

qFj 666

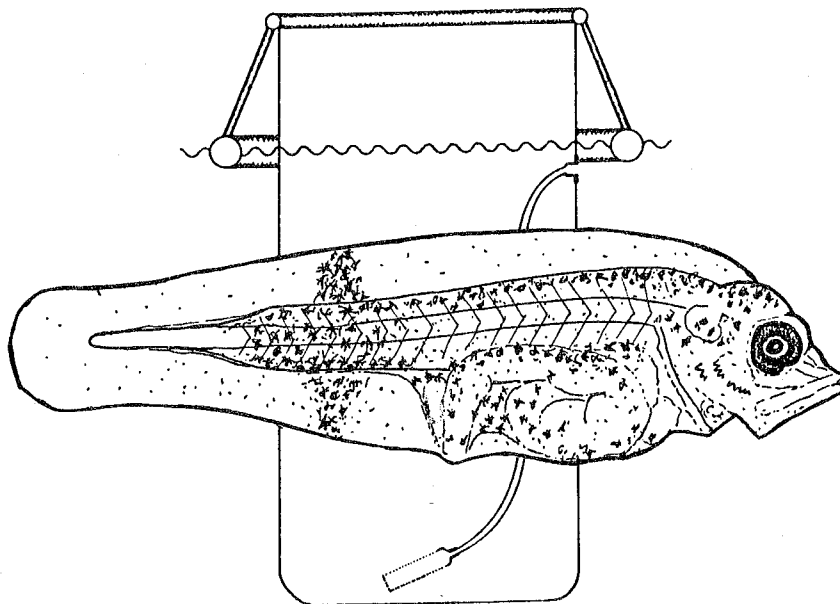
des. 2

Fiskeridirektoratets  
Bibliotek

STUDIER AV NÆRINGSINNTAK, VEKST OG OVERLEVELSE HOS LARVER AV  
PIGGVAR (SCOPHTHALMUS MAXIMUS L.) UNDER INTENSIVT OPPDRETT

av

Terje van der Meeren

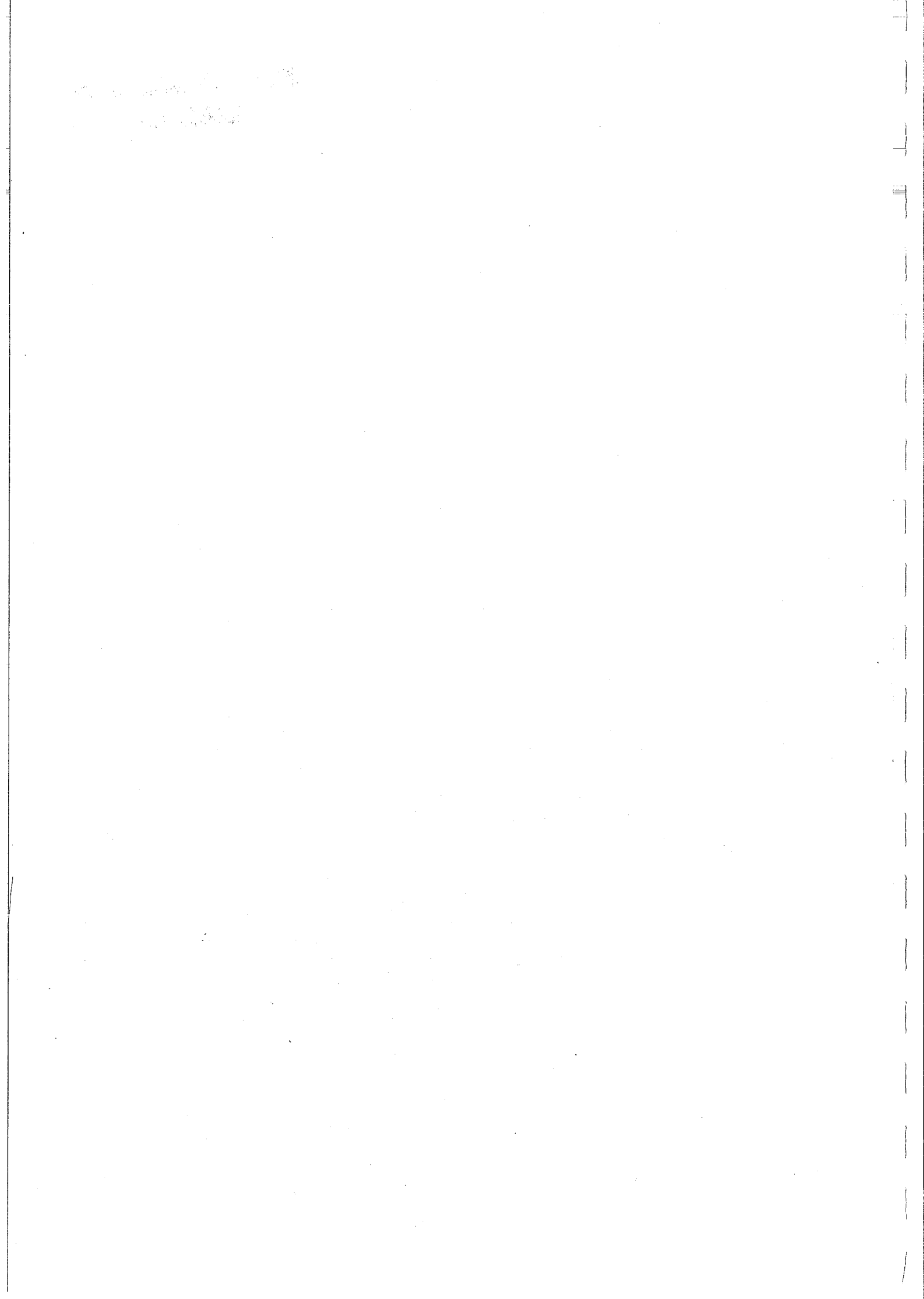


Hovedfagsoppgave til cand.scient.-graden i fiskeribiologi  
Institutt for fiskeribiologi, Universitetet i Bergen

Våren 1987

"When God sent the flood and Noah took his family in pairs aboard the ark, the fish mocked God for his powerlessness over them. In order to show that this was not so, God brought his fist down upon them and flattened them with one blow. Some, like the flatfishes, apparently got flattened more than others."

(Jacques Cousteau)



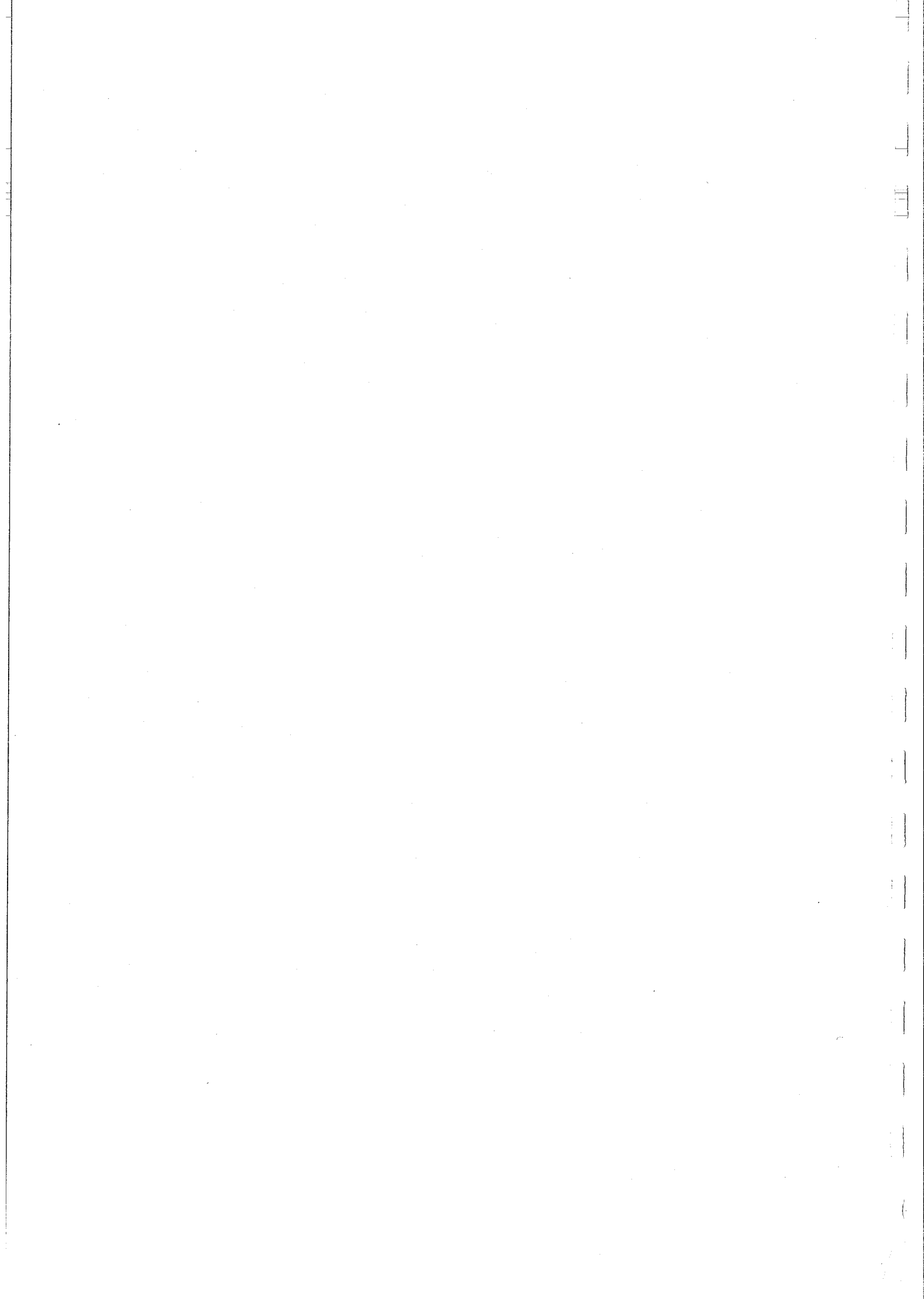
# INNHOLDSFORTEGNELSE

Side:

1	<b>INNLEDNING</b> -----	1
2	<b>MATERIALE OG METODER</b> -----	3
2.1	ANLEGG- OG STEDSBESKRIVELSE -----	3
2.2	FORSØKSOPPSETT OG FORSØKETS GANG -----	3
2.2.1	Beskrivelse og drift av forsøksposen -----	3
2.2.2	Håndtering av nyklekte piggvarlarver -----	3
2.2.3	Sultforsøk -----	5
2.2.4	Tilførsel av byttedyr til forsøksposen -----	5
2.3	PRØVETAKING -----	6
2.3.1	Hydrografi -----	6
2.3.2	Zooplankton og piggvarlarver -----	6
2.4	OPPARBEIDING -----	7
2.4.1	Zooplankton -----	7
2.4.2	Piggvarlarver -----	9
2.4.2.1	Tarminnhold -----	9
2.4.2.2	Morfologiske mål -----	9
2.4.2.3	Stadiebeskrivelse -----	10
2.5	BEARBEIDING -----	11
2.5.1	Vekt og energiinnhold av zooplankton -----	11
2.5.2	Sløyefaktor -----	11
2.5.3	Spesifikk vekstrate -----	13
2.5.4	Overlevelse -----	14
2.5.5	Beregning av energispesifikk rasjon, brutto veksteffektivitet og totalt næringsinntak ut fra larvenes vekst og overlevelse ---	14
2.5.6	Behandling av datamaterialet -----	15
3	<b>RESULTATER</b> -----	16
3.1	HYDROGRAFI -----	16
3.2	ZOOPLANKTON -----	16

3.2.1	Sammensetning av zooplankton i forsøksposen -----	16
3.2.2	Fordeling av zooplankton i forsøksposen -----	18
3.2.3	Mengde av rotatorier tilsatt forsøksposen -----	18
3.3	PIGGVARLARVENE -----	21
3.3.1	Tarminnhold hos larvene i forsøksposen -----	21
3.3.1.1	Fraksjoner og antall av byttedyr -----	21
3.3.1.2	Byttedyrstørrelse og larvestørrelse -----	24
3.3.1.3	Døgnsyklus i byttedyrinntak -----	26
3.3.2	Fordeling av larver i forsøksposen -----	28
3.3.3	Vekst av larvene -----	30
3.3.3.1	Larvenes stadiefordeling -----	30
3.3.3.2	Standardlengde -----	31
3.3.3.3	Sløyefaktor -----	32
3.3.3.4	Tørrvekt -----	34
3.3.3.5	Spesifikk vekstrate -----	38
3.3.4	Overlevelse av larvene -----	41
3.3.5	Morfologiske avvik hos larvene -----	42
3.3.6	Næringsinntak beregnet fra larvenes vekst og overlevelse -----	44
3.3.6.1	Energispesifikk rasjon -----	44
3.3.6.2	Brutto veksteffektivitet -----	44
3.3.6.3	Energibilbud og samlet daglig energiinntak -----	44
4	<b>DISKUSJON</b> -----	47
4.1	<b>DISKUSJON AV METODER</b> -----	47
4.1.1	Representativ innsamling av zooplankton og piggvarlarver -----	47
4.1.2	Fiksering av zooplankton og piggvarlarver -----	49
4.1.3	Bearbeiding av larvematerialet -----	50
4.1.3.1	Byttedyr i tarmen hos larvene -----	50
4.1.3.2	Beregning av sløyefaktor -----	51
4.1.3.3	Beregning av spesifikk vekstrate -----	52
4.1.3.4	Beregning av næringsinntak ut fra vekst og overlevelse -----	52
4.2	<b>DISKUSJON AV RESULTATER</b> -----	55
4.2.1	Larvenes næringsinntak -----	55
4.2.1.1	Byttedyrtilgang og selektiv beiting gjennom forsøket -----	55

4.2.1.2	Døgnvariasjon i beiteaktivitet -----	61
4.2.1.3	Fordeling av larver og zooplankton i forsøksposen -----	62
4.2.1.4	Vurdering av larvenes energispesifikke rasjon, brutto veksteffektivitet og totale energiinntak -----	63
4.2.1.5	Konklusjon om næringsinntak -----	65
4.2.2	Larvenes vekst og overlevelse -----	66
4.2.2.1	Veksthastighet i relasjon til næringstilbud -----	66
4.2.2.2	Vekstmønster som funksjon av sult -----	67
4.2.2.3	Veksthastighet som funksjon av larvestørrelse -----	69
4.2.2.4	Temperaturens innvirkning på veksthastigheten -----	70
4.2.2.5	Vurdering av larvenes overlevelse -----	70
4.2.2.6	Konklusjon om vekst og overlevelse -----	73
<b>5</b>	<b>SAMMENDRAG</b> -----	<b>75</b>
<b>6</b>	<b>TAKK</b> -----	<b>77</b>
<b>7</b>	<b>REFERANSER</b> -----	<b>78</b>
<b>8</b>	<b>VEDLEGG</b> -----	<b>90</b>
	VEDLEGG A: Tabeller -----	90
	VEDLEGG B: Forutsetninger for ligninger som estimerer tørrvekt av harpacticoide nauplier, copepoditter og copepoder ---	101
	VEDLEGG C: Fremgangsmåte for beregning av SVR for fire størrelsesgrupper av larvepopulasjonen -----	102
	VEDLEGG D: En energimodell for estimering av larvenes næringsinntak ut fra vekst -----	104



## 1

## INNLEDNING

Et manglende gjennombrudd i metode av yngelproduksjon begrenser oppdrett av piggvar i stor skala. Siden Jones (1972) publiserte de første resultater fra forsøk hvor larver av denne arten ble holdt i live til metamorfose, har interessen for å produsere piggvar vært stadig økende. Anslått europeisk produksjon av piggvar i 1986 er vel 250 000 yngel og 100 tonn matfisk.

Nyklekte piggvarlarver er svært små, og det har hittil ikke lyktes å produsere et kunstig startfôr. Startfôring foregår derfor med levende byttedyr, og rotatorien Brachionus plicatilis og nauplier av saltkrepsen Artemia salina anvendes til dette formålet i kommersielt oppdrett av marin fiskeyngel. Ved anrikning kan næringsstoffer som er essensielle for fiskelarvene, oppkonsentreres i disse fôrorganismene. Det har vist seg at særlig langkjedete flerumettede fettsyrer (PUFA) er viktig for vekst og overlevelse av piggvarlarver (Cowey et al. 1976, Scott og Middelton 1979). Naturlig zooplankton, som vanligvis inneholder betydlige mengder av langkjedede PUFA (Watanabe 1983), har gitt bedre overlevelse og vekst hos piggvarlarver sammenlignet med B.plicatilis og A.salina (Witt et al. 1984). Også naturlig pigmentering opptrer oftere hos piggvar ved bruk av naturlig zooplankton, og dette settes i sammenheng med planktonets høye næringsverdi og innhold av PUFA (Juhl 1983, Støttrup 1986).

Haugen (1982) gjorde forsøk med piggvarlarver i et basseng på 2000 m<sup>3</sup> hvor eneste næringskilde var naturlig produsert zooplankton i bassenget, men overlevelsen av larvene var lav grunnet lave byttedyrtettheter, næringskonkurranse og predasjon. Andre forsøk med ekstensivt oppdrett av piggvaryngel basert på naturlig produksjon av zooplankton i bassenger på 20 m<sup>3</sup> har vist at piggvarlarver har et stort potensiale med hensyn på overlevelse (Paulsen et al. 1985). For å kunne utnytte dette potensialet i et intensivt oppdrett må man kunne høste store mengder naturlig zooplankton.

Jensen et al. (1979) samlet inn naturlig zooplankton fra sjøen til intensive oppdrettsforsøk med larver av torsk (Gadus morhua) i



flytende poser av PVC. Huse et al. (1984) og Otterå (1986) brukte poser av polyetylen hvor torskelarver ble fôret med B.plicatilis og naturlig zooplankton som var filtrert fra sjøen. Dårlig vekst og høy dødelighet blant torskelarvene i poseforsøkene ble forklart med næringsmangel. Posemetoden er imidlertid ikke forsøkt i et system hvor store mengder naturlig zooplankton forventes å kunne høstes, noe som er mulig i store bassenger hvor siste ledd i næringskjeden er den zooplanktonorganisme man ønsker å høste, og hvor produksjonen av zooplankton stimuleres v.h.a. gjødsling (Naas et al. in prep.). Posemetoden er heller ikke forsøkt med piggvarlarver.

Denne oppgavens hensikt var derfor å undersøke næringsinntak, vekst og overlevelse hos piggvarlarver under intensiv kultur etter modell av de ovenfornevnte poseforsøkene med ubegrenset tilførsel av B.plicatilis og naturlig zooplankton. Problemstillingen kan deles inn i følgende to hovedpunkter:

- 1) Beskrivelse og vurdering av larvenes byttedyrtilgang, valg av byttedyr, beiteaktivitet gjennom døgnet og larvepopulasjonens estimerte næringsinntak.
- 2) Beskrivelse og vurdering av larvenes vekst og overlevelse.

## 2 MATERIALE OG METODER

### 2.1 ANLEGG- OG STEDSBESKRIVELSE

Forsøket, som denne hovedoppgaven beskriver, ble utført fra 24. august til 1. oktober 1984 i tilknytning til prosjektet med poll og bassengforsøk ved Akvakulturstasjonen i Austevoll. Forsøkslokaliteten var Svartatjernet (Fig. 1), et tidligere ferskvannstjern ca 2 km nord for akvakulturstasjonen. Ferskvannet var erstattet med sjøvann v.h.a. et pumpesystem. Helt oppfylt hadde Svartatjernet en dybde på 3,5 m og et volum på 20 000 m<sup>3</sup>. Overflaten til det skålformede bassenget var omlag 3 m høyere enn havflaten ved fjæresjø, og det var lokalisert ca 100 m fra strandlinjen. I bassenget var det plassert arbeidsflåter som bl.a. tjente som forankring for oppdrettsenheter. I tillegg til pumpehus for tømning og fylling av selve bassenget, var det montert en mindre pumpe for tilførsel av friskt sjøvann direkte til oppdrettsenhetene.

### 2.2 FORSØKSOPPSETT OG FORSØKETS GANG

#### 2.2.1 Beskrivelse og drift av forsøksposen

Forsøksposen hadde en diameter på 1,9 m, en vanndybde på 3 m og et vannvolum på 8,5 m<sup>3</sup>. Posen var laget av tre lag lys polyetylen (type PEL) som var vevd og sveiset, og den ble holdt oppe av en flytekrage satt sammen av polyetylen (type PEH) rør (Fig. 2). Innvendig i posen var en 3 m lang fleksibel slange med et filter av 350 µm planktonduk på enden. Denne slangen fungerte som dybde-regulerbart avløp ved tilførsel av friskt vann fra sjøen samt ved nedbør. Omlag 1,5 m<sup>3</sup> sjøvann, filtrert gjennom 120 µm planktonduk, ble tilført posen pr. døgn fordelt over en periode på ca 10 timer, noe som utgjorde en tilførsel på 2,5 l pr. min. Utsiftingen av vann ble foretatt om natten.

#### 2.2.2 Håndtering av nyklekte piggvarlarver

Grunnet manglende stamfiskbestand av piggvar i Norge ble piggvarlarver kjøpt fra Golden Sea Produce Ltd i Skottland. Larvene var

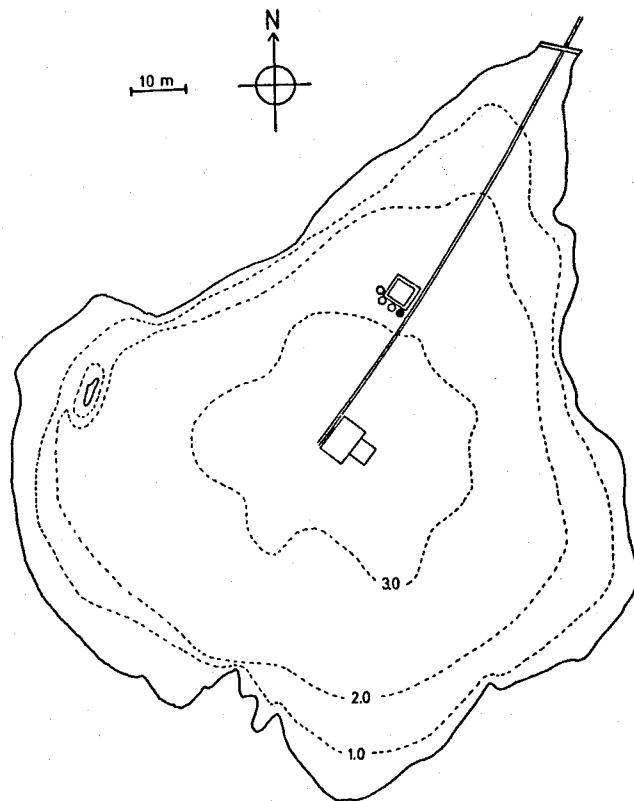


FIG.1. Dybdekart av Svartatjernet med flåter (□), rør for inn- og utpumping (—), poser (o) og forsøksposen (●). Dybde er angitt i meter.

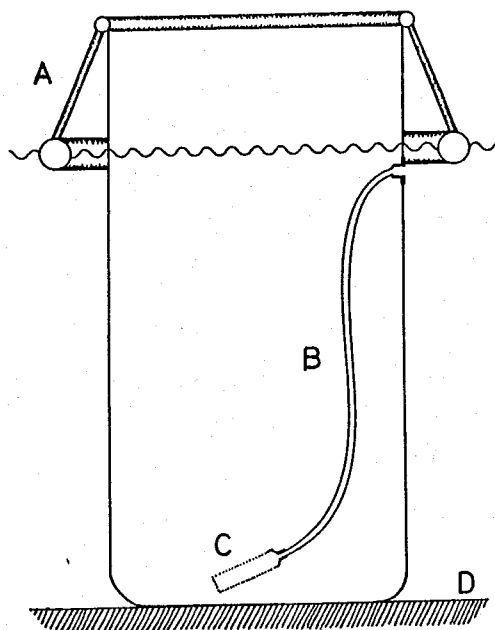


FIG.2. Tverrsnitt av forsøksposen; (A) flytekrage, (B) fleksibel slange, (C) filter og (D) bassengbunn (3 m).

pakket i 20 liters plastposer og ble sendt med fly samme dag som de klekket. Alderen på larvene ble derfor satt til dag 0 på forsendelsesdatoen. De nyankomne larvene ble etter at temperatur, saltholdighet og oksygenmengde i transportvannet var målt, plassert så skånsomt som mulig i et 500 liters kar fylt med overflatevann fra sjøen. Vannsirkulasjon i karet ble sikret ved gjennomlufting. Piggvarlarver med funksjonell kjeve, pigmenterte øyne og resorbert plommesekk var i tidligere forsøk fra Svartatjernet observert allerede tre dager etter klekking. Derfor ble antall larver i karet på dag 2 beregnet ved tubeprovøvetaking, og et estimert antall på 36 000 larver ble overført til forsøksposen.

### 2.2.3 Sultforsøk

Ved ankomst av piggvarlarvene ble det satt opp syv sultgrupper hver på 20 larver i 1 liters beger (sultforsøk-A) og en sultgruppe på 100 larver i ett 2,5 liters beger (sultforsøk-B). Hensikten med sultforsøk-A og -B var henholdvis å få morfologiske mål og overlevelsesmønster av larver som sultet. Hver dag ble larvene i sultforsøk-B talt opp samt at et beger tilhørende sultforsøk-A ble avsluttet og larvene konservert på 4% nøytralisert formalin. Vannet i begrene var dypvann fra 50 meter med saltholdighet på 35‰ som var patronfiltrert (0,5 µm) og bestrålt med UV-lys før bruk. Begrene var plassert i vannbad for å holde en jevn temperatur.

### 2.2.4 Tilførsel av byttedyr til forsøksposen

Rotatorier (Brachionus plicatilis) og naturlig zooplankton (hovedsaklig ulike stadier av calanoide og harpacticoide copepoder) ble benyttet som næringsorganismer for piggvarlarvene.

Se side 19 B.plicatilis ble brukt som startfôr og høstet fra kulturer ved Akvakulturstasjonen i Austevoll. En oversikt over rotatoriens biologi og kultivering er gitt av Christensen og Hansen (1980) samt Theilacker og McMaster (1971). Kulturene ved akvakulturstasjonen gikk i tre sylindriske 250 liters tanker, og det var hver dag mulig å høste 20% av volumet med en rotatorietetthet fra 20 til 60 ind. pr. ml. Metode for føring av rotatoriekulturene samt

diett er beskrevet av henholdsvis Strand og Huse (1985) og Gatesoupe og Luquet (1981). Før utføring til piggvarlarvene ble den høstede kulturen anriket med fiskemel (Huse et al. 1984). Til selve utføringen ble det brukt hevert slik at rotatoriene ble langsomt sifonert over i forsøksposen fra 25 liters transporttan-ker. Føring med B.plicatilis skjedde fra tre til fem ganger daglig mellom kl. 0900 og kl. 2000 og strakte seg over en periode fra dag 3 til dag 20.

Daglig tilførsel av naturlig zooplankton startet på dag 10 og varte frem til forsøkets avslutning på dag 38. Til innsamling ble det brukt en håv med åpning på 40 cm og planktonduk med maskevidde på 120  $\mu\text{m}$ . Denne ble posisjonert i stømmen fra en skråstilt strøm-setter plassert på 1 meters dyp. Håven ble tømt hvert andre minutt og innholdet, som ble silt gjennom 200  $\mu\text{m}$  og 300  $\mu\text{m}$  henholdsvis før og etter dag 17, ble oppbevart på en 25 liters plastkanne. Ut-føring i forsøksposen skjedde på samme måte som for rotatoriene.

## 2.3 PRØVETAKING

### 2.3.1 Hydrografi

Temperatur, saltholdighet og oksygen ble daglig målt på henholds-vis 0, 1, 2 og 3 meters dyp i forsøksposen gjennom hele forsøks-perioden. Temperatur og saltholdighet ble målt med YSI-33 S-C-T meter og oksygen ble målt med YSI-57 oksymeter. Oksygenmetning ble regnet ut ved et trykk på 1 ATM. fordi oksygenmengde da er sammen-lignbar uavhengig av dyp.

### 2.3.2 Zooplankton og piggvarlarver

Det var nødvendig å konstruere et innsamlingsredskap for zoo-plankton og piggvarlarver, og dette ble gjort etter prinsippet for prøvetaking med tube, hvor man meget hurtig kan lukke inne en vannsøyle i et rør. En slik prøve vil omfatte alle dyp og kan be-traktes som en punktprøve i forhold til horisontalplanet.

Tube som ble brukt, var av svart plast (PEH), og den hadde en

indre diameter på 6,9 cm, total lengde på 3,0 m og innesluttet en vannsøyle med et volum på 11,25 l (Fig. 3c). I toppen var en propp av gummi som ble satt på straks tuben var nedsenket, og innholdet ble silt gjennom en kopp med 60 µm planktonduk som ble tredd utenpå tubens nedre åpning før røret ble hevet helt over vannflaten. Luft ble så langsomt sluppet inn i tuben via et hull som ble dekket av hånden under heving av redskapet (Fig. 3b). Prøvetaking ble utført i midten av posen.

Punktinnsamling med en 1,5 liters Ruttner vannhenter (Fig. 3a), ble utført på 4 døgnstasjoner (dag 5, 8, 12 og 27). Hensikten med døgnstasjonene var å undersøke fordeling av zooplankton, døgnsyklus i næringsinntak samt å kartlegge larvenes fordeling i forsøksposen for å kunne evaluere tubemetoden m.h.p. estimater for overlevelse. Punktprøvene, ialt 12 stk. pr. prøvetaking, ble tatt ved posens østre kant, i midten og ved posens vestre kant i henholdsvis 0, 1, 2 og 3 meters dyp, og innholdet i vannhenteren ble silt gjennom en 60 µm planktondukhåv.

Alle prøvene med zooplankton og piggvarlarver ble fiksert i 4% formalinløsning nøytralisert med hexametyleneteramin (hexamin) etter følgende oppskrift: 74 g hexamin, 0,5 l 40% formaldehydløsning, 1,5 l filtrert sjøvann og 3,0 l filtrert ferskvann. Dette tilsvarer en saltholdighet på 10‰. Oversikt over prøvetaking med tube og vannhenter er gitt i tabell I og tabell II.

## 2.4 OPPARBEIDING

### 2.4.1 Zooplankton

Zooplankton i prøvene ble identifisert og talt m.h.p. slekt, art eller stadium av slekt, og disse kategoriene betegnes heretter som byttedyrtyper. I de tilfeller hvor man hadde høye tettheter av en byttedyrtype, ble prøven delt med en Folsomsplitter før telling. Materialet ble videre klassifisert i seks byttedyrgrupper: calanoide og cyclopoide copepoder (heretter angitt som copepoder), calanoide og cyclopoide copepoditter (heretter angitt som copepoditter), copepodnauplier, harpacticoide copepoder (inkludert har-

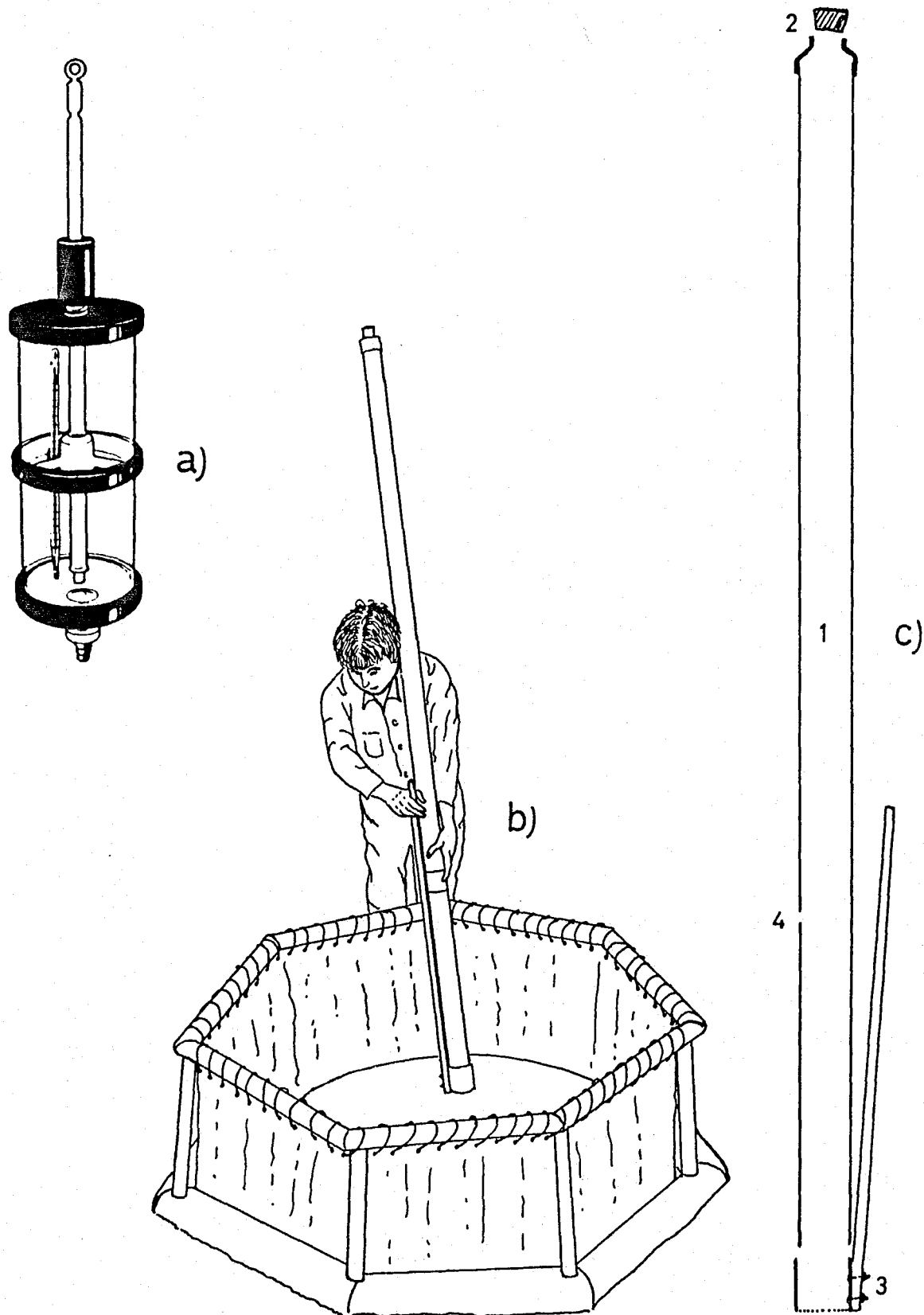


FIG.3. Prøvetaking og prøvetakingsredskap: a) Ruttner vannhenter, b) prøvetaking med tube i forsøksposen og c) tverrsnitt av tuben; (1) tube, (2) propp av gummi, (3) håvkopp med håndtak og (4) åpning for å slippe inn luft.

pacticoide copepoditter), rotatorier og appendikularier.

