

9Fj 510

ms. 1  
Fiskeridirektoratet  
Biblioteket

TORSKELARVENS LENGDE VED KLEKKING, OG VIRKNING AV UTSULTING  
PÅ LARVENS EGENVEKT OG KONDISJON. EN EKSPERIMENTELL UNDER-  
SØKELSE PÅ NORSK-ARKTISK TORSK (Gadus morhua).

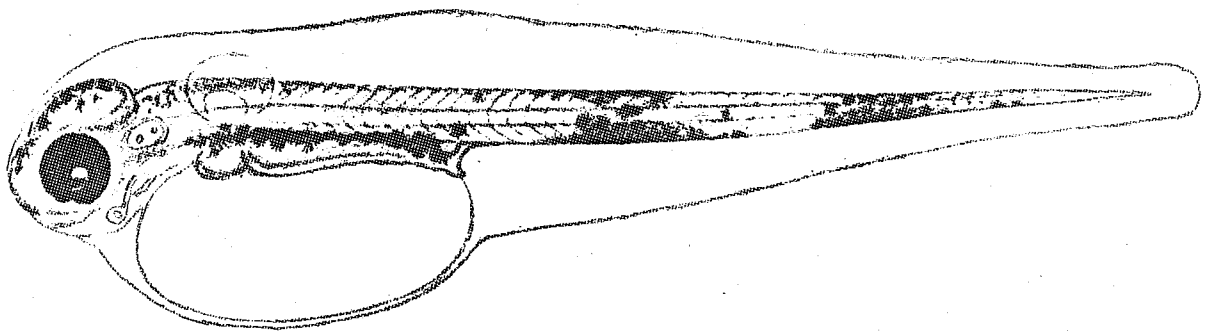
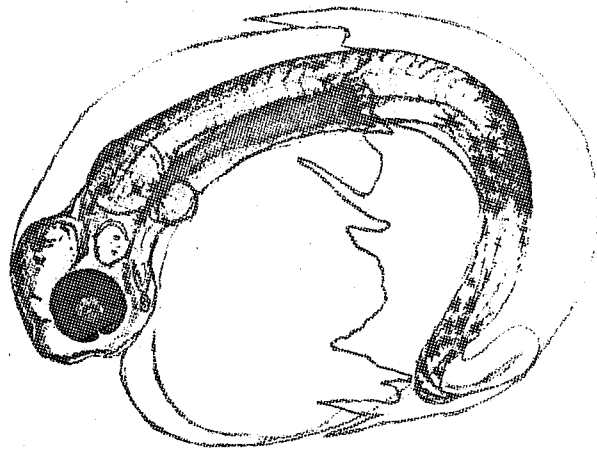
Hovedoppgave i fiskeribiologi

av

Tore Strømme

Institutt for Fiskeribiologi,  
Universitetet i Bergen

Høsten 1977



Torskelarver under klekking og like etter. Fra upubliserte plansjer av G.O.Sars, Universitetsbiblioteket Bergen.

I N N H O L D

	FORORD	3
I.	INNLEDNING	5
II.	MATERIALE OG METODER	10
	Innsamling av eggmateriale	10
	Befruktning og transport av eggene	13
	Inkubering	15
	Problemer under inkubering	18
	Sampling og målinger på levende materiale	21
	Måling av variasjon i larvens spesifikke vekt	22
	Undersøkelser på konservert materiale	24
	Instrumenter under måling og bearbeiding av data	25
	Skrumping hos konserverte torskelarver	25
	Finnebremsens andel av totallengden	27
III.	ALDERSBESTEMMELSE AV TORSKEEGG	28
IV.	ÅRSAKER TIL INTRASPEIFIKK VARIASJON	
	I EGGDIAMETER	34
	Resultater	34
	Diskusjon	36
V.	EFFEKT AV TEMPERATUR PÅ EGG OG LARVESTADIET	38
	Resultater	38
	Diskusjon	47

