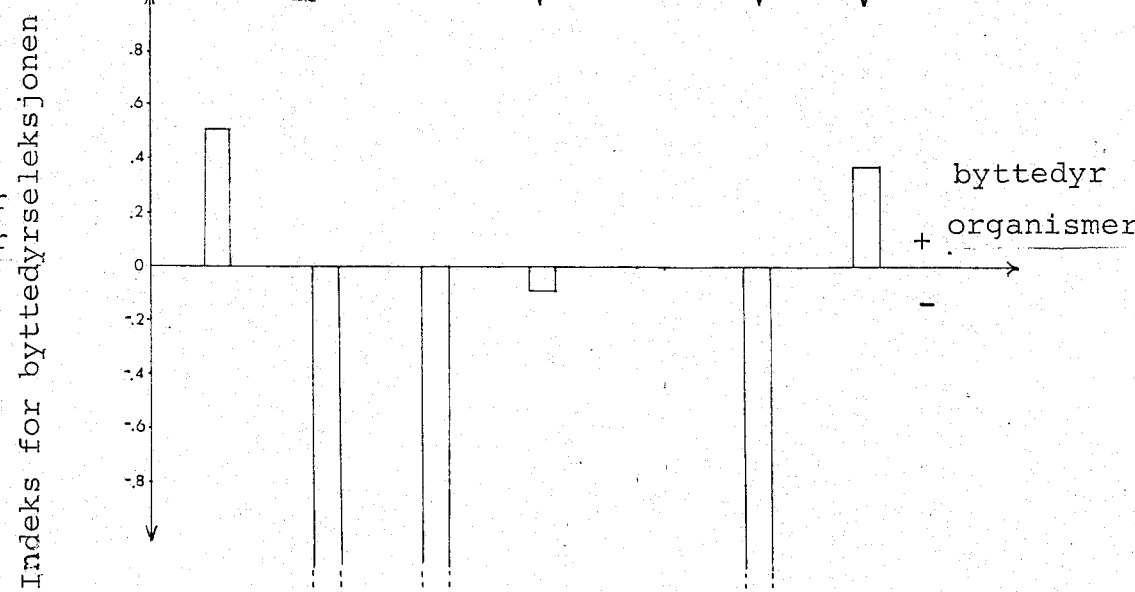
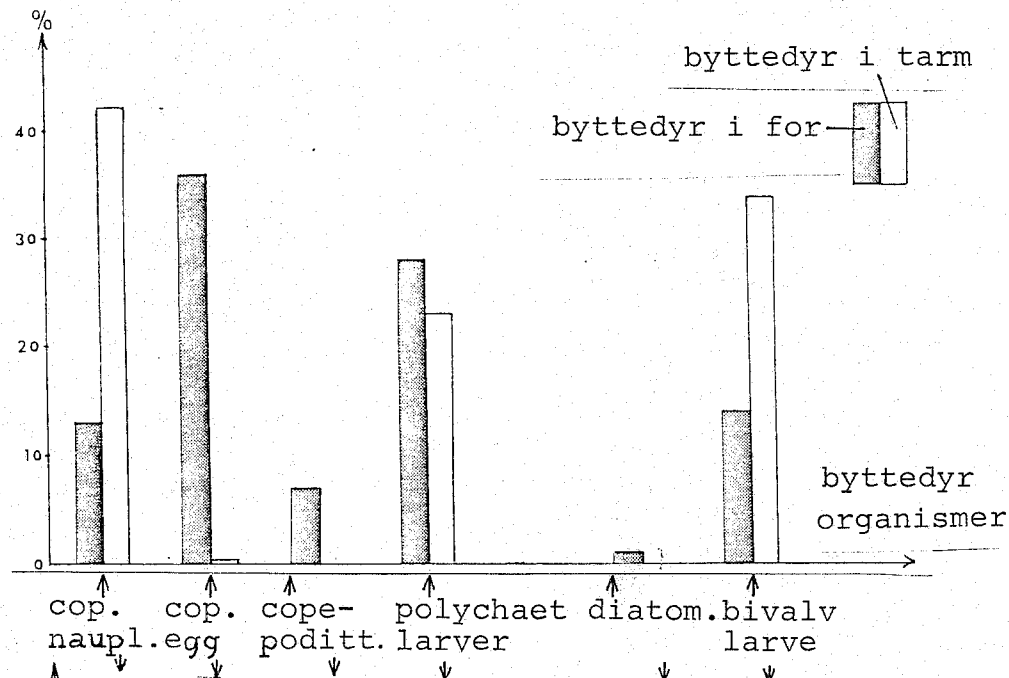


Fig. 30 Byttedyrseleksjon i 22 dager gamle larver

### 3.5.2. Passeringstid

Den maksimale passeringstiden gjennom tarmen til 22 dager gamle larver var 13 timer for copepod nauplier, 24 timer for bivalv larver og 12 timer for polychaet larver.

### 3.6. Byttedyrseleksjon

#### 3.6.1. Art

Både 8 og 22 dager gamle larver viste en sterk positiv seleksjon for copepod nauplier og bivalv larver (fig. 29 og 30). 8 dager gamle larver synes å unngå copepod egg, copepoditter og polychaet larver, med både copepod egg og polychaet larver ble funnet i tarmen. De 8 dager gamle larvene viste en sterk positiv seleksjon for diatoméer. Men det meget begrensede materialet som er tilgjengelig når det gjelder dette byttedyret gjør at en ikke bør legge for stor vekt på dette resultatet. De 22 dager gamle larvene unngikk copepod egg og copepoditter. Bare 1% av larvene hadde copepod egg i tarmen mens det i det tilsatte fôret var over 30% copepod egg. Det ble ikke funnet copepoditter i tarmen til disse larvene. Larvene viste en svak negativ seleksjon for polychaet larver. Andelen av larvene med de forskjellige byttedyrene i tarmen er vist i tabell 17.

Tabell 17. Andel av larvene (%) med forskjellige byttedyrorganismer i tarmen.

Larve alder	Copepod nauplier	Copepod egg	Copepod-itter	Polychaet larver	Dia- toméer	Bivalv larver	Tomme
8 dager	30	3	0	4	4	28	33
22 dager	42	1	0	30	0	31	18

#### 3.6.2. Byttedyrseleksjon m.h.p. størrelse

Fig. 31 viser antallet copepod nauplier og bivalv larver (i de forskjellige 100  $\mu$ m intervallene) fra 100 til 600  $\mu$ m i tarmen til tre lengdegrupper av sildelarver (tabell 13).

Alle larvene fra 1978 eksperimentene er tatt med, slik at resultatene ikke bare gjenspeiler størrelseforandringer av byttedyrene i det tilsatte fôret. Bivalv larver ble bare funnet i størrelse mellom 100 og 300  $\mu$ m i tarmen. Larvene beiter ikke på noen bestemt størrelsesgruppe av bivalv larver.

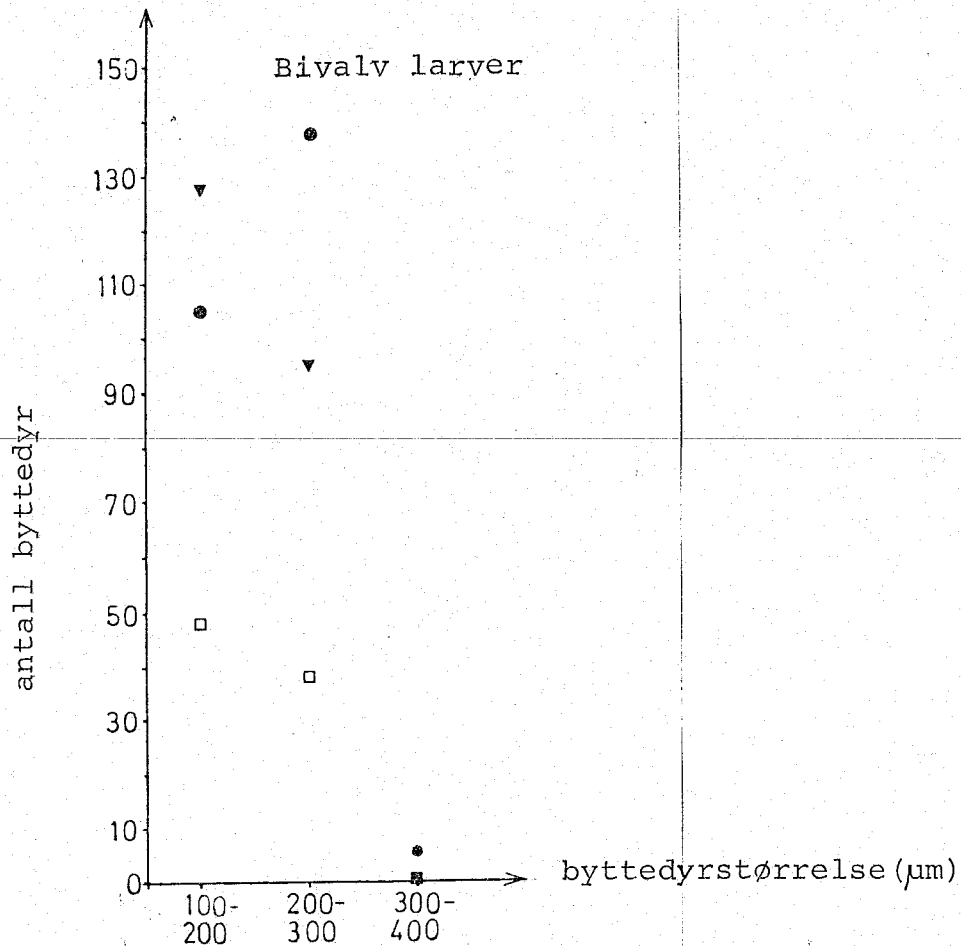
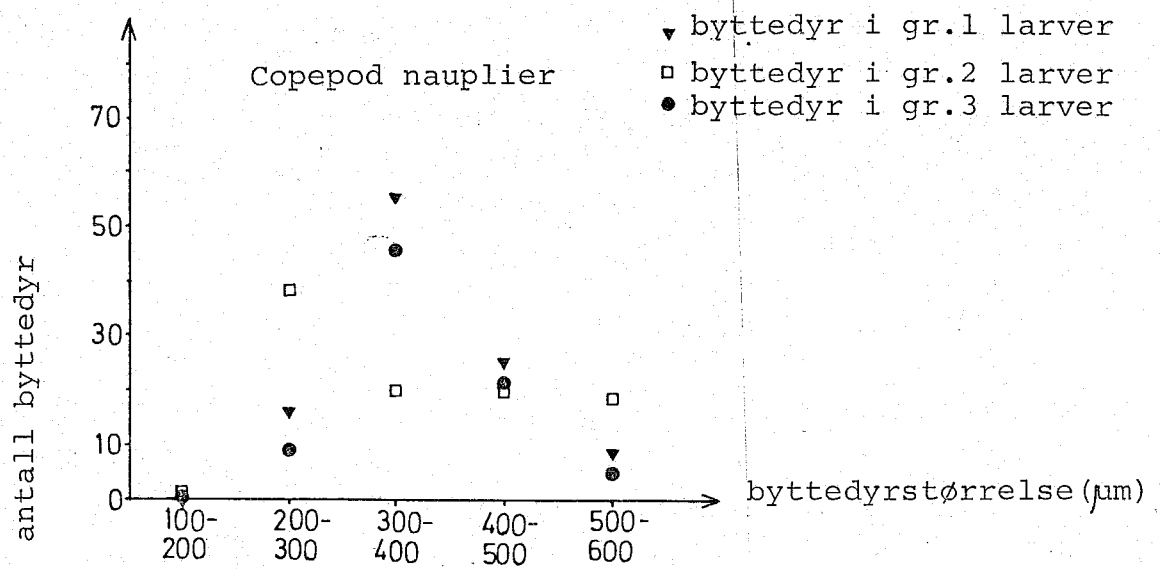


Fig. 31 Størrelse på copepod nauplier og bivalv larver funnet i tarmen til larver i lengdegruppe 1,2 og 3.