#### 2.4.2 Piggvarlarver

##### 2.4.2.1 Tarminnhold

Mellom 10 og 20 larver ble sløyd under binokular for hver prøvetakingsdag, og tarminnhold ble identifisert, klassifisert, talt og målt. For alle calanoide og harpacticoide copepoditter og copepoder ble cephalothorax lengdemålt, mens for nauplier ble totallengde målt. Fordøyelsesgrad ble bestemt etter kategoriene nypist, halvfordøyd og ferdigfordøyd (Moksness 1978).

##### 2.4.2.2 Morfologiske mål

Alle målinger ble utført med et kalibrert Wild binokular. Målenøyaktigheten er  $\pm 0,01$  mm,  $\pm 0,02$  mm,  $\pm 0,04$  mm og  $\pm 0,08$  mm for henholdsvis 50X, 25X, 12X og 6X forstørrelse. For veiing av larvene ble det benyttet en Cahn Automatic Electrobalance vekt med nøyaktighet på  $\pm 0,1$   $\mu$ m i området  $< 2$  mg, og  $\pm 1,0$   $\mu$ g i området 2 til 20 mg. Larvene ble opparbeidet minst en måned etter fiksering.

Standardlengde (SL) ble til og med stadium 4c målt fra snutespiss (fremre del av overkjeven) til den posteriore enden av notocorden. Fra og med stadium 4d ble standardlengde målt fra snutespiss til enden av hypuralplatene (Haugen 1982).

Larvehøyde (LH) ble til en hver tid målt ved anus: fra anus til øvre kant av myotomene.

Tørrvekt (TV) ble bestemt på alle opparbeidede larver. For sløyde larver utgjorde dette vekten av larven uten selve tarmtuben fra svelg til anus. Andre indre organer ble lagt tilbake før tørking og veiing. Larvene ble først tørket på teflon, siden lagt i varmeskap i 24 timer ved en temperatur på  $60^{\circ}\text{C}$  og tilslutt veid.

Svømmeblærelengde ble målt hos sløyde larver i larvens lengderetning, og det ble bestemt om svømmeblæren var gassfylt.



Indre organer hos larvene ble bestemt ut fra Cousin et.al (1986).

#### 2.4.2.3 Stadiebeskrivelse

Piggvarlarvens utvikling avviker på mange punkt fra stadiesystemet som er beskrevet for rødspettelarver (Pleuronectes platessa) av Ryland (1966) (Jones 1972, Christensen og Hansen 1980, Haugen 1982). I motsetning til rødspettelarver utvikler piggvarlarver svømmeblære samt pigger i hoderegionen. I tillegg utvikles asymmetrisk øyestilling hos piggvarlarver før notocorden er bøyd helt opp i 90° vinkel. Stadiebestemmelse av larvene ble derfor utført etter et system for piggvarlarver beskrevet av Sadiq og Gibson (1984) som korrigerer for artsforskjeller i forhold til Ryland (op.cit.). Følgende hoved- og understadier ble således benyttet:

- 1). Symmetrisk larve, plommesekk tilstede.
  - a) Nedbøyd hode festet til plommesekken, rett tarmtube.
  - b) Fritt hode, tarmtube svakt bøyd.
  - c) Fortykning av tarmtuben i midten, rectum utviklet.
  - d) Funksjonell tarm, munn og øyne, plommesekk med oljedråpe kan vedvare inn i neste hovedstadium.
  
- 2). Symmetrisk larve, utvikling av hodepigger og svømmeblære.  
(3 understadier er beskrevet, men da disse hovedsaklig skilles på utvikling av hodepiggene, ble disse understadiene slått sammen og kalt stadium 2)
  
- 3). Rett notocord, utvikling av finnestråler.
  - a) Hypuralrudiment lite, få finnestråler samt symmetrisk kaudal finnefold.
  - b) 4-7 finnestråler, kaudal finnefold svakt asymmetrisk.
  
- 4). Asymmetri og øyevandring, notocord bøyd dorsalt posteriort.
  - a) Notocord bøyd < 45°.
  - b) Notocord bøyd ≥ 45°, men < 90°, øyevandring starter.
  - c) Høyre øye fremdeles ikke synlig fra venstre side, 3-4 pigger

på hver side av underkjeven.

d) Notocord bøyd  $90^\circ$ , øvre kant av høyre øye synlig fra venstre side, 5-6 pigger på hver side av underkjeven.

5). Øyevandring gjøres ferdig, pigger og svømmeblære resorberes.

a) Halve høyre øyet synlig fra venstre side, kjevepigger resorbert.

b) Høyre øyet på hodekanten.

c) Høyre øyet på venstre side men nær hodekanten, alle pigger resorbert.

d) Høyre øyet på sin endelige plass, svømmeblære resorbert, metamorfosert larve.

## 2.5 BEARBEIDING

### 2.5.1 Vekt og energiinnhold av zooplankton

Ligninger og verdier som ble anvendt for å beregne tørrvekt av zooplankton, er gitt i tabell 1. For Oithona sp. ble ligning for Acartia sp. benyttet, og for Paracalanus sp. ble ligningsett for Pseudocalanus sp. benyttet. De oppgitte ligninger for harpacticoide nauplier og copepoder er teoretiske ligninger (vedlegg B).

Faktoren 0,005 cal/ $\mu$ g tørrvekt ble benyttet for omregning av zooplanktontørrvekt til energienheter (Comita og Shindler 1963).

### 2.5.2 Sløyefaktor

Det ble beregnet en faktor for å regne om tørrvekt av sløyde larver til tørrvekt av usløyde larver. For å overkomme problemet med piggvarlarvers skifte av vekstmønster fra allometrisk vekst (vekst hvor forholdene mellom lengde, høyde og bredde endres) til isometrisk vekst (vekst hvor forholdene mellom lengde, høyde og bredde er konstante) (Christensen og Hansen 1980), ble vekt relatert til produktet av standardlengde og larvehøyde, heretter kalt kroppskvadrat ( $\text{mm}^2$ ). Dette muliggjør bruk av kun en sløyefaktor over et

TABELL 1. Anvendte ligninger for beregning av tørrvekt av zooplankton ut fra lengde. NAUP=nauplier, COPDT=copepoditter, COP=copepoder, HAR=Harpacticoid, ACA=Acartia sp., CEN=Centropages sp., PSEUDCAL=Pseudocalanus sp., TEM=Temora sp., TL=total lengde i mm, CL=cephalothoraxlengde i mm og TV=tørrvekt i  $\mu\text{g}$ .

*7.12 Vedlegg B side II*

	NAUP	COPDT + COP	Referanser
HAR	TV = 24,8 TL <sup>2,49</sup>	TV = 10,9 CL <sup>1,56</sup>	(se vedlegg II)
ACA	TV = 99,5 TL <sup>3,21</sup>	TV = 16,7 CL <sup>2,97</sup>	] (Klein Breteler et al. 1982)
CEN	TV = 15,1 TL <sup>2,24</sup>	TV = 18,6 CL <sup>2,45</sup>	
PSEUDCAL	TV = 18,9 TL <sup>2,27</sup>	TV = 20,8 CL <sup>2,73</sup>	(Laurence 1976)
TEM		TV = 34,9 CL <sup>3,06</sup>	] ]
BRACH	TV = 0,16		Theilacker og McMaster 1971)

vidt spekter av lengder, når prosedyren for sløyning er den samme over hele spekteret.

Siden sammenhengen mellom vekt og lengde kan skrives

$$TV = a_1 SL^{b_1} \quad (1)$$

der TV er tørrvekt, SL er standardlengde og  $a_1$  og  $b_1$  er konstanter, antas det at sammenhengen mellom vekt og kroppskvadrat kan skrives

$$TV = a_2 (SL \cdot LH)^{b_2} \quad (2)$$

der  $(SL \cdot LH)$  er kroppskvadrat basert på larvehøyde og standardlengde, og  $a_2$  og  $b_2$  er konstanter. For usløyde og sløyde larver kan det av ligning (2) settes opp følgende to ligninger:

$$UTV = a_u (SL \cdot LH)^{b_u} \quad (3)$$

$$STV = a_s (SL \cdot LH)^{b_s} \quad (4)$$

hvor UTV er usløyd tørrvekt, STV er sløyd tørrvekt og hvor  $a_u$ ,  $b_u$ ,  $a_s$ , og  $b_s$  er konstanter. Ved å ta logaritmen av henholdsvis ligning (3) og (4) får man

$$\ln(UTV) = \ln a_u + b_u \ln(SL \cdot LH) \quad (5)$$

$$\ln(STV) = \ln a_s + b_s \ln(SL \cdot LH) \quad (6)$$

Videre vil logaritmen av sløyefaktoren beregnes som differansen mellom (5) og (6), og dette gir

$$F = \frac{UTV}{STV} = \frac{a_u}{a_s} (SL \cdot LH)^{(b_u - b_s)} \quad (7)$$

hvor F er sløyefaktor. Herav finner man at

$$UTV_{est.} = STV \frac{a_u}{a_s} (SL \cdot LH)^{(b_u - b_s)} \quad (8)$$

hvor  $UTV_{est.}$  er estimert usløyd tørrvekt for en sløyd larve av gitt sløyd tørrvekt, standardlengde og larvehøyde. All bearbeiding av tørrvekt er gjort på "sammenslått tørrvekt", d.v.s. at både usløyde tørrvekter og sløyde tørrvekter korrigerert med sløyefaktoren er inkludert i figurer og tabeller.

### 2.5.3 Spesifikk vekstrate

Vekst ble uttrykt fra eksponensialmodellen

$$TV_2 = TV_1 e^{g(t_2 - t_1)} \quad (9)$$

hvor  $TV_2$  og  $TV_1$  er tørrvekt ved henholdsvis tiden  $t_2$  og  $t_1$  og  $g$  er gjennomsnittlig øyeblikkelig veksthastighetskoeffisient i tidsintervallet  $(t_2 - t_1)$ . Spesifikk vekstrate (SVR), gitt som gjennomsnittlig relativ vektøkning i prosent pr. tidsenhet innen tidsrommet fra  $t_1$  til  $t_2$  (Houde og Schekter 1981), kan skrives

$$SVR = 100 (e^g - 1) \quad (\%) \quad (10)$$

hvor  $g$  er gitt ved uttrykket

$$g = \frac{\ln TV_2 - \ln TV_1}{(t_2 - t_1)} \quad (11)$$

Larvepopulasjonen ble delt inn i fire størrelsesgrupper (KVF = kumulativ vektfordeling):

- F-100: De største larvene (fra 76% til 100% av KVF)
- F-75: De nest største larvene (fra 51% til 75% av KVF)
- F-50: De nest minste larvene (fra 26% til 50% av KVF)
- F-25: De minste larvene (mindre eller lik 25% av KVF)

Gjennomsnittlig SVR, gitt som relativ vektøkning i prosent pr. dag, ble beregnet for hver av disse størrelsesgruppene i tidsrommene mellom hver prøvetaking (Vedlegg C). Gjennomsnittlig SVR ble også beregnet for hele den vekstrangerte larvepopulasjonen fra dag 4 til dag 38.

#### 2.5.4 Overlevelse

Antall overlevende larver ble tilpasset en sigmoid funksjon etter formelen

$$N_t = N_0 - e^{-\frac{P_1(1 - e^{-(P_2(t-t_0)+P_3)})}{P_1}} \quad (12)$$

hvor  $N_t$  er antall overlevende ved tiden  $t$ ,  $N_0$  er startantall ved tiden  $t_0$  og  $P_1$ ,  $P_2$  og  $P_3$  er konstanter. Når  $(t-t_0)$  blir stor nok, går  $N_t$  mot

$$N_0 - e^{-\frac{P_1}{P_1}} \quad (13)$$

Når sluttresultatet ( $N_{t(\text{slutt})}$ ) er kjent, kan  $P_1$  beregnes, og siden også  $P_2$  og  $P_3$  ved lineær regresjon.

#### 2.5.5 Beregning av energispesifikk rasjon, brutto veksteffektivitet og totalt næringsinntak ut fra larvenes vekst og overlevelse

Beregning av næringsinntak og vekst i energienheter ble gjort etter energimodellen som er beskrevet i vedlegg D. Med næringsinntak

menes svelging av næring imotsetning til begrepet næringsopptak hvor det menes assimilasjon av næring fra tarmen.

Energispesifikk rasjon (ESR) i et tidsintervall ble beregnet som forholdet mellom estimert næringsinntak (I) pr. døgn og energimengden i en gjennomsnittslarve. Vekt av en gjennomsnittslarve i et tidsintervall fra  $t_1$  til  $t_2$  ble beregnet fra ligning (9) ved tidspunktet  $(t_1+t_2)/2$ .

For å utrykke brutto veksteffektivitet i et tidsintervall ble Ivlevs (1960) koeffisient for næringsutnyttelse av første orden benyttet, og den kan skrives som

$$K_1 = \frac{\Delta W \cdot 100}{I_{\Delta t}} \quad (\%) \quad (14)$$

der  $\Delta W$  er vektøkning og  $I_{\Delta t}$  er næringsinntak i tidsrommet fra  $t_1$  til  $t_2$ . Vektøkning ble korrigert for intervalldødelighet som ble antatt å være størrelsesavhengig (jfr. vedlegg C).

Antall overlevende larver for beregning av totalt næringsinntak pr. døgn for hele larvepopulasjonen ( $I_{tot}$ ), ble estimert ved tidspunktet  $(t_1+t_2)/2$ .

#### 2.5.6 Behandling av datamaterialet

Havforskningsinstituttets NORD-500 datamaskin ble benyttet til omfattende beregninger og kurvetegning. Enklere tallbehandling ble utført med TEXAS TI-59 programmerbar håndkalkulator. Metoder for statistiske beregninger er hentet fra Sokal og Rohlf (1981). Det ble brukt t-test for test av likhet mellom middel standardlengde fra to uavhengige prøver med ulik prøvestørrelse, og normalfordeling ble antatt hvis lengdefordelingene ikke tilsynelatende avviker fra en normalfordeling. Videre ble t-test benyttet for å teste om stigningskoeffisienten var lik null i en regresjon mellom alder og standardlengde for sulforsøk-A. Begge testene ble utført ved et nivå på 95% og observert  $p < 0,05$  førte til forkasting av nullhypotesen.

### 3 RESULTATER

#### 3.1 HYDROGRAFI

Stabile sprangsjikt m.h.p. temperatur, saltholdighet og oksygen ble ikke observert i forsøksposen. Kortvarige overflateminima i temperatur og saltholdighet ble observert på dag 7 og dag 27.

Temperaturen i forsøksposen (Fig. 4a) gikk fra 16,5°C på dag 3 til 13,5°C på dag 38, via et minimum på 12,5°C over en lengre periode fra dag 20 til dag 28. Temperaturen var redusert til 13,5°C på dag 11.

Saltholdigheten (Fig. 4b) varierte, utenom de nevnte overflate-minima, mellom 29,5‰ og 31,5‰.

Oksygenmetningen i posen (Fig. 4c) var høyere enn 70% bortsett fra i bunnvannet på dag 29 og dag 30 da metningen på det minste var nede i 36,2%.

#### 3.2 ZOOPLANKTON

##### 3.2.1 Sammensetning av zooplankton i forsøksposen

De forskjellige gruppene av zooplankton i forsøksposen var representert med få arter og slekter. Gruppene copepoditter og copepoder ble dominert av Acartia sp. med forekomster også av Centropages sp. og Paracalanus sp. (Tab. III). Gruppen rotatorier bestod bare av Brachionus plicatilis, og de andre gruppene (harpacticoide copepoder, copepodnauplier og appendikularier) ble ikke nærmere klassifisert.

Den prosentvise fraksjonen som antall zooplankton i de ulike gruppene utgjorde av totalt antall zooplankton (Fig. 5), varierte med hvilke typer og mengder byttedyr som ble tilsatt forsøksposen. Rotatoriene dominerte totalt frem til dag 13. Fra og med dag 10 økte fraksjonen av copepodnauplier til over 10%. Fra dag 4 var ca 15% av zooplanktonet appendikularier men ble på dag 12 redusert til under 5%. Etter dag 17 økte fraksjonene av copepoditter og

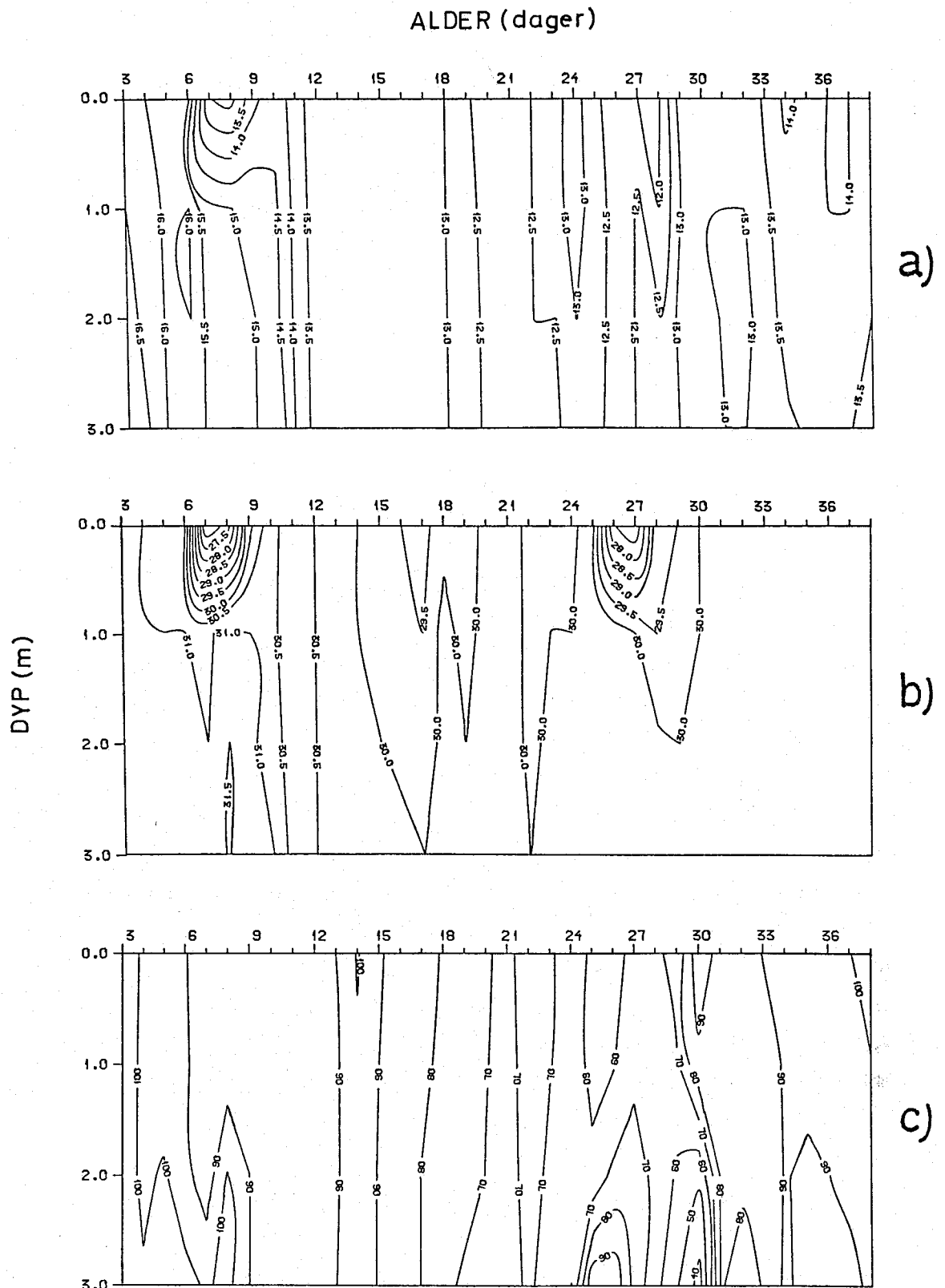


FIG.4. Isopletdiagram av hydrografiske data målt daglig i dypene 0,1,2 og 3 meter: a) temperatur ( $^{\circ}\text{C}$ ), b) saltholdighet ( $\text{‰}$ ) og c) oksygenmetning (% ved 1 atm.).



copepoder.

Det totale antall zooplankton (Fig. 6) varierte mellom 150 og 280 organismer pr. liter frem t.o.m. dag 9, hvorpå antall organismer frem til dag 31 svingte mellom 700 og 1500 pr. liter for så å avta mot slutten av forsøket. Gruppene copepodnauplier og rotatorier (mikrozooplanktonet) utgjorde det meste av av totalantallet frem til dag 17, før de avtok til ca. 30 pr. liter på dag 38. Resten av gruppene (makrozooplanktonet) økte fra 20 (dag 7) til 800 pr. liter (dag 31).

### 3.2.2 Fordeling av zooplankton i forsøksposen

Fordelingen av de to hovedgruppene mikro- og makrozooplankton m.h.p. dyp (Fig. 7) varierte meget. På dagtid (fra kl. 0900 til og med kl. 2100) på dag 5 og 8 var mikrozooplanktonets konsentrasjon på 3 m fra 3 til 10 ganger større enn største observerte verdi i noen av de andre dypene (0, 1 og 2 m) på samme tidspunkt. På dag 12 var mikrozooplanktonet jevnere fordelt, men fremdeles økte konsentrasjonen med økende dyp. På dag 27 hvor makrozooplanktonet dominerte, var konsentrasjonen på dagtid hovedsaklig fra 1,5 til 2,5 ganger større i overflaten enn største observerte verdi i noen av de andre dypene på samme tidspunkt.

Klumpet fordeling av zooplankton ble visuelt observert i forsøksposen hovedsaklig i siste halvdel av forsøket etter at copepoder var tilsatt. Særlig langs veggene helt i overflaten oppstod det tette svermer med plankton.

### 3.2.3 Mengde av rotatorier tilsatt forsøksposen

Daglig utføret mengde av B.plicatilis mellom dag 3 og dag 9 (Tab. 2) i forsøksposen varierte mellom 344 pr. liter og 555 pr. liter. Dette tilsvarte en daglig rasjon fra 91 til 183 rotatorier pr. larve som regnet om til vekt i forhold til larvevekt (vektspesifikk rasjon) varierte mellom 53% og 92%.

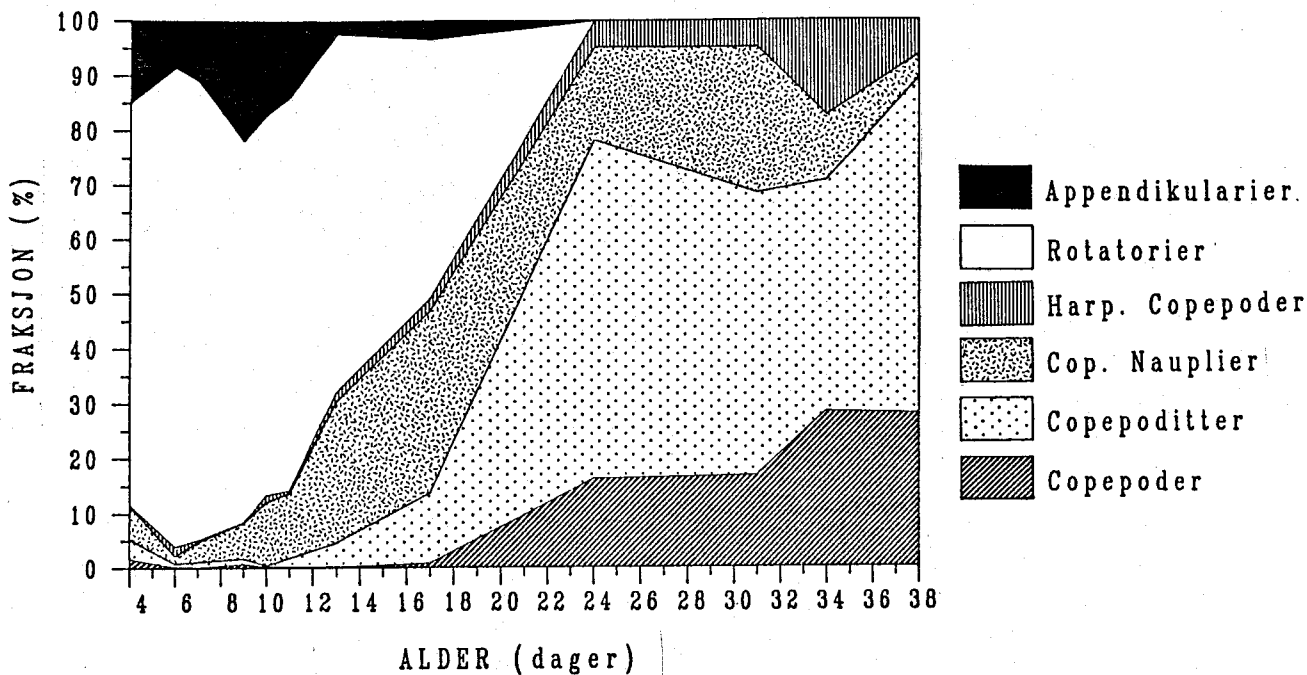


FIG. 5. Prosentvis sammensetning av zooplankton i forsøksposen beregnet fra tubeprøver tatt på dagtid. Tidspunkt for prøvetaking tilsvarende markør-ene i fig. 6.

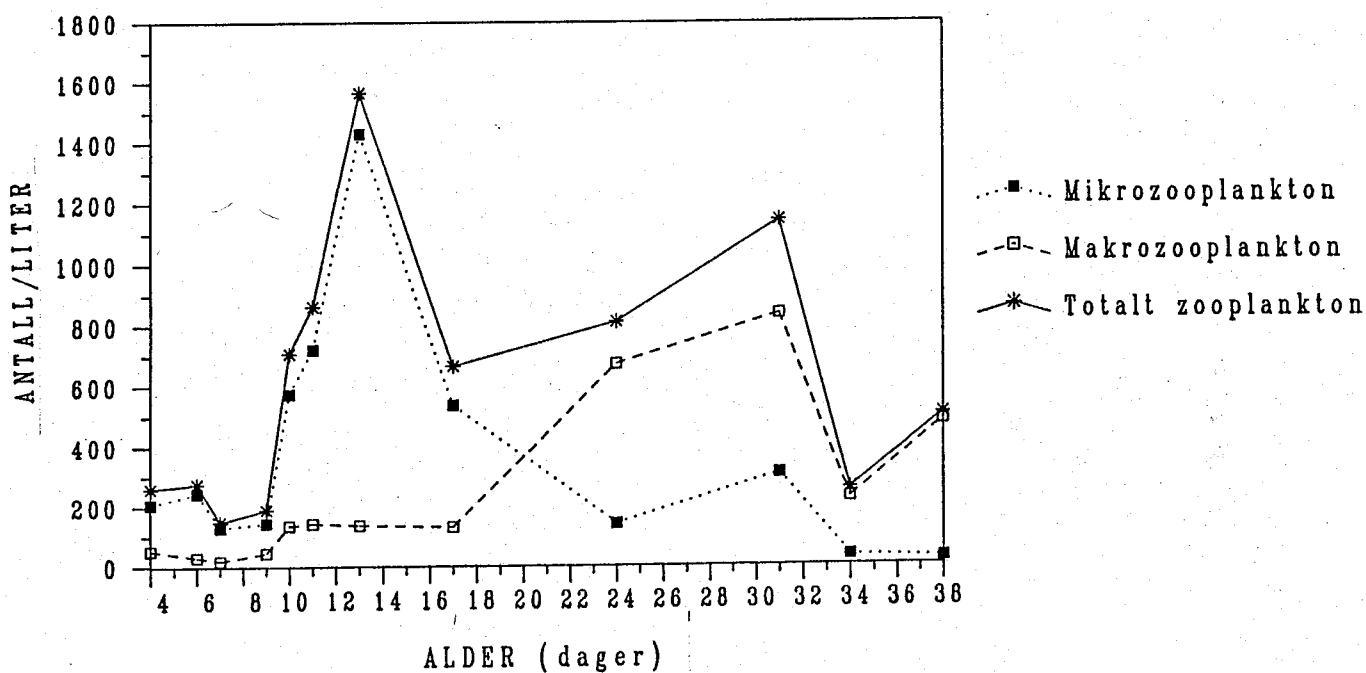


FIG. 6. Antall av mikro- og makrozooplankton i forsøksposen beregnet fra tubeprøver tatt på dagtid. Mikrozooplankton og makrozooplankton er definert i avsnitt 3.2.1.

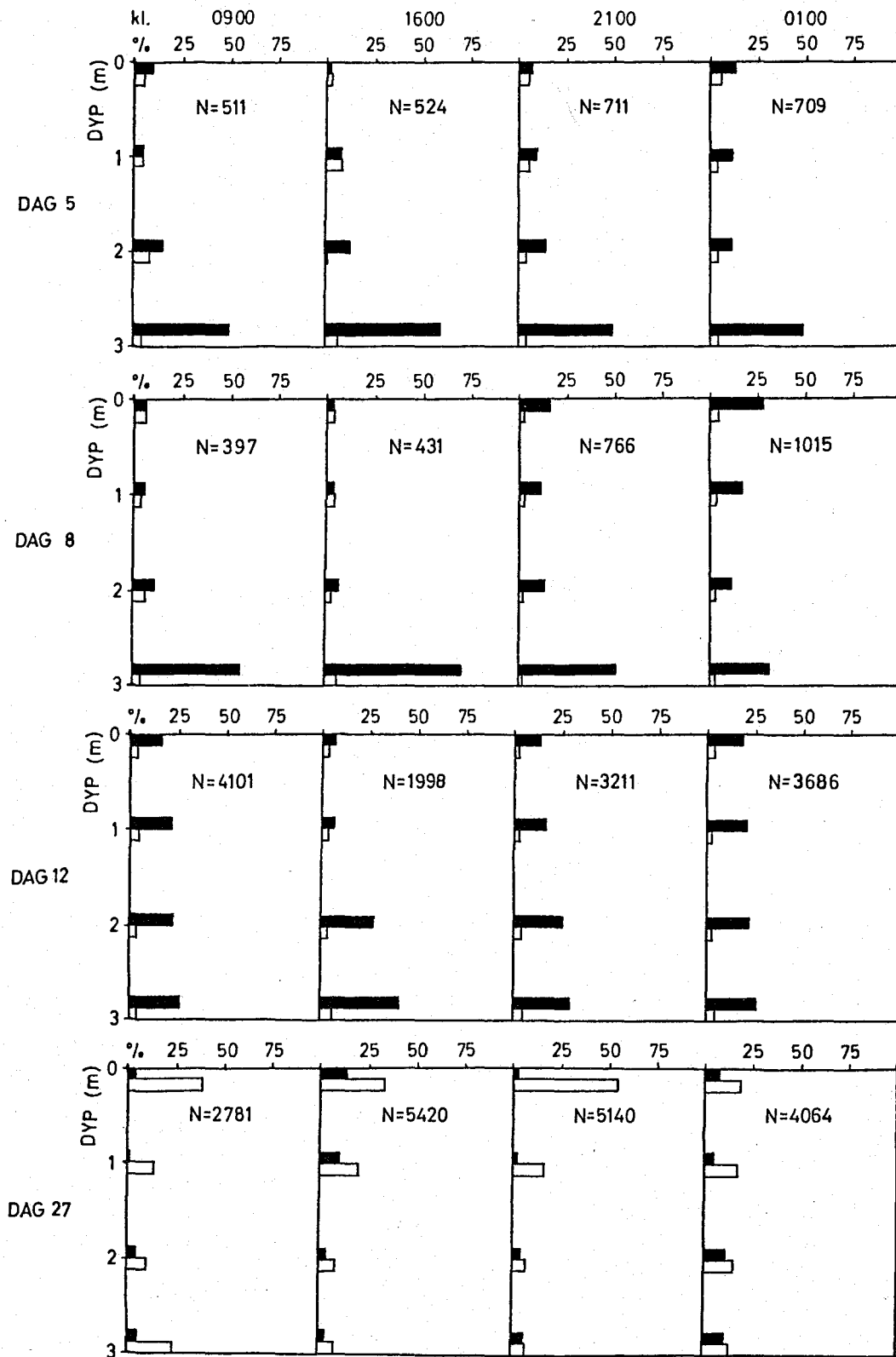


FIG.7. Vertikalfordeling av mikrozooplankton ( ■ ) og makrozooplankton ( □ ) i prosent beregnet av prøver med vannhenter på fire døgnstasjoner. Antall zooplankton pr. liter fra dypene 0, 1, 2 og 3 meter er summert (N) og tilsvarer 100%.

TABELL 2. Daglig utfôret mengde av Brachionus plicatilis (N/liter) fra dag 3 til dag 9, uttrykt som antall pr. liter i forsøksposen. N/larve angir daglig tilført mengde av B.plicatilis pr. overlevende larve, og VSR (vektspesifikk rasjon) er den fraksjon som N/larve (omregnet til vekt) utgjør av gjennomsnittslarvens vekt.

dag:	3	4	5	6	7	8	9
N/liter	447	373	364	344	450	555	323
N/larve	105	91	93	94	134	183	120
VSR (%)		61	57	53	63	92	65

### 3.3 PIGGVARLARVENE

#### 3.3.1 Tarminnhold hos larvene i forsøksposen

##### 3.3.1.1 Fraksjoner og antall av byttedyr

Larvene startet sitt matopptak med B.plicatilis som byttedyr. På dag 4 hadde 80% av larvene byttedyr i tarmen, og tilsvarende fraksjon på dag 5 og dag 6 var henholdsvis 93% og 100%.

B.plicatilis utgjorde mer enn 90% av tarminnholdet i antall frem til dag 8 (Fig. 8). Mellom dag 8 og dag 11 økte andelen av naupliier (hovedsaklig harpacticoide naupliier, Tab. IV) fra under 10% til nær 70%. Naupliene, med økende fraksjon av calanoide naupliier etter dag 17 (Tab. IV), hadde en andel på mer enn 45% til dag 27. Harpacticoide copepoder utgjorde mellom 4% og 30% av antall byttedyr i tarmen fra dag 11 til slutten av forsøket. Gruppene copepoditter og copepoder, som ble dominert av Centropages sp. med innslag av Acartia sp. og Paracalanus sp., utgjorde 14% av antall byttedyr i tarmen på dag 24 og økte til mer enn 90% ved forsøkets slutt.