VI.	EFFEKT AV VARIASJON I EGGDIAMETER	53
	Resultater	53
	Diskusjon	59
VII.	DEN ONTOGENETISKE VARIASJON I KLEKKETIDS- PUNKTET OG DENS BETYDNING FOR FORSKNINGS- METODIKKEN	62
VIII.	VARIASJON I LARVENS SPESIFIKKE VEKT UNDER SULT	65
	Innledning	65
	Resultater	66
	Diskusjon	68
IX.	VEKST OG KONDISJON PÅ SULTENDE LARVER	72
	Innledning	72
	Resultater	72
	Diskusjon	75
X.	SAMMENDRAG	80
XI.	LITTERATUR	84
XIII.	TAKK	94
XIV.	APPENDIX: Noen data på morfisk, egg og larver	95

## FORORD

Som det vil fremgå i innledningen til oppgaven omfatter oppgaven en rekke problemstillinger i biologi på egg og larver av torsk. Disse problemstillinger har vært vanskelig å sammenfatte i en kort oppgavetittel, og tittelen er derfor ikke helt dekkende for oppgavens omfang. At oppgaven omfatter et såvidt bredt felt har sin grunn i to forhold:

- a) Oppgaven har inngått i et prosjekt (NFFR-prosjekt "Torskelarvens første næringsopptak") der det var ønskelig å erverve basiskunnskap på torskelarvens biologi og miljøkrav. Denne basiskunnskap var nødvendig for å få innblikk i de økologiske faktorerers betydning på torskelarvens overlevelsessevne i sjøen.
- b) Opprinnelig var det intensjonen å fokusere oppgaven om effekt av eggkvalitet og morfiskens kvalitet på overlevelsessevnen hos torskelarven. Det viste seg at størrelsen på det innsamlete materiale var for lite (16 morfisk) til å gjøre statistisk signifikante konklusjoner, selv om interessante relasjoner synes å fremgå. Et større materiale lot seg ikke arbeide med pga. begrenset laboratoriekapasitet, og dessuten er dette ved grensen for hva en person kan rekke over arbeidsmessig i de daglige rutiner. Av denne grunn ble det besluttet å la oppgaven omfatte også andre problemstillinger av interesse for det overnevnte prosjekt, og på den måte utnytte egg og larvematerialet mer ekstensivt.

Der har vært en del problemer med å finne et naturlig skille mellom innledning (problemstilling), resultater og diskusjoner i Kapittel V og VI i oppgaven. Dette skyldes at det oppsto nye problemstillinger under tolkning av resultatene, og at disse problemstillinger bidro til en bedre forståelse av resultatene.

Jeg har valgt å henlegge de opprinnelig problemstillinger og resultater til kapitlene innledning og resultater, mens de nye problemstillinger er henlagt til diskusjonen i Kapittel V og VI sammen med de resultater som bare er relevant i forbindelse med den nye problemstilling.

## I. INNLEDNING

Det er nå over 60 år siden Johan Hjort publiserte sin avhandling hvor han postulerte at en årsklasses styrke ble bestemt på det tidlige larvestadiet, og at den store dødelighet mellom eggstadiet og det reproduktive stadium skyldes sult ved tidspunkt for første næringsopptak (Hjort 1914). Dette har siden vært betraktet som nærmest en grunnpilar innenfor fiskeribiologisk forskning, uten at hypotesen har vært vitenskapelig bevist.

Den kraftige opptrapping i eksperimentell forskning på egg og larver de siste 15 år må sees på bakgrunn av Hjorts hypotese. Før denne tid har det vært gjort en del forsøk på å avdekke en kritisk fase med stor dødelighet ved at man foretok intensive innsamlingsprogrammer i felten. Dette er imidlertid beheftet med store metodiske problemer, samtidig som kostnadsinnsatsen er høy. Marr (1956) gjennomgår en del slike arbeider og oppsummerer:

"The question" "Is there a 'critical period' in nature in the early life history of marine fishes?" cannot yet be answered categorically. Catastrophic mortalities restricted in time will always remain as a possibility, of course, but the weight of what little evidence there is points toward survival at a constant rate or at a constantly increasing rate, rather than toward the existence of a 'critical period'".