Dette gjelder larver i gr. 1, 2 og 3. Nauplier av størrelse mellom 100 og 600  $\mu\text{m}$  ble funnet i tarmen til sildelarvene. I larvene i gr. 1 og 2 ble det funnet flest nauplier i størrelse mellom 300 og 400  $\mu\text{m}$ . I larvene i gruppe 3 derimot, ble det funnet flest nauplier med størrelse mellom 200 og 300  $\mu\text{m}$ .

### 3.7. Daglig rasjon

Den daglige rasjonen er bestemt ved å undersøke tarminnholdet til sildelarvene. Tarminnholdet blir omgjort til kalorier. Jeg gikk ut i fra at larver med maksimal kalorimengde inneholdt i tarmen har etablert en tilfredsstillende beiteadferd, og at disse larvene er i vekst. Disse larvene ble derfor undersøkt når den daglige rasjonen skulle bestemmes. Den daglige rasjonen til larver i vekst består av to tarmfyllinger og beregnes lik den dobbelte maksimale kalorimengde i tarmen.

Tabell 18 viser kaloriinnholdet av de forskjellige byttedyrorganismer som ble funnet i tarmen til sildelarvene. Nauplier med en standard lengde mellom 150 og 600  $\mu\text{m}$  inneholdt fra 0.35 til 22.7  $\times 10^{-3}$  cal. pr. organisme (Gaudy 1974, Laurence 1976).

Tabell 18. Kaloriinnhold av byttedyrene.

Byttedyr	Byttedyrstørrelse ( $\mu\text{m}$ )	Kaloriinnhold
Nauplier (calanoide cop.)	SL = 150	$0.35 \times 10^{-3}$ cal
	" 200	$0.84 \times 10^{-3}$ cal
	" 250	$1.64 \times 10^{-3}$ cal
	" 300	$2.84 \times 10^{-3}$ cal
	" 350	$4.50 \times 10^{-3}$ cal
	" 400	$6.72 \times 10^{-3}$ cal
	" 450	$9.57 \times 10^{-3}$ cal
	" 500	$13.13 \times 10^{-3}$ cal
" 600	$22.70 \times 10^{-3}$ cal	
Harp. copepoder (adulte) + copepoditter	SL = 500	$3.65 \times 10^{-3}$ cal
	" 600	$9.67 \times 10^{-3}$ cal
	" 700	$15.35 \times 10^{-3}$ cal
	" 800	$22.92 \times 10^{-3}$ cal
Egg	Radius = 50	$0.25 \times 10^{-3}$ cal
	" 100	$0.47 \times 10^{-3}$ cal
	" 150	$1.58 \times 10^{-3}$ cal
Pol.larve	Lengde = 500	$5.7 \times 10^{-3}$ cal
Bivalv larve	Skallbredde = 100	$0.12 \times 10^{-3}$ cal
	" 150	$0.44 \times 10^{-3}$ cal
	" 200	$1.05 \times 10^{-3}$ cal

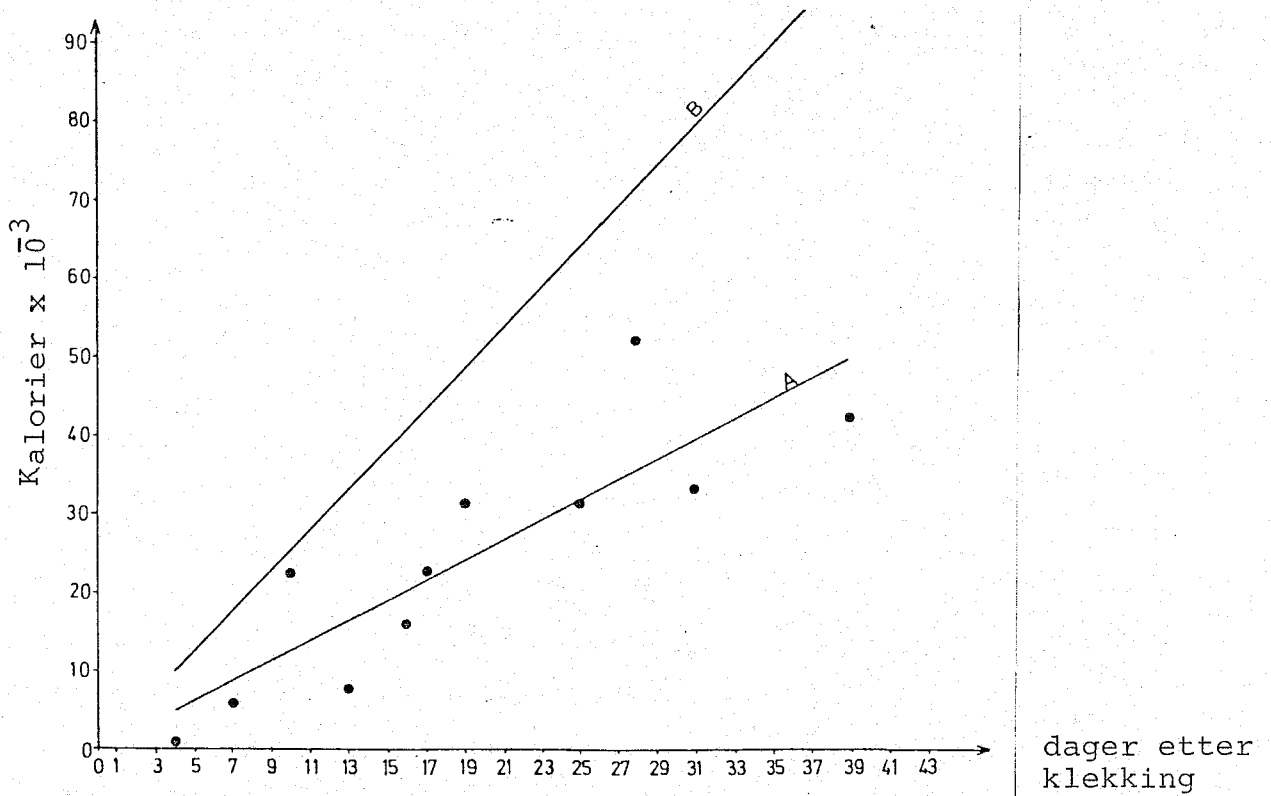


Fig.32 Maksimalt kaloriinnhold pr. tarmfylling (A), og daglig rasjon (B) som funksjon av larvenes alder.

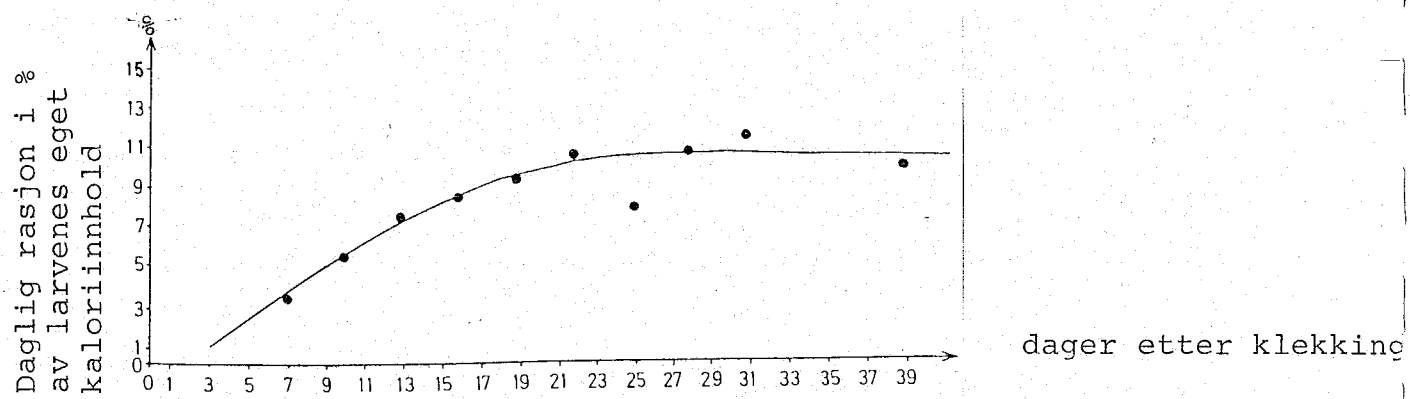


Fig.33 Daglig rasjon i % av larvenes eget kaloriinnhold som funksjon av larvenes alder.



Fordøyelseshastighetseksperimentene og opparbeidelse av larvene fra vekst/overleving-eksperimentene har vist at bivalv larver i de fleste tilfelle passerer gjennom tarmen uten å bli fordøyd. Her blir energigevinsten for en sildelarve som har en bivalv larve i tarmen satt lik 0.

Fig. 32 angir maksimal kalorimengde funnet i tarmen til sildelarvene ved forskjellig alder. Larvene er fra larvegruppe B og C tilbudt 1 og 3 byttedyr/ml. Disse larvene vokste parallelt 0.08-0.12 mm/dag (tab. 5). Larvene fra larvegruppe A hadde for få byttedyr i tarmen til å kunne benyttes i denne undersøkelsen.

Lineær regresjon er anvendt på maksimalpunktene for kalorimengde pr. tarmfylling, og er benyttet for å beskrive sammenhengen mellom larvenes alder og kalorimengde i tarmen. Linjen A er regresjonslinjen som er fremkommet ved denne regresjonen. Ligningen for denne linjen er:

$$\text{Maksimalt kaloriinnhold pr. tarmfylling} = 1.28 \times (\text{alder i døgn}) - 0.13$$

Determinasjonskoeffisienten,  $r^2 = 0.75$ .

Det blir antatt at larven som har maksimal kalorimengde i tarmen har beitet tilfredsstillende, og at larven fyller tarmen 2 ganger daglig. Ligningen for daglig rasjon blir da:

$$\text{Daglig rasjon} = 2 \times \text{maksimalt kaloriinnhold pr. tarmfylling} = 2.56 \times (\text{alder}) - 0.26.$$

Fig. 33 angir daglig rasjon som % av larvens eget kaloriinnhold ved forskjellig alder. Larvene er fra larvegruppe B og C og tilbudt 1 og 3 byttedyr/ml. Kalorimengden av larvene er lik gjennomsnittlig tørrvekt av larvene ved en bestemt alder i  $\mu\text{g} \times 5 \times 10^{-3}$  cal (Laurence 1977).

Da larvene var 7 dager gamle, utgjorde den daglige rasjonen 3.3% av larvenes eget kaloriinnhold og steg jevnt til 10% da larvene var 22 dager gamle. Deretter holdt den seg på ca. 10% med en minimumsverdi etter 25 dager på 8.9%. Kurven er trukket etter skjønn.