Gjennomsnittlig antall byttedyr funnet pr. larve (Fig. 9) økte fra 5,3 på dag 4 til 55,8 på dag 17, og avtok så til et nivå rundt 30 mot slutten av forsøket. Byttedyr av typen mikrozooplankton dominerte fullstendig tarminnholdet frem til dag 12 og avtok til 1,9

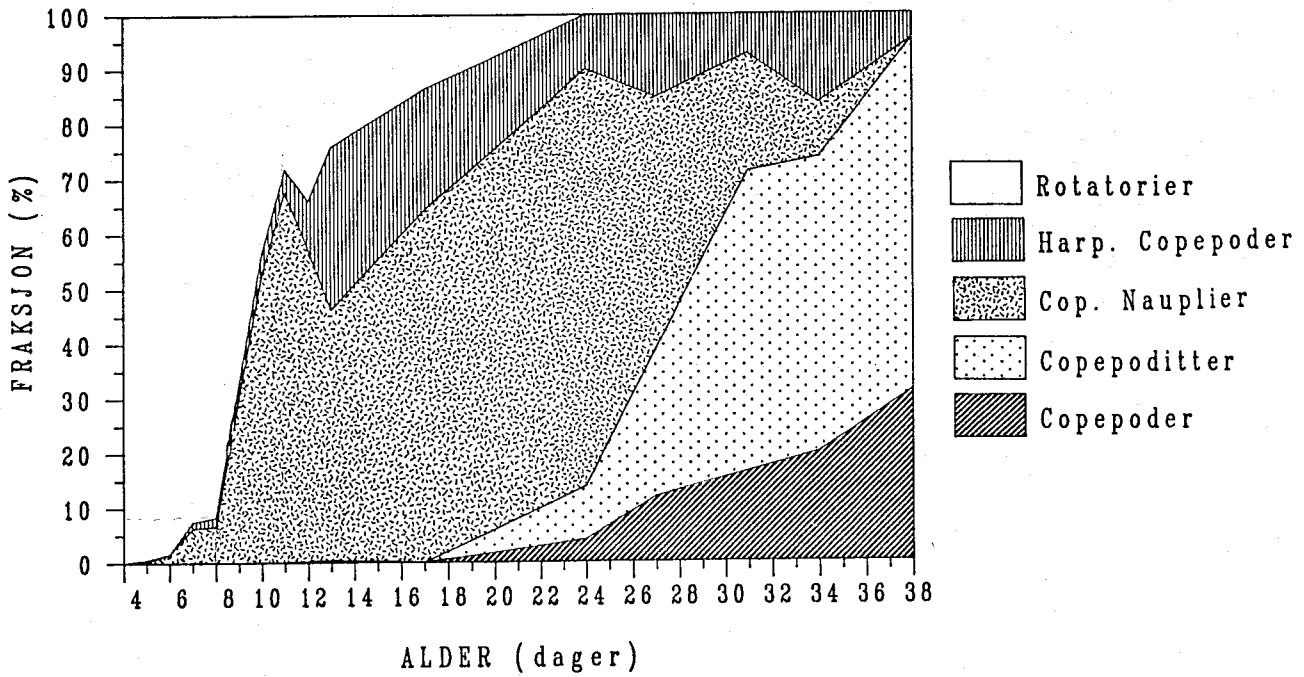


FIG.8. Prosentvis sammensetning av zooplankton i tarmen hos larver fra prøver tatt på dagtid. Tidspunkt for prøvetaking tilsvarer markørene i Fig. 9.

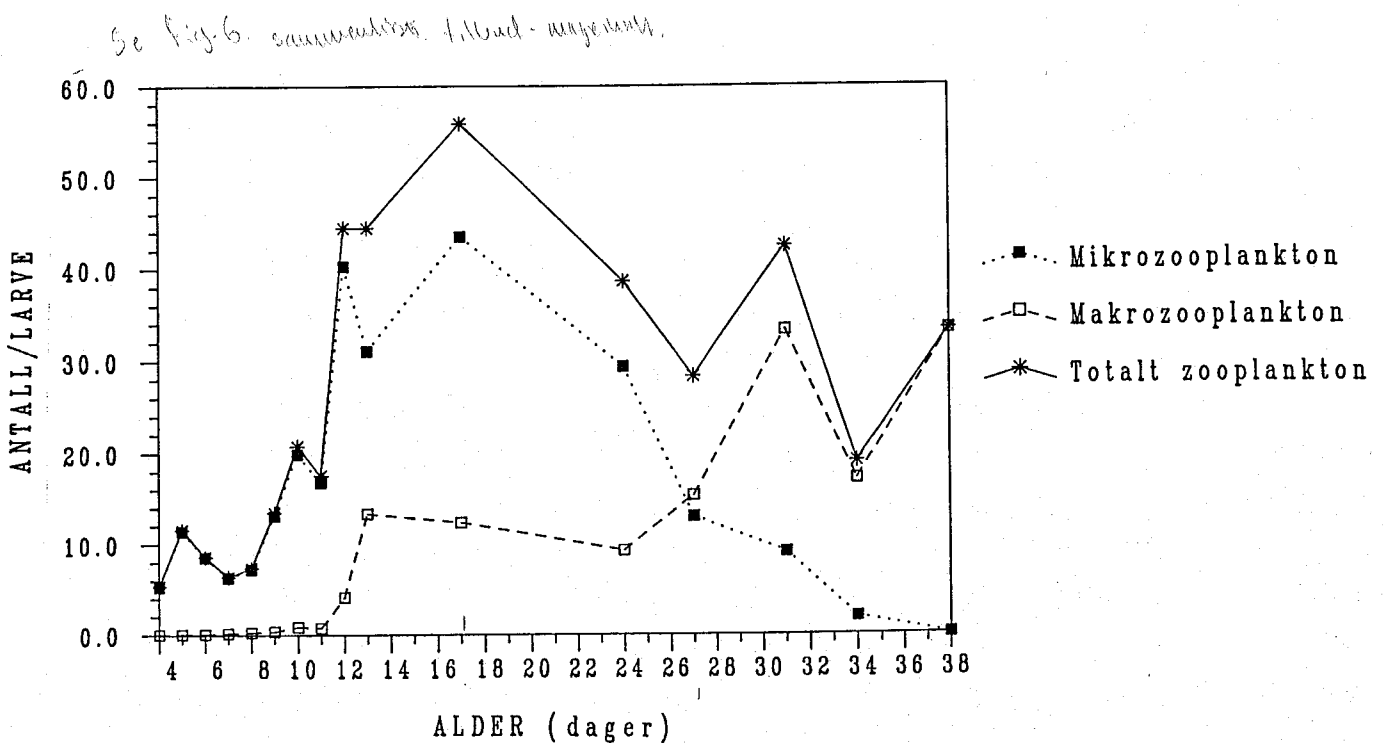


FIG.9. Antall av mikro- og makrozooplankton i tarmen hos larver fra prøver tatt på dagtid. Mikrozooplankton og makrozooplankton er definert i avsnitt 3.2.1.

pr. larve på dag 34. Tilsvarende verdier for makrozooplankton viser at dette økte til 13,3 byttedyr pr. larve på dag 13. Makrozooplanktonet dominerte tarminnholdet etter dag 27.

Maksimalt antall av en byttedyrtype i en larvetarm fra en prøve var fra 1,5 til 6,5 ganger middelantallet av byttedyrtypen når middelantallet var større enn 1,0 (Tab. VIII). Middelantallet av en byttedyrtype i tarmen hos larvene fra en prøve var på det meste 4,3 ganger større enn medianen av byttedyrtypen.

En byttedyrgruppe forekom i tarmen hos mindre enn 20% av larvene den første tiden etter at piggvarlarvene begynte å predatere på denne (Tab. V). En byttedyrgruppe som i antall utgjorde mer enn 10% av det totale byttedyrinntaket, forekom i mer enn 70% av larvene (Tab. IV og Tab. V). Bare i tre tilfeller var en byttedyrgruppes forekomst i larvene (%F-verdi) på mellom 20% og 50% (dag 7, 8 og 9 for nauplier og harpacticoide copepoder).

Byttedyrgruppenes vektfraksjoner av tarminnholdet hos larvene (%V-verdi) (Tab. 3) beregnet på grunnlag av observerte byttedyrstørrelser (Tab. VI), viste at den dominerende næringsorganismen frem til og med dag 9 var B.plicatilis. Deretter økte nauplier sterkt, og på dag 11 utgjorde de over 64%. Harpacticoide copepoder dominerte på dag 13 og dag 17 med en %V-verdi på 63%. Nauplier av Centropages sp. var den mest betydningsfulle byttedyrorganisme på dag 24 (tab VII). Copepoditter og copepoder utgjorde tilsammen 36% på dag 24, og på dag 38 var disse 97% med nesten like store andeler hver. Selv om copepoder av Paracalanus sp. fantes i mindre antall i tarmen enn copepoditter av Centropages sp. på dag 27, var Paracalanus sp. en av de viktigste byttedyrorganismene ved dette tidspunktet (Tab. VII). Siden overtok copepoditter av Centropages sp., og først på dag 38 hadde Acartia sp. betydning som en viktig byttedyrorganisme med en andel på tilsammen 44,3% mot Centropages sp. sin andel på 47,3%.

Hvordan  
Cest?  
Se side 11  
OK!

TABELL 3. Vektfraksjon i prosent (%V-verdi) av de ulike byttedyrgrupper i tarmen hos larvene og beregnet totalvekt ( $\Sigma W$ ) av middelantall byttedyr i tarmen hos larvene hvor byttedyrgruppen har forekommet i mer enn 10% av undersøkte larver. Larvealder (DAG) er dager etter klekking. BRACH=Brachyonus plicatilis, NAU=nauplier, HAR=harpacticoider, COPDT=copepoditter og COP=copepoder.

DAG	%V-verdi av byttebyrgrupper					$\Sigma W$ ( $\mu g$ )
	BRACH	NAUP	HAR	COPDT+COP	COPDT	
4	100,0					0,85
5	100,0					1,82
6	98,6	1,4				1,36
7	96,2	3,8				0,98
8	93,9	6,1				1,14
9	62,3	22,0	15,7			2,31
10	38,9	31,3	29,8			3,71
11	19,0	63,8	17,2			4,12
12	18,6	50,8	30,6			12,92
13	8,8	28,4	62,8			19,62
17	4,8	31,4	63,8			25,31
24		44,6	18,7	13,9	22,8	49,88
27		14,0	19,3	27,7	39,0	68,72
31		4,0	5,9	45,0	45,1	170,96
34		1,7	11,7	39,3	47,3	82,86
38			3,1	44,3	52,6	183,50

### 3.3.1.2 Byttedyrstørrelse og larvestørrelse

Larvenes valg av byttedyr på dag 27 i forhold til zooplanktonfraksjoner i forsøksposen viste at store byttedyr var overrepresentert i tarmen hos store larver med unntak av Acartia sp. (Tab. 4). Likeledes var små byttedyr som copepodnauplier, underrepresentert i tarmen hos store larver. Mellomstore byttedyr som copepoditter av Centropages sp. var overrepresentert i tarmen hos mellomstore larver.

Andelen av larver (%F-verdi) på dag 27 som spiste copepoder, var størst for store larver (Fig. 10), mens andelen av larver som spiste copepodnauplier, var minst for store larver. Larver mindre enn 0,25 mg var istand til å fange både copepoditter og copepoder, men små copepoditter (Centropages sp.) forekom i flest av disse små larvene (60%).

%F-verdi for  
nauplier: 90%

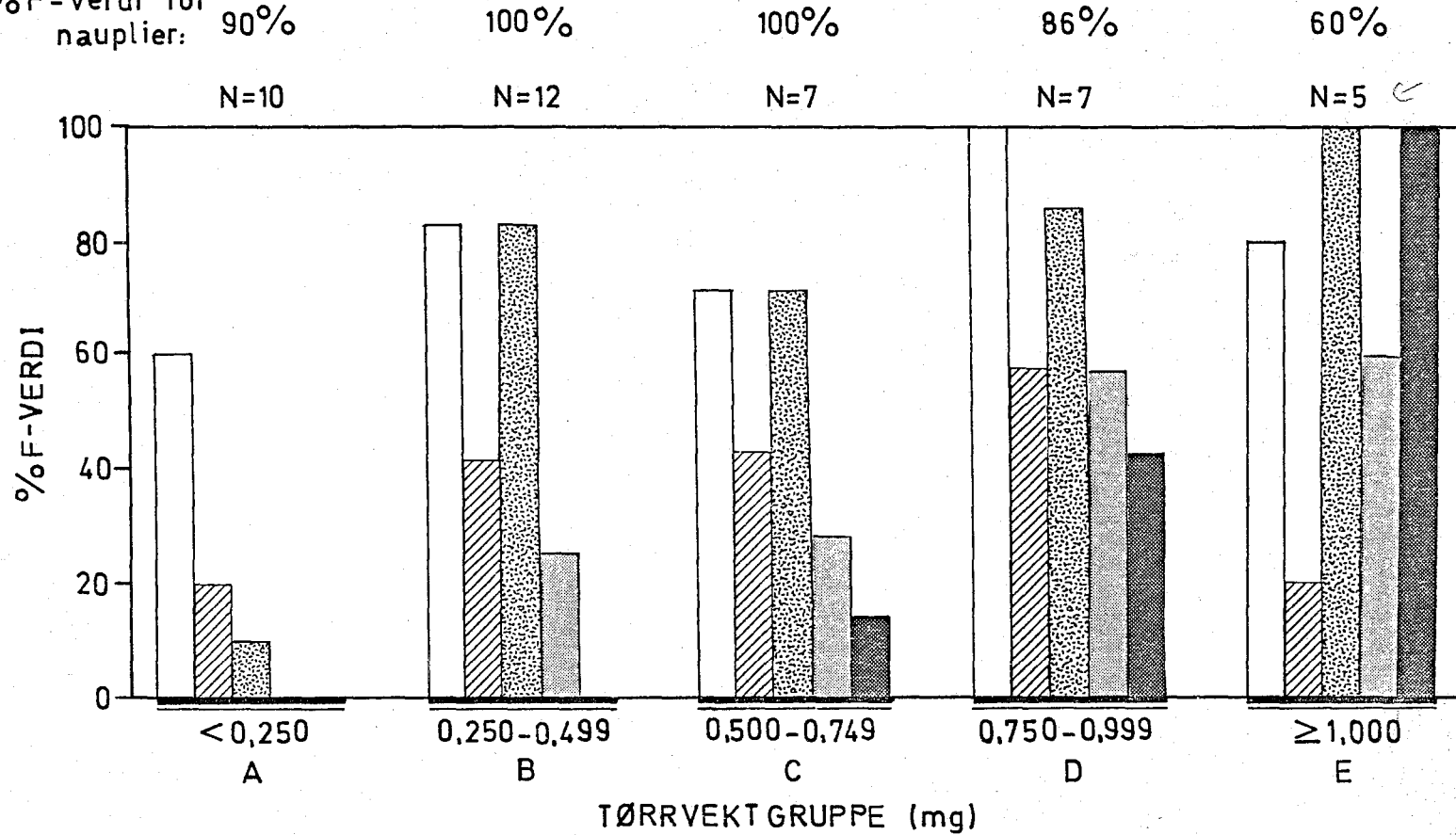


FIG.10. Andel av larvene (%F-verdi) med en byttedyrtype i tarmen på dag 27 innen fem størrelsesgrupper av larvene (A til E). Antall larver undersøkt i hver størrelsesgruppe (N) og størrelse av byttedyrtypene i tarmen hos larvene er angitt. Størrelse for nauplier ble estimert til 250 µm.



TABELL 4. Byttedyr i tarmen hos larvene og zooplankton i forsøksposen på dag 27. Fraksjon av antall i prosent (%N) er gitt for hver av fem størrelsesgrupper av larvene (GR.) og for forsøksposen. N er totalt antall byttedyr eller zooplankton gitt som henholdsvis N pr. larve for tarminnhold og N pr. liter for forsøksposen. NAUP=nauplier, COPDT=copepoditter, COP=copepoder, ACA= Acartia sp. CEN=Centropages sp., PAR=Paracalanus sp. og REST=andre byttedyr (hovedsaklig harpacticoider copepoditter og copepoder). Parantes angir estimerte verdier.

*Samme data som fig. 10?*  
*hvor mange larver?*

Zooplankton kategori	%N for byttedyr i tarmen					%N for Zooplankton i forsøksposen	Størrelse av byttedyr i tarmen ( $\mu\text{m}$ )
	Størrelsesgruppe av larvene (mg)						
	A: <0,25	B: $\geq$ 0,25 <0,50	C: $\geq$ 0,50 <0,75	D: $\geq$ 0,75 <1,00	E: $>$ 1,00		
NAUP	71	66	45	32	9	23	(250)
CEN COPDT	10	15	31	29	17	12	436
ACA COPDT	2	4	2	2	3	37	510
PAR COP	3	5	10	11	24	6	678
ACA COP		1	1	3	4	11	824
CEN COP			1	1	6	2	900
REST	14	9	10	22	37	9	
N	11,2	30,1	29,0	48,7	24,2	810	

*↑ antall i tarmen*  
*↑ Totale antall i posen*

### 3.3.1.3 Døgnsyklus i byttedyrinntak

På døgnstasjonene (dag 5, 8, 12 og 27) ble nyspiste og halvfordøyde byttedyr nesten ikke funnet i tarmen hos larvene etter mørkets frembrudd (Fig. 11). Om morgenen (kl. 0900) ble nyspiste og halvfordøyde byttedyr funnet i små mengder og var ikke større enn 2 organismer pr. larve. Antall ferdigfordøyde byttedyr var minst om morgenen. Antall byttedyr av alle fordøyelseskategorier økte med en faktor på 1,2 utover dagen, bortsett fra på dag 27 hvor tarminnholdet i antall økte med en faktor på 4 fra kl. 0900 til kl. 1600. Flest byttedyr av alle fordøyelseskategorier hadde larvene i tarmen om kvelden (kl. 2100) untatt for nyspiste og halvfordøyde byttedyr på dag 27.

Forholdet mellom makrozooplankton og mikrozooplankton i tarmen hos larvene endret seg lite innen en døgnstasjon men betydelig mellom døgnstasjonene (Tab. 5).

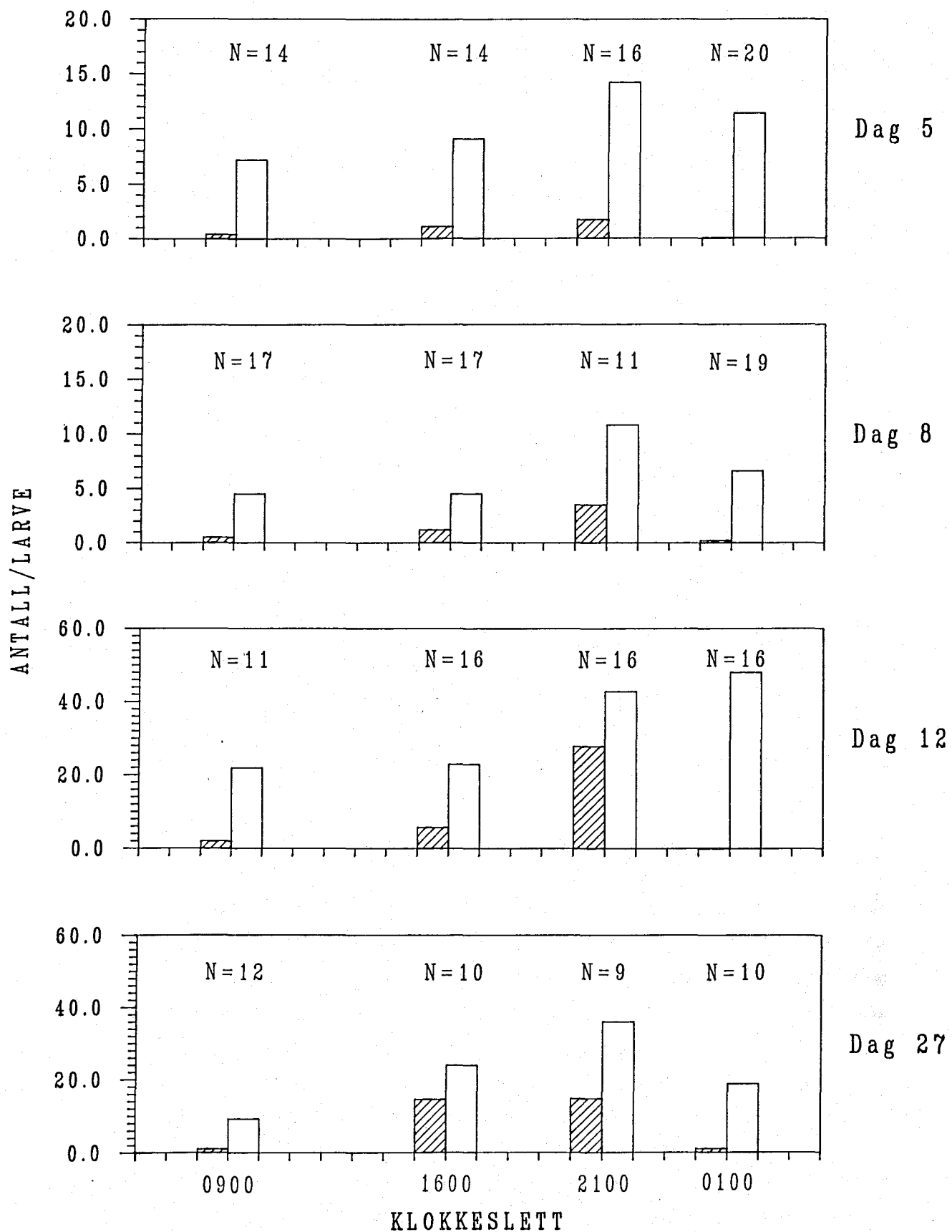




FIG.11. Inntak av byttedyr gitt som antall organismer pr. larve over fire døgnstasjoner. Antall undersøkte larver (N) er angitt.

-  Ufordøyde og halvfordøyde byttedyr  
 Ferdigfordøyde byttedyr

TABELL 5. Forholdet mellom antall makrozooplankton og mikrozooplankton i tarmen hos larvene ved hvert tidspunkt for prøvetaking fra døgnstasjonene på dag 5, 8, 12 og 27.

Dag	kl. 0900	kl. 1600	kl. 2100	kl. 0100
5	0	0	0	0,009
8	0	0,019	0,037	0,030
12	0,177	0,143	0,087	0,069
27	2,792	0,828	1,151	1,828

TABELL 6. Middelantall (N), standardavvik (SD) og variasjonskoeffisient (CV) av piggarlarver fra 12 punktprøver med vannhenter for hvert prøvetakingstidspunkt fra døgnstasjonene på dag 5, 8, 12 og 27. Punktprøvene er tatt på prøvestasjonene vest, midten og øst i forsøksposen i henholdsvis 0, 1, 2 og 3 m. dyp.

Dag	Kl. 0900			Kl. 1600			Kl. 2100			Kl. 0100		
	N	SD	CV	N	SD	CV	N	SD	CV	N	SD	CV
5	2,8	4,4	160	1,6	2,1	134	3,8	4,6	124	5,3	3,3	63
8	2,7	2,9	109	2,1	2,2	107	1,7	3,3	198	5,4	4,1	78
12	2,8	7,1	259	3,8	7,5	201	3,4	4,2	127	2,0	1,1	56
27	1,3	2,4	189	1,3	1,6	126	0,8	1,1	141	0,8	1,0	128

### 3.3.2 Fordeling av larver i forsøksposen

Visuelle observasjoner utført med lommelykt viste at larvene var jevnere fordelt om natten enn om dagen. Variasjonskoeffisienten innen punktprøvene med vannhenter om natten var mindre enn på dagtid (Tab. 6), og variasjonskoeffisienten var mindre for de yngre larvene (på dag 5, 8, og 12) enn for de eldre larvene på dag 27. Både vertikal og horisental variasjon av antall larver i punktprøvene var mindre om natten enn om dagen (Tab. X og Tab. XI).

Larvene ble om dagen observert i svermer ulike steder i forsøksposen. Mer enn 50% av larvene fra punktprøvene med vannhenter ble funnet i øvre halvdel av posen kl. 2100 på dag 5, 8, og 12 (Fig. 12), mens kl. 0900 ble mer enn 50% av larvene på disse dagene funnet i posens nedre halvdel. Fra og med dag 17 ble det om dagen observert store mengder larver i overflaten.

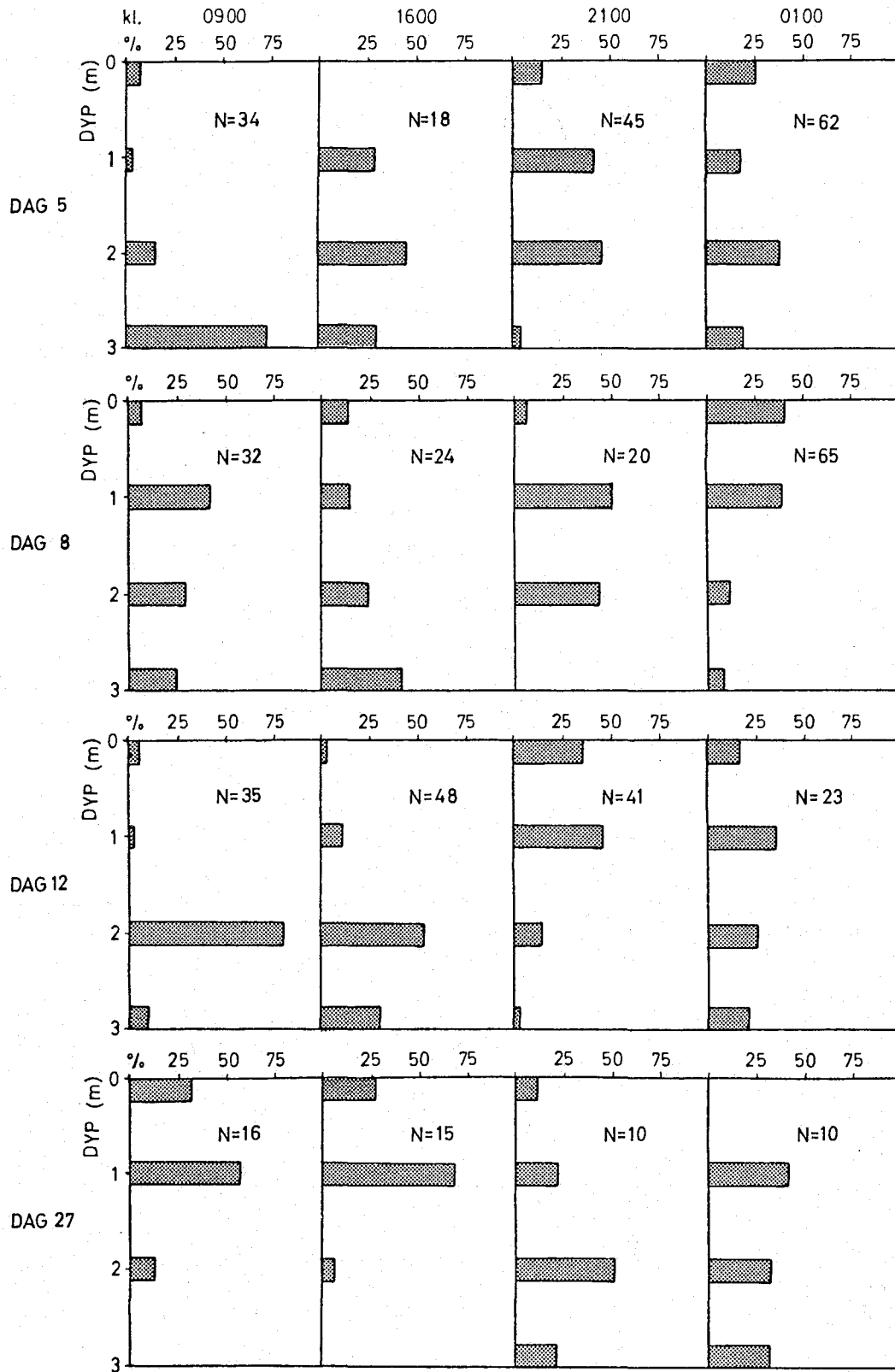


FIG.12. Vertikalfordeling av piggvarlarvene i prosent beregnet fra prøver med vannhenter på fire døgnstasjoner. Antall larver totalt i prøvetakingen (N) er angitt.

### 3.3.3 Vekst av larvene

#### 3.3.3.1 Larvenes stadiefordeling

Utviklingen av larvene (Fig. 13) viser at stadium 1 som omfatter plommesekkklarver, hadde meget kort varighet idet alle larvene var i stadium 2 på dag 4. På dag 13 befant 50% av larvene seg i stadium 3, men larver i stadium 2 ble funnet frem til og med dag 27. Stadium 3a hadde også lang varighet i motsetning til stadiene 3b, 4a 4b og 4c. Ingen larver hadde nådd stadium 5 ved forsøkets avslutning på dag 38. Stadiefordelingene viste heller ikke kurver av typisk symmetrisk sigmoid form.

Observerte lengdeintervall var for stadium 1: 2,8-3,4 mm, stadium 2: 3,0-4,7 mm, stadium 3: 4,3-6,7 mm og stadium 4: 6,6-14,3 mm.

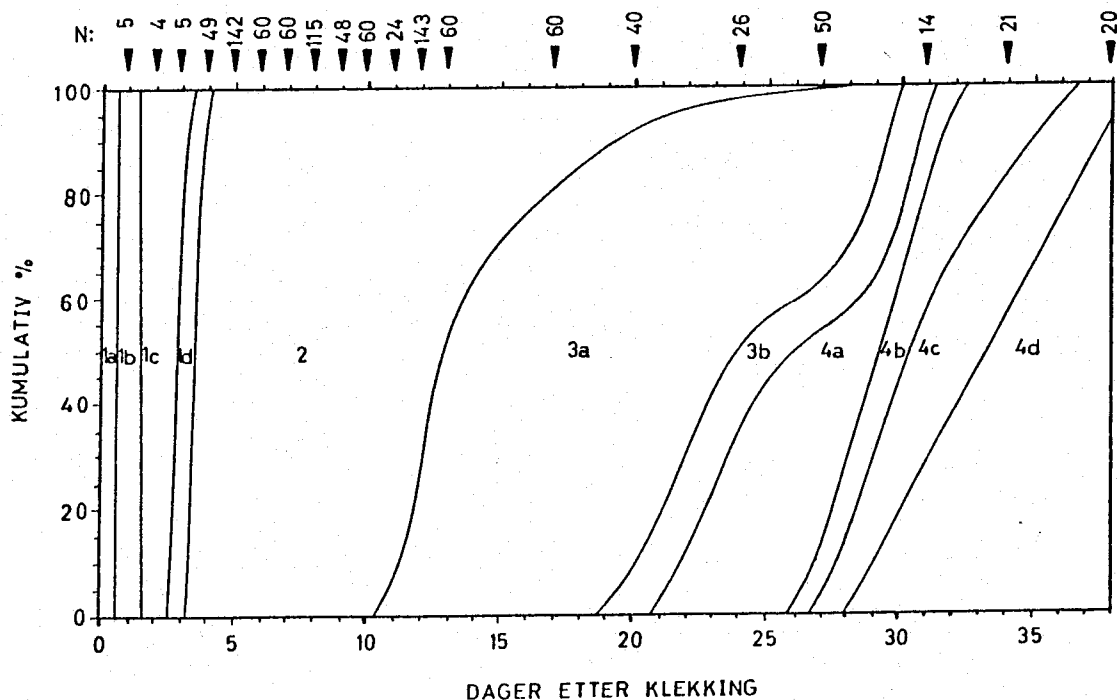


FIG. 13. Prosentvis fordeling av antall piggvarlarver i ulike utviklingsstadier. Tidspunkt for prøvetaking (piler) og antall larver hvor stadium ble bestemt (N) er angitt.

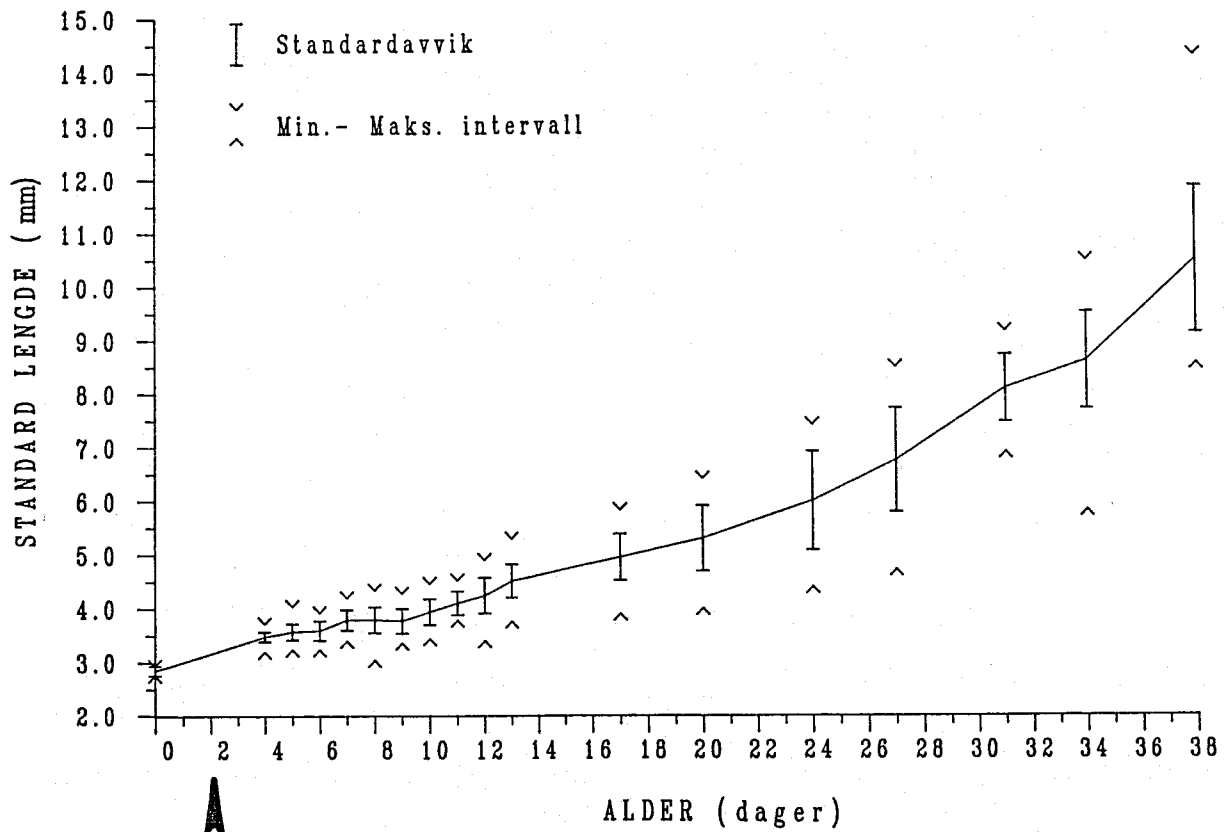


FIG. 14. Utvikling av middel standardlengde for larvene i forsøksposen med standardavvik samt største og minste verdi. Utsetting i posen er vist med pil.