Man har også indirekte søkt å avdekke en kritisk periode ved å foreta korrelasjonsanalyse mellom mål på årsklassens styrke og økologiske faktorer under egg og larvestadiet (Rollefsen 1929, Gulland 1965, Syssoeva 1971, Fraser 1961, Wiborg 1957, Sund 1924, Ponomarenko 1968, Corlett 1965). Generelt sett så har graden av korrelasjon vært dårlig, og statistisk signifikans har manglet. Dette skyldes i største grad kompleksiteten i flere årsaksfaktorer bak årsklassens styrke. Undersøker man virkningene av

bare en faktor vil denne lett bli maskert av andre variable som varierer samtidig. Gulland (1965) vurderer en del arbeider kritisk, samtidig som han selv foretar en del korrelasjonsanalyser. Han konkluderer med at den beste metode til å estimere dødelighet på egg og larvestadiet er å gjøre dette direkte i et bredt innsamlingsprogram i felten i samarbeid mellom forskningskip fra flere nasjoner.

May (1974) oppsummerer etter å ha gjennomgått 11 overlevelseskurver for fiskelarver at de på grunn av metodiske vanskeligheter gir grunn for hverken støtte eller avhefte Hjorts hypotese om en kritisk periode like etter plommesekkens resorpsjon.

En annen innfallsport til å belyse forholdet mellom organisme og miljø er den eksperimentelle forskning. Man har her på den ene side de forsøk som tar sikte på å forenkle det naturlige miljø ved å se på forholdene i lukkede mindre systemer. Her kan man eksperimentelt manipulere med faktorer så som predator-tetthet, byttedyrtetthet, næringsalter, salinitet osv., og årsaksforhold kan ofte lettere belyses enn i ren "monitoring" forskning. Slike eksperimenter har vært eller blir utført i avlukkede fjordarmer (Raymont 1947), i store lukkede plastposer nedsenket i sjøen (Mc Allister et al. 1961) og i mindre basseng (Ellertsen et al. 1975, 1976).

På den andre siden er det de rene laboratorie-eksperiment som primært tar sikte på å teste egg og larvers toleranse overfor økologiske faktorer, og å avdekke tidspunkt for viktige stadier i larvens utvikling, så som utvikling av organer og enklere form for adferdsmønster. Viktige tidspunkt er også spesielt slutten av plommesekk-stadiet og det seneste tidspunkt en larve må ha mat for ikke å sulte i hjel, det såkalte "point of no return" (PNR) (Blaxter og Hempel 1963).



Det er en kjent sak i eksperimentell økologi at de toleranse-grenser en finner ved kortvarig eksperimentell stress av en organisme er videre enn de toleransegrenser individet har over lengre tid i det naturlige miljø (Fry 1947).

Allikevel vil eksperimentene kunne gi oss en god indikasjon på de krav en organisme setter til sitt miljø for å kunne overleve. Med den kunnskap som den eksperimentelle forskning så gir oss om larvens "iboende egenskaper" kan man gå ut i felten og se hvorledes miljøet svarer på de krav eggene og larvene setter til et hvert tidspunkt.

Mange faktorer av betydning for egg og larver har vært undersøkt under eksperimentelle kontrollbetingelser, dvs. at alle faktorer som antas å kunne virke inn på resultatet holdes konstant, unntatt den som det undersøkes effekten av. På denne måten har en fått belyst flere forhold, hvorav de viktigste skal nevnes kort:

- a) Morfiskens innflytelse på eggkvalitet, dvs. eggstørrelse og innhold av næringsemner.
- b) Eggkvalitetens innflytelse på larvens kvalitet (eks. lengde ved klekking, størrelse plommesekk, tidsrom frem til sultedød).
- c) Fysiske parametre som temperatur, saltholdighet, oksygen og trykk sin innvirkning på utviklingen av egg og larver.
- d) "Iboende" egenskaper hos larven (eks. tidsrom fram til sultedød for sultende larver, vekst etter klekking for sultende larver, varighet av plommesekkstadiet, svømme- og beiteadferd, søkepotensial, beitesuksess, optimal tetthet og størrelse hos byttedyr, døgnvariasjon i fødeopptak, fordøyelseshastighet, utvikling av sanser og organer, vertikalvandring, forandring i egenvekt, osmotisk regulering.

Sild er den arten som er best undersøkt på larvestadiet, og en rekke undersøkelser av Blaxter og Hempel med flere danner her mønster for lignende undersøkelser på andre fiskearter (Blaxter 1956, 1960, 1962, 1965, 1966, 1968, 1971, 1973, Blaxter og Ehrlich 1974, Blaxter og Hempel 1963, Blaxter og Jones 1967, Blaxter og Staines 1971, Hempel og Blaxter 1963, 1967, Holliday og Blaxter 1960, Holliday og Jones 1965, Rosenthal og Hempel 1970).