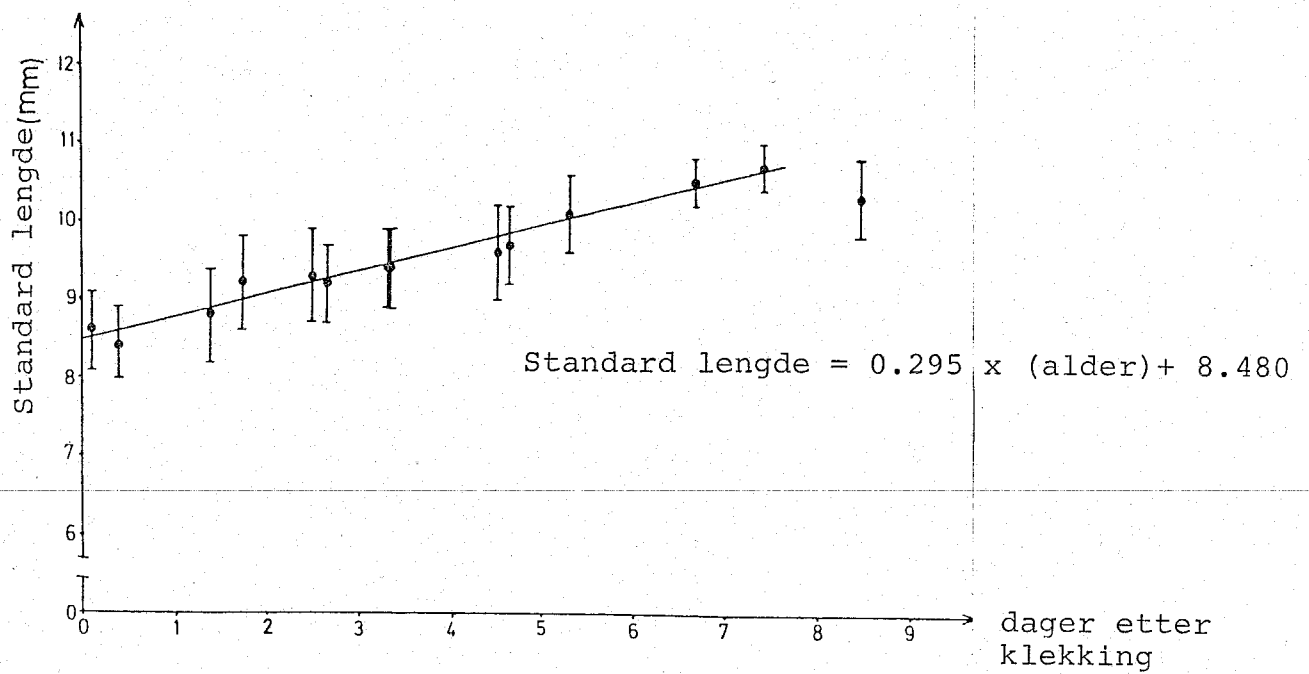


Fig.34 Lengdeøkning på plommeseekstadiet. Gjennomsnittslengder med standard avvik.

### 3.8. Kritisk byttedyrtetthet

Den kritiske byttedyrtettheten, tettheten som er så stor at larvene klarer å få dekket stoffskiftet, er beregnet for tiden omkring plommesekkabsorpsjon.

Standard lengde inngår i formlene for beitesuksess og gjennomført vannvolum utviklet av Beyer & Laurence (1979). Disse parametrene inngikk i beregningen av den kritiske byttedyrtettheten, og dette er grunnen til at standard lengde av larvene på plommesekkstadiet ble undersøkt.

Tørrvekten og kaloriinnholdet av plommesekken ble bestemt ved hjelp av volumbetraktninger av plommesekken til larvene i stadievarighets-eksperimentet i 1979 (Laurence 1969).

Tørrvekten av larve med plommesekk var kjent fra veiingene, og kaloriinnholdet av larvene fra klekking til plommesekkabsorpsjon kunne bestemmes ved hjelp av litteraturverdier for kaloriinnholdet i 1 g plommemasse og 1 g larve.

Den daglige rasjonen som skal til for å få dekket stoffskiftet er satt lik endringen i kaloriinnholdet av larvene i løpet av et døgn, når larvene ikke blir tilført byttedyrorganismer. Den kritiske byttedyrtettheten er lik forholdet mellom den daglige rasjonen og produktet av beitesuksess, fordøyelseeffektivitet og det vannvolumet larvene klarer å gjennomføre i løpet av en beiteperiode.

#### 3.8.1. Lengdeøkning på plommesekkstadiet

Fig. 34 viser økning av sildelarvenes standard lengde på plommesekkstadiet. Punktene er avmerket med standard avvik. Regresjonslinjen følger ligningen:

$$\text{Standard lengde (mm)} = 0.295 \times \text{alder (døgn)} + 8.480, r^2 = 0.96$$

Ligningen bygger på materiale fra sildelarvene var nyklekket til de var 7 døgn gamle, og 220 plommesekkklarver er målt i dette eksperimentet. Atten  $8\frac{1}{2}$  dager gamle larver er holdt utenfor da de fleste av dem ikke hadde plommesekk. Standard lengde på disse larvene var også kortere enn standard lengde på de 6 og 7 dager gamle larvene. Standard avvik er minst det 6. og 7. døgnet. Den daglige lengdeøkningen på plommesekkstadiet er 0.295 mm.

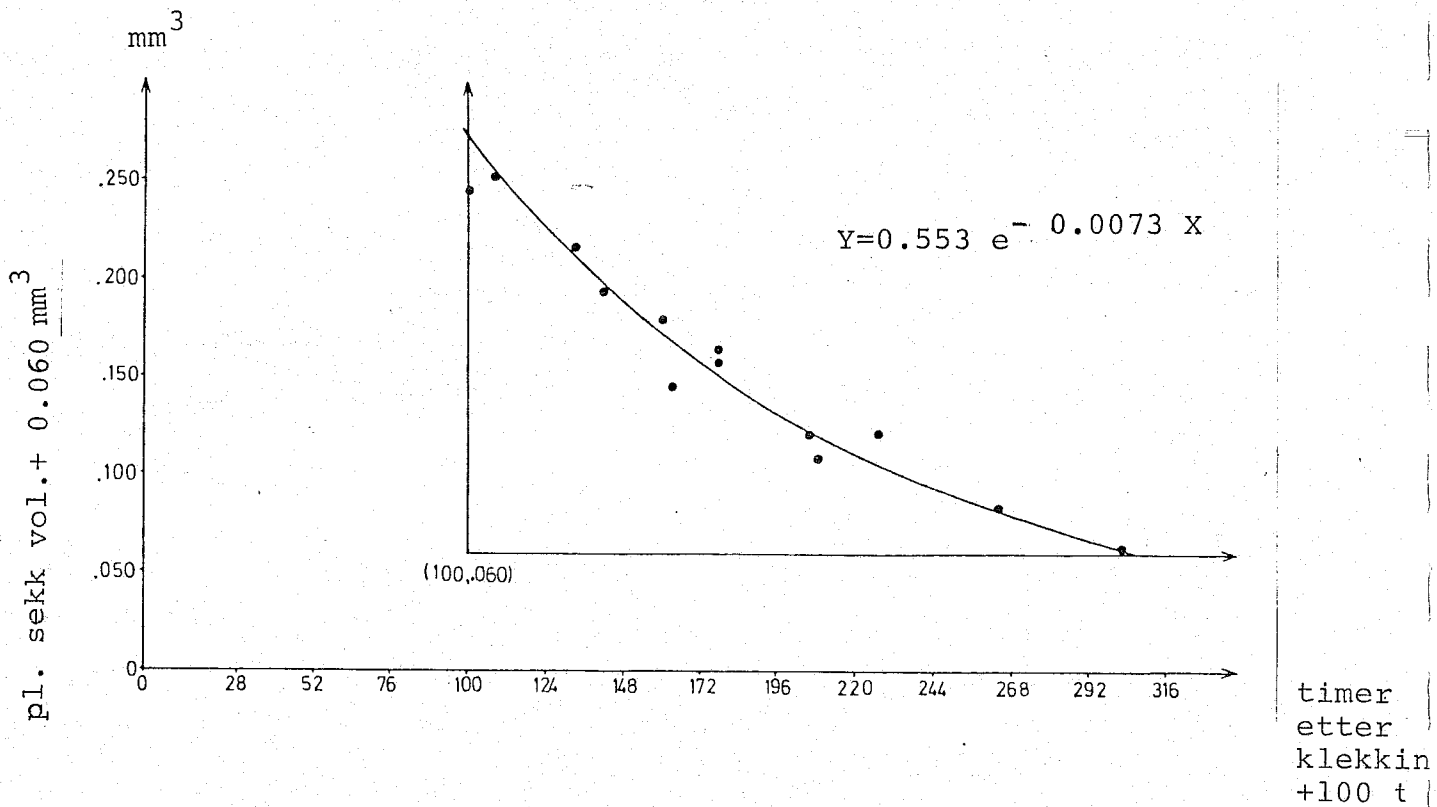


Fig.35 Plommesekkvolum som funksjon av larvenes alder.

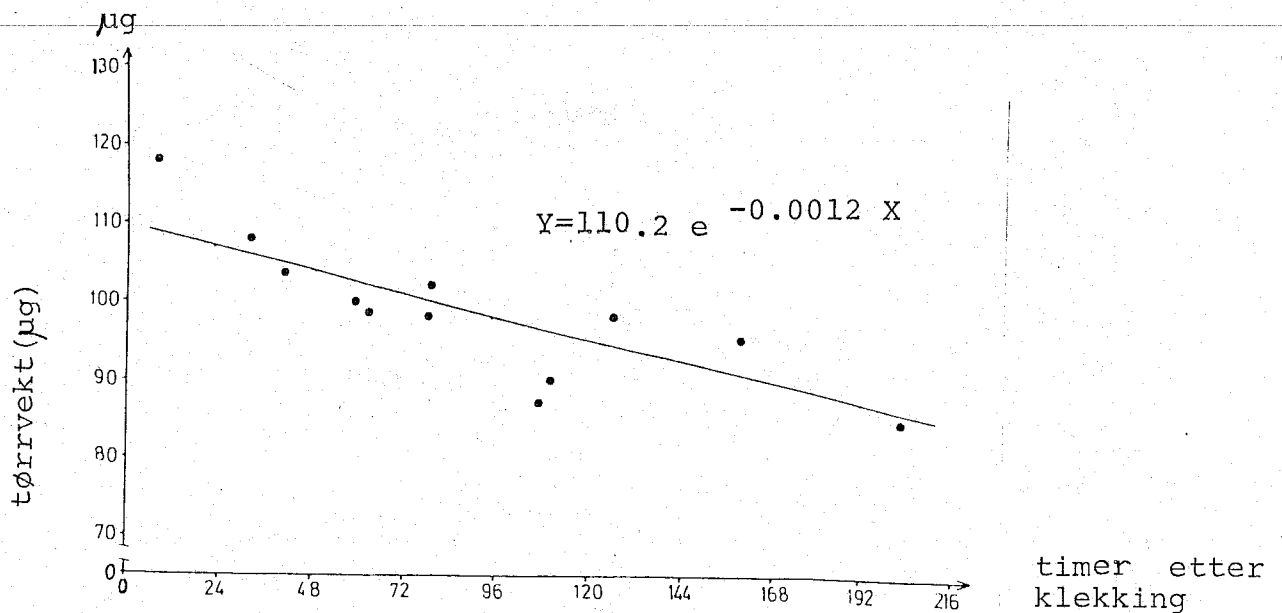


Fig.36 Endring i tørrvekt på plommesekkstadiet som funksjon av larvenes alder.

3.8.2. Kritisk byttedyrtetthet

Fig. 35 og 36 viser volumet av plommesekken og larvenes tørrvekt fra klekking til 8 dagers alder. Det er de uforede larvene (n = 238) fra stadievarighetseksperimentene som er benyttet i denne beregningen.