### 3.3.3.2 Standardlengde

Larvenes standardlengde hadde en middelvei på 2,9 mm ved ankomst (dag 0), og denne økte til 3,5 mm på dag 4. Det videre forløpet av lengdeveksten (Fig. 14 og Tab. XII) viser at standardlengden økte frem til og med dag 7 til 3,8 mm, hvorpå den stagnerte på dag 8 og dag 9. Ved en t-test ble middel standardlengde for larvene på dag 7 funnet å være lik middel standardlengde på dag 9 ( $p > 0,5$ ). Middel standardlengde økte fra 3,9 mm på dag 10 til 10,5 mm ved forsøkets avslutning på dag 38. Største og minste lengde var da henholdsvis 14,3 mm og 8,6 mm.

Middel standardlengde for larvene i sultforsøk-A (Fig. 15 og Tab. XIII) økte fra 2,8 mm på dag 0 til 3,5 mm på dag 4 hvorfra den ble redusert noe på dag 5 og 6. Ved en t-test ble larvenes standardlengde funnet å være konstant etter dag 2 da plommesekken var resorbert ( $p > 0,2$ ).

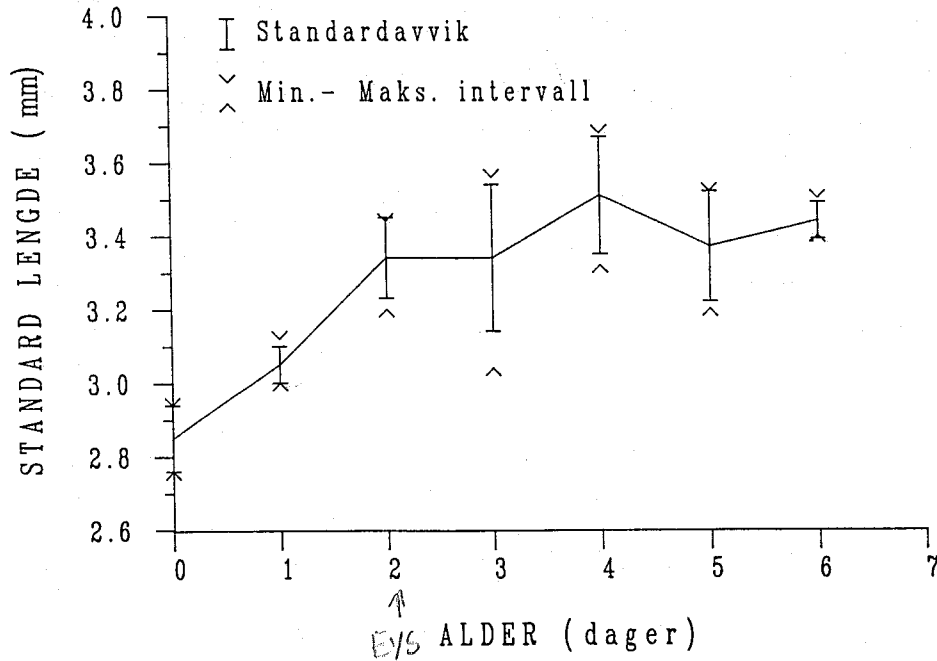


FIG. 15. Utvikling av middel standardlengde for larvene i sulforsøk-A med standardavvik samt største og minste verdi.

### 3.3.3.3 Sløyefaktor

Regresjon mellom den naturlige logaritmen til henholdsvis usløyd tørrvekt og kroppskvadratet gav følgende verdier for koeffisientene i ligning (5) med regresjonskoeffisient ( $r$ ) lik 0,9946:

$$\ln(\text{UTV}) = -4,7295 + 1,5135 \ln(\text{SL} \cdot \text{LH})$$

Videre gav regresjon mellom den naturlige logaritmen til henholdsvis sløyd tørrvekt og kroppskvadratet følgende verdier for koeffisientene i ligning (6) med regresjonskoeffisient lik 0,9960:

$$\ln(\text{STV}) = -4,8503 + 1,4958 \ln(\text{SL} \cdot \text{LH})$$

Dette gir følgende verdier for ligning (8) som korrigerer sløyd tørrvekt til usløyd tørrvekt:

$$\text{UTV}_{\text{est.}} = \text{STV} 1,1315 (\text{SL} \cdot \text{LH})^{0,0177}$$

Logaritmisk plott av tørrvekt og kroppskvadrat etter at sløydevekter er korrigert med sløyefaktoren, er vist i figur 16.

Undersøkelse av gjennomsnittlig kvadratavvik fra regresjonslinjen (MSRES) for de ovenfornevnte regresjoner (lign. (5) og (6)) og tilsvarende regresjoner der standardlengde benyttes istedet for kroppskvadrat, viser at variasjonen om regresjonslinjen er mindre både for usløyde og sløyde tørrvekter når kroppskvadrat brukes (Tab. 7).

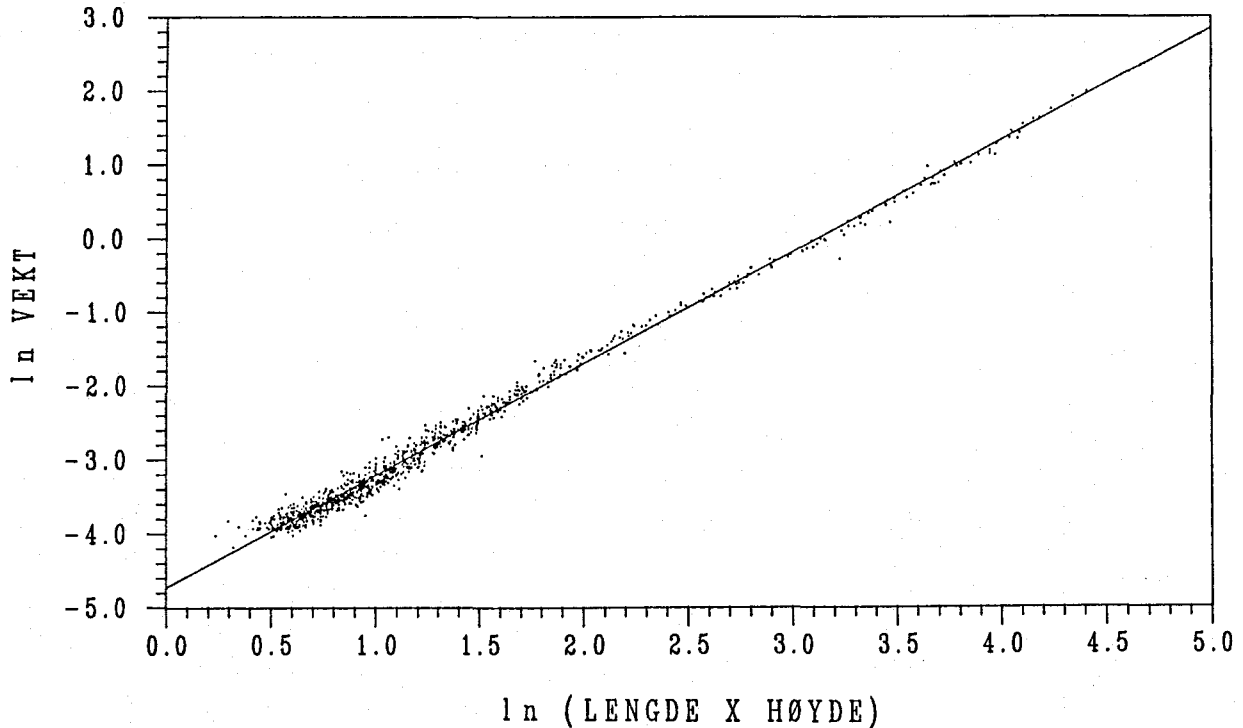


FIG. 16. Logaritmisk fremstilling av tørrvekt og kroppskvadrat (lengde x høyde). Tørrvekter av sløyde larver er korrigert med en sløyefaktor (forklaring gitt i teksten). Regresjonsligning:  $Y = 1,5135 X - 4,7295$  (  $N = 983$  ), Regresjonskoeffisient:  $r = 0,9946$

TABELL 7. Stigningskoeffisient (B), skjæring med y-aksen (A), regresjonskoeffisient (r) og gjennomsnittlig kvadratavvik fra regresjonslinjen (MSRES) for regresjoner mellom den naturlige logaritmen av tørrvekt og standardlengde ( $\ln TV / \ln SL$ ) samt mellom den naturlige logaritmen av tørrvekt og kroppskvadrat ( $\ln TV / \ln KKV$ ) for både usløyde og sløyde tørrvekter.

Regresjon:	TYPE:	B:	A:	r:	MSRES:
$\ln TV / \ln SL$	Sløyd	4,6179	-9,7346	0,9949	0,01846
$\ln TV / \ln SL$	Usløyd	4,6611	-9,5855	0,9911	0,02070
$\ln TV / \ln KKV$	Sløyd	1,4958	-4,8503	0,9960	0,01438
$\ln TV / \ln KKV$	Usløyd	1,5135	-4,7295	0,9946	0,01260



## 3.3.3.4 Tørrvekt

Middel tørrvekt for larvene i forsøksposen (Fig. 17 og Tab. XII) ble redusert fra 0,027 mg på dag 0 til 0,024 mg på dag 4. En ny periode med nedgang i vekt fant sted fra dag 7 til dag 9 hvor middel tørrvekt ble redusert fra 0,034 mg til 0,030 mg, hvorpå det var en kraftig økning til 0,043 mg på dag 10. Middelerdien ved forsøkets avslutning på dag 38 var 4,302 mg med største og minste verdi på henholdsvis 10,406 mg og 1,818 mg.

Middel tørrvekt for larvene i sultforsøk-A ble redusert fra 0,027 mg på dag 1 til 0,019 mg på dag 6 (Fig. 18 og Tab. XIII).

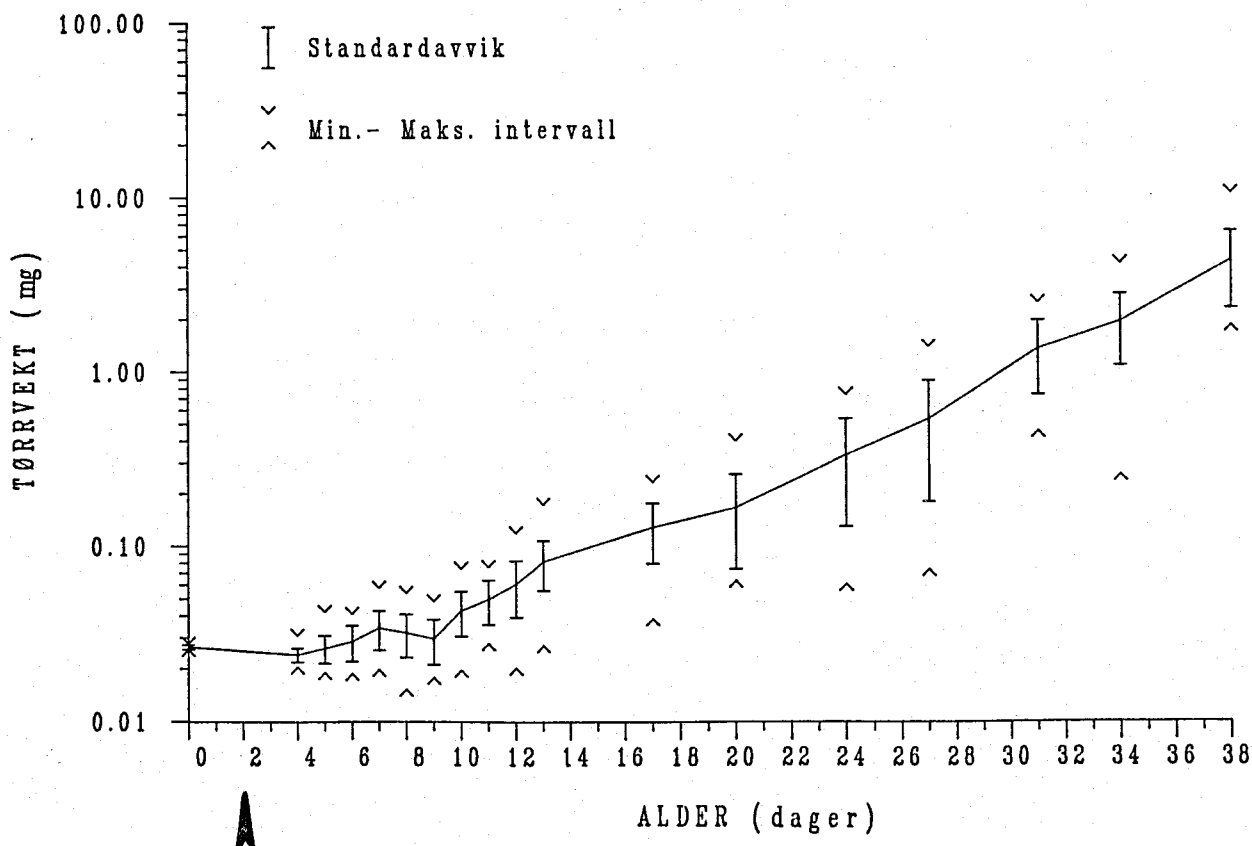


FIG. 17. Utvikling av middel tørrvekt for larvene i forsøksposen med standardavvik samt største og minste verdi. Utsetting i posen er vist med pil. Merk at tørrvekt er gitt med logaritmisk skala.

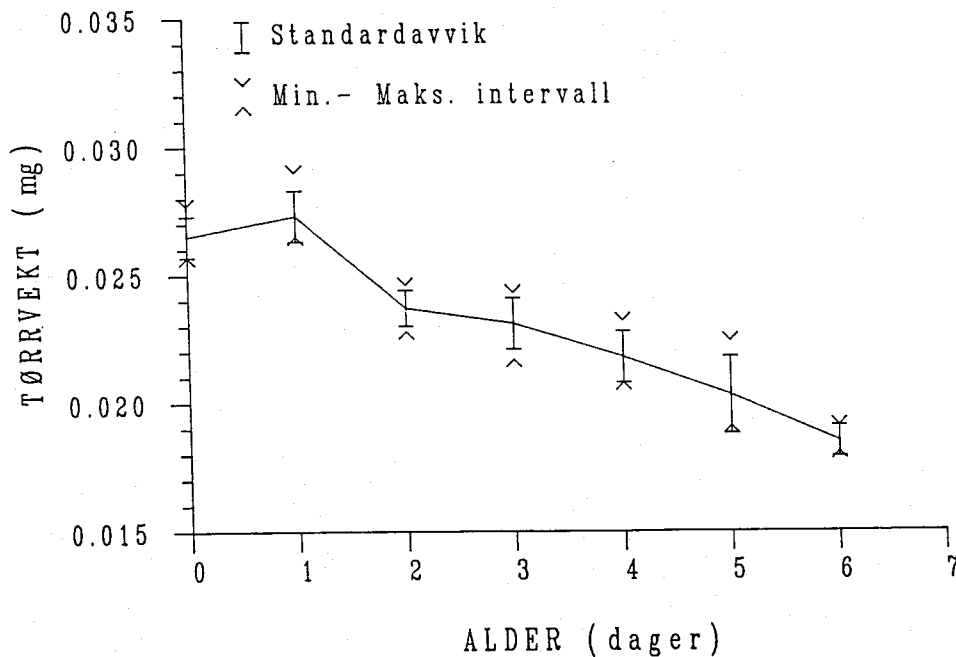


FIG.18. Utvikling av middel tørrvekt for larvene i sultforsøk-A med standardavvik samt største og minste verdi.

Fra 11

Fordelingen av tørrvekt for larvene i forsøksposen frem til dag 13 (Fig. 19 a,b og c) viser at en del av larvepopulasjonen hadde problemer med å vokse. Etter at fraksjonen av små larver hadde økt over en periode på ett til to døgn, skjedde en betydelig reduksjon av larveantallet innen vektgruppene med de minste larvene. Dette mønsteret gjentok seg i tidsrommene fra dag 4 til dag 7, fra dag 7 til dag 10 og fra dag 11 til dag 13. Fra dag 7 til dag 9 ble vekten redusert for hele larvepopulasjonen. Forskyvning av vektfordelingen mot tyngre vektgrupper var størst på dag 10 og dag 13, noe som falt sammen med reduksjonen av larveantallene i vektgruppene med de minste larvene.

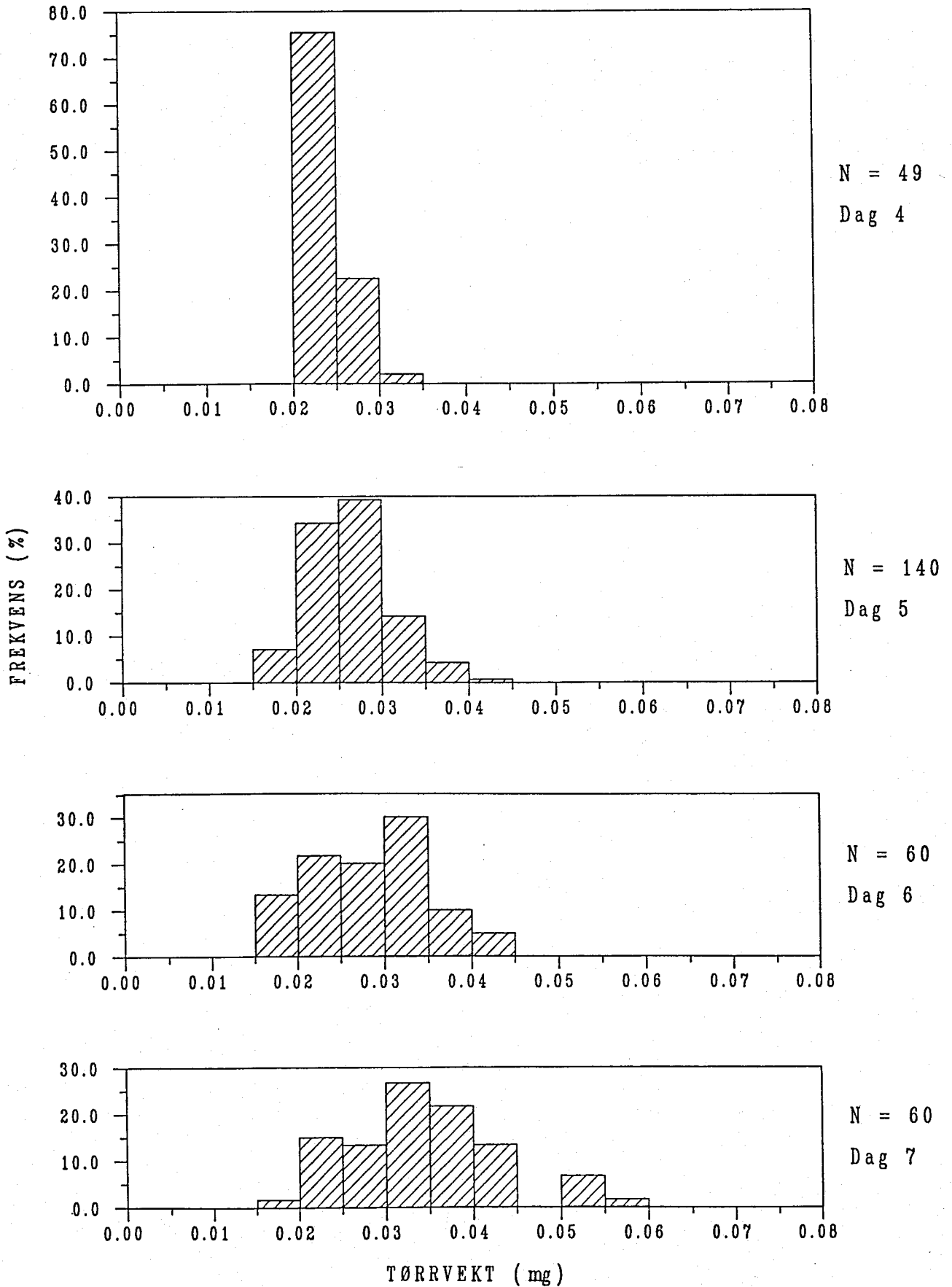


FIG.19a. Fordeling av tørrvekt for larvene i forsøksposen fra dag 4 til dag 7. Søylebredde er 0,005 mg. N angir antall larver hvor tørrvekt er målt.

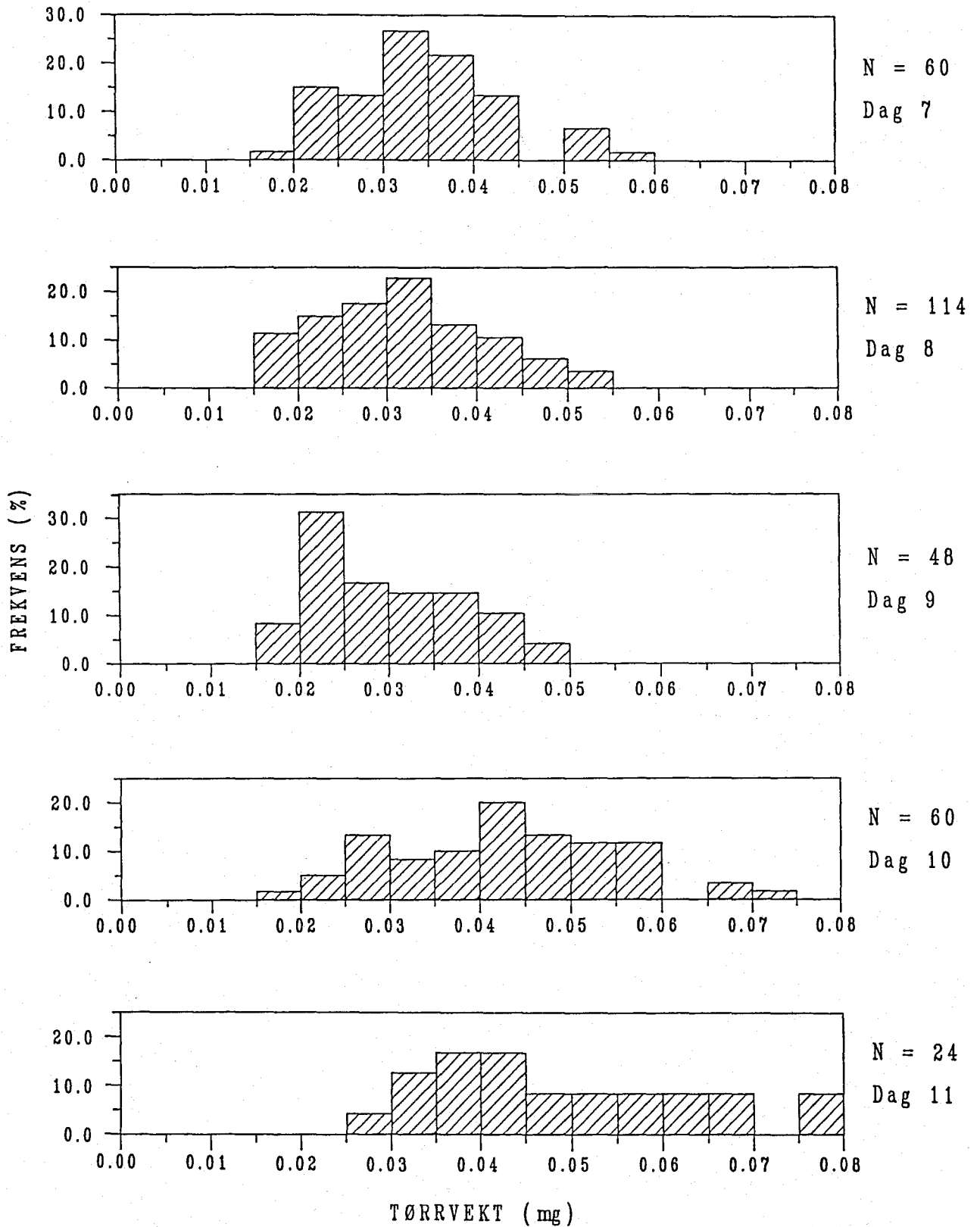


FIG. 19b. Fordeling av tørrvekt for larvene i forsøksposen fra dag 7 til dag 11. Søylebredde er 0,005 mg. N angir antall larver hvor tørrvekt er målt.

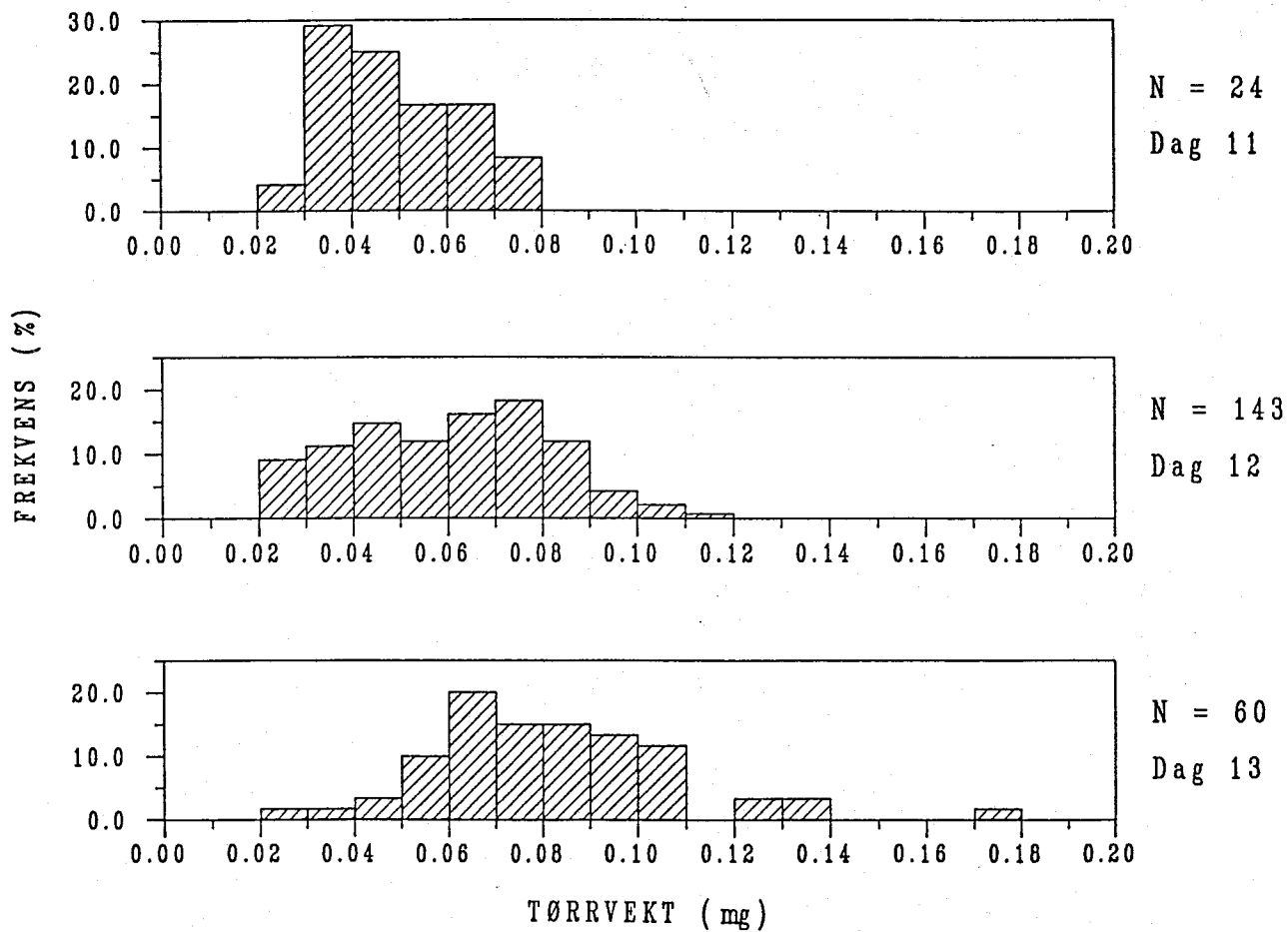


FIG.19c. Fordeling av tørrvekt for larvene i forsøksposen fra dag 11 til dag 13. Søylebredde er 0,01 mg. N angir antall larver hvor tørrvekt er målt.

### 3.3.3.5 Spesifikk vekstrate

Gjennomsnittlig SVR for hele materialet sett hele perioden under ett ble beregnet til 15,8%. De ulike størrelsesfraksjoner av larvepopulasjonen (F-25, F-50, F-75 og F-100, se kap. 2.5.3) hadde svært variabel SVR gjennom forsøket (Fig. 20). Generelt økte SVR med økende larvestørrelse i et gitt tidsintervall før dag 20, noe som endret seg mellom dag 20 og dag 31. SVR minket med økende larvestørrelse fra dag 27 til dag 31. Både små og store larver hadde nær samme SVR innen samme tidsintervall etter dag 31.

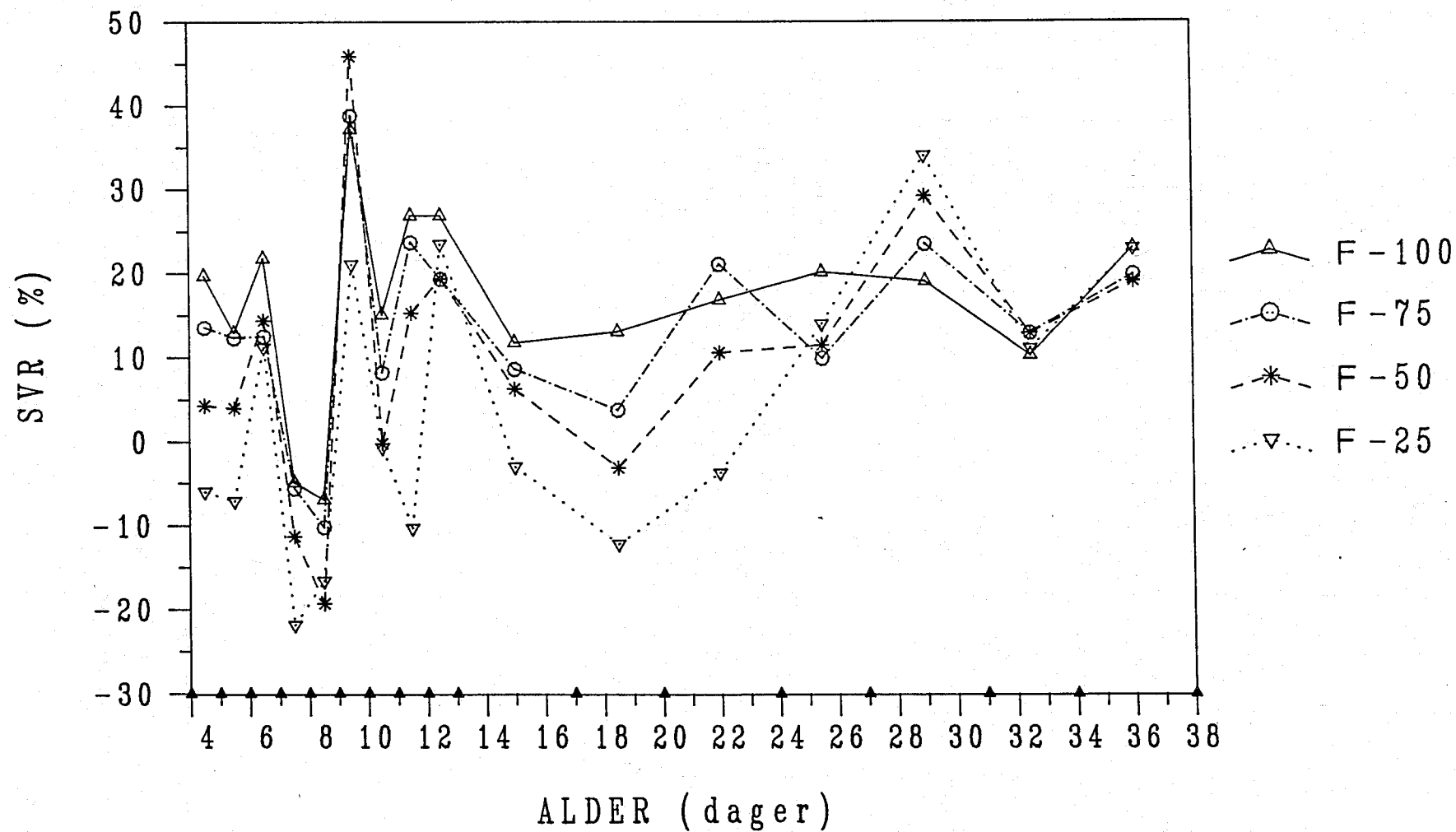


FIG.20. Spesifikk vekstrate (SVR) uttrykt som vektøkning pr. døgn i prosent for hver fjerdedel av den vektrangerte larvepopulasjonen fra forsøksposen. Tidspunkt for prøvetaking (▲) er angitt langs abcissen.

For de største larvene (F-100) varierte SVR mellom 12,9% og 21,8% mellom dag 4 og dag 7 (Tab. 8), mens for de minste larvene (F-25) varierte SVR mellom -7,1% og 11,2% i det samme tidsrommet. Mellom dag 7 og dag 9 var SVR for hele larvepopulasjonen negativ hvor minste SVR for F-100 og F-25 var henholdsvis -6,9% og -21,9%. SVR for de ulike størrelsesfraksjoner av larvene varierte mellom 21,1% og 45,9% fra dag 9 til dag 10. Videre hadde F-25 negativ SVR mellom dag 10 og dag 24 med unntak av SVR beregnet fra dag 12 til 13, og SVR for F-50 var negativ fra dag 17 til dag 20. Foruten de nevnte størrelsesfraksjoner og tidsrom med negativ SVR, var SVR positiv mellom dag 10 og forsøkets slutt, og størst SVR hadde F-25 med 34,0% fra dag 27 til dag 31.

TABELL 8. Gjennomsnittlig spesifikk vekstrate (SVR) for hver fjerdedel av larvepopulasjonen (F-100, F-75, F-50 og F-25) i tidsintervallene mellom hver prøvetaking. SVR er beregnet fra to kumulative vektfordelinger (KVF) der den kumulative vektfordelingen med laveste larvealder er korrigert for dødelighet over intervallet (jfr. kap. 2.5.3). Estimert intervalldødelighet er angitt relativt til antall overlevende ved begynnelsen av intervallet.