Når det gjelder beregningene av plommesekkvolumet, oppnås en svært god tilpasning av en eksponentialfunksjon til dataene ved å flytte koordinatsystemet slik at det opprinnelige origo får koordinatene (100,0.060). Regresjonslinjen følger ligningen:

$$\text{Plommesekkvolum} + 0.060 \text{ mm}^3 = 0.553 e^{-0.0073x} \text{ (timer etter klekking + 100 timer)}, r^2 = 0.97$$

Skjæringspunktet med den opprinnelige Y-aksen forklares ut fra at vekst og metabolisme pågår mens larvene er inne i egget. At kurven skjærer den opprinnelige X-aksen kan sees som et uttrykk for at larven forbruker sitt eget kroppsvev etter at plommesekken er oppbrukt. Årsaken til at en eksponentialfunksjon lar seg godt tilpasse dataene er at det antas at larvene forbruker mest av plommesekken (og taper mest vekt) rett etter klekking da de er inne i sin sterkeste vekstfase.

Til dataene for endringen av tørrvekten over tid er også en eksponentialfunksjon tilpasset ut fra de samme betraktninger:

Regresjonslinjen følger ligningen:

$$\text{Tørrvekt } (\mu\text{g}) = 110.2 \times e^{-0.0012 \times \text{timer etter klekking}}, r^2 = 0.67$$

Tørrvekten av plommesekken er funnet ved hjelp av volumbetraktninger av plommesekken (Laurence 1969), da det er gått ut fra at tørrvekten av et gitt volum plommemasse er den samme for sildelarver og larver av stormunnet bass (Micropterus salmoides). Kaloriinnholdet av 1 g plommemasse og 1 g larve (tørrvekt) er satt lik 5994 og 5003 kalorier (Laurence 1969, 1977). Tabell 19 viser plommesekkvolum, tørrvekt og kaloriinnhold av larver 1-8 døgn etter klekking. Tabellen viser at larven taper  $16.0 \times 10^{-3}$  cal den 7. til 8. dagen etter klekking. Denne energimengden går med til å opprettholde stoffskiftet. I Lindåspollene er gjennomsnittsstørrelsen av

Tabell 19. Plommesekkvolum, tørrvekt og kaloriinnhold av larvene på plommesekkstadiet.

Timer etter klekking	Plommesekk volum (mm <sup>3</sup> )	tot.	Tørrvekt larve (µg)	pl.sekk	Kal.innhold totalt (cal x 10 <sup>-3</sup> )	Kal. tap (cal x 10 <sup>-3</sup> )
0	0.207	109.9	54.0	56.9	605.3	-
24	0.164	106.8	62.5	44.3	578.3	27.1
48	0.128	103.8	69.2	34.6	553.3	24.9
72	0.098	100.8	74.3	26.5	530.6	22.7
96	0.072	97.9	78.5	19.4	509.2	21.4
120	0.051	95.2	81.4	13.8	489.8	19.4
144	0.033	92.5	83.6	8.9	471.4	18.4
168	0.018	89.8	85.0	4.8	454.2	17.2
192	0.006	87.3	85.7	1.6	438.2	16.0

naupliene som larvene beiter på ved første næringsopptak 250 µm (standard lengde) (Johannessen, pers. med.).

Kaloriinnholdet av en nauplius på denne størrelsen er beregnet til  $1.64 \times 10^{-3}$  cal. Larven må absorbere en energimengde tilsvarende 9.8 byttedyr av denne størrelsen gjennom tarmveggen for å få dekket sitt kaloribehov på dag 7-8. For å finne kritisk byttedyrtetthet må følgende parametre bestemmes: Beitesuksess, fordøyelseseffektivitet og det vannvolum larven gjennom søker i løpet av en beiteperiode.

Gjennomsøkt vannvolum er beregnet etter Beyer & Laurence (1979) og Blaxter & Staines (1971), beitesuksess og fordøyelseseffektivitet er beregnet etter Beyer & Laurence (1979). Gjennomsøkt vannvolum pr. i dag er ifølge Beyer & Laurence (1979):  $s = 28.953 l^3$  ml/dag der l er larvens standard lengde. Beitesuksess er ifølge Beyer & Laurence (1979) lik sannsynligheten (E) for at en larve skal angripe under forutsetning av at den har fått øye på et byttedyr multiplisert med sannsynligheten ( $P_0$ ) for at utfallet mot byttedyret skal være vellykket.

$$P(\text{suksess}) = E \cdot P_0$$

$$E = 1 - e^{-(0.2157 l - 1.59)^2}$$

$$P_0 = 0.9 - 6.531 e^{-0.28 l}$$

l = standard lengde

Fordøyelseseffektiviteten  $B(W)$  er ifølge Beyer & Laurence (1979):  
 $B = 0.8 [1 - 0.625 e^{-0.002 (W-70)}]$  der  $W$  er larvenes tørrvekt i  $\mu\text{g}$ .  
 Den kritiske byttedyrtetthet =  $\frac{\text{daglig rasjon}}{S \cdot E \cdot P_0 \cdot B}$

Tabell 20 angir verdiene for beitesuksess, fordøyelseseffektivitet (Beyer & Laurence 1979), gjennomsøkt vannvolum (Beyer & Laurence 1979, Blaxter & Staines 1971) samt kritisk byttedyrtetthet for minste og største larve og larven med middels lengde og vekt.

Tabell 20. Kritisk byttedyrtetthet og verdiene til en del parametre til å beregne denne,  $7\frac{1}{2}$  døgn etter klekking.

	E	P <sub>0</sub>	s1 (liter) / s2 (liter)	B	K.Bd.t.
1	.347	.545	24.43	.309	7
	"	"	2.3	"	73
2	.403	.574	26.60	.318	5
	"	"	4.6	"	30
3	.458	.600	28.90	.331	4
	"	"	5.8	"	19

s1 - Fra Beyer & Laurence (1979)

s2 - Fra Blaxter & Staines (1971)

1 - Den minste larven SL = 10.4 mm. Tørrvekt = 79  $\mu\text{g}$

2 - Larven med gjennomsnittslengde og vekt SL = 10.7 mm.  
 Tørrvekt = 88.6  $\mu\text{g}$

3 - Den største larven SL = 11.0 mm. Tørrvekt 102  $\mu\text{g}$

Tabellen viser at den kritiske byttedyrtettheten ligger mellom 4 og 7 byttedyr pr. liter, med verdier for gjennomsøkt vannvolum etter Beyer & Laurence (1979). Når verdiene for gjennomsøkt vannvolum er hentet fra Blaxter & Staines (1971), ligger den kritiske byttedyrtettheten mellom 19 og 73 byttedyr pr. liter.

Her er ikke medregnet den energien som skal til for å fange byttedyrene. Et angrep på et byttedyr er like energikrevende for larven som å svømme to kroppslengder (Beyer & Laurence 1979).

Dette tilsvarer en energimengde i størrelsesorden  $0.0008 \times 10^{-3}$  cal (Beyer & Laurence 1979, Holliday et al. 1964 og Swift & French 1954).

Larven utfører ca. 75 angrep i løpet av en beiteperiode (18 timer). Energimengden som går med til dette er  $0.06 \times 10^{-3}$  cal, som tilsvarer 0.04 byttedyrorganismer. Dette vil ikke føre til nevneverdige forandringer av den kritiske byttedyrtettheten. I tillegg er det så stor usikkerhet i kaloriberegningene av byttedyrene at 4/100 byttedyr blir maskert av denne usikkerheten.

### 3.9. Krymping og døgnsnedannelse

#### 3.9.1. Krymping

Krymping av sildelarvene med standardavvik er vist i tabell 21.

Tabell 21. Krymping.

År	Fiks. middel	Bedøvelses- middel	Salinitet i fikseringsvæsken	Fiks. tid	Krymping i %	SD
1978	4% formalin	MS 222	15‰	3 mnd.	10	-
1979	"	Benzokain	30‰	1 døgn	5.4	0.4
1979	"	"	"	1 mnd.	5.4	0.7

I 1978 ble larvene opparbeidet etter 3 mnd., og de hadde da krympet med 10% av lengden som de hadde ved fiksering. I 1979 krympet larvene 5.4%, og all denne krympingen foregikk det første døgnet etter fiksering. I 1978 ble de bedøvet med MS 222, i 1979 med Benzokain. Fikseringsvæskens saltholdighet var 17‰ i 1978 og 30‰ i 1979. Larvene ble fiksert i 4% formalin.

#### 3.9.2. Døgnsnedannelse

I 1979 ble otolithene av 16 døgn gamle larver fiksert i 70% sprit undersøkt for å påvise døgnsoner. Otolithene inneholdt 3 døgnsoner. 8 dager senere inneholdt de 11 døgnsoner.

2 måneder etter fiksering var larvene i 1979 fremdeles helt transparente, og otolithene som ikke var oppløst var lette å finne. Disse larvene var blitt bedøvet med Benzokain og fiksert i 4% buffret formalin.



### 3.10. Larveadferd i eksperimentakvariene og larvenes fordeling i plastposene

Da larvene i larvegruppe A var 11-12 dager gamle (laboratorieeksperimentet 1978), var det stor forskjell på adferden til larvene tilbudt 0, 0.001, 0.01, 0.1 og de som var tilbudt 1 og 3 byttedyr pr. ml. Larvene ved de laveste byttedyrtetthetene var lite bevegelige og ble ført passivt omkring i akvariene. Disse larvene døde før det var gått 22 dager. Larvene tilbudt 1 og 3 byttedyr/ml, spesielt de som var tilbudt 3 byttedyr/ml, var svært aktive. De var spredt rundt i akvariet, og flere larver ble observert med byttedyr i tarmen. En fikk inntrykk at at larvene tilbudt mindre enn 0.1 byttedyr pr. ml nådde "PNR" ca. 12 dager etter 50% klekking.

En av larvene fra laboratorieeksperimentet hadde en cirriped nauplius i tarmen. Cirriped nauplius hadde punktert tarmen, og sopp (*Saprolegnia*) hadde angrepet punkteringsstedet.

I plastikkposeeksperimentet var larvene lette å fange ved en alder av 8-9 dager. Larvene ble fanget i skumringen og 2 timer framover. I skumringen oppholdt de seg helt oppe i overflaten. Etter som det mørknet opptrådte de mer spredt i posen, men de var fremdeles lette å fange v.h.a. en (5 W) undervannslykt og et 500 ml plastikkbeger. Larvene lot seg overføre til eksperimentakvariet uten at noen merkbar dødelighet inntraff (< 5%). Da larvene var blitt 16-24 dager gamle, var det svært vanskelig å fange dem med de samme redskapene. De var meget aktive, og de var jevnt fordelt i posen. Bare noen få av de 24 dager gamle larvene klarte overføringen til eksperimentakvariene. Selv om de tilsynelatende var uskadet, døde flesteparten. Det ble observert at disse larvene presset tarminnholdet ut av tarmen mens de var bedøvet med benzokain.

#### 4. DISKUSJON

##### Overleving:

I denne undersøkelsen ble det observert en bedre overleving av larvene fra naturlig gyttede egg enn larvene fra kunstig befruktete egg. Larver fra kunstig befruktete egg har i de fleste tilfelle blitt benyttet i laboratorieundersøkelser med sildelarver (Blaxter 1968, Rosenthal 1969). Årsaken til den dårligere overlevingen kan være at de kunstig befruktete eggene har vært utsatt for bakterier og sopp i inkubasjonstiden. Dette kan ha gitt svakere larver med dårligere egenskaper enn larver fra naturlig gyttede egg. Årsaken til at de kunstig befruktete eggene er mer utsatt for bakterie- og soppangrep kan være at rester av ovarievæske, melke og enkelte ubefruktede egg er angrepspunkter for bakterier og sopp.