Tidsintervall (larvealder i dager):	Estimert intervalldødelighet (%)	Larveantall for kalkulering av KVF:	SVR (% vektøkning pr. dag)			
			76-100% av KVF. (F-100)	51-75% av KVF. (F-75)	26-50% av KVF. (F-50)	<25% av KVF. (F-25)
4 - 5	4,1	46 - 140	19,7	13,5	4,3	-6,0
5 - 6	6,1	131 - 60	12,9	12,3	4,0	-7,1
6 - 7	8,1	55 - 60	21,8	12,5	14,5	11,2
7 - 8	10,0	54 - 114	-4,5	-5,6	-11,3	-21,9
8 - 9	11,5	100 - 48	-6,9	-10,2	-19,3	-16,6
9 - 10	12,6	41 - 60	37,2	38,8	45,9	21,1
10 - 11	13,4	51 - 24	15,1	8,2	-0,2	-0,7
11 - 12	13,7	20 - 143	26,9	23,7	15,3	-10,3
12 - 13	13,7	123 - 60	26,9	19,3	19,4	23,5
13 - 17	41,0	35 - 60	11,8	8,6	6,3	-3,0
17 - 20	24,3	45 - 40	13,1	3,8	-3,1	-12,2
20 - 24	19,0	32 - 26	16,9	21,1	10,6	-3,7
24 - 27	7,3	24 - 50	20,2	9,9	11,5	14,0
27 - 31	4,6	47 - 14	19,1	23,5	29,2	34,0
31 - 34	1,5	13 - 22	10,3	12,9	12,9	11,1
34 - 38	0,7	21 - 19	23,1	19,9	19,1	23,0

## 3.3.4 Overlevelse av larvene

Med  $N_0$  lik 36000 og  $t_0$  lik 2 ble verdier for konstantene  $P_1$ ,  $P_2$  og  $P_3$  fra ligning (12) bestemt til henholdsvis 10,37, 0,25 og 0,70 ut fra vannhenter- og tubeprøvene på dag 5, 8, 12 og 27. Beregnet overlevelsesforløp for larvene i forsøksposen er vist på figur 21. Grunnet uvær havarerte forsøksposen på dag 39 slik at forsøket måtte avsluttes. Som estimat for antall overlevende larver på dag 38 benyttet derfor 4000, et antall som er noe i underkant av estimerte larveantall fra nattprøvene med tube og vannhenter på dag 27. Dette gir en overlevelse hos piggvarlarvene på 11% fra dag 2 til dag 38.

I sultforsøk-B var 46 larver i live ved tidspunktet for overføring av larver til forsøksposen (dag 2), noe som tilsvarte en dødelighet på 54%. For å kunne sammenligne overlevelse av larvene i forsøksposen med larvene i sultforsøk-B, ble videre overlevelse i sultforsøk-B (Fig. 21) beregnet ut fra de 46 overlevende larvene. Den store dødeligheten fra dag 0 til dag 2 fortsatte til dag 3, hvorpå antall overlevende stabiliserte seg frem til og med dag 5. I løpet av dag 7 døde resten av larvene i sultforsøk-B. Temperaturen varierte mellom 17,0°C og 17,8°C.

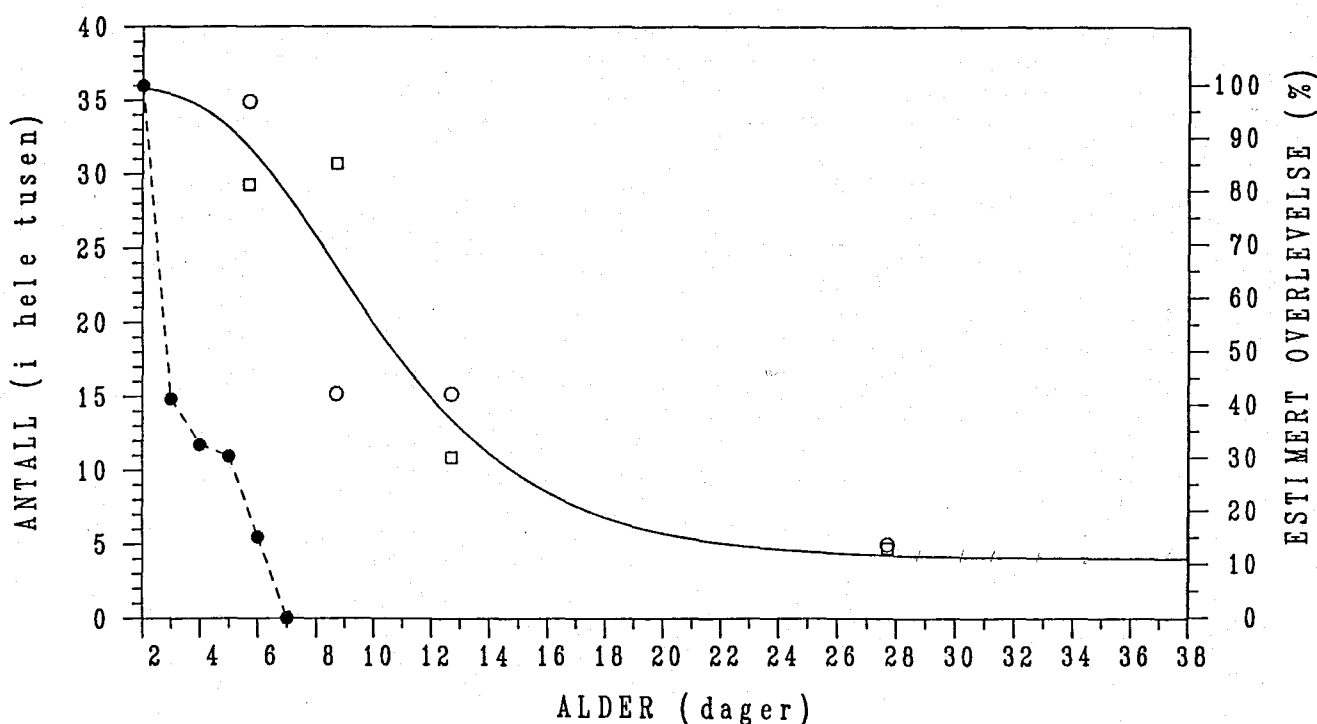


FIG.21. Estimert overlevelsesforløp for piggvarlarvene i forsøksposen (—) beregnet fra nattprøver med tube (○) og vannhenter (□). Overlevelse av pigglarvene i sultforsøk-B (●---●) er gitt i prosent.



## 3.3.5 Morfologiske avvik hos larvene

Det ble observert piggvarlarver gjennom hele forsøket som ikke hadde fylt svømmeblæren med gass. Andelen av larver som manglet gass i svømmeblæren minket fra 100% på dag 4 til til 20% på dag 9 (Tab. 9). Deretter varierte denne fraksjonen mellom 0% og 20% med unntak av dag 20 og dag 27 hvor den var henholdsvis 47% og 34%. På dag 27 var 70% av de minste larvene uten gass i svømmeblæren (Tab. 10), og på dag 38 manglet alle larvene gass i svømmeblæren. Gjennomsnittslengden av svømmeblæren hos larver hvor gassfylling ikke hadde skjedd, varierte mellom 0,11 mm på dag 4 og 0,30 mm på dag 34, mens tilsvarende lengde av svømmeblæren hos larver med gassfylling økte fra 0,17 mm på dag 5 til 1,40 mm på dag 34. På dag 38 var svømmeblærelengden 1,80 mm.

TABELL 9. Gjennomsnittslengde av svømmeblæren (L) for larver med og uten gass i svømmeblæren. Standardavvik (SD), minste (MIN) og største (MAKS) verdi, antall målte larver (N) og fraksjon av larvene med manglende gassfylling (%UG) er angitt. Larvealder (DAG) er gitt som dager etter klekking.

DAG	Lengde av blære uten gass (mm)				Lengde av gassfylt blære (mm)				%UG
	L	SD	MIN-MAKS	N	L	SD	MIN-MAKS	N	
4	0,11	0,01	0,10-0,12	10					100
5	0,13	0,02	0,09-0,18	57	0,17	0,01	0,16-0,18	7	89
6	0,13	0,02	0,10-0,16	8	0,19	0,03	0,16-0,23	7	53
7	0,13	0,01	0,12-0,14	5	0,20	0,03	0,17-0,26	10	33
8	0,14	0,03	0,08-0,20	20	0,22	0,04	0,16-0,31	43	33
9	0,16	0,03	0,14-0,20	3	0,24	0,04	0,18-0,32	12	20
10	0,12	0,01	0,11-0,12	2	0,25	0,05	0,17-0,32	13	13
11	0,13	0,01	0,12-0,14	2	0,29	0,04	0,18-0,34	13	13
12	0,16	0,03	0,12-0,20	12	0,32	0,08	0,16-0,46	47	20
13	0,20			1	0,36	0,08	0,20-0,50	14	7
17	0,19	0,02	0,16-0,20	3	0,39	0,11	0,22-0,54	12	20
20	0,22	0,04	0,18-0,30	7	0,50	0,16	0,30-0,76	8	47
24	0,22			1	0,60	0,22	0,26-0,90	14	7
27	0,22	0,05	0,14-0,34	14	0,85	0,27	0,32-1,20	27	34
31					1,19	0,28	0,60-1,62	10	
34	0,30			1	1,40	0,23	0,90-1,62	9	10
38	1,80	0,28	1,30-2,32	10					100

TABELL 10. Manglende gassfylling av svømmeblæren hos piggvarlarvene på dag 27. Fraksjon av larver uten gass i svømmeblæren gitt i prosent (%UG) for fem størrelsesgrupper av larvene. Antall larver (N) samt fraksjon av larvene i hver størrelsesgruppe i prosent (%N) er angitt.

	Størrelsesgruppe av larvene (mg)					SUM:
	A: <0,25	B: ≥0,25 <0,50	C: ≥0,50 <0,75	D: ≥0,75 <1,00	E: >1,00	
%UG:	70	33	43	0	0	34
%N:	25	29	17	17	12	100
N:	10	12	7	7	5	41

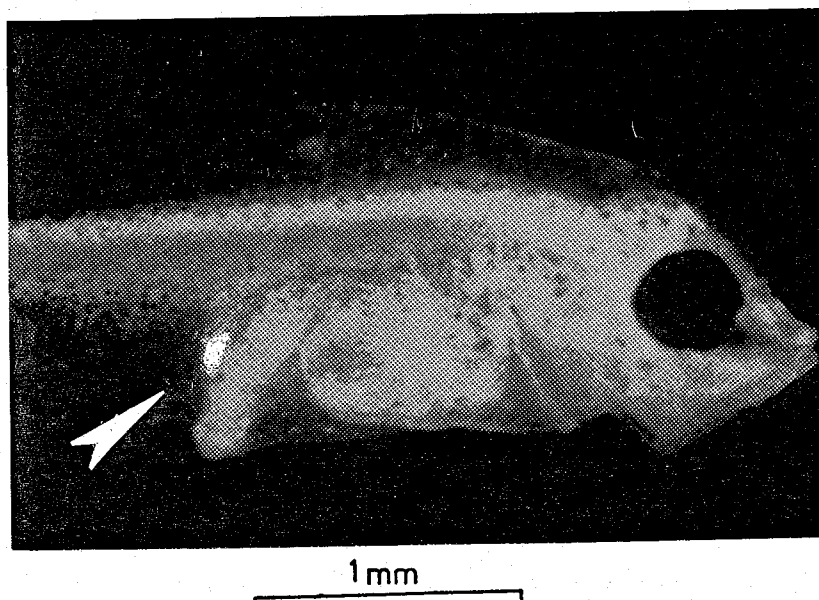


FIG.22. Fotografi av piggvarlarve med krystaller i urinblæren. Krystallene er angitt med pil.

På dag 9 ble det i 33% av de opparbeidede larvene observert hvite krystaller i urinblæren like bak rektum (Fig. 22). Av larvene i størrelseskategoriene F-50 og F-25 (se kap. 2.5.3) hadde 50% forekomst av krystaller, mens tilsvarende andel blant larvene i F-100 og F-75 var 16%. Krystallene forekom ikke ved andre prøvetakings-tidspunkt, og det ble ikke gjort forsøk på å bestemme krystallenes sammensetning.

### 3.3.6 Næringsinntak beregnet fra larvenes vekst og overlevelse

#### 3.3.6.1 Energispesifikk rasjon

Den estimerte daglige energispesifikke rasjon (ESR) (Tab. 11) for piggvarlarvene i forsøksposen varierte mellom 220% og 190% mellom dag 4 og dag 7. Høyeste ESR var 300% fra dag 9 til dag 10, og mot slutten av forsøket varierte ESR mellom 36% og 73%.

#### 3.3.6.2 Brutto veksteffektivitet

Brutto veksteffektivitet ( $K_1$ ) (Tab. 11) hadde verdier mellom 4% og 7% på dagene 4, 5 og 6. På dagene 7 og 8 med reduksjon i vekt for hele larvepopulasjonen, var  $K_1$  negativ, mens i tidsrommet fra dag 9 til dag 20 varierte  $K_1$  mellom 5% og 11%. I tidsrommet etter dag 20 økte  $K_1$  og nådde 38% frem mot dag 38.

#### 3.3.6.3 Energibilbud og samlet daglig energiinntak

Energimengden av den stående bestand av aktuelle byttedyr i forsøksposen (øyeblikkelig tilgjengelig energi), d.v.s. byttedyr påvist i tarmen hos mer enn 10% av larvene, var mindre enn 1,7 kcal i perioden før dag 9 (Fig 23). Energibilbudet i den stående byttedyrbestanden steg deretter jevnt til 169 kcal på dag 31, via et lokalt minimum på dag 17. Mot slutten av forsøket varierte energibilbudet mellom 57 og 97 kcal.

Larvepopulasjonens teoretiske daglige energiinntak (I) for å oppnå den observerte vekst, sank fra et nivå på mellom 8 og 10 kcal i perioden før dag 6 til 3 kcal på dag 8 (Fig. 23, Tab. 11). Det beregnede energiinntaket varierte deretter mellom 4 og 13 kcal frem til dag 34 hvorpå det steg raskt til 32 kcal.

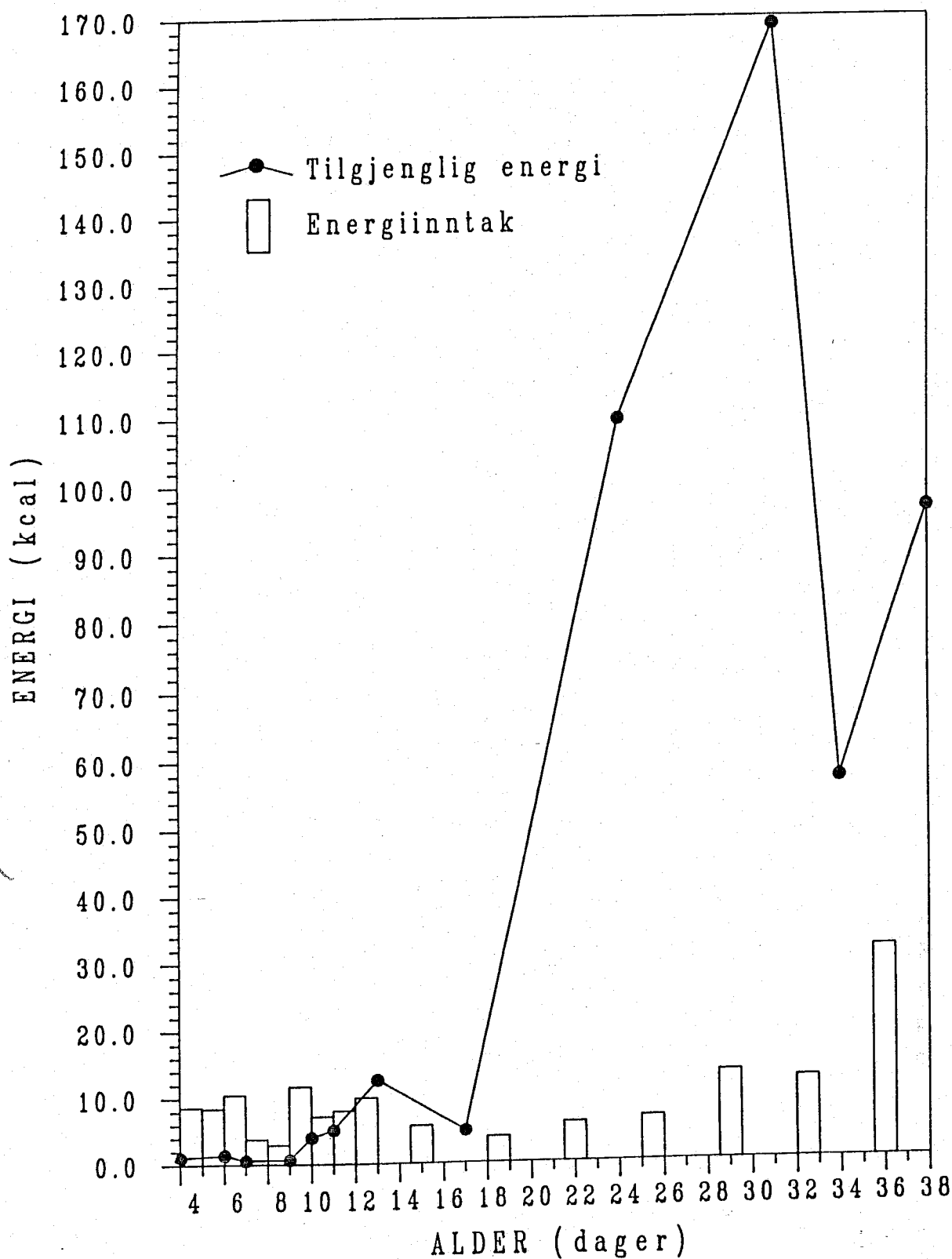


FIG.23. Energibehov og energitilbud for hele larvepopulasjonen i forsøksposen gitt som beregnet daglig energiinntak (søyler) ut fra målt larvevekst og øyeblikkelig tilgjengelig energi (kurve) i den stående bestand av byttedyr. I tillegg til de gitte tidspunkt for prøvetaking (●) er larver fra prøver på dag 5, 8, 12, 20 og 27 benyttet for å beregne energiinntak.

TABELL 11. Beregnet vektøkning ( $\Delta W$ ) i et tidsintervall ( $\Delta t$ ), metabolisme pr. døgn ( $Q$ ), matinntak pr. døgn ( $I$ ), assimilasjonskoeffisient ( $B$ ), brutto veksteffektivitet ( $K_1$ ), og energispesifikk rasjon (ESR) for en gjennomsnittslarve. Totalt matinntak pr. døgn ( $I_{tot}$ ) er beregnet for hele larvepopulasjonen.

$\Delta t$ (dag)	$\Delta W$ (cal)	B (%)	Q (cal)	I (cal)	$K_1$ (%)	ESR (%)	$I_{tot}$ (kcal)
4 - 5	0,010	18,3	0,037	0,254	3,9	202	8,64
5 - 6	0,009	18,5	0,039	0,262	3,6	190	8,44
6 - 7	0,023	18,7	0,042	0,350	6,6	222	10,47
7 - 8	-0,018	18,8	0,044	0,139	-13,0	83	3,78
8 - 9	-0,020	18,7	0,042	0,120	-16,7	76	2,91
9 - 10	0,057	19,0	0,047	0,546	10,4	298	11,66
10 - 11	0,021	19,6	0,055	0,387	5,3	163	7,18
11 - 12	0,039	20,1	0,062	0,500	7,7	176	8,09
12 - 13	0,078	21,0	0,073	0,717	10,8	195	9,92
13 - 17	0,155	23,0	0,094	0,586	6,6	106	5,68
17 - 20	0,088	25,1	0,120	0,593	4,9	76	3,85
20 - 24	0,713	29,1	0,163	1,173	15,2	94	5,94
24 - 27	0,877	34,9	0,233	1,505	19,4	69	6,69
27 - 31	3,920	42,5	0,366	3,165	31,0	73	13,25
31 - 34	2,542	46,8	0,554	2,991	28,3	36	12,19
34 - 38	11,794	47,9	0,807	7,837	37,6	53	31,60

## 4 DISKUSJON

### 4.1 DISKUSJON AV METODER

#### 4.1.1 Representativ innsamling av zooplankton og piggvarlarver

- 1) Kan det sies at en prøve var representativ for vannvolumet som prøvetakingsredskapet omsluttet?

Fiskelarvers og zooplanktons unnvikelsesevne som faktor for underestimering av plankton og larver i en prøve, vil her være av stor betydning. Trykkbølge, vannbevegelse og redskapets kontrast vil føre til fluktatferd, mens kort prøvetakingstid og stort prøvevolum vil redusere betydningen av fluktatferd for prøveresultatet.

Flere forfattere har brukt tube fremfor pumpe for å eliminere eventuell unnvikelse hos calanoide copepoder grunnet trykkbølge og vannbevegelse (negativ rheotaxis) (Kuiper 1977, Øiestad 1983). Patalas (1954) testet forløperen til Schindlerfellen (Schindler 1969) mot en Ruttner vannhenter, og han konkluderte med at enten vannhenterens kontrast eller planktoniske krepsdyrs sensitivitet for vannbevegelse var årsaken til at Ruttner vannhenteren underestimerte zooplanktonmengden.

*Kan ikke leses av Fig. 21*

Egne observasjoner tyder på at piggvarlarvenes fluktatferd ikke var tilstrekkelig for å unnslippe tuben, selv ikke for larver som hadde en lengde mellom 10 mm og 15 mm. Sammenlignes vannhenter- og tubeprøver tatt kl. 0100 på døgnstasjonene (Fig. 21), gav vannhenterprøvene ikke systematiske avvik fra tuberesultatene ved estimering av antall larver. *Fig 21*

Sammenlignet med vannhenteren vil tuben ikke skape trykkbølge og vannbevegelse av nevneverdig grad, mens de to redskapene vil være relativt like i kontrast. Prøvetakingstiden, definert som tiden for å lukke et vannvolum, var kortere for tuben enn for vannhenteren, mens prøvevolumet var betydelig større for tuben enn for vannhenteren.

- 2) Kan det sies at vannvolumet i en prøve var representativt for hele vannvolumet i forsøksposen?

Vesentlig for dette spørsmålet er fenomener som klumpet fordeling, veggeffekt samt variasjoner i atferd i forhold til tid på døgnet og utviklingsstadium.

Konsentrasjon av calanoide nauplier og copepoditter i 20 m<sup>3</sup> rektangulære tanker kan variere med en faktor på 10 over en avstand på 0,5 m, og de høyeste konsentrasjoner ble funnet langs tankveggen og i hjørnene (Paulsen, Munk og Kiørboe 1985, Paulsen 1985). Prøvetaking i midten av forsøksposen vil derfor kunne underestimere mengden av zooplankton. Med vertikale gradienter i konsentrasjon av zooplankton vil vannvolumet som innesluttet av en tube være mer representativt enn punktprøver med vannhenter.

Variasjoner i atferd over døgnet er et karakteristisk trekk for harpacticoide copepoder (Øiestad *et al.* 1976) og kan tillegges deres semipelagiske levevis da de er substratavhengige i den lyse perioden av døgnet. Prøver tatt etter mørkets frembrudd vil kunne gi høyere estimater av harpacticoide copepoder enn prøver tatt om dagen. Landry (1978a) fant vertikal migrasjon for alle stadier av Acartia clausii fra dag til natt. Det er derfor viktig at estimater av zooplankton beregnes på grunnlag av en prøveserie som er sammenlignbar både m.h.p. redskapstype og tidspunkt på døgnet.

Piggvarlarver viser svært ujevn fordeling i oppdrettstanker (J.E. Dye, SFIA Ardtoe Skottland, pers.medd.). Resultatene fra forsøksposen (Tab. 6) viser at prøvetaking etter mørkets frembrudd vil gi bedre estimater av antall larver enn prøvetaking om dagen. Forsøk på å beregne antall larver i posen fra tubeprøver tatt om dagen gav urealistisk høye estimater og tyder på at larvene befant seg i midten av forsøksposen.

Konklusjonen på spørsmålene om representativ prøvetaking er at tuben vil være best egnet til å estimere antall av zooplankton. For beregning av antall piggvarlarver kan både tube og vannhenter benyttes ved prøvetaking om natten. Relative sammenligninger av

vannhenterprøver er akseptabelt, bl.a. for å undersøke prosentvis fordeling av organismer innen forskjellige dyp. Tidspunkt på døgnet for prøvetakning bør være sammenfallende fra prøve til prøve, noe som desverre ikke ble gjennomført. Man kan hevde at et større antall parallelle prøvetakinger burde ha vært utført, men med tube og vannhenter ville dette ført til et prøvetakingsprogram som ville hatt forstyrrende virkning på det miljøet man ønsket å ta uforstyrrede prøver av.

#### 4.1.2 Fiksering av zooplankton og piggvarlarver

Endringer av chephalothoraxlengde på formalinkonserverte copepoder er ikke påvist (Durbin og Durbin 1978), mens det er påvist en reduksjon av tørrvekt i størrelsesorden fra 20% til 52% (Omori 1970, Durbin og Durbin op.cit., Williams og Robins 1982, Bøttger 1984). Det er antatt at vektreduksjonen skyldes lekkasje av formalinløslige substanser i planktonet, deriblant lipider (Morris 1972, Cohen og Lough 1981). Arssyklus i planktonets innhold av lipider på bakgrunn av næringsforhold i sjøen kan forklare den store variasjonen i reduksjon av tørrvekt (Cohen og Lough, op. cit.). Derfor ble det brukt et formelsett av Klein Breteler et al. (1982) basert på ferskt materiale. Dette arbeidet beregnet forholdet mellom askefri tørrvekt og lengde for copepoder i kultur under næringsforhold som tilsvarte vår- og sommersituasjonen i Nord-sjøen. Næringsforholdene i Svartatjernet var sammenlignbare idet klorofyll a varierte mellom 2 og 20 µg pr. liter like før og i perioden hvor høsting av zooplankton pågikk (Naas et al. in prep.).

Reduksjon av tørrvekt hos plommeseckklarver av torsk (Gadus morhua) konservert i formalin, var omlag 20% (T. Solberg, pers.medd, Norsk Bioakva A/S, Sandnes). Hay (1984) konkluderte med at endringer i tørrvekt av stillehavssild (Clupea harengus pallasi) grunnet formalinkonservering var avhengig av larvestørrelse idet små larver (70 µg) som sultet, hadde en reduksjon av tørrvekt på mellom 20% og 30%, mens større larver (200 µg) som spiste, hadde en økning av tørrvekt på 9%. Tørketemperatur hadde derimot liten virkning, mens formalinkonsentrasjon og saltholdighet av konserveringsvæsken had-



de større betydning. De ovenfornevnte endringer i vekt ble funnet ved formalin- og saltkonsentrasjoner tilsvarende konserveringsvæsken som ble brukt for piggvarlarvene fra forsøksposen.

#### 4.1.3 Bearbeiding av larvematerialet

##### 4.1.3.1 Byttedyr i tarmen hos larvene

Å uttrykke tarminnhold som totalt antall byttedyr (N) og fraksjon av de ulike byttedyrgruppene (%N-verdi), er den vanligste metoden for å vise sammensetningen av inntatt føde, både fordi den er enkel og hurtig å gjennomføre. Imidlertid vil numeriske estimater overvurdere betydningen av små byttedyr i store antall (Hyslop 1980) og gir alene ikke nok informasjon om biomasse av føden (Berg 1979). Piggvarlarver beiter aktivt på de største byttedyrene som er mulig for dem å fange (Haugen 1982). Derfor vil presentasjon av de ulike byttedyrgruppers fraksjon av tarminnholdet i vektenheter (%V-verdi) gi et mer utfyllende bilde av næringsinntaket i de perioder larvene skifter fra nauplier til copepoditter og videre til copepoder.

Antall byttedyr i tarmsystemet hos fisk er ikke normalfordelt, og tradisjonelle statistiske metoder kan derfor ikke brukes (Silbert og Obrebski 1976). Variasjonen i tarminnholdet ble derfor gitt som prøvens maksimale antall byttedyr i en larvetarm for sammenligning med middelantall byttedyr i prøven. Middelantall byttedyr i prøven vil også være sterkt preget av larver som spiser mange byttedyr. Median ble derfor beregnet for å evaluere middelverdien da medianen vil være upåvirket av enkeltobservasjoner med høyt antall.

Ulik fordøyelsestid og passeringstid av forskjellige byttedyrorganismer vil kunne influere på den numeriske sammensetningen av tarminnholdet. Berg (1979) nevnte at det er sannsynlig at calanoider vil passere gjennom fordøyelsessystemet hos tangkutling hurtigere enn harpacticoider. Han anbefalte derfor kun å benytte byttedyr fra svelg- og mageregionen. Hos piggvarlarver er tarmsystemet kort sammenlignet med større fisk, og det ble derfor antatt at ulik fordøyelsestid ikke ville påvirke de numeriske verdiene i

nevneverdig grad.

Grunnet fordøyelsesprosessens ødeleggende virkning vil numeriske verdier være avhengig av i hvor stor grad det er mulig å virkelig bestemme antallene i de forskjellige byttedyrkatégorier (Hyslop 1980). I de tilfeller at tarminnholdet var ødelagt, ble antallet av karakteristiske strukturer bestemt. For B.plicatilis ble kjeveapparater (mastax) talt, og for copepoditter og copepoder ble hoder med antennefeste talt. Forøvrig ble rotatorieegg holdt utenfor de numeriske beregningene fordi disse vanligvis er festet til selve rotatorien. De ble også sløffet fra vekt- og energiberegninger fordi eggene bare i svært liten grad ble fordøyd (egne observasjoner).

#### 4.1.3.2 Beregning av sløyefaktor

Logaritmisk transformasjon av ligning (1) vil gi en lineær sammenheng mellom lengde og vekt som kan bestemmes ved regresjon. GM-regresjon (Modell II) har blitt foreslått når begge variablene har ukontrollert variasjon (f.eks. målefeil) (Laws 1981, Ricker 1973), men når en av variablene skal forutsies, er vanlig lineær regresjon (Modell I) å foretrekke (Sokal og Rohlf 1981).

Endring av vekstmønster hos piggvarlarver fra allometrisk til isometrisk vekst (se kap. 2.5.2) ved standardlengde fra 10 til 12 mm (Haugen 1982), medfører at to regresjonslinjer fra ligning (1) må estimeres når vekt relateres til lengde. Dette skyldes at vekten øker mest pr. lengdeenhet i perioden med allometrisk vekst fordi forholdet mellom larvens høyde og lengde øker når larven vokser. Ideelt sett burde eksponenten i ligning (1) være  $\approx 3$  hvis man har isometrisk vekst (Jones 1972). Hvis forholdet mellom larvens kroppskvadrat og bredde er konstant (isometrisk) vil eksponenten ( $b_2$ ) i ligning (2) være  $\approx 1,5$  fordi forholdet mellom kubikk og kvadrat er 1,5. Resultatene viser at kroppskvadrat og bredde hos piggvarlarvene vokste isometrisk idet eksponenten i ligning (2) ble bestemt til 1,5135 (Tab. 7). Sammenhengen mellom vekt og kroppskvadrat er derfor godt egnet for beregning av sløyefaktor hos piggvarlarver fordi kun en ligning er nødvendig for å beskrive

vekstmønsteret over et vidt spekter av larvestørrelser. Bruk av kroppskvadrat for estimering av sløyefaktor støttes også av den observerte reduksjon i varians når vekt relateres til kroppskvadrat istedet for lengde (Tab. 7).

#### 4.1.3.3 Beregning av spesifikk vekstrate

Den anvendte metode for beregning av SVR for ulike størrelsesgrupper av larvepopulasjonen bygger på følgende to forutsetninger:

- 1) En larve vil holde sin posisjon i et størrelseshierarki.
- 2) Dødelighet vil være størrelsesavhengig.

Den første forutsetningen betyr at den individuelle rekkefølgen av larvene i en populasjon m.h.p. størrelse ikke vil endres over tid. Rosenberg og Haugen (1982) tilbakeregnet individuelle lengder av piggvarlarver fra dagsoner i otolithene og konkluderte med at rekkefølgen av larvene rangert etter størrelse endret seg lite. Selv om denne forutsetningen ikke skulle holde, vil feilen reduseres ved å beregne SVR for korte tidsintervaller.

Den andre forutsetningen betyr at mellom to tidspunkt vil de minste larvene utgjøre størstedelen av den observerte dødeligheten. Rosenberg og Haugen (1982) fant at i et predatorfritt miljø var det de største piggvarlarvene som overlevde en periode med stor dødelighet. Christensen og Hansen (1980) sorterte piggvarlarver ut fra størrelse og fant at de minste larvene hadde størst dødssannsynlighet. De beregnede verdier av SVR vil etter alt å dømme være mest sensitive for feil i estimert dødelighet.

#### 4.1.3.3 Beregning av næringsinntak ut fra vekst og overlevelse

Forsøk på å utvikle presise bioenergetiske modeller er svært problematisk, noe som bl.a. skyldes at det er vanskelig å estimere de ulike modellkomponenter som for eksempel størrelsesavhengig assimilasjon og metabolisme (Vedlegg D).

*Har for når videre kj undersøkt.*

Brett og Groves (1979) angir 80% som assimilasjonskoeffisient for unge karnivore fisker, mens Houde og Schekter (1983) fant størrelsesavhengige verdier for bay anchovy (Anchoa mitchilli), sea bream (Archosargus rhomboidalis) og lined sole (Achirus lineatus) som varierte henholdsvis mellom 24%-41%, 44%-75% og 34%-53% for larvestørrelser mellom 0,01 og 0,1 mg.

Det er rimelig å anta at assimilasjonseffektivitet øker etter hvert som fiskelarvens tarmsystem utvikler seg og øker i kompleksitet, og dette er uttrykt ved ligning (17) for vekst/metabolismekoeffisienten (B). Verdien 0,6 er fraksjonen av assimilert næring som går til vekst (G) og metabolisme som ikke er knyttet til fødeopptak (Q) (Beyer og Laurence 1981). Resten av ligning (17) er en størrelsesavhengig assimilasjonskoeffisient basert på empiriske data for larver av sommer flounder (Paralichthys dentatus) (Beyer og Laurence 1979). Assimilasjonskoeffisienten beregnet ut fra ligning (17) for larvestørrelser tilsvarende piggvarlarver, vil variere fra 30% ved startfôring til 80% for larver > 2,0 mg.

Laurence (1975) fant at sammenhengen mellom vekst og metabolisme uttrykt i oksygenforbruk kunne beskrives eksponensielt for larver av winter flounder (Pseudopleuronectes americanus), men at det ikke lot seg gjøre for metamorfosert fisk. Videre konkluderte Houde og Schekter (1983) med at reduksjon i oksygenopptak ved metamorfose kan være et generelt fenomen for pleuronectiform fisk. Siden forsøket på Austevoll kun omfattet larver av piggvar, antas det at en eksponensiell sammenheng kan anvendes. Nedsatt aktivitet ved transformasjon

For en eksponensiell sammenheng mellom vekt og respirasjon oppgav De Silva og Tytler (1973) konstantene 1,88 og 1,06 samt eksponentene 0,82 og 0,93 for sildelarver som var henholdsvis ubedøvet (rutine metabolisme) og bedøvet (basal metabolisme). Dette avspeiler forskjeller i larvens aktivitet. Holliday et al. (1964) viste at for sild økte oksygenforbruket opp til 10 ganger fra inaktive larver til larver som var aktive under hele observasjonsperioden. Ware (1975) fant at aktiv metabolisme hadde et nivå på mellom 2 og 3 ganger rutinemetabolismen, og Lasker og Theilaker (1962) viste at for larver av stillehavssardin (Sardinops caerulea) økte raten

av oksygenforbruk fra 1,3 til 3,5 ganger, noe som gjør det rimelig å anta at aktiv metabolisme kan settes til 2,5 ganger rutinemetabolismen. Også temperatur påvirket oksygenforbruket (Laurence 1975, 1978). For larver av torsk fant Laurence (1978) en økning i rutinemetabolismen på 2,5 ganger når temperaturen steg fra 4°C til 10°C.