Det ble funnet en overleving på 20% fram til 25 dager etter 50% klekking ved de høyeste byttedyrtetthetene. Blaxter (1968) fant i sine oppdrettseksperimenter med sildelarver en adskillig høyere overleving (40-50%). I basseng- og plastikkposeeksperimentene til Øiestad & Moksness (1979b) fant de en overleving på 96% i bassenget og opptil 60% i plastikkposene. Dragesund og Nakken (1973) beregnet en overleving på 5-30% med larver fra Atlanto Skandisk sild over en antatt tilsvarende tidsperiode. Men Dragesund og Nakkens arbeid omhandler larver ute i sjøen som har vært utsatt for predasjon, og resultatet er av denne grunn ikke direkte sammenlignbart med mine laboratorieeksperimenter.

Årsaker til lav overleving: Larvetettheten i akvariene var så stor at larvene stadig kom i kontakt med hverandre. Dette kan innvirke på beitingen og føre til lav overleving av larvene. Andre årsaker til den lave overlevingen var at larvene fra larvegruppe A ble utsatt for sterk omrøring. Dette skyldtes at vanntilførselen var for kraftig. Larvegruppe A ble likeledes tilbudt byttedyr med stor egenbevegelse (copepod nauplier). Dette førte til lav overleving i og med at få larver klarte å beite tilfredsstillende.

Da larvegruppe B og C ble overført til eksperimentakvariene, var vanntilførselen dempet. I tillegg ble disse larvene tilbudt bivalv larver i tiden for første næringsopptak. De fleste larvene beitet på bivalv larvene og hadde høyere overleving enn larvene fra larvegruppe A i denne perioden. På lengre sikt viste beitingen på bivalv larver seg å være skadelig. Larvene klarte ikke å fordøye

dem og beitet seg ihjel ved å fylle tarmen med lite fordøyelige byttedyrorganismer.

Det vil alltid være vanskelig å overføre resultatene fra et laboratorieeksperiment direkte til det som skjer ute i naturen. Selv ved de best tenkelige eksperimentbetingelser i laboratoriet vil miljøet skille seg fra det naturlige. Overlevingen ved en gitt byttedyrtetthet i laboratoriet vil derfor vanskelig kunne benyttes til å estimere overlevingen ved en gitt byttedyrtetthet i sjøen (en ser da bort fra predasjon). Men det som er vel så viktig er at en ved hjelp av uavhengige eksperimenter kan bevise at overlevingen er relatert til byttedyrtettheten. Mine eksperimenter viser dette. Selv om overlevingen i dette eksperimentet var lav, var det samsvar mellom overleving og byttedyrtetthet. Både i larvegruppe A, B og C var overlevingen avtagende med et dårligere mattilbud. Laurence (1974) fant at overlevingen av hyselarver er knyttet til matkonsentrasjonen. Moksness (upubl.) rapporterer det samme fra plastikkposeeksperimenter med loddelarver.

21  
Vekst:

En vekst på 0.19 mm pr. dag som var den høyeste som ble observert i dette laboratorieeksperimentet, er sammenlignbar med resultater fra laboratorieforsøk med sildelarver utført av Erlich et al. (1976) på 0.22 mm pr. dag, og Haegele & Outram (1978) på 0.236 mm pr. dag. Sildelarvene i oppdrettseksperimentene til Blaxter (1968) vokste med en veksthastighet på 0.11 mm pr. dag fra den 14. til den 28. dagen etter 50% klekking, den samme veksthastigheten som larvene fra larvegruppe B og C hadde. Fra den 14. til 42. dagen etter 50% klekking vokste larvene i Blaxters forsøk med en hastighet på 0.15 mm pr. dag, noe lavere enn veksthastigheten til larvene fra larvegruppe A, men høyere enn veksthastigheten til larvene fra larvegruppe B og C.

Men larvene har et langt høyere vekstpotensial. I plastikkposeeksperimentene hadde larvene en vekstrate på 0.33 mm pr. dag fra den 8. til den 16. dagen etter 50% klekking, og dette kan sammenlignes med en vekstrate på 0.32 mm pr. dag som ble funnet i Lindåspollene i 1977 (Johannessen unpubl.). Det kan også sammenlignes med vekstrater på 0.30-0.44 mm pr. dag fra bassengeksperimentet til Øiestad & Moksness (1979). Den er derimot langt høyere enn vekstraten på

0.15 mm pr. dag funnet i Lindåspollene i 1978 (Johannessen unpubl.), som viser at forholdene for larvene i Lindåspollene må ha vært dårlige, og det resulterer også i en svært svak årsklasse dette året (Johannessen unpubl.). Den spesifikke vekstraten viser også at forholdene larvene ble tilbudt var mye bedre i plastikkposeeksperimentet enn i laboratorieeksperimentet. Verdiene for den spesifikke vekstraten i laboratoriet varierte mellom 2.0 og 4.8% mens den i plastikkposen var 8.8%. Laboratieverdiene er noe høyere enn den verdien Øiestad & Moksness (1979) betegner som en minimumsverdi, og sammenlignbare med verdien Laurence & Beyer (1978) beregnet til en minimum akseptabel vekstrate for larver av vinterflyndre (Pseudopleuronectes americanus). Verdiene for den spesifikke vekstraten i plastikkposeeksperimentet kan sammenlignes med verdier fra Øiestad & Moksness (1979) bassengeeksperiment og med verdier rapportert av Marshall et al. (1937) for Clydesild. Den store forskjellen i vekst mellom larvene i laboratorieeksperimentet og plastikkposeeksperimentet kan forklares ut fra de samme faktorene som begrenset overlevingen: Stor larvetetthet, for mye fysisk stress p.g.a. omrøringer i akvariene i forbindelse med vanntilførsel og fôring, samt svekking av larvene grunnet sopp- og bakterieangrep under inkubasjonstiden.

Årsakene til forskjell i vekst mellom larvegruppene:

Forskjellen i vekst mellom larvene fra larvegruppe A (0.19 mm pr. dag) og larvene fra larvegruppe B og C (0.11 og 0.12 mm pr. dag) ved den høyeste byttedyrtettheten, kan ha flere årsaker. Larvene fra larvegruppe A hadde dårlig overleving i tiden etter første næringsopptak. De få larvene som overlevde hadde flere byttedyr og større vannvolum tilgjengelig pr. larve utover i eksperimentperioden. De viktigste byttedyrene larvene fra larvegruppe A ble tilbudt i tiden for første næringsopptak var copepod nauplier og copepod egg. Larvene fra larvegruppe B og C ble tilbudt copepod nauplier, copepod egg og bivalv larver. Av disse byttedyrene ble copepod egg ikke funnet i tarmen til sildelarvene. Larvene selekterte ved første næringsopptak de minst bevegelige byttedyrene. Larvene fra larvegruppe B og C beitet derfor i hovedsak på bivalv larvene som ble fordøyd i liten grad, mens larvene fra larvegruppe A beitet på copepod nauplier. Dette førte til større overleving for larvene fra larvegruppe B og C i tiden rett etter første næringsopptak. Det ble i tiden for første næringsopp-

tak funnet langt flere larver fra larvegruppe B og C med byttedyr i tarmen enn fra larvegruppe A. På lengre sikt ble utviklingen en helt annen. Larvene fra B og C som var blitt preget på bivalv larver som byttedyr, p.g.a. at dette var hovedbyttedyret i tiden omkring første næringsopptak (Rosenthal 1969), fikk liten kalorigevinst av dette. Disse larvene hadde liten vekst mens larvene fra larvegruppe A som var preget på copepod nauplier fikk god vekst etter at de første vanskeligheter var overvunnet.

Laboratorieeksperimentet viste at larvene i de forskjellige larvegruppene ble tilbudt ulike eksperimentbetingelser. Dette førte til forskjell i vekst mellom larvegruppene. Innen hver larvegruppe skulle en forvente en markert forskjell i vekst av larver tilbudt forskjellige byttedyrtettheter. En slik forskjell lot seg ikke påvise i dette eksperimentet. Alle larvene som ble tilbudt en byttedyrtetthet som var høy nok til at de overlevde hadde en vekst på rundt 0.10 mm/døgn. Larvene fra larvegruppe A tilbudt den høyeste byttedyrtettheten var de eneste som skilte seg ut fra dette med en dobbelt så rask vekst. Årsakene til at disse larvene vokste så raskt var som tidligere nevnt færre larver i akvariene og lettere fordøyelige byttedyr. Grunnen til at det ikke ble registrert noen sammenheng mellom vekst og byttedyrtetthet må skyldes byttedyrsammensetningen. Veksten er avhengig både av byttedyrtettheten og av byttedyrsammensetningen.

Larvegruppe A var utsatt for ugunstige betingelser, og det var bare ved den høyeste byttedyrtettheten det var overleving. Larvegruppe B og C ble tilbudt bedre forhold, og det var overleving av larver ved de tre høyeste byttedyrtetthetene. Men larvene beitet for en stor del på bivalvlarver. Dette dempet og utjevnet veksten slik at alle fikk en vekst på rundt 0.10 mm/døgn.

Standardavviket på lengdedataene var minst i tiden rundt EYS. Dette skyldtes at larvene på dette tidspunkt, ontogenetisk sett er mest like (Strømme 1978). Ved klekking er ikke larvene kommet like langt i utviklingen, larver i begge de to første plommesekkstadiene kan være til stede, og standardavviket på lengdedataene er da større. I 1978 var alle larvene i det første plommesekkstadiet ved klekking, mens det både var larver i det første og i det andre plommesekkstadiet ved klekking i 1979. Dette skyldes at en lengre inkuba-

sjonstid i 1979 p.g.a. lavere temperatur fører til større heterogenitet i larvepopulasjonen ved klekking ontogenetisk sett.

Larvene vil ha en jevnt avtagende vekt i perioden etter klekking. Varigheten av den negative endringen i vekt vil avhenge av hvor raskt larvene klarer å etablere en tilfredsstillende beiteadferd slik at de får dekket sitt daglige kaloribehov. De larvene som klarer dette vil snu utviklingen og få en positiv endring i vekt avhengig av bl.a. byttedyrtetthet, beiteperiodens lengde og byttedyrenes kaloriinnhold. De larvene som trenger lengst tid på å etablere en tilfredsstillende beiteadferd vil tape mest vekt og nå den laveste minimumsvekten. Er denne minimumsvekten lik vekten ved PNR eller lavere, vil larvene dø. Dette ligger til grunn for inndelingen av sildelarvene i vektkategorier (Øiestad & Moksness 1979a). Vekten ved PNR er satt lik 80 µg (Ehrlich 1974), og larver med lavere vekt enn 80 µg vil være tapere som vil komme til å dø. Vekten av larvene ved absorpsjon av plommesekken (EYS) er satt lik 100 µg. Larver med høyere vekt enn 100 µg etter at plommesekken er resorbert vil ha hatt en positiv vektendring siden EYS, og de antas å være utenfor fare. Larvene med vekt mellom 80 µg og 100 µg er det uvisst om har en positiv eller negativ endring i vekt, de er i faresonen. Forandringer i frekvensfordelingen av de forskjellige vektkategorier av larvene i plastikkposeeksperimentet kan både skyldes massedød av larvene eller en vekst av larvene slik at de forsvinner ut av faresonen. Tilsvarende eksperimenter (Øiestad & Moksness 1979b) finner ingen dødelighet i den samme perioden, og derfor er det rimelig å anta at forandringene i frekvensfordelingen skyldes vekst av larvene.

#### Ernæring:

Ernæringen til sildelarver er undersøkt av flere. Bhattacharyya (1957) blant andre fant copepod nauplier, diatoméer, grønne klumper, tintinider, dinoflagellater, copepod egg, adulte copepoder (Oithona, Pseudocalanus) og diverse mollusclarver i tarmen til sildelarver. I sitt sammenfattende arbeid på larveernæring konkluderte Blaxter (1965) med at små larver fanget i sjøen har copepod nauplier, copepod egg, mollusclarver og noen "grønne klumper" i tarmen. Schnack (1972) registrerte egg, nauplier, copepoditter, adulte copepoder samt mollusclarver i tarmen til sildelarvene, mens Bjørke (1978) observerte at 91,7% av tarminnholdet består av egg og 4.6% av nauplier av Calanus finmarcicus.

I denne undersøkelsen ble de fleste byttedyrgruppene som nevnt ovenfor tilbudt sildelarvene, i tillegg til polychaetlarver. Mageinnholdet besto av de byttedyrene en vanligvis finner i tarmen til sildelarver, men polychaetlarver ble også funnet fra en alder av 7 dager. Polychaetlarvene fordøyes svært raskt, det ble aldri funnet annet enn restene av dem. I fordøyelseshastighetseksperimentet ble de første restene av polychaetlarver funnet etter  $1\frac{1}{2}$  time, så fordøyelsestiden er i alle fall kortere enn det. Den raske fordøyelsen av polychaetlarver kan være årsak til at de ikke blir så lett lagt merke til i tarmen hos larvene. Polychaetlarvenes børster kan være en annen årsak til at de vanligvis ikke blir spist av sildelarvene.

Torskelarver spiser ikke polychaetlarver. Moksness (1978) fant ikke polychaetlarver i tarmen til torskelarver selv om polychaetlarver var den dominerende zooplanktonorganismen i bassenget.

Bhattacharyya (1957) fant 62 mollusclarver i en 14 mm lang sildelarve i Nordsjøen. Blaxter & Hempel (1961) fant 40 Artemia nauplier i en sildelarve på 14 mm i et laboratorieeksperiment. I mine eksperimenter ble det maksimalt funnet 20 bivalvlarver og 2 nauplier i en 12.7 mm lang sildelarve, og i en 14.0 mm lang sildelarve ble det funnet 8 nauplier og 2 bivalvlarver. Maksimalverdiene i mitt laboratorieeksperiment skiller seg ikke markert fra verdier en kan finne i litteraturen.

Fordøyelseshastighet og byttedyrseleksjon:

Sildelarvene fordøyde copepod nauplier i løpet av  $1\frac{1}{2}$  time da de var 22 dager gamle. Årsaken til at de 8 dager gamle larvene brukte noe lengre tid, enkelte ufordøyde nauplier ble funnet helt fram til  $8\frac{1}{2}$  time etter inntak, kan være at tarmen ikke er helt ut funksjonell hos disse larvene. Et stort antall bivalvlarver i tarmen kan også virke forsinkende på fordøyelsesprosessen. Den meget raske fordøyelsen som er funnet viser at feltmaterialet av larver med tomme nauplieskall i tarmen kan representere larver som er i gang med beiting.

Forskjellen i passeringstid i mitt eksperiment, 12-22 timer, og tilsvarende funnet av Rosenthal & Hempel (1971), 4-10 timer, Laurence (1977), 6 timer, Moksness (1978), 6 timer, og Blaxter (1965), 4-8 timer, på forskjellige arter, kan skyldes at beitingen ble

avbrutt i mitt eksperiment. Dette fører til at fordøye byttedyr ikke blir presset ut av tarmen av nyslukte.

67% av de 8 dager gamle larvene og 82% av de 22 dager gamle larvene ble funnet med byttedyr i tarmen etter 1 times beiting ved en byttedyrtetthet på 4-5 pr. ml. Dette er svært høyt i forhold til en maksimalverdi på 40% som Fossum & Johannessen (1979) fant i sitt feltmateriale på sildelarver som var yngre enn 14 dager gamle. Øiestad & Moksness (1979) fant at maksimalt 63% av de 17 dager gamle sildelarvene i bassengforsøket og 97% av sildelarvene i plastikkposeeksperimentet, 29 dager gamle, hadde byttedyr i tarmen. Resultatene fra laboratorieeksperimentet er mer i samsvar med disse resultater.

Forskjellen i andelen av larver med byttedyr i tarmen i feltstudier og i eksperimenter under mer kontrollerte betingelser (laboratorie, plastikkposer og basseng) kan skyldes at andelen av larver med byttedyr i tarmen er proporsjonalt med byttedyrtettheten. Byttedyrtettheten i mitt eksperiment er svært høy, likeledes er tetthetene i basseng og plastikkposeeksperimentene til Øiestad & Moksness høyere enn de en vanligvis finner ute i sjøen. En medvirkende forklaring er at larvene kan utstøte tarminnholdt under tauing i fangstredskap (Hay 1979). En slik tauing forekommer i større grad i feltstudier enn i bassengstudier, men ikke i plastpose- og laboratorieeksperimenter.

Byttedyrseleksjonseksperimentene viste at larvene prefererte bivalvlarver og unngikk copepod egg selv om det var mest copepod egg til stede. Bivalvlarvene er bevegelige, og de danner en bedre kontrast mot bakgrunnen enn copepod eggene. Dette kan være årsaken til at larvene prefererer bivalvlarvene fremfor copepod eggene av samme størrelse. Larvene prefererte samtidig de bevegelige copepod naupliene. Det kan virke som om larvene selekterer etter størrelse og hvor lett det er å oppdage byttedyret. Et farget byttedyr eller et byttedyr i bevegelse synes å være lettere å oppdage enn transparente byttedyr i ro. Andre forfattere som Schnack (1972) fant at sildelarver selekterer byttedyr etter størrelse og kontrast, og Werner & Blaxter (1979) mener at sildelarvene beiter ned bestanden av lett synlige Artemia nauplier før de begynner å beite på det mer transparente, naturlige planktonet.



Bivalvlarver blir også funnet i tarmen til sildelarver som er fanget i sjøen. Men i sjøen opptrer bivalvlarver aldri i slike konsentrasjoner som det larvene i dette eksperimentet ble tilbudt. Bivalvlarvene innebærer da heller ingen fare for larvene. Den tilsynelatende motsigelsen at sildelarvene beiter seg i hjel på en byttedyrorganisme kan altså forklares ut fra den store tettheten byttedyret forekom i. Hunter (1979) mener også at for store byttedyrtettheter er skadelige for larvene, selv med byttedyrorganismer som er fordøyelige. Larvene vil da bli ødelagt p.g.a. at tarmen blir utvidet etter at larvene har spist for mange byttedyrorganismer.

Blaxter (1965) oppsummerte i sitt oversiktsarbeid over sildelarvenes næringsvalg, at sildelarver allerede fra en lengde på under 10 mm, lengden ved første næringsopptak, kan beite på byttedyr med en total lengde på 1400  $\mu\text{m}$ . Maksimallengden på byttedyrene forandrer seg ikke fram til larvene er 15-16 mm lange. Mine forsøk viser en jevnt økende maksimallengde på byttedyrene i tarmen til sildelarvene etter som larvene vokser, fra 400  $\mu\text{m}$  i tiden for første næringsopptak ved en larvelengde på under 10 mm til 1400  $\mu\text{m}$  når larvene er 14 mm lange. Den minste lengden på byttedyr i tarmen til sildelarvene forandrer seg derimot ikke i den samme perioden. En feilkilde er at de byttedyrorganismene som ikke passerte gjennom 500  $\mu\text{m}$  planktonduk ble silt fra under innsamlingen slik at tilsatt for ikke er representativt for det sildelarvene finner i sjøen.

#### Daglig rasjon:

Den daglige rasjonen er den kalorimengden sildelarvene får ved å fordøye de byttedyrorganismene de har klart å fange i løpet av et døgn. Er den daglige rasjonen lik energimengden som går med til å dekke stoffskiftet, vil larvene ikke få noen endring i vekt. Er den daglige rasjonen høyere vil larvene øke i vekt, og er den lavere vil de tape vekt.

I denne undersøkelsen er det beregnet en daglig rasjon som gir svak vekst av sildelarvene. Den daglige rasjonen er beregnet ved hjelp av de larvene som hadde det høyeste kaloriinnholdet i tarmen. Disse larvene ble valgt ut ved bestemmelsen av den daglige rasjonen da det ble antatt at de hadde tilpasset seg en laboratoriesituasjon og

etablert en tilfredsstillende beiteadferd. Hvis det gjennomsnittlige kaloriinnholdet i tarmen til sildelarvene hadde blitt benyttet til å beregne den daglige rasjonen, ville det store antall tapere som dominerte prøvene føre til at den daglige rasjonen ville ha blitt underestimert.

Ved beregningen av daglig rasjon er det videre antatt at sildelarver i vekst fyller tarmen to ganger i en beiteperiode. Undersøkelser som bekrefter dette er bl.a. Moksness (1978) som finner den daglige rasjonen ved å summere kaloriinnholdet i tarmen til torskelarver ved to forskjellige tidspunkt. Han legger en beregnet passeringstid på 6 timer til grunn for dette. Laurence (1977) finner den samme passeringstiden i vinterflyndrelarver. Fossum & Johannessen (1979) fant i sine undersøkelser to perioder med aktiv beiting i løpet av ett døgn. Hentschel (1950) observerte en nedsatt beiting midt på dagen.

I denne undersøkelsen ble det funnet en daglig rasjon for vekst og overleving av sildelarvene på 10% av larvenes eget kaloriinnhold. Mitt resultat er lik den maksimale daglige rasjonen beregnet av Beyer & Laurence (1979). Årsaken til at den daglige rasjonen i min undersøkelse er estimert så høyt, kan være at den er beregnet ut fra de larvene som hadde det høyeste kaloriinnholdet i tarmen. En annen feilkilde kan være usikkerhet i forbindelse med beregningen av byttedyrenes kaloriinnhold. Til denne beregningen ble det bare benyttet verdier fra litteraturen (Laurence 1976, Gaudy 1974, Moksness 1978).

#### Kritisk byttedyrtetthet:

Den kritiske byttedyrtettheten er en av de parametrene det er viktigst å få undersøkt innenfor larveøkologi. Sikre estimater for denne er nødvendig for å kunne beregne overlevingen av larver ved en gitt byttedyrtetthet.

Den kritiske byttedyrtettheten er den byttedyrtettheten som må være til stede for at larvene skal klare å skaffe seg en daglig rasjon som er så stor at de opprettholder stoffskiftet. Den er høyest i tiden for larvenes første næringsopptak og avtar ettersom larvene blir eldre. Den kritiske byttedyrtettheten ble beregnet på to måter:

- I En teoretisk metode der en går ut fra larvenes daglige rasjon og kjennskap til en del parametre som beitesuksess og gjennomsøkt vannvolum. Den daglige rasjonen ble her bestemt ved å undersøke kaloritapet til sildelarvene fra dag til dag i et sulteksperiment. Verdiene for de andre parametrene er beregnet etter Beyer & Laurence (1979).
- II Ved hjelp av vekst- og overlevingseksperimentet. Den kritiske byttedyrtettheten er høyere enn den tettheten som ikke gir noen overleving, men lavere enn tettheten som gir vekst og overleving av larvene.

Den første metoden ga en kritisk byttedyrtetthet på 5 nauplier pr. liter. Resultatene fra vekst- og overlevingseksperimentene viste derimot at den kritiske byttedyrtettheten måtte ligge et sted mellom 100 og 500 byttedyr pr. liter.

I litteraturen er det også et stort sprang i verdiene beregnet ut fra teoretiske betraktninger og de en finner ved hjelp av laboratorieeksperimenter.

Et eksempel på teoretiske beregninger er et arbeid utført av Rosenthal & Hempel (1971) der de fant en kritisk byttedyrtetthet for vekst og overleving av sildelarver på 20-40 nauplier pr. liter. Et annet eksempel er et arbeid av Beyer og Laurence (1979) der de beregnet at en verdi på 50 pr. liter er nødvendig for at sildelarvene skal få en vekst lik null.