Siden det ikke er publisert arbeider for respirasjonsmålinger av piggvarlarver, ble det besluttet å anvende De Silva og Tytler (1973) sine verdier for konstant og eksponent målt som rutinemetabolisme for rødspettelarver ved 10°C (lign. 17). Verdiene for konstant og eksponent på henholdsvis 1,67 og 0,65 når vekt gis i mg, er av samme størrelsesorden som Laurence (1978) fant for hyse og torsk innenfor temperaturer fra 7°C til 10°C, hvor konstantene varierte mellom 1,3 og 2,07, og eksponentene varierte mellom 0,55 og 0,78. Houde og Schekter (1983) fant tilsvarende verdier for konstant og eksponent på henholdsvis 2,25 og 0,94 for larver av lined sole ved 28°C.

Det er rimelig å anta at den største usikkerheten ikke ligger i bruk av en bestemt eksponent og konstant. Det er knyttet større usikkerhet til det å bestemme metabolisme pr. døgn ( $Q$ ) på grunnlag av begrepene rutinemetabolisme og aktiv metabolisme slik dette er gjort i ligning (18) fordi det mangler kunnskap om aktivitet gjennom døgnet som funksjon av forsøksbetingelser og miljø.

Den målte vekst ( $G$ ) vil også være beheftet med feil dersom dødelighet er størrelsesavhengig (jfr. kap. 4.1.3.3). Ved beregning av næringsinntak for hele larvepopulasjonen vil imidlertid den største usikkerheten være knyttet til estimering av antall overlevende larver.

## 4.2 DISKUSJON AV RESULTATER

### 4.2.1 Larvenes næringsinntak

#### 4.2.1.1 Byttedyrtilgang og selektiv beiting gjennom forsøket

Beskrivelse av byttedyrinntak som en stokastisk begivenhet (Beyer og Laurence 1980), betyr at det er en sterk sammenheng mellom næringsinntak og konsentrasjon av fødepartikler. Imidlertid er det uoverensstemmelse mellom observerte byttedyrtettheter som gir vekst og overlevelse i laboratorieforsøk (1000-4000 mikrocopepoder pr. liter, Hunter 1980) og i naturen (50-100 mikrocopepoder pr. liter, Theilacker og Dorsey 1980). Laurence (1977) viste at winter flounder ved startfôring krevde 800 nauplier pr. liter for å tilfredstille metabolismebehovet, og deretter minst 300 nauplier pr. liter etter at larvene hadde lært å fange byttedyr. Laboratorieforsøk med piggvarlarver viste at suksessfull beiteatferd ble etablert på en diett av copepodnauplier ved en konsentrasjon på 1000 pr. liter og ved 5000 pr. liter for B.plicatilis som diett (Quantz 1985). Publiserte arbeider fra forsøk i større vannvolumer tyder på at overlevelse og vekst av fiskelarver også kan oppnås ved lavere byttedyrkonsentrasjoner (Øiestad et al. 1985). Paulsen et al. (1985) viser til god overlevelse og vekst fra forsøk med piggvarlarver i 20 m<sup>3</sup> betongtanker hvor konsentrasjonene av copepodnauplier sank fra 150 pr. liter ved forsøkets start til 1 pr. liter på dag 10, og copepoditter tilsvarende sank fra 50 til under 10 pr. liter på dag 24. Haugen (1982) sitt forsøk med piggvarlarver i et 2000 m<sup>3</sup> basseng gav lavere overlevelse men god vekst ved 1 til 5 copepodnauplier samt 5 til 15 copepoder pr. liter.

Det synes klart at de estimerte byttedyrtettheter fra forsøksposen i den viktige perioden hvor piggvarlarvene startet fôrinntaket, var lave sammenlignet med de nevnte laboratorieforsøk. Lave tettheter av zooplankton behøver nødvendigvis ikke å bety at nærings-tilgangen var dårlig, fordi byttedyr ble tilført kontinuerlig. Lave byttedyrtettheter kunne blant annet være et resultat av beitepress. Med den høye utgangspopulasjonen av larver, er det likevel sannsynlig at tilført næring i form av B.plicatilis de

første 9 dagene da denne utgjorde hoveddietten, var utilstrekkelig for å sikre god vekst og overlevelse.

Den mulige vektspesifikke rasjon på mellom 50% og 90% beregnet fra tilført byttedyrmengde mellom dag 3 og dag 9 (Tab. 2) er urealistisk høy. Grunnet utvaskningseffekt vil tilførsel av friskt vann til forsøksposen fjerne en del av rotatoriene. Den observerte vertikalgradient av mikrozooplankton (B.plicatilis) på dag 5 og dag 8 (Fig. 7) kan skyldes rotatoriens reaksjon på reduksjonen i temperatur ved utføring i forsøksposen. Det er registrert at en brå nedgang i temperaturen reduserer aktiviteten hos B.plicatilis for en kortere periode (Y. Olsen, havbrukssenteret, SINTEF, pers. medd.). Det er likevel mest sannsynlig at vertikalgradienten av rotatorier hovedsaklig hadde sin årsak i larvenes beiting, og dette indikerer at rotatorier som befant seg ved bunnen av posen, var utilgjengelige for larvene. En tilsvarende gradient ble også funnet i poseforsøk med torskelarver hvor B.plicatilis var det dominerende byttedyret (Otterå 1986). Sett i lys av at larvene og byttedyrene ved et tilfeldig bevegelsesmønster må treffe på hverandre, er det heller ikke rimelig å anta at larvene var i stand til å beite ned hele den resterende mengde tilførte byttedyr. Det kan derfor konkluderes med at larvenes mulige vektspesifikke rasjon må ha vært en betydelig mindre enn det nevnte intervall på 50% til 90%. Til sammenligning fant Houde og Schekter (1981) at larver av lined sole, bay anchovy og sea bream konsumerte fra 20% til 80% av kroppsvekten pr. dag ved byttedyrtettheter på 50 og 100 copepodnauplier og copepoditter pr. liter.

I tidsrommet fra dag 10 til dag 17 var næringstilgangen betraktlig bedre enn før dag 10, idet byttedyrkonsentrasjonene i forsøksposen kom opp i verdier som kan sammenlignes med laboratorieforsøk (Fig. 6). Til tross for at copepodnauplier i antall utgjorde fra 11% til 31% av zooplanktonet i forsøksposen i denne perioden, varierte fraksjonen av nauplier i tarmen hos larvene mellom 46% og 68%. Kuhlman (1981) og Quantz (1985) fant en lignende seleksjon i forsøk med B.plicatilis og copepodnauplier som startfôr for piggvarlarver. Seleksjonen kan ha flere årsaker:

- 1) Nauplier utløser fangstatferd hos larvene i større grad enn rotatorier.
- 2) Larvene har større fangstsuksess med nauplier enn med rotatorier.

Copepodnauplier er i naturen den typiske næringsorganisme for tidlige stadier av piggvarlarver (Last 1979). Videre antyder Quantz (op.cit.) at det spesifikke bevegelsesmønsteret som nauplier har, ser ut til å være et bedre stimuli for å lokke frem angrepsresponsen enn den langsomme, uniforme svømmebevegelsen hos rotatorier. Til dette er det å tilføye at det kan også tenkes at rotatoriens kontinuerlige langsomme bevegelse vil gjøre det vanskeligere for larven å fokusere på byttet, idet larven stadig må justere på målet mens den inntar angrepsstilling (S-positur).

Videre er det fra eksperimentell biologi vist at trepigget stingsild (Gasterosteus aculeatus) reduserte angrepsfrekvensen når tettheten av byttedyr nådde et visst nivå, og fenomenet er blitt kalt forvirring (confusion) (Ohguchi 1981). Fenomenet ble forsterket ytterligere av uniformitet i form og farge. I en slik situasjon viste Ohguchi (op.cit.) at stingsild selekterte på en annen byttedyrtype med lav tetthet som i utseende avvek fra den vanligste byttedyrtypen, og dette er blitt kalt avviksseleksjon (odddity selection). I tiden fra dag 9 til dag 13 økte konsentrasjonen av rotatorier fra 130 til 1030 ind. pr. liter. Hvis den nevnte forvirringseffekten gjordeseg gjeldende, er det derfor nærliggende å tro at nauplier, som sterkt skiller seg ut fra rotatorier m.h.p. form, selektivt var utsatt for et sterkere beitepress.

Reduksjon av mikrozooplankton fra dag 13 til dag 24 med påfølgende økning i makrozooplankton mellom dag 17 og dag 24 har gitt grunnlag for skifte av byttedyrgrupper. Haugen (op.cit.) fant at piggvarlarvenes fangstsuksess avtok ved overgang fra nauplier til copepoditter, idet energiinntak i forhold til larvens energiinnhold (energispesifikk rasjon; ESR) avtok, og han satte dette i sammenheng med den læreprosess larvene må igjennom for å fange et byttedyr med en ny atferd. Den estimerte ESR (Tab. 11) for larvene



i forøksposen har et lokalt minimum mellom dag 17 og dag 20. Det er imidlertid usikkert om dette kan tilskrives redusert fangstsuksess, fordi presisjonen i estimatet av energiinntak etter alt å dømme er svært grov.

Byttedyrskiftet kan også betraktes ut fra hvor store fraksjoner av larvene som utnyttet de ulike byttedyrtypene. I følge Berg (1979) reflekterer forekomstfrekvens (%F-verdi) pålitelighet av den numeriske frekvens av byttedyrsammensetningen (%N-verdi). En høy %N-verdi og en lav %F-verdi for en byttedyrtype i en prøve indikerer at noen få larver har predatert nesten bare på denne byttedyrtypen. %F-verdiene for de ulike byttedyrtypene i tarmen hos piggvarlarvene fra forsøksposen var generelt høye selv når de tilsvarende %N-verdier var ned mot 10%. Zooplanktongruppene som piggvarlarvene beitet på, ble derfor utnyttet noenlunde uniformt, også i den perioden da byttedyrskiftet foregikk. Store larver, som var i stand til å utnytte copepoder, spiste også nauplier (Fig. 10, Tab. IX), og det kan forklares med at larvene holdt fast ved en kjent byttedyrtype. Mekanismen bak gjenkjennelse av spesifikke byttedyrtyper hos en predator som jakter visuelt, skjer ved dannelse av et søkebilde (search image) på grunnlag av morfologiske karakterer, størrelse, farge, og kontrast hos byttedyrene (Ohguchi 1981). Videre er det vist at en predator foretrekker en byttedyrstørrelse den er fortrolig med i en situasjon med relativt høye tettheter av byttedyr av ulike størrelser (Milinski 1982). Hvis læring er en viktig faktor for å oppnå god fangstsuksess med en ny byttedyrtype (jfr. forrige avsnitt), vil parallell utnyttelse av den nye byttedyrtypen og byttedyr som larvene er fortrolige med, være en optimal strategi.

Alle larvene beitet på harpacticoide copepoditter på dag 13 og dag 17 som i denne perioden var den viktigste næringskilden energimessig sett (Tab. 3). Seleksjonen av harpacticoider er vanskelig å vurdere fordi denne byttedyrgruppen er svært vanskelig å estimere mengden av grunnet semipelagisk atferd (jfr. kap. 4.1.1). Piggvarlarvenes predasjon på harpacticoider kan imidlertid ikke betraktes som et fullstendig byttedyrskifte fordi nauplier i antall var den dominerende komponent av larvenes tarminnhold.

Larvenes seleksjon av nauplier i den innledende fasen av byttedyrskiftet på dag 24 kan ha flere årsaker. Fenomenet forvirring (Ohguchi 1981) kan ha hatt en viss betydning idet over halvparten av planktonet i posen bestod av Acartia sp. copepoditter. Milinski (1979) viste at en predators erfaring vil være bestemmende for evnen til å overvinne en eventuell forvirringseffekt, og siden større mengder copepoditter først ble tilsatt i tiden like før dag 24, kan larvenes mangel på erfaring med denne byttedyrgruppen ha ført til at larvene foretrakk en byttedyrtype de var fortrolige med. Larvenes valg av nauplier fremfor copepoditter kan også skyldes forskjeller i byttedyrenes flukthastighet (Landry 1978b, Drenner et al. 1978) eller fluktatferd (Shuvayev 1978). Små copepoditter av Centropages sp. utgjorde størst andel av copepoditter og copepoder i tarmen hos larvene på dag 24, og dette kan skyldes at flukthastigheten er minst for de yngste copepodstadiene (Landry op.cit.).

Haugen (1982) og Kuhlman et al. (1980) fant at piggvarlarver selekterte på store byttedyr. En tilsvarende seleksjon ble funnet for larvene i forsøksposen (Tab. 4) og kan forklares ut fra teorien om optimalisering av næringsinntak (optimal foraging) (Krebs 1978). Store byttedyr vil gi større energirasjon pr. fangst og vil derved være viktig som energikilde selv om de fanges i mindre antall. Larvenes beiting på store byttedyr som harpacticoide copepoder (dag 13 og dag 17), copepoder av Paracalanus sp. (dag 24 og dag 27) og copepoder av Centropages sp. (dag 31 og dag 34) (Tab. 3, Tab. IX), gav derfor en betydelig energigevinst. I følge O'Brien et al. (1976) vil en predator velge byttedyr som tilsynelatende ser størst ut innenfor synsfeltet (apparent size selection), og seleksjonen vil være sterkest ved store tettheter av zooplankton. Størrelsesseleksjon er vist for ett årige lakseunger når byttedyrene forekom i overflod (Holm og Møller 1984). Store larver vil ha større synsfelt, munnstørrelse og angrepshastighet enn små larver, og derfor vil optimal byttedyrstørrelse være en funksjon av larvestørrelse. Den observerte økning i størrelse av selekterte byttedyr med økende larvestørrelse (Tab. 4) viser at piggvarlarvene i forsøksposen optimaliserte energiinntaket.

Selv om Acartia sp. dominerte zooplanktonet i forsøksposen etter at byttedyrskiftet hadde skjedd, selekterte piggvarlarvene på Centropages sp. og Paracalanus sp. (Tab. IX). Også piggvarlarvene i Haugen (1982) sitt forsøk valgte å predatere på Centropages sp. i en periode på 10 dager til tross for at Acartia sp. dominerte zooplanktonet i betydelig grad. Baarøy (pers.medd, Fiskeridirektoratet, Bergen) fant at piggvarlarver i et 2000 m<sup>3</sup> basseng foretrakk å spise Centropages sp. selv om Acartia sp. forekom i langt større mengder enn Centropages sp.. Larver av sild (Clupea harengus) fanget sjelden Acartia sp. selv om copepodens størrelse var optimal som byttedyr (Checkley 1982). Acartia sp. har en slank kroppsform som hydrodynamisk sett gir grunnlag for høy flukthastighet sammenlignet med andre copepoder. Artsspesifikk fluktatferd og flukthastighet blant copepoder (Shuvayev 1978) kan være en nærliggende forklaring på hvorfor Acartia sp. var underrepresentert i tarmen hos piggvarlarvene fra forsøksposen. Larver i alle størrelsesgrupper var istand til å fange copepoditter av Acartia sp. på dag 27 (Fig. 10). Dette kan imidlertid skyldes stor angrepsfrekvens fordi copepoditter av Acartia sp. utgjorde 37% av zooplanktonet i posen. Larvenes fangstsuksess med Acartia sp. kan likevel ha vært svært lav.

En annen forklaring på hvorfor Acartia sp. var underrepresentert i tarmen hos piggvarlarvene kan være at zooplanktonets størrelse i forsøksposen favoriserte Centropages sp. som byttedyr i den innledende fasen av byttedyrskiftet slik at dannelse av søkebilde skjedde ut fra Centropages sp.. Copepoditter av Centropages sp. var betydelig mindre enn copepoditter av Acartia sp. i tarmen hos larvene på dag 24 (Tab. IX). Imidlertid ble størrelsen av zooplanktonet i forsøksposen ikke målt. Tilbudet av zooplankton for piggvarlarvene i Haugen (op.cit.) sitt forsøk bestod hovedsaklig av Centropages sp. da larvene begynte å spise copepoditter og copepoder, og dannelse av søkebilde kan også her forklare den observerte seleksjon. Dannelse av søkebilde vil bety at piggvarlarvene foretrakk andre copepoder enn Acartia sp. på grunn av atferd, morfologi, kontrast, eller farge hos byttedyrene.

En tredje forklaring kan være at Acartia sp. er mer gjennomsiktig enn Centropages sp.. Mangel på farge og kontrast mot en lys posevegg hos Acartia sp. kan ha ført til at den ble oversett av piggvarlarvene.

Variasjonen i antall byttedyr i tarmen hos larvene kan synes stor når middelantall og maksimalantall av en byttedyrtype sammenlignes. Imidlertid avvek medianen for en byttedyrtype relativt lite fra middelantallet (Tab. VIII), og fordelingen av antall byttedyr i tarmen hos larvene fra en prøve var derfor jevn. Medianens avvik fra middelantall av en byttedyrtype var størst for larvene tatt på døgntasjonene, og dette skyldes trolig de observerte forskjeller i antall byttedyr i tarmen hos larvene fra ulike tidspunkt på døgnet (Fig. 11).

#### 4.2.1.2 Døgnvariasjon i beiteaktivitet

Næringsinntak etter mørkets frembrudd (Fig. 11) ble ikke registrert for piggvarlarvene fra forsøksposen, og dette er i motsetning til hva Last (1979) og Haugen (1982) fant for piggvarlarver som beitet på naturlig zooplankton ved midnatt. Forklaringen kan være at larvene i forsøksposen ble samlet inn i september slik at skumringstiden var kortere enn for Last (op.cit.) og Haugen (op.cit.) sine larver som ble samlet inn i juli. Den rapporterte beitingen rundt midnatt kan derfor ha vært beiting ved reduserte lysintensiteter og ikke beiting i mørke. Piggvarlarvene i forsøksposen kan derimot ha hatt for lite lys til å jakte visuelt ved midnatt. Mengdene av potensielle byttedyr i forsøksposen kl. 0100 var opp mot døgnets maksimum på alle døgntasjonene, og begrensninger i byttedyrtilgang kan derfor utelukkes som årsak til manglende beiting etter mørkets frembrudd.

Det lave antallet av byttedyr i tarmen hos piggvarlarvene fra forsøksposen om morgenen tyder på at larvene ikke hadde en aktiv periode tilsvarende den som ble funnet om kvelden. Torskelarver har to perioder i døgnet med høy beiteaktivitet, i grålysningen og i skumringen (Kvenseth 1983), mens tilsvarende ikke er vist for larver av piggvar (Last 1979, Haugen 1982). Liten økning utover

dagen av antallet byttedyr i tarmen hos larvene fra forsøksposen (med unntak av dag 27) er i samsvar med resultater fra Haugen (op. cit.), og det kan forklares som nedsatt beiteaktivitet ved høye lysintensiteter (Ellertsen *et al.* 1980, Moksness 1978). Larvene på dag 27 viste derimot en bedre utnyttelse av zooplanktonet idet de hadde høy beiteaktivitet over en større del av dagen. Foruten ekstremt store byttedyrtettheter kan dette ha sammenheng med at ettersom larvene vokste, ble sanseorganene utviklet slik at de var bedre i stand til å jakte på byttedyr ved høyere lysintensiteter midt på dagen.

Piggvarlarvene hadde størst innhold av nyspiste og halvfordøyde byttedyr om kvelden (kl. 2100), og dette stemmer overens med resultater fra Haugen (1982). Økning av antall byttedyr i tarmen hos piggvarlarver mot kvelden er også rapportert av Last (1979) og Kuhlman *et al.* (1980), og det kan være et resultat av økt beiteaktivitet ut fra optimale lysintensiteter. Larvene i forsøksposen skiftet ikke byttedyrstørrelse på noen av de fire døgnstasjonene (Tab. 5), og tarminnholdet innen hver av døgnstasjonene var numerisk sett derfor sammenlignbart. I hvilken grad tilgjengelighet av byttedyr kan forklare variasjonene i beiting gjennom døgnet, er vanskelig å vurdere. På døgnstasjonene frem til og med dag 12 økte konsentrasjonene av zooplankton relativt mye mellom kl. 1600 og kl. 2100 (Fig. 7), og dette kan nok forklare en del av det økte næringsopptaket utover kvelden.

#### 4.2.1.3 Fordeling av larver og zooplankton i forsøksposen

I et system med tilførsel av zooplankton kan det være et problem å avgjøre i hvilken grad fordeling av larver og byttedyr er et resultat av hverandre. Utføringspunkt kan skape en lokal sverm av zooplankton (Paulsen 1985), og tidspunkt for utføring, zooplanktonets atferd eller andre ytre faktorer kan forklare spesielle fordelinger av potensielle byttedyr. Beitepress, ut fra larveantall, larvenes mobilitet, fordeling og aktivitet må tas i betraktning når fordelingen av potensielle byttedyr undersøkes som basis for konklusjoner om næringstilgang.

Høyt beitepress var situasjonen tidlig i forsøket, grunnet begrensninger i tilsatt mengde byttedyr i forhold til stor larvetetthet. Videre viser larvefordelingen fra dag 5 og dag 8 (Fig. 12) at selv for de yngste larvene var mobiliteten god, idet hoveddelen av larvene som stod ved bunnen om morgenen, fordelte seg jevnt i hele posen om natten. I tillegg befant larvene seg hovedsaklig i samme dyp som utføring skjedde om kvelden når beiteaktiviteten var størst. Etter en natt uten beitepress kan den relativt store mengden B.plicatilis i bunnen av posen om morgenen på dag 5 og dag 8 tyde på at foruten beiting, var rotatoriernes atferd eller inaktivitet en faktor som førte til den sterke vertikalkradienten i konsentrasjonen av byttedyr.

Den jevnere prosentvise fordeling av zooplankton på dag 12, som da hovedsaklig bestod av B.plicatilis, kan ha sin årsak i at larvene på dette tidspunkt foretrakk nauplier, slik at beitepresset på rotatoriene minket. Dødelighet blant piggvarlarvene vil også ha redusert den sterke effekten av beiting som synes å ha spilt en viktig rolle for fordelingen av byttedyr på dag 5 og dag 8. Ved aktivitetstoppen for beiting om kvelden på dag 12 befant larvene seg i posens øvre halvdel, uten at dette så ut til å ha innvirkning på fordelingen av rotatoriene.

Det enorme antall av potensielle byttedyr på dag 27 sammenlignet med relativt lave larvetettheter, betyr at beitepress her ikke kan ha hatt stor innvirkning på fordelingen av zooplanktonet. Calanoide copepoditter og copepoder som utgjorde hovedfraksjonen av tilbudte byttedyr, befant seg om dagen i posens øvre halvdel. Den tilsynelatende migrasjonen av plankton nedover i posen om natten (Fig. 7) var ikke reell, idet hovedfraksjonen i posens nedre halvdel bestod av harpacticoide copepoder som vandret ut i vannmassen ved dette tidspunktet.

#### 4.2.1.4 Vurdering av larvenes energispesifikke rasjon, brutto veksteffektivitet og totale energiinntak

Daglig spesifikk rasjon for marine fiskelarver har vist seg å variere med byttedyrkonsentrasjon og larvestørrelse (Houde og

Schekter 1981), og det er funnet verdier fra 100% til 300% på vektbasis for 20  $\mu$ g store larver ved konsentrasjoner på 1000 byttedyr pr. liter (Laurence 1977, Houde og Schekter op.cit.). Den teoretiske daglige energispesifikke rasjon (ESR) vist i tabell 11, er direkte sammenlignbar med daglig vektspesifikk rasjon (VSR) når samme faktor benyttes for å regne matinntak og larvevekt om til kaloriverdier. Beregnet ESR fra forsøksposen mellom dag 4 og dag 7 er opplagt for høy sett på bakgrunn av byttedyrtetthetene i forsøksposen, noe som fremkommer ved at ESR er 4 ganger større enn den mulige VSR på bakgrunn av utføret mengde rotatorier (Tab. 2). Grunnet stor usikkerhet i metabolismeligningen, er det rimelig å anta at beregnede metabolismeverdier ( $Q$ ) i energimodellen i dette tidsrommet er for høye. Energiinntaket for larvepopulasjonen mellom dag 4 og dag 7 vil likevel være stort sammenlignet med øyeblikkelig energitilbud (Fig. 23) i den stående bestanden av byttedyr, og beitepresset må derfor ha vært svært kraftig i denne perioden.

I siste halvdel av forsøket ble beregnet ESR redusert til et nivå som er i overkant av VSR-verdier som Last (1979) fant for piggvarlarver innsamlet fra Nordsjøen. At verdiene er i overkant kan forklares med de høye byttedyrtettheter som karakteriserte denne delen av forsøket. Feilestimering av  $Q$  mot slutten av forsøket vil få mindre å si ettersom den absolutte veksten øker, og usikkerheter i beregnet ESR vil derfor være mindre enn ved begynnelsen av forsøket. Energiinntaket for larvepopulasjonen var lite i forhold til øyeblikkelig energitilbud i den stående bestanden av byttedyr, og beitepresset må derfor ha vært svakt.

De nevnte argumenter for feilestimering av daglig matopptak grunnet usikkerheter i metabolismeverdiene ( $Q$ ) (jfr. forrige avsnitt), vil også få betydning for de estimerte verdier av brutto vekst-effektivitet ( $K_1$ ). Beregnede verdier for  $K_1$  (Tab. 11) antas derfor å være underestimert for de yngste larvene, mens for eldre larver stemmer  $K_1$  godt overens med litteraturverdier på mellom 10% og 40% (Houde og Schekter 1983). Negative verdier av  $K_1$  mellom dag 7 og dag 9 betyr ikke annet enn at endogene ressurser måtte tas i bruk for å dekke energibehovet til metabolismen.

#### 4.2.1.5 Konklusjon om næringsinntak

Lave byttedyrtettheter i begynnelsen av forsøket var hovedsaklig et resultat av høyt beitepress. En del av de tilførte byttedyr ble gjort utilgjengelige for larvene fordi vannutskifting medførte utvasking av rotatorier, og fordi kraftig reduksjon i temperatur ved utføring av rotatorier trolig medførte inaktivitet hos disse. Larvenes daglige rasjon ut fra estimert tilførsel av byttedyr må derfor ha vært utilstrekkelig for å sikre god vekst og overlevelse i perioden før dag 9.

I perioden fra dag 10 til dag 13 var larvenes næringstilbud godt da byttedyrtetthetene i forsøksposen var høye. Larvene selekterte på nauplier i dette tidsrommet, noe som kan skyldes at larvenes fangstsuksess og byttedyrets stimulus til fangstatferd hos larvene var henholdsvis bedre og sterkere for nauplier enn for rotatorier. Forvirring grunnet stor tetthet av uniforme byttedyr (rotatorier) kan også ha ført til seleksjon av nauplier som avvek i form og farge fra rotatoriene (avviksseleksjon).

Mellom dag 13 og dag 24 ble næringstilbudet redusert, særlig for små larver da konsentrasjonen av mikrozooplankton minket. Larvene begynte å utnytte nye byttedyrgrupper i denne perioden, først harpacticoider og siden copepoditter og copepoder, mens nauplier ble selektert i hele dette tidsrommet. Seleksjon av nauplier hadde trolig sin årsak i at larvenes søkebilde ble dannet ut fra naupliene. Store tettheter av zooplankton i forsøksposen grunnet utføring av copepoditter og copepoder fra dag 20, førte til at larvene da selekterte nauplier fordi de var fortrolige med denne byttedyrtypen. Seleksjonen på nauplier etter dag 20 kan ha blitt forsterket av nauplienes langsomme flukthastighet og ulike fluktatferd sammenlignet med copepoditter og copepoder, samt avviksseleksjon grunnet store tettheter av Acartia sp.. Læring er trolig en viktig faktor ved overgang til nye byttedyrtyper fordi larvene optimaliserte sitt næringsinntak ved parallell utnyttelse av en kjent byttedyrtype (nauplier) og nye byttedyrtyper.

Selve skiftet av byttedyr fra mikro- til makrozooplankton skjedde



etter dag 24, og larvenes næringstilgang var derfor svært god i denne perioden grunnet høye tettheter av copepoditter og copepoder. Larvene optimaliserte næringsinntaket ved å velge så store byttedyr som mulig ut sin egen størrelse (størrelsesseleksjon), og seleksjon ut fra byttedyrstørrelse var derfor en viktig årsak til at nye og større byttedyrtyper ble inkludert i føden. Manglende beiting på Acartia sp. som dominerte zooplanktonet i forsøksposen etter dag 24, kan forklares ut fra forskjeller i fluktatferd, flukthastighet og kontrast mellom Acartia sp. og andre copepoder. I tillegg favoriserte trolig larvenes søkebilde Centropages sp. som byttedyr på bekostning av Acartia sp..

Grunnet lave lysintensiteter beitet ikke piggvarlarvene om natten. Larvenes beiteaktivitet var lav om morgenen, og liten økning av beiteaktiviteten ut over dagen kan forklares med redusert beiting ved høye lysintensiteter. Eldre larver var imidlertid i stand til å beite effektivt i dagslyset. Beiteaktiviteten økte om kvelden hovedsaklig på grunn av optimale lysintensiteter og god tilførsel av byttedyr.

Sammenlignet med utfôret mengde B. plicatilis, ble estimert energiinntak for larvepopulasjonen kalkulert for høyt for de yngste larvene grunnet stor usikkerhet i beregnet metabolisme. Energiinntaket indikerer likevel at beitepresset var svært kraftig i begynnelsen av forsøket. I siste halvdel av forsøket ble presisjonen i estimatet av larvenes samlede energiinntak ansett å være god grunnet stor absolutt vekst, og beitepresset var svakt på bakgrunn av godt energitilbud i forhold til energiinntak.

#### 4.2.2 Larvenes vekst og overlevelse

##### 4.2.2.1 Veksthastighet i relasjon til næringstilbud

Utilstrekkelig tilgang på byttedyr i begynnelsen av forsøket førte til negativ spesifikk vekstrate (SVR) for hele larvepopulasjonen. En annen gruppe piggvarlarver som ble tilbudt rikelig med naturlig zooplankton, hadde dobbelt så høy SVR som larvene i forsøksposen (egne upubl. data). Denne larvegruppen var forøvrig genetisk iden-

tisk med larvene i forsøksposen og hadde også samme temperatur som forsøksposen. Forskjellen i SVR mellom disse to larvegruppene kan derfor forklares med ulike næringsbetingelser. Quantz et al. (1984) viste at piggvarlarver som spiste copepodnauplier vokste hurtigere enn larver som spiste B.plicatilis, og dette ble forklart med at copepodnauplier er optimale som byttedyr ut fra størrelse og innhold av essensielle langkjedede flerumettede fettsyrer.

I perioden mellom dag 10 og dag 13 hadde larvene gode næringsforhold, og dette vises i en høy SVR for store deler av larvepopulasjonen til tross for reduksjonen i temperatur. I tillegg til økte byttedyrtettheter i forsøksposen, kan larvenes seleksjon på copepodnauplier ernæringsmessig sett ha bidradd til økning av SVR.

Reduksjon av mikrozooplankton i forsøksposen kan forklare de lave verdiene av SVR for de minste larvene i perioden mellom dag 13 og dag 24, mens de største larvene som var istand til å utnytte større byttedyr, klarte å opprettholde en SVR på over 10% pr. dag. Først etter dag 24 når larvene begynte å beite på den tallrike bestanden av copepoditter og copepoder, økte SVR betydelig.

#### 4.2.2.2 Vekstmønster som funksjon av sult

Daglig matinntak vil være avgjørende for en larves vekstsuksess. I en situasjon hvor daglig rasjon ikke dekker larvens energibehov for vekst og metabolisme, definerte Beyer et al. (1981) en grense for irreversibel sult (point-of-no-feeding; PNF) hvor fiskelarver ikke kan gjenoppta beiting. PNF er identisk med begrepet "point-of-no-return" (PNR) slik dette ble definert av Blaxter og Hempel (1963), men PNR har ofte vært brukt om den grad av sult som 50% av larvene vil overleve når næring igjen blir tilgjengelig. PNF betraktes derimot som en dødsbarriere, og følgelig vil det eksistere en daglig minimumsrasjon som sikrer larvens overlevelse ved en gitt temperatur. Beyer et al. (op.cit.) antydte at 30% reduksjon av kroppsvekt vil representere PNF, og for sultforsøk-A fra forsøksposen viste det seg at reduksjonen faktisk var på 30,2% før larvene døde. Beyer et al. (op.cit.) antok videre at lengden av

sultende larver vil være konstant før PNF nås, og dette var også tilfelle for larvene i sultforsøk-A.

Den observerte reduksjon i vekt for larvene i forsøksposen mellom dag 7 og dag 9 medførte at nesten halvparten av larvene ble utsatt for en vektreduksjon som brakte dem ned mot PNF. Ut fra SVR for hver fjerdedel av larvepopulasjonen rangert etter vekt (Tab. 8), kan reduksjonen i vekt beregnes til henholdsvis 11%, 15%, 28% og 34% gitt fra de største larvene. Det er derfor sannsynlig at vektnedgangen ble fulgt av en betydelig dødelighet. Hvis den observerte reduksjonen av vekt i forsøksposen mellom dag 7 og dag 9 skyldes at prøvetagningen ikke var representativ, skulle det forventes en reduksjon i lengde, noe som ikke ble funnet. Imidlertid, hvis konservering med formalin har hatt størst effekt på de minste larvene og larver utsatt for sult (jfr. kap. 4.1.2), betyr det at reduksjonen i vekt ble overestimert.

Den kraftige økningen av larvenes vekt fra dag 9 til dag 10 kan være et artifakt grunnet stor dødelighet. Larvenes dødsmønster var ukjent, men hvis dødelighet var størrelsesavhengig (jfr. kap. 4.1.3.2) samt større enn beregnet grunnet den forutgående perioden med sult, ble larvenes vekst overestimert. Imidlertid ble antall byttedyr i tarmen hos larvene doblet fra dag 8 til dag 9, samt at fraksjonen av nauplier økte med en faktor på 4,5 (Tab. IV). En bedret ernærings situasjon kan derfor ha induisert en betydelig vekst. De beregnede verdier av SVR mellom dag 9 og 10 er heller ikke urealistisk høye sammenlignet med hva Haugen (1982) fant for sine piggvarlarver.