Ved hjelp av laboratorieeksperimenter fant Werner & Blaxter (1979) at 171 byttedyr pr. liter var en nedre grense for at sildelarvene skulle klare å skaffe seg en dagsrasjon som antas å være tilstrekkelig for vekst og overleving av sildelarver. Hunter (1979) har utarbeidet en oversikt over terskelverdier til byttedyrtettheten som gir vekst og overleving av 6 forskjellige arter i laboratoriet. I de fleste tilfelle er 1000-4000 byttedyr pr. liter nødvendig. Unntak er bay anchovy (Anchoa mitchilli valenciennes) 107 pr. liter, og sea bream (Archosargus rhomboidalis) 34 pr. liter. Laurence (1974, 1977) fant en kritisk byttedyrtetthet på 500 og 800 byttedyr pr. liter for hyse (Melanogrammus aeglefinus) og vinterflyndre (Pseudopleuronectes americanus).

Beregning av den kritiske byttedyrtettheten ut fra daglig rasjon:

Den kritiske byttedyrtettheten på 5 nauplier pr. liter beregnet i mine undersøkelser er en svært lav tetthet i forhold til verdiene for kritisk byttedyrtetthet i litteraturen. Årsaken er at verdien for gjennom søkt vannvolum er svært høy.

*Notat  
Kjell  
Tanner  
Ole*

Larvene benyttet av Beyer & Laurence (1979) er fra en annen sildestamme. Disse larvene har en høyere vekt ved klekking, men en kortere standard lengde enn larvene i mine undersøkelser. Dette fører til at når larvene i Beyer & Laurence (1979) og mitt arbeid er like lange, vil larvene som Beyer & Laurence (1979) benyttet være eldre og ha mer erfaring. Dette har ført til en overestimering av gjennom søkt vannvolum for larvene i min undersøkelse.

Dersom verdien for gjennom søkt vannvolum skiftes ut med verdien for den tilsvarende parameter, beregnet av Blaxter & Staines (1971), blir den kritiske byttedyrtettheten i mine undersøkelser 30 nauplier pr. liter, og dette er i overensstemmelse med resultatene fra andre forfattere.

En usikkerhet ved mine beregninger av den kritiske byttedyrtettheten er at beregningene bygger på et relativt lite larvemateriale. En annen usikkerhet er at det er arbeidet ut fra en hypotese om at larvene bruker like mange kalorier i eksperimentsituasjonen som de samme larvene ville ha brukt i sjøen. Riktigheten av dette er det vanskelig å kontrollere, men beregninger viser i hvert fall at larvene ikke bruker svært mye energi på å angripe byttedyr. Et annet moment som skulle føre til at mine beregninger blir lavere enn beregningene til flere andre forfattere er at jeg har beregnet den kritiske byttedyrtettheten som bare gir overleving, men ingen vekst. De fleste andre forfattere som er sitert har beregnet den kritiske byttedyrtettheten for vekst og overleving, og den er høyere.

Beregning av den kritiske byttedyrtettheten ut fra vekst- og overlevingseksperimentet:

Verdiene for den kritiske byttedyrtettheten beregnet ut fra vekst- og overlevingseksperimentet er i samsvar med andres resultater.

Den store forskjellen i resultatene for den kritiske byttedyrtettheten beregnet v.h.a. teoretiske betraktninger og laboratorieeksperimenter kan forklares ut fra at larvene blir ugunstig påvirket i en

laboratoriesituasjon slik at de trenger mye større byttedyrtetthet for å overleve. Den riktige verdien for den kritiske byttedyrtettheten antas derfor å ligge nærmere de en har beregnet teoretisk enn de en finner ved hjelp av laboratorieeksperimenter. Øiestad & Moksness (1979b) bassengeksperiment kan tyde på dette. Her hadde 8 dager gamle sildelarver god vekst i et miljø svært likt det naturlige, ved en byttedyrtetthet som ikke overskred 64 pr. liter.

Men verdiene for den kritiske byttedyrtettheten er langt høyere enn gjennomsnittstetthetene en finner ute i sjøen. Dette er påvist av Jones & Hall (1974) med flere og kan skyldes at larvene leter opp små tetthetsmaksima ute i sjøen med langt større tetthet enn den gjennomsnittlige. At ansjoslarver (Engraulis mordax) blir tiltrukket av små tetthetsmaksima av byttedyr, "patcher", er vist av Hunter & Thomas (1974).

En langvarig laboratoriesituasjon er ugunstig for larvene. Eksperimenter som tar sikte på å bestemme beitesuksess, fordøyelses-effektivitet, fordøyeshastighet og byttedyrseleksjon er lettere å utføre i laboratoriet enn langvarige vekst- og overlevings-eksperimenter der en skal holde en konstant byttedyrtetthet over lengre tid. Dette viser at den kritiske byttedyrtettheten best kan bestemmes teoretisk v.h.a. resultater fra kortvarige laboratorieeksperimenter. Gjennomsøkt vannvolum er en svært viktig parameter ved bestemmelsen av den kritiske byttedyrtettheten. Det blir en stor forskjell i resultatet for den kritiske byttedyrtettheten når det er benyttet verdier for gjennomsøkt vannvolum fra forskjellige undersøkelser. Verdiene for den kritiske byttedyrtettheten når resultatene fra Beyer & Laurence (1979) benyttes, er sammenlignbare med gjennomsnittstettheter en kan finne ute i sjøen. Benyttes derimot verdier for gjennomsøkt vannvolum fra Blaxter & Staines (1971), blir resultatet langt høyere enn gjennomsnittstetthetene i sjøen. Dette viser at større ressurser må settes inn i fremtiden for å få sikre estimater for størrelsen av det vannvolum larvene er i stand til å gjennomsøke på jakt etter byttedyrorganismer. Disse studiene er av en slik karakter at de kan utføres i laboratorier. Sikre estimater for det gjennomsøkte vannvolumet vil igjen føre til bedre estimater for den kritiske byttedyrtettheten.

### Krymping og døgnsonedannelse:

En krymping av sildelarvene på 5.4% som ble funnet i 1979 er lik den krympingen som ble funnet av Hay (1979) på larver av stillehavssild (Clupea harengus pallasi). Den større grad av krymping som ble funnet i 1978 må sannsynligvis skyldes forskjellig bedøvelsesmiddel. Den alt overveiende del av krympingen skjer det første døgnet etter fiksering (Hay 1979). Mine resultater bekrefter dette. Det var ingen forskjell på krympingen av larver etter en fikseringstid på 1 døgn og 30 døgn i 1979. Lengre fikseringstid i 1978 kan altså ikke forklare forskjellen i krymping. En kontroll på resultatene av krympingseksperimentene er at 8-9 dager gamle larver hadde en tilbakeregnet standard lengde på 10.5 mm i 1978. I 1979 hadde 9 dager gamle larver en tilbakeregnet standard lengde på 10.7 mm. En forskjell på 1.9% er ikke større enn at den kan tilskrives forskjell i alder og i det biologiske materialet.

16 døgn gamle larver hadde tre døgnsoner i otolithene, og en døgnsoner ble avsatt i otolithene pr. dag i de påfølgende 8 dagene. Ut fra dette virket det som om larvene begynte å avsette døgnsoner i otolithene fra en alder av 13 dager. En går da ut i fra at døgnsonene blir avsatt regelmessig en pr. døgn etter at den første er avsatt. Brothers et al. (1976) fant at den første døgnsonen blir avsatt i otolithen til en annen clupeid (Engraulis mordax) ved 5 døgns alder, da plommesekken er resorbert. Dette tilsvarer en alder på 8-10 døgn for (Clupea harengus L.). Mine resultater tyder på at den første døgnsonen blir avsatt noe senere.

## 5. SAMMENDRAG

Laboratorieeksperimenter med sildelarver (Clupea harengus L.) fra Lindåspollene nord for Bergen (Hordaland) ble utført våren 1978 og 1979. Formålet med eksperimentene har vært å bestemme en del parametre til bruk i modellbygging for å løse problemer omkring den lokale sildestammens rekrutteringsmekanismer. Følgende parametre ble bestemt: vekst og overleving ved forskjellige konstante byttedyrtettheter, fordøyelseshastighet, byttedyrseleksjon, varigheten av plommesekkstadiene, daglig rasjon og kritisk byttedyrtetthet. Videre ble ernæring, krymping ved fiksering og døgnsonedannelse undersøkt.

Laboratorieeksperimentene ble utført ved Akvariet i Bergen i 1978, og i provisoriske laboratorier ute i selve Lindåspollene i 1979. I 1979 ble det ikke utført noe overlevingseksperiment mens veksteksperimentet ble flyttet til 6 m<sup>3</sup> store plastikkposer ute i selve Lindåspollene.

Det ble ikke funnet noen sammenheng mellom vekst og byttedyrtetthet. Det var derimot en klar sammenheng mellom overleving og byttedyrtetthet. Sildelarvene fordøyde copepod nauplier og polychaet larver i løpet av 1½ time. Bivalv larver passerte ufordøyd gjennom tarmen. En daglig rasjon på 10% av larvens eget kaloriinnhold ble funnet. Den kritiske byttedyrtettheten (tettheten der larvene kun klarer å skaffe seg en daglig rasjon som er stor nok til å få dekket stoffskiftet) varierte mellom 5 og 50 byttedyr pr. liter, avhengig av vannvolumet larvene gjennomførte i løpet av en beiteperiode.

## 6. TAKK

Mange personer bør takkes for hjelpsomhet i forbindelse med denne oppgaven. Arne Johannessen for gode råd, veiledning og innføring i problematikken omkring fiskelarver, samt kritisk gjennomlesning av oppgaven. Direktør Tor Samuelson for velvillighet til at deler av det eksperimentelle arbeidet ble utført ved Akvariet i Bergen. Torskelarvegruppen ved Havforskningsinstituttet og Viktor Øiestad takkes for gode råd. Anders Fernø for kritisk gjennomlesning av oppgaven og Annechen Ree for vel utført arbeid med maskinskriving av oppgaven.



## 7. LITTERATUR

- Anon 1979. Report of the working group on the distribution of larval fish. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea, 1979(L: 10.) 39 pp. (Mimeo.)
- Aure, J. N. 1972. Hydrografien i Lindåspollene. Hovedoppgave i fysisk oceanografi, Universitetet i Bergen. Upublisert. Deponert ved Universitetsbiblioteket i Bergen.
- Bainbridge, V. & Forsyth, D. C. T. 1971. The feeding of herring larvae in the Clyde. Rapp. P.-v.Reun. Cons. perm. int. Explor. Mer, 160: 104-113. Figs. 53-69.
- Beverton, R. J. H. & Holt, S. J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Fish Invest. Ser. 2, 19. 533 pp.
- Berg, J. 1979. Discussion of methods of investigating the food of fishes, with reference to a preliminary study of the prey of Gobiusculus flavescens (Gobiidae). Mar. Biol. 50: 263-273.
- Beyer, J. E. & Laurence, G. C. 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). 88 pp. 17 Tab. 19 Figs.
- Bhattacharyya, R. N. 1957. The food and feeding habits of larval and postlarval herring in the northern North Sea. Mar. Res., No. 3. 14 pp.
- Bjørke, H. 1978. Food and feeding of young herring larvae of Norwegian spring spawners. Fisk. dir. Skr. ser. Havunders., 16 (11).
- Blaxter, J. H. S. & Hempel, G. 1961. Biologische Beobachtungen bei der Aufzucht von Heringsbrut. Helgoländ. Wiss. Meeresunters., 7 : 260-283.
- 1963. The influence of egg size on herring larva (Clupea harengus L.). J. Cons. perm. int. Explor. Mer, 28: 211-240. Figs. 1-19.

Blaxter, J. H. S. 1965. The feeding of herring larvae and their ecology in relation to feeding. Calif. coop. Oceanic. Fish. Inv., 10: 79-88.

- 1966. The effect of light intensity on the feeding ecology of herring. Pp. 393-409. In "Light as an ecological factor", edited by R. Bainbridge, G. C. Evans & O. Rackham, Blackwell Sc. Publ. Oxford. 452 pp.
- 1968. Rearing herring larvae to metamorphosis and beyond. J. mar. biol. Ass. U.K. 1968, 48: 17-28.

Blaxter, J. H. S. & Staines, M. E. 1971. Food searching potential in marine fish larvae. In "Fourth European Marine Biology Symposium" (ed. D. J. Crisp): 467-485, Figs. 1-9. Cambridge University Press.

Bowers, A. B. & Williamson, D. J. 1951. Food of larval and early post-larval stages of autumn spawned herring in Manx waters. Rep. mar. Biol. Stat. Pt. Erin, 63: 17-26.

Brothers, E. B., Mathews, C. P. and Lasker, R. 1976. Daily growth increments in otoliths from larval and adult fishes. Fish bull, Vol. 74, No 1. 1976.

Dannevig, G. M. 1886. Aarsberetning for Arendal og Omegns Filial. I: Årsberetn. Selsk. norske Fisk. Frem., 37-44.

Detwyler, R. & Houde, E. D. 1970. Food selection by laboratory-reared larvae of scaled sardine (Harengula pensacolae), (Pisces, Clupeidae) and the bay anchovy (Anchoa mitchelli), (Pisces, Engraulidae). Mar. Biol., 7: 214-222.

Doyle, M. J. 1977. A morphological staging system for the larval development of herring (Clupea harengus L.). J. mar. biol. Ass. U.K., 57: 859-867.

Dragesund, O. & Nakken, O. 1973. Relationship of parent stock size and year-class strength in Norwegian spring spawning herring. Rapp. P.-v.Reun. Cons. int. Explor. Mer, 164: 15-29.

- Ellertsen, B., Solemdal, P., Sundby, S., Tilseth, S., Westgård, T. and Øiestad, V. 1979a. Growth and survival of three larval populations of cod (Gadus morhua L.) in an enclosure. In "The early life history of fish", Woods Hole, (in prep.).
- 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). 31 pp. 25 figs. (Mimeo.).
- Ehrlich, K. F. 1974. Chemical changes during growth and starvation of herring larvae. In "The early life history of fish", pp. 301-323. Ed. by J. H. S. Blaxter. Heidelberg. Springer 1974. New York.
- Ehrlich, K. F., Blaxter, J. H. S. and Pemberton, R. 1976. Morphological and histological changes during growth and starvation of herring and plaice larvae. Mar. Biol., 35: 105-118.
- Fossum, P. & Johannessen, A. 1979. Field and laboratory studies of herring larvae (Clupea harengus L.). Coun. Meet. int. coun. Explor. Sea, 1979. (H:28). 17 pp, 3 tab, 14 figs. (Mimeo.).
- Furevik, D. M. 1976. Sildas gyting og egg og larveutvikling i Lindåspollene. Beskrivelse av adferd i gyteperioden og undersøkelse på de tidlige stadier hos sild (Clupea harengus L.) i Lindåspollene. Hovedoppgave i fiskeribiologi, Universitetet i Bergen. Upublisert. Deponert ved Universitetsbiblioteket i Bergen.
- Gamble, J. C., Davies, J. M. and Steele, J. H. 1976. Large enclosure experiments, Loch Ewe, 1974. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea, 1976. (L:23), 2pp and 4 figs. (Mimeo.).
- Gaudy, R. 1974. Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. Mar. Biol., 25: 125-141.
- Haegle, C. W. & Outram, D. N. 1978. The Effects of Diet and Ration on the Growth and Survival of Pasific Herring (Clupea harengus pallasi) Larvae. Fisheries and Marine Service Technical Report, 767.

- Hardy, A. C. 1924. The herring in relation to its animate environments. Pt. I. The food and feeding habits of the herring with special reference to the east coast of England. Fish. Invest (London), Ser. II, 7, 53 pp.
- Hay, D. E. 1979. The effect of capture and fixation on gut contents and body size on Pacific herring larvae. The Early Life History of Fish Symp. int. Coun. Explor. Sea, 1979 (PE: Poster 6). (Mimeo.).
- Hentschel, E. 1950. Die Nahrung der Herringlarven. Helgolander Wiss. Meeresunters., 3: 59-81.
- Hill, H. W. & Harding, D. 1978. Studies on a plaice egg patch in the Southern Bight of the North Sea in 1978. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea, 1978. (C:2). 6pp., 3 figs. (Mimeo.).
- Hjort, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer, 20: 1-228.
- Holliday, F. G. T., Blaxter, J. H. S. and Lasker, R. 1964. Oxygen uptake of developing egg and larvae of the herring (Clupea harengus L.). J. mar. biol. Ass. U.K., 1964. 44: 711-723.
- Hunter, J. R. & Thomas, G. L. 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.
- Hunter, J. R. 1979. The feeding behavior and ecology of marine fish larvae. In Press, Proc. of Conf. on the Physiological and behavioral manipulation of food fish as production and management tools. Bellagio, Italy 1977.

Jones, R. & Hall, W. B. 1974. Some observations on the population dynamics of the larval stage in the common gadoids. In "The early life history of fish", pp. 87-102. Ed. by J. H. S. Blaxter. Heidelberg. Springer. 1974. New York.

Laurence, G. C. 1969. The energy expenditure of largemouth bass larvae (Micropterus salmoides) during yolk absorption. Trans. Am. Fish. Soc., 98 (3): 398-405.

- 1974. Effects of plancton prey concentration on growth and survival of haddock larvae (Melanogrammus aeglefinus). J. Fish. Res. Bd. Can., 31 (8): 1415-1419.

- 1976. Caloric values of some North Atlantic calanoid copepods. Fish. Bull. U.S., 74: 218-220.

- 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.

- 1978. Comparative growth, respiration and delayed feeding abilities of larval cod (Gadus morhua) and haddock (Melanogrammus aeglefinus) as influenced by temperature during laboratory studies. Mar. Biol., 50: 1-7.

Laurence, G. C. & Beyer, J. E. 1978. A stochastic dynamic model of growth and mortality of winter flounder larvae (Pseudopleuronectes americanus) reared in the laboratory under experimental conditions. Symposium on the study of main factors which govern functioning of marine ecosystems. USSR, June 1978, : 23 pp, 2 tab, 3 fig. (Mimeo.).

Lebour, M. V. 1921. The food of young clupeoids. J. mar. biol. Ass. U.K., 12: 458-467.

- 1924. The food of young herring. J. mar. biol. Ass. U.K., 13: 325-330.

- Lie, U., Dahl, O. and Østvedt, O. J. 1978. Aspects of the life history of the local herring stock in Lindåspollene, Western Norway. Fisk. Dir. Skr. Ser. Havunders., 16: 369-404.
- Marr, J. C. 1956. The "Critical period" in the early life history of marine fishes. J. Conseil Intern. Exploration Mer, 21: 160-170.
- Marshall, S. M., Nicholls, A. J. and Orr, A. P. 1937. On the growth and feeding of the larval and post-larval stages of the Clyde herring. J. mar. biol. Ass. U.K., 22: 245-267.
- May, R. C. 1974. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept. pp. 3-19. In "The early life history of fish", edited by J. H. S. Blaxter. Springer-Verlag. Heidelberg. New York. 765 pp.
- Moksness, E. 1978. Bassengstudier av torskelarvens næringsvalg, vekst og overleving fra klekking til metamorfose. Hovedoppgave i fiskeribiologi, Universitetet i Bergen. Upublisert. Deponert ved Universitetsbiblioteket i Bergen.
- Ogilvie, H. S. 1927. Observations on the food of post larval herring from the Scottish Coast. Rep. Fish. Bd. Scot., No. 1: 1-10.
- Ricker, W. E. 1954. Stock and recruitment. J. Fish. Res. Bd. Can., 11: 559-623.
- Rollefsen, G. 1946. Kunstig oppdrett av flyndreyngel. I. Godske, C. L. (red.): Forskning og framsteg: 91-113. J. W. Eides Forlag, Bergen.
- Rosenthal, H. 1969. Verdauungsgeschwindigkeit, Nahrungswahl und Nahrungsbedarf bei den Larven des Herings (Clupea harengus L.). Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 20. 1969, H.1: 60-69.

- Rosenthal, H. & Hempel, G. 1971. Experimental estimates of minimum food density for herring larvae. Rapp. P-v. Reun. Cons. perm. int. Explor. Mer, 160: 125-127.
- Schnack, D. 1972. Nahrungsökologische Untersuchungen av Heringslarven. Ber. dt. wiss. Komm. Meeres., 22. 1972: 273-343. Verlag Paul Parey. Hamburg und Berlin.
- 1976. Progress report on studies of the survival and growth of larval herring in large bags suspended in Depature Bay, British Columbia. Canada. Fish. Mar. Service, Data Record no. 17: 1-11.
- Shelbourne, J. E. 1957. The feeding and condition of plaice larva in good and bad plancton patches. J. mar. biol. Ass. U.K., 36: 539-552, Text figs. 1-3, Pl. 1.
- Sherman, K. 1979. MARMAP. A fisheries ecosystem study in the NW-Atlantic. Fluctuations in ichthyoplankton zooplankton components and their potential for impact on the system. In "Proceedings of the Workshop on Advanced concepts in Ocean. Measurements, I", Balle W Baruch, Institute for Marine Biology and Coastal Research, University of South Carolina (in press).
- Stevenson, J. C. 1962. Distribution and survival of herring larvae (Clupea pallasii valenciennes) in British Columbia waters. J. Fish. Res. Bd. Can., 19: 735-810.
- Strømme, T. 1977. Torskelarvens lengde ved klekking, og virkningen av utsulting på larvenes egenvekt og kondisjon. En eksperimentell undersøkelse på Norsk-Arktisk torsk (Gadus morhua). Hovedoppgave i fiskeribiologi, Universitetet i Bergen. Upublisert. Deponert ved Universitetsbiblioteket i Bergen.
- Swift, R. W. & French, C. E. 1954. Energy metabolism and nutrition. Scarecrow Press, Washington D.C. 264 pp.
- Werner, R. G. & Blaxter, J. H. S. 1979. The effect of prey density on mortality, growth and food consumption in larval herring (Clupea harengus L.). The Early Life History of Fish Symp. int. Coun. Explor. Sea, 1979. (FM:4). 11 pp, 6 tab, 4 figs. (Mimeo.).

Wiborg, K. F. 1948. Investigations on Cod Larvae in Coastal Waters of Northern Norway. Fiskeridi. Skr. Havunders., 9 (3): 1-27.

Wyatt, T. 1972. Some effects of food density on the growth and behaviour of plaice larvae. Mar. Biol., 14: 210-216.

Øiestad, V. & Moksness, E. 1979a. Interaction between Atlanto-Scandian herring larvae (Clupea harengus L.) and capelin larvae (Mallotus villosus) in a concrete enclosure experiment. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea. 1979. (F:52). 10 pp. (Mimeo.).

- 1979b. Study of growth and survival of herring larvae (Clupea harengus L.) using plastic bag and concrete enclosure methods combined. The Early Life History of Fish. Symp. int. Coun. Explor. Sea., 1979. (I:2). 26 pp. (Mimeo.).

Zar, J. H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, N. J. 620 pp.