Vektreduksjonen fra dag 7 til dag 9 med påfølgende vektøkning og overlevelse tyder på at piggvarlarver kan tåle korte perioder med betydelig grad av sult dersom larvene etterpå tilbys tilstrekkelige mengder byttedyr av riktig type og størrelse. Mekanismene bak den kraftige økningen i SVR mellom dag 9 og dag 10 er imidlertid uklare. Det kan tenkes at en kort periode med sult vil føre til "vekstmangel" som kan kompenseres ved økt veksthastighet når næringsstilbudet bedres. Hvis cellene forstøtt deler seg når en larve er utsatt for sult, vil økt celleantall bety en økning i vekstpo-

tensiale. Begrepet "vekstmangel" vil derfor være et uttrykk for dette utnyttede vekstpotensialet. Buckley (1980, 1981) fant at innholdet av DNA (indeks på celleantall) i larver av torsk og winter flounder økte svakt de fire første dagene av en periode med sult, mens innholdet av RNA (indeks på mulighet for proteinsyntese) i larvene av winter flounder sank med 30% de samme fire dagene. I den første fasen av sult vil aktiviteten av RNA reduseres, mens videre eksponering for sult vil redusere mengden av RNA (Loughna og Goldspink 1983). Imidlertid vil proteinsyntesen kunne øke svært hurtig når aminosyrer igjen blir tilgjengelige gjennom bedre næringstilgang. Årsaken til dette er at både RNA-aktivitet og RNA-mengde kan øke raskt. Buckley (1979, 1980) fant at RNA-mengden i torsk og winter flounder økte med 20% over en periode på to dager. Hurtig gjenoppsettelse av apparatet for syntese av protein og latent vekstpotensiale grunnet bevaring av celleantallet vil derfor være en hypotese som kan forklare kraftig vekstøkning ved god næringstilgang etter en kort periode med sult.

#### 4.2.2.3 Veksthastighet som funksjon av larvestørrelse

Christensen og Hansen (1980) viste at individuell veksthastighet for piggvarlarver var avhengig av størrelsen, og at larver med en vekt på 0,2 mg hadde størst potensiale m.h.p. spesifikk vekstrate. Videre konkluderte de samme forfattere med at tidligere vekstmønster ikke hadde noe å si for et senere vekstmønster sett ut fra individnivå. Med godt tilbud av byttedyr etter dag 20 for larvene i forsøksposen skuldet derfor forventes at SVR var bestemt av larvestørrelsen. Fordeling av SVR innen hver fjerdedel av larvepopulasjonen (Fig. 20) i tidsrommet fra dag 27 til dag 31 viser at de minste larvene (F-25) hadde størst SVR, og dette kan forklares ut fra det faktum at disse hadde en middelvekt nær 0,2 mg ved dag 27 forutsatt størrelsesavhengig dødelighet. Nivået av SVR for larvene i F-25 antas ikke å ha vært urealistisk høyt sett på bakgrunn av den gode ernærings-situasjonen.

En annen forklaring på den høye SVR-verdien for små larver kan være at dødeligheten ble estimert for lavt i perioden mellom dag 27 og dag 31. Imidlertid vil økning av den estimerte relative

dødelighet i dette tidsrommet fra 5% til 30% fremdeles medføre størst SVR for de minste larvene (lik 19% forutsatt fullstendig størrelsesavhengig dødelighet).

#### 4.2.2.4 Temperaturenns innvirkning på veksthastigheten

Haugen (1982) og Christensen og Hansen (1980) fant en spesifikk vekstrate på henholdsvis 39% og 33% pr. dag for piggvarlarver som vokste fra 0,030 til 4,3 mg ved temperaturer mellom 17°C og 22°C. Dette er litt mer enn dobbelt så meget som beregnet SVR fra forsøksposen, og det kan bl.a. forklares med at temperaturen i posen var relativt lav (Fig. 4a). Også larver av winter flounder viste kraftig reduksjon i vekst når temperaturen sank fra 8°C til 2°C (Laurence 1975). Sammenligninger av SVR-verdier mellom ulike arter må imidlertid gjøres med forsiktighet fordi artsspesifikke forskjeller er påvist (Houde og Schekter 1981). Effekten av lav temperatur på larvene i forsøksposen kan også sees fra stadiefordelingen idet en liten del av larvene befant seg i stadium 2 helt frem til dag 27 (Fig. 13). Lav temperatur kombinert med reduserte forekomster av mikrozooplankton kan forklare hvorfor disse små larvene stagnerte før de enten døde av sult eller økte veksthastigheten gjennom å predatere på større byttedyr. Lang varighet av stadium 3a skyltes trolig også dårlig næringstilgang i kombinasjon med lav temperatur.

#### 4.2.2.5 Vurdering av larvenes overlevelse

Overlevelseskurven (Fig. 21) viser at larvene i forsøksposen hadde en periode med massedød fra dag 5 til dag 12. Dødelighet hos fiskelarver i et predatorfritt miljø vil være avhengig av larvenes suksess m.h.p. næringsinntak, og en periode med massedød vil kunne inntreffe dersom næringsinntaket er for lite til å imøtekomme behovet for vekst. Begrensninger i kvalitet eller kvantitet av potensielle byttedyr etter at plommesekken er oppbrukt, vil kunne forårsake et overlevelsesforløp som kan beskrives med en sigmoid kurve forutsatt at næringstilgangen siden bedres (McGurk 1984). For piggvarlarver er det vist at en periode med massedød inntraff mellom dag 5 og dag 10 etter klekking (Haugen 1982, Støttrup 1986

og Kuhlman et al. 1981). Kuhlman et al. (op.cit.) forklarer noe av dødeligheten med at ikke alle larvene hadde suksess med å lære å fange byttedyr slik at de ble utsatt for irreversibel sult. Manglende innhold av essensielle næringsstoffer i byttedyrene vil også kunne lede til økt dødelighet, og det er vist at B.plicatilis gav lavere overlevelse for piggvarlarver enn copepodnauplier grunnet lavere innhold av essensielle langkjedede flerumettede fettsyrer (Witt et al. 1984). I tillegg til manglende fangstsuksess og feilernæring hadde perioden med massedød etter alt å dømme sin årsak i næringsbegrensning (jfr. kap. 4.2.1.1).

Dødelighetsmønsteret for larvene i sultforsøk-B var utypisk idet de hadde høy dødelighet i plommesekkfasen. En mulig forklaring på avviket kan være håndtering av larvene idet de ble overført til et annet begerglass ved telling. Tilsvarende prosedyre for andre sultforsøk av piggvarlarver viste imidlertid ikke samme dødelighetsmønster.

Grunnet god næringstilgang er det sannsynlig at piggvarlarvene var utsatt for liten dødelighet i siste halvdel av forsøket. Visuelle observasjoner tyder imidlertid på at den beregnede overlevelseskurve estimerer antall piggvarlarver i live på dag 38 for høyt. Presisjonen i estimatene av overlevelse er imidlertid for usikker til å kunne evaluere dette. En reduksjon i antall overlevende på dag 38 med en faktor på 4 vil kun gi mindre justeringer i de beregnede verdier av SVR. Estimert energiinntak for hele larvepopulasjonen (Fig. 23) vil også bli redusert, men reduksjonen vil bli størst i slutten av forsøket hvor beitepresset allikevel var lite.

Manglende gassfylling av svømmeblæren hos piggvarlarvene i forsøksposen (Tab. 9) kan ha vært årsak til dødelighet. Kuhlman et al. (1981) fant at piggvarlarver som ikke hadde fylt svømmeblæren, døde. Spectorova og Doroshev (1976) fant at larver av svartehavspiggvar (Scophthalmus maeoticus maeoticus) som ikke klarte å fylle svømmeblæren, overlevde til de nådde en lengde mellom 7 mm og 9 mm, hvorpå de sank til bunnen av oppdrettstanken og døde. Piggvarlarvene i forsøksposen som ikke klarte å fylle svømmeblæren med gass, kan ha overlevd til dag 27 da de nådde en

gjennomsnittlig standardlengde på 6,8 mm. Størst andel av små larver som manglet gass i svømmeblæren på dag 27 (Tab. 10), samt høy vekstrate for små larver mellom dag 27 og dag 31 kan derfor tyde på at dødeligheten i denne perioden ble estimert for lavt. Jones (1972) antyder at svømmeblæren hjelper piggvarlarvene med å holde seg oppe i vannmassene. Energimessig sett vil larver som mislykkes i å fylle svømmeblæren, derfor være utsatt for økende grad av stress i løpet av larveutviklingen da de må svømme for å holde sin posisjon i vannsøylen. Dette vil føre til redusert vekst og overlevelse. Mangel på gass i svømmeblæren på dag 38 skyltes tilbake-dannelse av denne i forbindelse med metamorfosen fordi lengden av blæren da var mye større enn observert lengde av blære uten gass tidligere i forsøket.

Endringene i vektfordelingen til larvene i forsøksposen mellom dag 4 og dag 13, hvor fraksjon av små larver gjentatte ganger økte for så å bli etterfulgt av en plutselig reduksjon, tyder på at de minste larvene døde. Størrelsesavhengig dødelighet ble påvist for piggvarlarver av Christensen og Hansen (1980) samt Rosenberg og Haugen (1982). Dødelighet hos winter flounder grunnet sult skjedde utelukkende blant de minste larvene (Buckley 1980). Videre kan den store endringen av vektfordelingen til larvene i forsøksposen mellom dag 9 og dag 10 tyde på at dødeligheten var større enn estimert dødelighet ut fra overlevelseskurven. Et annet moment er de observerte krystaller i urinblæren på dag 9 som hovedsaklig forekom blant små larver, og som ikke ble observert på dag 10. Hvis larver med krystaller døde, kan det bidra til å forklare den kraftige reduksjonen av de minste larvegruppene i vektfordelingen mellom dag 9 og dag 10.

Howell (1979) fant at piggvarlarver hadde best overlevelse i oppdrettstanker som var svarte. Dårligere overlevelse i lyse tanker kan skyldes byttedyrenes reduserte kontrast og refleksjoner fra tankveggene. Forsøksposen var lys, men det er usikkert om dette hadde innvirkning på overlevelsen. Larver ble observert langs poseveggen, og de svømte mot denne gjentatte ganger. Dette var særlig markert der hvor solen skinte på poseveggen.

Dødelighet kan ikke tilskrives variasjoner i miljøet. Temperatur og saltholdighet holdt seg gjennom hele forsøket innenfor verdier som piggvarlarver forventes å kunne møte i naturen. Oksygenmetning var innenfor toleranseområdet for fiskelarver vist av Bishai (1960), unntatt på dag 29 og dag 30 i bunnen av posen hvor oksygenmetningen var lav. Siden larvene ved dette tidspunkt befant seg i overflaten, skulle lav oksygenmetning i bunnen av posen ikke ha noe å si for overlevelsen. Dannevig og Dannevig (1950) fant at overmetning av gass førte til dannelsen av gassbobler i tarmen hos sildelarver med påfølgende høy dødelighet etter at larvene fløt opp til overflaten, og dette er også observert for piggvarlarver (egne upubl. data). Det var imidlertid ikke overmetning av oksygen i forsøksposen, og det ble heller ikke observert piggvarlarver i overflaten av forsøksposen med gassblærer i tarmen.

#### 4.2.2.6 Konklusjon om vekst og overlevelse

Utilstrekkelig tilgang på byttedyr i begynnelsen av forsøket førte til sult med påfølgende reduksjon i vekt for hele larvepopulasjonen mellom dag 7 og dag 9. Nedgangen i vekt disse to dagene skyldes ikke skjevhet i prøvetakingen da larvenes lengde var konstant, men vektreduksjonen kan ha blitt overestimert fordi larvene ble konserverte i formalin. Halvparten av larvene ble utsatt for en nedgang i vekt på 30% som er nær grensen for irreversibel sult, og larvenes vekt i sultforsøket avtok også 30% før de døde.

*Betydningen av sultforsøk*

Piggvarlarvene syntes å ha en god evne til å tåle korte perioder med betydelig grad av sult dersom byttedyr etterpå tilbys i tilstrekkelige mengder. God næringstilgang førte til høy veksthastighet umiddelbart etter den nevnte perioden med nedgang i vekt. Den observerte kraftige vektøkningen skyldes trolig også høy dødelighet blant de minste larvene, og vekstraten kan derfor ha blitt overestimert. Hurtig gjenoppbyggelse av proteinsyntesen og latent vekstpotensiale grunnet bevaring av celleantallet vil være en hypotese som kan forklare kraftig vekstøkning ved god nærings-tilgang etter en kort periode med sult.

Høy veksthastighet i perioden mellom dag 10 og dag 13 hadde sin



årsak i et godt byttedyrtilbud. Foruten høye byttedyrtettheter kan larvenes valg av nauplier fremfor B.plicatilis ha bidradd til høy veksthastighet fordi nauplier ernæringsmessig sett er et bedre byttedyr enn B.plicatilis. Reduksjon av mikrozooplankton i forsøksposen etter dag 13 førte til dårlig vekst hos de minste larvene. Med de høye tettheter av copepoditter og copepoder som ble oppnådd i forsøksposen etter dag 20, var vekstraten bestemt av larvenes størrelse.

Lav veksthastighet gjennom forsøket generelt skyltes lav temperatur. Lav temperatur i kombinasjon med stagnasjon av vekst i perioder med begrenset næringstilgang resulterte i lang varighet av stadiene 2 og 3a.

Perioden med høy dødelighet mellom dag 5 og dag 12 var et resultat av næringsbegrensning p.g.a. utilstrekkelig tilførsel av byttedyr. Manglende innhold av essensielle næringsstoffer i B.plicatilis og dårlig fangstsuksess ved første fødeinntak medvirket trolig også til den høye dødeligheten.

Overlevelsen av larvene mot slutten av forsøket ble sannsynligvis estimert for høyt, og den høye andelen av larver som manglet gass i svømmeblæren på dag 27 tyder på at det var en ny periode med stor dødelighet etter denne datoen. Næringstilgang kan ikke ha ført til redusert overlevelse i dette tidsrommet da konsentrasjonene av naturlig zooplankton i forsøksposen var høye.

Endringene i larvepopulasjonens vektfordeling viste at at dødeligheten antakelig var størrelsesavhengig. Andelen av de minste individene i larvepopulasjonen ble kraftig redusert i løpet av korte perioder mellom dag 4 og dag 13, og dette skyltes trolig dødelighet.

Variasjoner i temperatur, saltholdighet og oksygenmetning kan ikke ha redusert overlevelsen da disse fysiske parameterene ikke varierte utover det som det forventes at piggvarlarver vil møte i sitt naturlige miljø i sjøen.

Det har  
vel vært  
dødelighet  
i det  
naturlige  
miljøet

## 5

## SAMMENDRAG

Formålet med oppgaven var å beskrive og vurdere næringsinntak, vekst og overlevelse hos larver av piggvar (Scophthalmus maximus L.) under intensiv kultur med ubegrenset tilgang på byttedyr. Forsøket ble kjørt i en 8,5 m<sup>3</sup> flytende pose plassert i et sjøvannsbasseng på 20 000 m<sup>3</sup> ca 2 km nord for Akvakulturstasjonen i Austevoll. Forsøket varte i 38 dager og ble utført sensommeren 1984.

Nyklekte larver ble kjøpt fra Skottland, og 36 000 larver ble overført til forsøksposen to dager etter klekking. Prøvetaking ble foretatt med tube og Ruttner vannhenter. Rotatorien Brachionus plicatilis ble tilført som startfôr, og denne ble siden gradvis avløst av større byttedyr bestående av ulike stadier av calanoide og harpacticoide copepoder naturlig produsert i bassenget.

Daglig tilført mengde av B.plicatilis mellom dag 4 og dag 9 utgjorde mellom 50% og 90% av larvepopulasjonens vekt, og konsentrasjonen av byttedyr varierte i dette tidsrommet mellom 130 og 240 ind. pr. liter. I perioden mellom dag 10 og dag 17 hadde B.plicatilis en maksimal konsentrasjon på 1030 ind./liter. I siste halvdel av forsøket varierte konsentrasjonene av naturlig zooplankton mellom 250 og 1140 ind./liter.

Piggvarlarvene <sup>e</sup>lekterte på copepodnauplier mellom dag 10 og dag 24, mens Centropages sp. ble selektert etter dag 24. Preferanse for en byttedyrstørrelse ble funnet å være avhengig av larvestørrelse idet larvene foretrakk så store byttedyr som mulig med unntak av Acartia sp.. Acartia sp. var sterkt underrepresentert i tarmen hos larvene i siste halvdel av forsøket til tross for at Acartia sp. dominerte zooplanktonet i posen.

Piggvarlarvene spiste ikke etter mørkets frembrudd, og flest byttedyr av alle fordøyelseskategorier ble funnet i tarmen hos larvene om kvelden. Beiteaktiviteten var lav om morgenen og eldre larver beitet aktivt over en større periode av dagen enn yngre larver.

Brutto veksteffektivitet ( $K_1$ ) og daglig energispesifikk rasjon (ESR) ble beregnet fra en energimodell på bakgrunn av larvenes

vekst.  $K_1$  økte til 37% på dag 38.

En sløyefaktor ble beregnet ut fra produktet mellom standardlengde og larvehøyde (kroppskvadrat). Piggvarlarvenes standardlengde og tørrvekt ved ankomst var henholdsvis 2,9 mm og 0,027 mg, og ved forsøkets avslutning på dag 38 var standardlengde og tørrvekt henholdsvis 10,5 mm og 4,302 mg.

Spesifikk vekstrate (SVR), gitt som vektøkning pr. døgn i prosent, ble beregnet for fire størrelsesfraksjoner av larvepopulasjonen. SVR innen disse størrelsesgruppene varierte mellom -22% og 46%. Hele larvepopulasjonen hadde negativ SVR mellom dag 7 og dag 9, og halvparten av larvene var utsatt for en vektreduksjon ned mot 30%. En større del av piggvarlarvene overlevde den negative veksten. Larvene viste meget høye SVR-verdier mellom dag 9 og dag 10 til tross for den forutgående sulteksponering. SVR for hele larvepopulasjonen var 16% sett hele forsøksperioden under ett.

Estimert overlevelse på dag 27 for larvene i forsøksposen var 11%. Piggvarlarvene hadde størst dødelighet mellom dag 5 og dag 12, og utviklingen av larvepopulasjonens vektfordeling tyder på at dødeligheten var størrelsesavhengig.

Dårlig vekst og overlevelse i begynnelsen av forsøket skyldes etter alt å dømme begrensning i næringstilgang og at larvene ble tilbudt en suboptimal byttedyrtype ernæringsmessig sett. Temperatur anses som årsak til langsom vekst generelt gjennom forsøket, mens andre miljøfaktorer ikke påvirket overlevelse og vekst. Godt næringstilbud i siste halvdel av forsøket førte til økt vekst, men larver som mislyktes med å fylle luft i svømmeblæren kan ha forårsaket en ny periode med dødelighet i denne perioden.

## 6

## TAKK

"Piggvarlarver??!! Er det hai? Pigghå??" Slike utsagn hørte jeg stadig vekk fra mine venner som ikke er inviet i fisk, akvakultur eller biologi. Mest av alt var de imponert over hvor små larvene var, og hvordan det var mulig å sløye disse. Da mine venner likevel aksepterte at jeg kunne ofre flere års arbeid på noe så spesielt som disse larvefrøene, fortjener de en spesiell takk, kanskje mest for å ha vist overbærenhet med mine glødende utredninger om piggvarlarvenes liv og levnet i en pose i Svartatjernet.

Mange personer skal ha takk for hjelp og veiledning i arbeidet som har resultert i denne oppgaven:

Forskningssjef Dag Møller som var min veileder ved Institutt for Fiskeribiologi.

Prosjektleder Victor Øiestad som var min eksterne veileder, og som gjorde det praktisk mulig for meg å ta en oppgave på marin fiskeyngel innenfor poll- og bassengforsøkene ved akvakulturstasjonen i Austevoll.

Torstein Pedersen som slet dag ut og dag inn på plastdunkene med rotatorier for at larvene skulle ha noe og spise, og som ellers var til stor praktisk hjelp under gjennomføringen av forsøket.

Bernt Strand og Ingjerd Opstad som gav råd og veiledning om dyrking av rotatorier, og Leif Berg som opparbeidet prøvene med zooplankton fra forsøksposen.

Alle ansatte ved akvakulturstasjonen i Austevoll for råd og praktisk veiledning samt hjelp i selve gjennomførelsen av forsøket.

Alle ansatte ved Institutt for Fiskeribiologi, Havforskningsinstituttet og Avdeling for Akvakultur som gjorde opparbeidelse av larver og bearbeidelse av data mulig.

De ansatte ved biblioteket på Havforskningsinstituttet som måtte lete seg gjennom atskillige hyllemetere for å tilfredstille min ustoppelige trang på litteratur.

En spesiell takk til alle mine medstudenter som jeg utnyttet uhemmet, både i litteratursøk, oppgavekritikk og diskusjoner. Disse omfatter bl.a. Ingvard Fjallstein, Vidar Baarøy, Ove Skilbrei, Geir Lasse Taranger, og Karin Pittman.

Nok en spesiell takk denne gang til Knut Senstad, Jens Christian Holm og Arild Folkvord som slet seg gjennom manuskriptet med rød penn, og som skaffet meg en god del nyttig litteratur.

Til slutt en spesiell takk til Gro Ingleid Sekkelsten for inspirasjon til å se resultatene fra en økologisk vinkel og for supplerende litteratur på dette feltet.

7            **REFERANSER**

- 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. og LAURENCE, G.C. 1979. Modelling growth and mortality of larval herring (Clupea harengus).  
Int. Coun. Explor. Sea, ELH Symp. (M:6) 1-88, 17 tabs, 19 figs. (in mimeo)
- BEYER, J.E. og LAURENCE, G.C. 1980. A stochastic model of larval fish growth.  
Ecol. Modelling 8: 109-132.
- BEYER, J.E. og LAURENCE, G.C. 1981. Aspects of stochasticity in modelling growth and survival of clupeoid fish larvae.  
Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer 178: 17-23.
- BEYER, J.E., THEILACKER, G. og MUNK, P. 1981. Point of no feeding (PNF) and its relation to scope of growth and survival.  
Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea 1981 (L:39) (in mimeo)
- BISHAI, H.M. 1960. The effect of gas content of water on larval and young fish.  
Z. wiss. Zool. 163 (1/2): 37-64.
- BLAXTER, J.H.S. og HEMPEL, G. 1963. The influence of eggsize on herring larvae (Clupea harengus L.)  
J. Cons. perm. int. Explor. Mer 28: 211-240.
- BRETT, J.R. og GROVES, T.D.D. 1979. Physiological energetics.  
I HOAR, W.S., RANDALL, D.J. og BRETT, J.R. (red.): Fish physiology vol. 8. pp 279-352.  
Springer-Verlag. Berlin.

- BUCKLEY, L.J. 1979. Relationships between RNA-DNA ratio, prey density, and growth rate in atlantic cod (Gadus morhua) larvae.  
J. Fish. Res. Board Can. 36: 1497-1502.
- BUCKLEY, L.J. 1980. Changes in ribonucleic acid, deoxyribonucleic acid, and protein content during ontogenesis in winter flounder, Pseudopleuronectes americanus, and effect of starvation.  
Fish. Bull. U.S. 77: 703-708.
- BUCKLEY, L.J. 1981. Biochemical changes during ontogenesis of cod (Gadus morhua L.) and winter flounder (Pseudopleuronectes americanus) larvae.  
Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer 178: 547-552.
- BØTTGER, R. 1984. The effect of formalin fixation on the dry weight of copepods, with special reference to Eurytemora affinis (Poppe 1880).  
Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea 1984 (L:24) (in mimeo)
- CHECKLEY, Jr., D.M. 1982. Selective feeding by atlantic herring (Clupea harengus) larvae on zooplankton in natural assemblages.  
Mar. Ecol. Prog. Ser. 9: 245-253.
- CHRISTENSEN, P.M. og HANSEN, H.H. 1980. Vækst og overlevelse for larver af pighvar (Scophthalmus maximus). En eksperimentel undersøgelse af larvestørrelsens betydning for vækst- og overlevelsesmuligheder.  
Hovedoppgave ved Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser.
- CHUA, T-E. 1975. The developmental stages of Tisbe longisetosa Gurney, 1927 (Copepoda, harpacticoida).  
Crustaceana 28 (2): 158-167.
- COHEN, R.E. og LOUGH, R.G. 1981. Length-weight relationship for several copepods dominant in the Georges Bank - Gulf of Maine area.  
J. Northw. Atl. Fish. Sci. 2: 47-52.

- COMITA, G.W. og SCHINDLER, D.W. 1963. Calorific values of microcrustacea.  
Science, 140: 1394-1395.
- COUSIN, J.C.B., BALOUET, G. og BAUDIN-LAURENCIN, F. 1986. Alterations histologiques observees chez des larves de turbot (Scophthalmus maximus L.) en elevage intensif.  
Aquaculture 52: 173-189.
- COWEY, C.B., OWEN, J.M., ADRON, J.W. og MIDDELTON, C. 1976. Studies on the nutrition of marine flatfish. The effect of different dietary fatty acids on the growth and fatty acid composition of turbot (Scophthalmus maximus).  
Br. J. Nutr. 36: 479-486.
- DANNEVIG, A. og DANNEVIG, G. 1950. Factors affecting the survival of fish larvae.  
J. Cons. perm. int. Explor. Mer 16: 211-215.
- DE SILVA, C.D. og TYTLER, P. 1973. The influence of reduced environmental oxygen on the metabolism and survival of herring and plaice larvae.  
Proc. 7th Eur. mar. biol. Symp., Neth. J. Sea Res., 7: 345-362.
- DRENNER, R.W., STRICKLER, J.R. og O'BRIEN, W.J. 1978. Capture probability: The role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish.  
J. Fish. Res. Board Can. 35: 1370-1373.
- DURBIN, E.G. og DURBIN, A.G. 1978. Length and weight relationship of Acartia clausi from Narragansett Bay, R.I.  
Limnol. Oceanogr. 23 (5): 958-969.
- ELLERTSEN, B., SOLEMDAL, P., STRØMME, T., TILSETH, S., WESTGÅRD, T., MOKSNESS, E., og ØIESTAD, V. 1980. Some biological aspects of cod larvae (Gadus Morhua L.).  
Fisk.Dir. Skr. Ser. HavUnders. 17: 29-47.

- GATESOUBE, F.J. og LUQUET, P. 1981. Practical diet for mass culture of the rotifer Brachionus plicatilis: application to larval rearing of sea bass, Dicentrarchus labrax. Aquaculture 22: 149-163.
- GUIDI, L.D. 1984. The effect of food composition on ingestion, development, and survival of a harpacticoid copepod, Tisbe cucumariae.  
J. exp. mar. Biol. Ecol. 84: 101-110.
- HAUGEN, A.S. 1982. Bassengstudier av overleving, vekst og næringsopptak hos larver og yngel av piggvar (Scophthalmus maximus L.).  
Hovedfagsoppgave i fiskeribiologi, Universitetet i Bergen  
Upublisert. Deponert ved Universitetsbiblioteket, Bergen.
- HAY, D.E. 1984. Weight loss and change in condition factor during fixation of Pacific herring, Clupea harengus pallasii, eggs and larvae.  
J. Fish. Biol. 25: 421-433.
- HOLLIDAY, F.G.T., BLAXTER, J.H.S. og LASKER, R. 1964. Oxygen uptake of developing eggs and larvae of the herring (Clupea harengus).  
J. mar. biol. Ass. U.K. 44: 711-723.
- HOLM, J.C. og MØLLER, D. 1984. Growth and prey selection by atlantic salmon yearlings reared on live freshwater zooplankton Aquaculture 43: 401-412.
- HOUDE, D.E. og SCHEKTER, R.C. 1981. Growth rates, rations and cohort consumption of marine fish larvae in relation to prey concentrations.  
Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer 178: 441-453.
- HOUDE, D.E. og SCHEKTER, R.C. 1983. Oxygen uptake and comparative energetics among eggs and larvae of three subtropical marine fishes.  
Mar. Biol. 72: 283-293.



- HOWELL, B.R. 1979. Experiments on the rearing of larval turbot, Scophthalmus maximus L.  
Aquaculture 18: 215-225.
- HUNTER, J.R. 1980. The feeding behaviour and ecology of marine fish larvae.  
I BARDACH, J.E., MAGNUSON, J.J. MAY, R.C. og REINHART, J.M. (red.): Fish behaviour and its use in the capture and culture of fishes.  
ICLARM Conf. Proc. 5: 287-330.
- HUSE, I., JENSEN, P.A., OPSTAD, I., OTTERÅ, H. og STRAND, B. 1984. Intensive production of cod fry at Austevoll. Final report  
Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea 1984 (F:33) (in mimeo)
- HYSLOP, E.J. 1980. Stomach content analysis - a review of methods and their application.  
J. Fish. Biol. 17: 411-429.
- IVLEV, V.S. 1960. On the utilisation of food by planktophage fishes.  
Bull. math. Biophys. 22: 371-389.
- JENSEN, P.A., BRAATEN, B. og MØLLER, D. 1979. Rearing of cod fry in plastic pens.  
Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea 1979 (F:29) (in mimeo)
- JOHNSON, M.W. og OLSON, J.B. 1948. The life history and biology of a marine harpacticoid copepod, Tisbe furcata (Baird).  
Biol. Bull. Woods Hole 95 (3): 320-332.
- JONES, A. 1972. Studies on egg development and larval rearing of turbot, Scophthalmus maximus L., and brill Scophthalmus rhombus L., in the laboratory.  
J. mar. biol. Ass. U.K. 52: 965-986.
- JUHL, T. 1983. Pigmentering hos larver af pighvar, Scophthalmus maximus (L.) i intensiv kultur, med henvisning til betydningen af essentielle fettsyrer.  
Hovedoppgave ved Vandkvalitetsinstituttet, ATV, Danmark.

- KLEIN BRETELER, W.C.M., FRANZ, H.G. og GONZALES, S.R. 1982. Growth and development of four calanoid copepod species under experimental and natural conditions. Netherl. J. Sea Res. 16: 195-207.
- KREBS, J.R. 1978. Optimal foraging: decision rules for predators. I KREBS, J.R. og DAVIES, N.B. (red.): Behavioural ecology. An evolutionary approach. pp 23-63. Blackwell Sci. Pub., Oxford, London, Edinburgh, Melbourne.
- KUHLMAN, D., QUANTZ, G. og WITT, U. 1981. Rearing of turbot larvae (Scophthalmus maximus L.) on cultured food organisms and postmetamorphosis growth on natural and artificial food. Aquaculture 23: 183-196.
- KUIPER, J. 1977. Development of North Sea costal plankton communities in separate plastic bags under identical conditions. Mar. Biol. 44: 97-107.
- KVENSETH, P.G. 1983. Metode for produksjon av torskyngel (Gadus morhua L.) i poll. Hovedfagsoppgave i fiskeribiologi, Universitetet i Bergen Upublisert. Deponert ved Universitetsbiblioteket, Bergen.
- LANDRY, R.L. 1978a. Population dynamics and production of a planktonic marine copepod, Acartia clausii, in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington. Int. Revue ges. Hydrobiol. 63: 77-119.
- LANDRY, R.L. 1978b. Predatory feeding behaviour of a marine copepod, Labidocera trispinosa. Limnol. Oceanogr. 23 (6):1103-1113.
- LASKER, R. og THEILACKER, G.H. 1962. Oxygen consumption and osmoregulation by single pacific sardine eggs and larvae (Sardinops caerulea Girard). J. Cons. perm. int. Explor. Mer 27: 25-33.

- LAST, J.M. 1979. The food of the larval turbot Scophthalmus maximus L. from the west central North Sea.  
J. Cons. int. Explor. Mer 38 (3): 308-313.
- LAURENCE, G.C. 1975. Laboratory growth and metabolism of the winter flounder Pseudopleuronectes americanus from hatching through metamorphosis at three temperatures.  
Mar. Biol. 32: 223-229.
- LAURENCE, G.C. 1976. Caloric values of some North Atlantic calanoid copepods.  
Fish. Bull. U.S. 74: 218-220.
- LAURENCE, G.C. 1977. A bioenergetic model for the analysis of feeding and survival potential of winter flounder, Pseudopleuronectes americanus, larvae during the period from hatching to metamorphosis.  
Fish. Bull. U.S. 75: 529-546.
- LAURENCE, G.C. 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.
- LAWS, E.A. og ARCHIE, J.W. 1981. Appropriate use of regression analysis in marine biology.  
Mar. Biol. 65: 13-16.
- LOUGHNA, P.T. og GOLDSPIK, G. 1984. The effects of starvation upon protein turnover in red and white myotomal muscle of rainbow trout, Salmo gairdneri Richardson.  
J. Fish. Biol. 25: 223-230.
- McGURK, M.D. 1984. Effects of delayed feeding and temperature on the age of irreversible starvation and on the rates of growth and mortality of pacific herring larvae.  
Mar. Biol. 84: 13-26.

- MILINSKI, M. 1979. Can an experienced predator overcome the confusion of swarming prey more easily?  
Anim. Behav. 27: 1122-1126.
- MILINSKI, M. 1982. Optimal foraging: The influence of intraspecific competition on diet selection.  
Behav. Ecol. Sociobiol. 11: 109-115.
- MOKSNESS, E. 1978. Bassengstudier av torskelarvenes næringsvalg, vekst og overleving, fra klekking til metamorfose.  
Hovedfagsoppgave i fiskeribiologi, Universitetet i Bergen  
Upublisert. Deponert ved Universitetsbiblioteket, Bergen.
- MORRIS, R.J. 1972. The preservation of some oceanic animals for lipid analysis.  
J. Fish. Res. Bd Can. 29: 1303-1307.
- NAAS, K.E., AKSNES, D. og MEEREN, T.V.D. (in prep.). Phytoplankton and zooplankton in response to fertilization and other manipulations in a marine fish pond at Austevoll, Norway.
- O'BRIAN, J.W., SLADE, N.A. og WINYARD, G.L. 1976. Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (Lepomis macrochirus).  
Ecology 57: 1304-1310.
- OHGUCHI, O. 1981. Prey density and selection against oddity by three-spined sticklebacks.  
Z. Tierpsychol. Beiheft. 23: 1-79.
- OMORI, M. 1970. Variations of length, weight, respiratory rate and chemical composition of Calanus cristatus in relation to its food and feeding.  
I STEELE, J.H. (red.): Marine food chains. pp 113-126.  
Oliver & Boyd, Edinburgh.
- OTTERA, H. 1986. Intensiv oppdrett av torskelarvar (Gadus morhua L.) i posar.  
Hovedfagsoppgave i fiskeribiologi, Universitetet i Bergen  
Upublisert. Deponert ved Universitetsbiblioteket, Bergen.

- PATALAS, K. 1954. [Comparative studies on a new type of self acting water sampler for plankton and hydrochemical investigations.]  
Ekol. Polska 2: 231-242. (Polsk, med engelsk sammendrag.)
- PAULSEN, H. 1985. Effects of food patches on distribution, growth and survival of fish larvae. - A summary of experimental results.  
Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea 1985 (L:22) (in mimeo)
- PAULSEN, H., MUNK, P. og KIØRBOE, T. 1985. Extensive rearing of turbot larvae (Scophthalmus maximus L.) on low concentrations of natural plankton.  
Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea 1985 (F:33) (in mimeo)
- QUANTZ, G. 1985. Effect of temperature and prey density on feeding of turbot (Scophthalmus maximus) larvae under laboratory conditions.  
Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea 1985 (F:51) (in mimeo)
- RICKER, W.E. 1973. Linear regression in fishery research.  
J. Fish. Res. Bd Can. 30: 409-434.
- ROSENBERG, A.A. og HAUGEN, A.S. 1982. Individual growth and size-selective mortality of larval turbot (Scophthalmus maximus) reared in enclosures.  
Mar. Biol. 72: 73-77.
- RYLAND, J.S. 1966. Observations on the development of larvae of the plaice, Pleuronectes platessa L., in aquaria.  
J. Cons. perm. int. Explor. Mer 30 (2): 177-195.
- SADIQ, J.A-M. og GIBSON, R. 1984. The developmental stages of larval turbot, Scophthalmus maximus (L.).  
J. exp. mar. Biol. Ecol. 82: 35-51.
- SCOTT, A.P. og MIDDELTON, C. 1979. Unicellular algae as a food for turbot (Scophthalmus maximus L.) larvae - the importance of dietary long-chain polyunsaturated fatty acids.  
Aquaculture 18: 227-240.

- SHINDLER, D.W. 1969. Two useful devices for vertical plankton and water sampling.  
J. Fish. Res. Bd Can. 26: 1948-1955.
- SHUVAYEV, Y.D. 1979. Movements of some planktonic copepods.  
Hydrobiol. J. 14: 32-36.
- SILBERT, J. og OBREBSKI, S. 1977. Frequency distribution of food item counts in individual fish stomachs.  
I SIMENSTAD, C.A. og LYPOVSKY, S.J. (red.) Fish food habits studies.  
1st Pacific Northwest Technical Workshop. Proc. Oct. 1976:  
13-15.
- SOKAL, R.R og ROHLF, F.J. 1981. Biometry.  
W.H. Freeman og company, San Francisco. 859 pp.
- SPECTOROVA, L.V. og DOROSHEV, S.I. 1976. Experiments on the artificial rearing of the black sea turbot (Scophthalmus maeoticus maeoticus).  
Aquaculture 9: 275-286.
- STRAND, B. og HUSE, I. 1985. An automatic feeding system for culturing rotifers with dry feed.  
Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea 1985 (F:42) (in mimeo)
- STØTTRUP, J.G. 1986. Marin fiskelarve forskning i Danmark.  
Nordisk Aquaculture 2 (2): 60-62.
- THEILACKER, G. og DORSEY, K. 1980. Larval fish diversity, a summary of laboratory and field research.  
Intergov. Ocean. Comm. Workshop Rep. (28): 105-142.
- THEILACKER, G.H. og McMASTER, M.F. 1971. Mass culture of the rotifer Brachionus plicatilis and its evaluation as a food for larval anchovies.  
Mar. Biol. 10: 183-188.

- WARE, D.M. 1975. Growth, metabolism, and optimal swimming speed of a pelagic fish.  
J. Fish. Res. Bd Can. 32: 33-41.
- WARREN, C.E. og DAVIS, G.E. 1967. Laboratory studies on the feeding, bioenergetics and growth of fish. I GERKING, S.D. (red.): The biological basis of freshwater fish production. pp 175-214.  
John Wiley and Sons, New York
- WATANABE, T., KITAJIMA, C. og FUJITA, S. 1983. Nutritional values of live organisms used in Japan for mass propagation of fish: a review.  
Aquaculture 34: 115-143.
- WILLIAMS, R. og ROBINS, D.R. 1982. Effects of preservation on wet weight, dry weight, nitrogen and carbon contents of Calanus helgolandicus (Crustacea: Copepoda).  
Mar. Biol. 71: 271-281.
- WITT, U., QUANTZ, G. og KUHLMAN, D. 1984. Survival and growth of turbot larvae Scophthalmus maximus L. reared on different food organisms with special regard to long-chain polyunsaturated fatty acids.  
Aquacultural engineering 3: 177-190.
- ØIESTAD, V. 1983. Growth and survival of herring larvae and fry (Clupea harengus L.) exposed to different feeding regimes in experimental ecosystems: outdoor basin and plastic bags.  
Dr.phil. avhandling, Universitetet i Bergen. pp 299.
- ØIESTAD, V., ELLERTSEN, B., SOLEMDAL, P. og TILSETH, S. 1976. Rearing of different species of marine fish fry in a constructed basin.  
10th European Symp, on Marine Biology, Ostend, Belgium, Sept. 17-23 1975 1: 303-329.

ØIESTAD, V., KVENSETH, P.G. og FOLKVORD, A. 1985. Mass production of atlantic cod juveniles Gadus morhua in a norwegian saltwater pond.

Trans. Amer. Fish. Soc. 114: 590-595.



## 8 VEDLEGG

VEDLEGG A: Tabeller

TABELL I. Oversikt over prøvetaking med tube. Larvealder (DAG) er gitt som dager etter klekking. En prøve med tube utgjør 11,25 liter.

DATO	DAG	Klokkeslett	Antall larver	Prøve str. (l)
28.08	4	1500	49	11,25
29.08	5	0100	46	11,25
30.08	6	1500	147	11,25
31.08	7	1500	110	33,75
01.09	8	0100	20	11,25
02.09	9	1600	48	11,25
03.09	10	1300	160	11,25
04.09	11	1500	24	11,25
05.09	12	0100	20	11,25
06.09	13	1700	78	11,25
10.09	17	1700	118	11,25
13.09	20	2300	6	11,25
17.09	24	1900	26	11,25
20.09	27	0100	27	56,25
24.09	31	1100	15	33,75
27.09	34	1300	21	45,00
01.10	38	1100	22	22,50
			SUM=937	SUM=306,25

TABELL II. Oversikt over prøvetaking med Ruttner vannhenter. Larvealder (DAG) er gitt som dager etter klekking. En prøve med vannhenter utgjør 1,5 liter. Ø = Øst i posen, M = Midten, V = Vest i posen og S = Sammen-  
slåtte stasjoner i ett dyp.

DAG	Klokke- slett	Antall larver					Prøve str. pr. dyp (l) - <stasjon>
		0m	1m	2m	3m	Sum	
5	0900	3	1	5	25	34	4,5 - <S>
5	1600	0	5	8	5	18	4,5 - <S>
5	2100	6	18	20	1	45	4,5 - <S>
5	0100	16	10	24	12	62	4,5 - <S>
5	SUM:	25	34	57	43	159	18,0
8	0900	2	13	9	8	32	4,5 - <S>
8	1600	1	2	0	4	7	1,5 - <Ø>
8	1600	0	1	6	6	13	1,5 - <M>
8	1600	3	1	0	0	4	1,5 - <V>
8	2100	1	10	9	0	20	4,5 - <S>
8	0100	26	26	8	5	65	4,5 - <S>
8	SUM:	33	53	32	23	141	18,0
12	0900	2	1	28	4	35	4,5 - <S>
12	1600	1	6	26	15	48	4,5 - <S>
12	2100	15	19	6	1	41	4,5 - <S>
12	0100	4	8	6	5	23	4,5 - <S>
12	SUM:	22	34	66	25	147	18,0
20	2300	24	2	8	2	36	4,5 - <S>
27	0900	5	9	2	0	16	4,5 - <S>
27	1600	4	10	1	0	15	4,5 - <S>
27	2100	1	2	5	2	10	4,5 - <S>
27	0100	0	3	3	4	10	4,5 - <S>
27	SUM:	10	24	11	6	51	18,0

TABELL III. Konsentrasjoner av zooplankton i forsøksposen fra tubeprøvene tatt på dagtid og vannhenterprøvene tatt på døgnstasjonene (antall pr. liter). NAU=Nauplier, COPDT=Copepoditter, COP=Copepoder, BRACH=Brachionus plicatilis, HAR=Harpacticoid, ACA=Acartia sp., CEN=Centropages sp., PAR=Paracalanus sp., TEM=Temora sp., OIT=Oithona sp., APP=Appendicularia og SUM=totalt antall zooplankton pr. liter.

Alder (dag)	BRACH	NAU	HAR COP +COPDT	ACA COPDT	ACA COP	CEN COPDT	CEN COP	PAR COPDT	PAR COP	TEM COP +COPDT	OIT COP +COPDT	APP	SUM
4	191,1	16,1	0,4	1,9	2,2	0,8	0,1	1,7	1,9	0,2	4,6	38,9	259,9
5 *	131,6	8,4	4,4				0,1	0,2		0,2	2,9	27,4	175,0
6	240,4	3,9	4,6		0,1			0,5		0,3	1,2	23,6	274,6
7	124,4	5,2	0,7					0,1			1,6	16,3	148,3
8 *	147,0	8,3	4,9					0,1		0,1	1,2	16,2	177,8
9	130,7	12,5		0,1	0,1		0,1	0,6	0,3	0,7	1,2	41,4	187,7
10	490,7	82,1	8,8	0,1				0,1	0,3		2,4	122,9	713,4
11	618,6	102,1	4,0	3,6		4,7	0,4	3,9	0,3	0,2	2,0	122,1	861,5
12 *	607,3	199,6	32,9	12,3	0,3	9,1	0,1	7,4	0,4	0,2	1,5	77,0	948,1
13	1030,0	400,0	27,5	25,7		26,6	0,5	13,2		0,6	3,9	37,0	1565,0
17	317,1	217,9	16,1	59,0	0,8	7,7	1,2	15,4	2,4	0,2	3,5	23,4	695,4
24		139,3	40,0	447,9	80,0	32,9	2,2	16,4	42,8	1,4	7,1		810,0
27 *	0,3	242,5	52,9	395,0	118,7	126,1	19,2	37,0	62,7	5,6	5,2		1065,2
31		306,7	56,2	341,9	132,3	187,6	8,5	57,2	41,9	2,1	7,7		1142,1
34		30,4	44,8	83,6	60,4	21,1	6,2	3,2	4,9		0,4		255,0
38		22,1	32,1	255,7	127,1	43,6	1,8	10,0	10,1		0,7		503,2

\* Verdiene er gjennomsnitt av prøver foretatt med vannhenter på en døgnstasjon.

TABELL IV. Fraksjon av byttedyrtyper i prosent (%N) og totalt antall byttedyr pr. larvetarm (N/L). NL=Antall larver, NAU=Nauplier, COPDT=Copepoditter, COP=Copepoder, BRACH=Brachionus plicatilis, HAR=Harpacticoid, ACA=Acartia sp., CEN= Centropages sp., TEM=Temora sp., PAR=Paracalanus sp., og OIT=Oithona sp..

Alder (dag)	NL	N/L	BRACH	HAR NAU	PAR NAU	ACA NAU	CEN NAU	HAR COPDT	HAR COP	ACA COPDT	ACA COP	CEN COPDT	CEN COP	PAR COPDT	PAR COP	TEM COPDT	OIT COPDT
4	10	5,3	100,0														
5	64	11,5	99,5	0,1	0,1			0,3									
6	15	8,5	98,4	1,6													
7	15	6,3	92,6	6,3				1,1									
8	64	7,3	91,2	6,6				2,1									
9	15	13,4	67,2	30,3				2,5									
10	15	20,7	43,5	52,6				3,9									
11	15	17,5	28,1	59,3	1,5	3,4	3,4	4,2									
12	59	44,4	33,9	54,4	0,4	1,3	1,0	8,8	0,1			0,1					
13	15	44,4	24,0	41,7	0,9	0,9	2,4	29,4	0,3			0,2			0,2		
17	15	55,8	13,5	64,0	0,1		0,2	21,5	0,6								
20	15	11,6	19,5	2,9	8,6	3,4	8,0	46,0	1,1	0,6	0,6	4,0	0,6	1,1	2,9		0,6
24	15	38,6			17,1	8,5	50,6	9,2	0,9	0,9	0,9	6,7	0,2	0,9	3,1	0,3	0,9
27	41	28,3		0,7	4,8	3,5	36,9	10,6	4,6	2,6	1,6	21,1	1,1	1,4	9,1	1,8	0,1
31	10	42,4			1,2	0,5	19,8	4,0	3,3	2,4	0,9	50,5	7,8	0,5	7,5	1,2	0,5
34	10	19,0			1,1		8,9	11,6	4,7	5,3	3,7	47,4	9,5	1,1	6,8		
38	10	33,3						1,8	3,0	20,4	21,6	43,2	6,0	0,3	3,6		

TABELL V. Forekomst av byttedyr i larvene uttrykt som fraksjon av larvene (%F-verdi) hvor en byttedyrtype ble funnet i tarmen. NL=Antall larver, NAU=Nauplier, COPDT=Copepoditter, COP=Copepoder, BRACH=Brachionus plicatilis HAR=Harpacticoid, ACA= Acartia sp., CEN=Centropages sp., PAR=Paracalanus sp., TEM=Temora sp., og OIT=Oithona sp..

Alder (dag)	NL	BRACH	HAR NAU	PAR NAU	ACA NAU	CEN NAU	HAR COPDT	HAR COP	ACA COPDT	ACA COP	CEN COPDT	CEN COP	PAR COPDT	PAR COP	TEM COPDT	OIT COPDT
4	10	70,0														
5	64	89,1	1,6	1,6			3,1									
6	15	100,0	13,3													
7	15	86,7	40,0				6,7									
8	64	78,1	23,4				6,3									
9	15	93,3	100,0				26,7									
10	15	93,3	100,0				60,0									
11	15	93,3	93,3	20,0	46,7	40,0	53,3									
12	59	86,4	89,8	11,9	39,0	30,5	76,3	3,4	1,7		5,1			1,7	1,7	
13	15	73,3	100,0	33,3	40,0	53,3	100,0	6,7			6,7		6,7			
17	15	66,7	100,0	6,7		13,3	100,0	20,0								
20	15	73,3	26,7	33,3	33,3	53,3	100,0	13,3	6,7	6,7	40,0	6,7	6,7	33,3		6,7
24	15			73,3	73,3	100,0	53,3	13,3	20,0	26,7	80,0	6,7	33,3	46,7	13,3	26,7
27	41		2,4	39,0	39,0	78,0	58,5	34,1	36,6	29,3	78,0	22,0	22,0	70,7	39,0	2,4
31	10			30,0	10,0	80,0	70,0	50,0	40,0	40,0	100,0	80,0	20,0	80,0	40,0	20,0
34	10			10,0		60,0	70,0	50,0	50,0	30,0	70,0	70,0	20,0	60,0		
38	10						10,0	40,0	90,0	100,0	90,0	70,0	10,0	70,0		

TABELL VI. Middel byttedyrstørrelse fra tarminnholdet hos piggvarlarvene. Lengde er gitt som totallengde (copepodnauplier) og cephalothoraxlengde (copepoditter og copepoder) i  $\mu\text{m}$ . Verdier i parentes er estimerte størrelser. NAU=Nauplier, COPDT=Copepoditter, COP=Copepoder, HAR=Harpacticoid, ACA=Acartia sp., CEN=Centropages sp., PAR=Paracalanus sp., TEM=Temora sp., og OIT=Oithona sp..

Alder (dag)	HAR NAU	PAR NAU	ACA NAU	CEN NAU	HAR COPDT	HAR COP	ACA COPDT	ACA COP	CEN COPDT	CEN COP	PAR COPDT	PAR COP	TEM COPDT	OIT COPDT
4														
5	140				270									
6	140													
7	106													
8	125				234									
9	119				244									
10	112				266									
11	(120)	233	251	248	218									
12	153	202	235	260	220	500	480		440					
13	(150)	221	238	267	208	500			320			580		
17	(150)			290	(250)	500								
20		240	230	256	305	620	400	800	490	800	290	656		300
24		225	258	255	371	530	572	732	397	900	408	699	410	316
27	80	(230)	240	260	386	563	510	824	436	904	538	678	432	320
31		(230)	(250)	(260)	377	548	550	875	492	914	290	683	608	330
34		(230)		(260)	394	571	622	865	480	849	540	674		
38					390	547	561	795	545	868	500	698		

TABELL VII. Middelvekt av tarminnhold pr. larve ( $\mu\text{g}$ ). Verdiene er beregnet ut fra antall og målte lengder av byttedyrgrupper som har forekommet i 10% eller flere av larvene samt ut fra sammenhenger mellom lengde og vekt gitt i tabell 1. NAU=Nauplier, COPDT=Copepoditter, COP=Copepoder, BRACH=Brachionus plicatilis, HAR=Harpacticoid, ACA=Acartia sp., CEN=Centropages sp., PAR=Paracalanus sp., TEM=Temora sp., OIT=Oithona sp. og SUM=Total vekt av byttedyr pr. larve.

Alder (dag)	BRACH	HAR NAU	PAR NAU	ACA NAU	CEN NAU	HAR COPDT	HAR COP	ACA COPDT	ACA COP	CEN COPDT	CEN COP	PAR COPDT	PAR COP	TEM COPDT	OIT COPDT	SUM
4	0,85															0,85
5	1,82															1,82
6	1,34	0,02														1,36
7	0,94	0,04														0,98
8	1,07	0,07														1,14
9	1,44	0,51				0,36										2,31
10	1,44	1,16				1,11										3,71
11	0,78	1,31	0,21	0,71	0,40	0,71										4,12
12	2,40	5,60	0,10	0,57	0,30	3,95										12,92
13	1,71	4,08	0,25	0,40	0,86	12,33										19,62
17	1,20	7,86			0,09	15,05	1,11									25,31
24			4,22	4,24	13,79	8,12	1,22	0,95	1,98	5,03		0,54	9,39	0,23	0,16	49,88
27			0,94	1,02	7,68	7,41	5,78	1,58	3,76	14,60	4,36	1,53	18,72	1,34	0,12	68,72
31			0,34	0,23	6,21	4,05	5,97	2,83	4,49	70,02	49,24	0,14	23,51	3,81		170,96
34			0,13		1,26	5,61	4,09	4,08	7,57	27,72	22,42	0,77	9,21			82,86
38						1,51	4,25	20,40	60,83	60,54	26,30	0,31	9,35			183,50

TABELL VIII. Median (MED), middelværdi (MID) og maksimum (MA) av antall byttedyr i tarmen hos piggvarlarvene. NAU=naup-  
 lier, COPDT=Copepoditter, COP=Copepoder, BRACH=Brachionus plicatilis, HAR=Harpacticoid, ACA=Acartia sp.,  
 CEN=Centropages sp., PAR=Paracalanus sp..

DAG	BRACH			NAUP			HAR COPDT+COP			ACA COPDT			ACA COP			CEN COPDT			CEN COP			PAR COP		
	MED	MID	MA	MED	MID	MA	MED	MID	MA	MED	MID	MA	MED	MID	MA	MED	MID	MA	MED	MID	MA	MED	MID	MA
4	3,0	5,3	17																					
5	8,3	11,4	47																					
6	8,5	8,4	13	0,0	0,1	1																		
7	5,2	5,9	18	0,0	0,4	1	0,0	0,1	1															
8	4,2	6,7	25	0,0	0,5	9	0,0	0,2	4															
9	7,5	9,0	22	2,7	4,1	10	0,0	0,3	2															
10	5,2	9,0	24	8,5	10,9	27	0,3	0,8	2															
11	2,5	4,9	18	9,5	11,9	37	0,1	0,7	2															
12	6,4	15,0	71	17,5	25,3	88	2,6	3,9	19						0,0	0,1	1							
13	2,5	10,7	48	12,5	20,4	47	13,3	13,2	26						0,0	0,1	1				0,0	0,1	1	
17	1,5	7,5	42	38,5	35,9	81	10,7	12,3	26															
24				27,5	29,4	64	0,4	3,9	20	0,0	0,1	3	0,0	0,3	2	1,4	2,6	9	0,0	0,1	1	0,0	1,2	6
27				8,8	13,0	51	0,7	4,3	35	0,0	0,7	5	0,0	0,4	4	2,1	6,0	39	0,0	0,3	2	0,9	2,6	10
31				5,0	9,1	22	1,0	3,1	9	0,0	1,0	4	0,0	0,4	1	22,0	21,4	36	2,0	3,3	7	3,3	3,2	6
34				1,0	1,9	6	1,7	3,1	9	0,0	1,0	4	0,0	0,7	3	7,5	9,0	29	0,7	1,8	6	0,3	1,3	5
38							0,0	1,6	13	5,0	6,8	16	4,0	7,2	20	14,0	14,4	38	1,0	2,0	6	0,5	1,2	3





TABELL X. Vertikal variasjon av piggvarlarver gitt som middelantall (N), standardavik (SD) og variasjonskoeffisient (CV) av 4 prøvetakingsdyp for hvert prøvetakingstidspunkt fra døgnstasjonene på dag 5, 8, 12, og 27. Innen hvert dyp er punktprøver med vannhenter fra prøvestasjonene øst, midten og vest i forsøksposen slått sammen.

Dag	Kl. 0900			Kl. 1600			Kl. 2100			Kl. 0100		
	N	SD	CV	N	SD	CV	N	SD	CV	N	SD	CV
5	8,3	10,6	136	4,8	3,4	75	11,5	9,5	88	15,8	6,7	45
8	8,0	4,3	57	6,5	2,7	45	5,0	5,2	111	16,3	11,3	73
12	8,5	12,4	155	11,5	10,5	97	10,3	8,2	85	6,0	1,4	24
27	4,0	3,9	104	3,8	4,5	125	2,5	1,7	72	2,3	1,7	79

TABELL XI. Horisontal variasjon av piggvarlarver gitt som middelantall (N), standardavik (SD) og variasjonskoeffisient (CV) av 3 prøvestasjoner for hvert prøvetakingstidspunkt fra døgnstasjonene på dag 5, 8, 12, og 27. Innen hver prøvestasjon er punktprøvene fra dypene 0, 1, 2 og 3 meter slått sammen.

Dag	Kl. 0900			Kl. 1600			Kl. 2100			Kl. 0100		
	N	SD	CV	N	SD	CV	N	SD	CV	N	SD	CV
5	11,0	4,6	45	6,3	6,0	103	14,7	11,0	81	21,0	6,5	34
8	10,7	8,7	88	8,3	4,5	58	6,7	9,0	145	21,7	3,1	15
12	11,3	12,7	121	15,3	21,4	152	13,7	10,1	80	8,0	2,0	27
27	5,3	5,5	113	5,0	1,0	22	3,3	2,5	82	3,0	2,0	73

TABELL XII. Middel standardlengde (SL) og middel tørrvekt (TV) med standardavvik (SD) samt største (MAKS) og minste (MIN) verdi for larvene fra forsøksposen. N er prøvestørrelse, og larvealder (DAG) er gitt som dager etter klekking. Dag 0 angir larver ved ankomst.

DAG	Standardlengde (mm)					Tørrvekt (mg)				
	SL	SD	MIN	MAKS	N	TV	SD	MIN	MAKS	N
0	2,85	0,09	2,76	2,94	5	0,0265	0,0008	0,0257	0,0277	5
4	3,48	0,09	3,20	3,72	49	0,0240	0,0022	0,0205	0,0309	49
5	3,57	0,15	3,24	4,04	150	0,0261	0,0047	0,0190	0,0420	140
6	3,59	0,18	3,24	3,92	60	0,0285	0,0066	0,0187	0,0409	60
7	3,79	0,19	3,40	4,20	60	0,0340	0,0086	0,0197	0,0576	60
8	3,79	0,24	3,04	4,34	115	0,0319	0,0088	0,0152	0,0538	114
9	3,77	0,23	3,36	4,28	48	0,0296	0,0085	0,0178	0,0483	48
10	3,94	0,24	3,44	4,46	60	0,0427	0,0122	0,0196	0,0740	60
11	4,10	0,22	3,78	4,52	24	0,0496	0,0140	0,0278	0,0756	24
12	4,24	0,33	3,40	4,90	143	0,0606	0,0214	0,0202	0,1184	143
13	4,51	0,31	3,76	5,29	60	0,0814	0,0257	0,0272	0,1727	60
17	4,95	0,43	3,90	5,83	60	0,1274	0,0482	0,0385	0,2332	60
20	5,30	0,61	4,00	6,42	40	0,1657	0,0920	0,0633	0,4003	40
24	6,00	0,92	4,40	7,42	26	0,3330	0,2041	0,0605	0,7396	26
27	6,76	0,97	4,72	8,50	50	0,5331	0,3541	0,0733	1,3884	50
31	8,11	0,63	6,92	9,18	14	1,3460	0,6162	0,4521	2,484	14
34	8,63	0,91	5,83	10,5	22	1,9178	0,8508	0,2540	4,144	22
38	10,5	1,37	8,58	14,3	20	4,302	2,022	1,8176	10,406	20

TABELL XIII. Middel standardlengde (SL) og middel tørrvekt (TV) med standardavvik (SD) samt største (MAKS) og minste (MIN) verdi for larvene fra sultgruppe-A. N er prøvestørrelse, og larvealder (DAG) er gitt som dager etter klekking. Dag 0 angir larver ved ankomst.

DAG	Standardlengde (mm)					Tørrvekt (mg)				
	SL	SD	MIN	MAKS	N	TV	SD	MIN	MAKS	N
0	2,85	0,09	2,76	2,94	5	0,0265	0,0008	0,0257	0,0277	5
1	3,05	0,05	3,00	3,12	5	0,0273	0,0010	0,0265	0,0290	5
2	3,34	0,11	3,20	3,44	4	0,0237	0,0007	0,0228	0,0246	4
3	3,34	0,20	3,04	3,56	5	0,0231	0,0010	0,0217	0,0243	5
4	3,51	0,16	3,32	3,68	5	0,0218	0,0010	0,0208	0,0332	5
5	3,37	0,15	3,20	3,52	4	0,0203	0,0015	0,0191	0,0324	4
6	3,44	0,05	3,40	3,50	3	0,0185	0,0006	0,0181	0,0191	3

VEDLEGG B: Forutsetninger for ligninger som estimerer tørrvekt av harpactcoide nauplier, copepoditter og copepoder

Følgende forutsetninger ligger til grunn for de anvendte ligninger for harpacticoider i tabell 1:

- 1) TV ved TL lik 0,1 mm for harpacticoide nauplier er lik TV for andre copepodnauplier av samme størrelse (0,08  $\mu\text{g}$ ).
- 2) TV ved TL lik 0,2 mm for harpacticoide nauplier er lik middel av TV for andre copepodnauplier av samme størrelse (0,45  $\mu\text{g}$ ).
- 3) CL (prosom og metasom) hos harpacticoide copepoditter og copepoder ble satt til 65% av TL (Johnson og Olson 1948, Chua 1975).
- 4) Ved TL lik 1,0 mm (CL lik 0,65 mm) ble TV satt til 5,57  $\mu\text{g}$  (Johnson og Olson op.cit., Guidi 1984).

Ut fra eksponensiell sammenheng mellom TV og henholdsvis TL og CL ble konstanter og eksponenter beregnet.

VEDLEGG C: Fremgangsmåte for beregning av SVR for fire størrelsesgrupper av larvepopulasjonen

Metoden for utregning av gjennomsnittlig SVR for fire størrelsesgrupper av larvepopulasjonen er vist på figur C1. Larvene fra hver prøvetaking ble rangert etter økende tørrvekt (kumulativ vektfordeling; KVF). Dødelighet ble antatt å være størrelsesavhengig (Christensen og Hansen 1980, Rosenberg og Haugen 1982). Et antall av de minste larvene ( $d_i$ ), tilsvarende beregnet dødelighet ( $M$ ) i et tidsintervall (mellom to prøvetakinger), ble derfor fjernet fra KVF ( $i_u$ ) ved begynnelsen av tidsintervallet. En ny KVF ( $i_m$ ) korrigert for dødelighet ble så satt opp. Siden antall larver i hver av de kumulative vektfordelingene ( $i_m$  og  $j_u$ ) er ulike, ble tørrvekt for larver tilsvarende hver hele prosent av vektfordelingene estimert ved lineærinterpolasjon. SVR i tidsintervallet ble så beregnet mellom de estimerte tørrvektene. Deretter ble gjennomsnittlig SVR i tidsintervallet innen hver av de fire størrelsesgruppene (F-100, F-75, F-50 og F-25) beregnet av de respektive SVR-verdiene innen hver størrelsesgruppe.

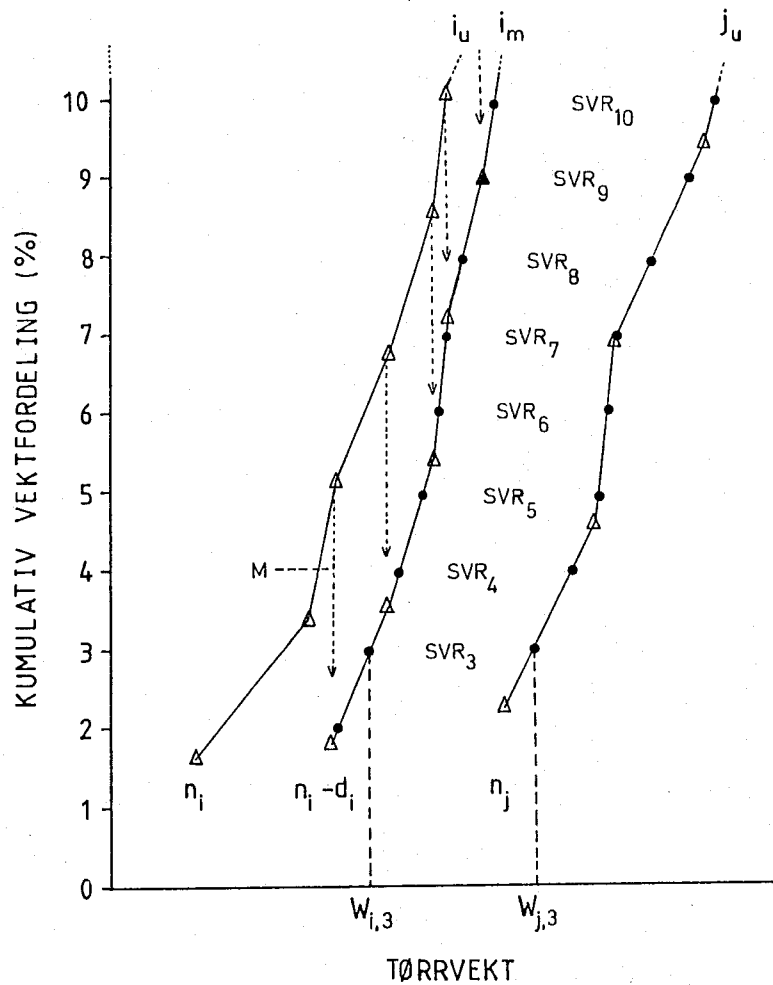


FIG.C1. Prinsipp for beregning av spesifikk vekstrate (SVR). Forklaring er gitt i teksten.

- $\Delta$  målt vekt av en larve
- $\bullet$  estimert larvevekt for hver hele prosent av kumulativ vektfordeling
- $M$  størrelsesavhengig dødelighet i tidsrommet fra  $i$ ) til  $j$ ) der de minste larvene antas å dø
- $i_u$   $j_u$  vektfordeling ukorrigert for størrelsesavhengig dødelighet ved tidspunktene  $i$ ) og  $j$ )
- $i_m$  vektfordeling korrigeret for størrelsesavhengig dødelighet ved tidspunkt  $i$ )
- $n_i$   $n_j$  antall larver i kumulativ vektfordeling ved tidspunktene  $i$ ) og  $j$ )
- $d_i$  antall larver som ble beregnet å dø i tidsrommet fra  $i$ ) til  $j$ )
- $W_{i,3}$   $W_{j,3}$  Beregnet tørrvekt av larver som befinner seg på 3% av kumulativ vektfordeling ved tidspunktene  $i$ ) og  $j$ )
- SVR Spesifikk vekstrate beregnet for hver hele prosent av kumulativ vektfordeling

VEDLEGG D: En energimodell for estimering av larvenes næringsinntak ut fra vekst

Modellen som ble benyttet i dette arbeidet, er hentet fra Øiestad (1983) og bygger på Beyer og Laurence (1980) sin barrieremodell. Fra Warren og Davis (1967) sin generelle energiligning kan det settes opp følgende ligning:

$$I = G + Q + S + U + F \quad (\text{cal}) \quad (15)$$

hvor I er næringsinntak, G er vekst, Q er metabolisme som ikke er knyttet til næringsopptak (rutine og aktiv metabolisme), S er metabolisme knyttet til næringsopptak (SDA metabolisme), U er urin og F er feces. Fra ligning (15) kan man skrive

$$I \cdot B = G + Q \quad \text{eller} \quad I = \frac{G + Q}{B} \quad (\text{cal}) \quad (16)$$

hvor vekst/metabolismekoeffisienten B angir hvor stor del av inntatt næring (I) som er tilgjengelig for vekst (G) og metabolisme (Q) etter at ekskresjon (U), feces (F) og metabolisme knyttet til næringsopptak (S) er trukket fra. Siden fraksjonen av inntatt næring som blir fordøyd, øker etterhvert som tarmsystemet utvikler seg (Beyer og Laurence 1981), ble følgende ligning benyttet for B:

$$B = 0,6 (0,8 (1 - 0,625 e^{-0,2 (TV - TV_0)})) \quad (17)$$

hvor  $TV_0$  er tørrvekt i mg ved første næringsopptak og TV er tørrvekt i mg (Beyer og Laurence 1979). For piggvarlarver ble  $TV_0$  satt til 0,02 mg.

For å beregne oksygenforbruk tilsvarende rutinemetabolisme, ble følgende ligning for larver av rødspette benyttet (De Silva og Tytler 1973):

$$R = 1,67 TV^{0,65} \quad (\mu\text{lO}_2/\text{time}) \quad (18)$$

der TV er tørrvekt gitt i mg. Med daglengde på 16 timer, omregningsfaktor for oksygenforbruk til energi på 0,005 cal/ $\mu\text{l O}_2$ , og aktiv metabolisme på 2,5 ganger rutinebetabolisme i lysperioden av

døgnet (Ware 1975), kan metabolisme (Q) pr. døgn ut fra ligning (18) skrives som

$$Q = 0,005 (2,5 \times 16 + 8) 1,67 TV^{0,65} \quad (\text{cal/dag}) \quad (19)$$

For beregning av B og Q i et tidsintervall fra  $t_1$  til  $t_2$  ble estimert vekt av en gjennomsnittslarve ved tidspunktet  $(t_1+t_2/2)$  benyttet for TV i ligning (17) og (19).

Vekst (G) hos larvene ble regnet om til energienheter v.h.a. faktoren 0,005 cal/ $\mu$ g tørrvekt (Houde og Schekter 1983).