Tilsvarende har forskere tilknyttet Biological Laboratory, La Jolla, California foretatt eksperimentelle undersøkelser såvel i felten som i laboratoriet på ansjosarten Engraulis mordax (Hunter 1972, Kramer og Zweifel 1970, Lasker 1974, Lasker, Feder, Theilacher og May 1970).

De tidlige stadier på rødspette er også bra undersøkt (Blaxter 1969, Bower 1966 a,b, Ehrlich 1974, Harding 1974, Holliday og Jones 1967).

På torsk derimot er det utført forholdsvis få eksperimentelle undersøkelser. Rollefsen (1936) sine undersøkelser på torskeeggernes resistens mot mekanisk stress og Dannevig og Hansen (1952) sine eksperiment er vel mest kjent her til lands. I tillegg har det vært gjort en del eksperiment på egg av torsk (Apstein 1909, Meek 1924, Westernhagen 1970), og larver (Solemdal 1970).

En forskergruppe ved Fiskeridirektoratets Havforskningsinstitutt har i de senere år kommet i gang med en større undersøkelse over egg og larvestadiet på norsk-arktisk torsk, der det endelige mål er å avdekke årsaker til den naturlige dødeligheten på egg og larvestadiet, og om mulig estimere dens størrelse.

Den foreliggende undersøkelse har inngått som en del av dette prosjektet og hadde til formål å eksperimentelt undersøke følgende forhold:

- a) Kontroll av en tabell for aldersbestemmelse av torskeegg (Westernhagen 1970).
- b) Effekt av gytealder og alder hos morfisk på eggstørrelse.
- c) Effekt av eggstørrelse på larvelengde ved klekking og på tidspunkt for plommesekk-resorbsjon.
- d) Effekt av temperatur på inkubasjonstiden av egg, på larvelengde ved klekking og på plommesekk-resorbsjon.
- e) Vekst hos sultende larver.
- f) Variasjon i spesifikk vekt og synkehastighet for sultende larver.
- g) Variasjon i kondisjon hos sultende larver samt prøving av enkle metoder for kondisjonsbestemmelse av larver.

## II. MATERIALE OG METODER

### Innsamling av eggmateriale

Når man skal se på relasjoner mellom parametre hos morfisker og eggets diameter, altså sammenligne egg fra forskjellige morfisker, er det viktig at eggene blir tatt fra fisk med samme modningsgrad på gonadene. Det viser seg nemlig på torsk at diameteren på egg fra samme fisk synker utover i gyteperioden. Dette forhold er nevnt av flere (Apstein 1909, Hiemstra 1962, Wiborg 1960) og eksperimentelt påvist av Solemdal (1970). Den vanlige modenhetsindeks er for unøyaktig til å fastslå graden av utgytthet, og i praksis er det vanskelig å kontrollere for disse forhold (Solemdal 1970).

Under innsamling av eggmateriale til denne oppgaven ble det forsøkt å kontrollere for den individuelle variasjon i eggstørrelse ved å overvåke modningen av gytefisker under skreiinnsiget fra før gytingen var kommet i gang, og ved å bruke egg fra de første fisker som lot seg stryke. Jeg antok da at gytefisker hadde fulle gonader.

Havforskningsinstituttet i Bergen har i en årrekke hatt et leiet notfartøy i Lofoten under skreifisket for å foreta merking av skrei i gyteområdet. Jeg var ombord fra 10. til 21. mars 1975 for å samle inn materiale til oppgaven.

Fangstene ble gjort i området Henningsvær-Stamsund. Tabell 1 viser ca. antall fisk som ble undersøkt med hensyn på strykning de enkelte dager, og hvor mange som var så moden at de lot seg stryke. Tabellen viser også hvor stor andel som befant seg i modenhetsgrad 3/4 og 4 i en separatprøve på 120 fisk tatt fra samme fangster. Modenhetsgrad 4 karakteriseres med rennende modne egg fra gonadene. Det fremgår av tabellen at eggmaterialet er innsamlet helt i begynnelsen av gytesesongen. Dette fremgår også av Figur 1 som viser gyteforløpet på Hølla i 1975.

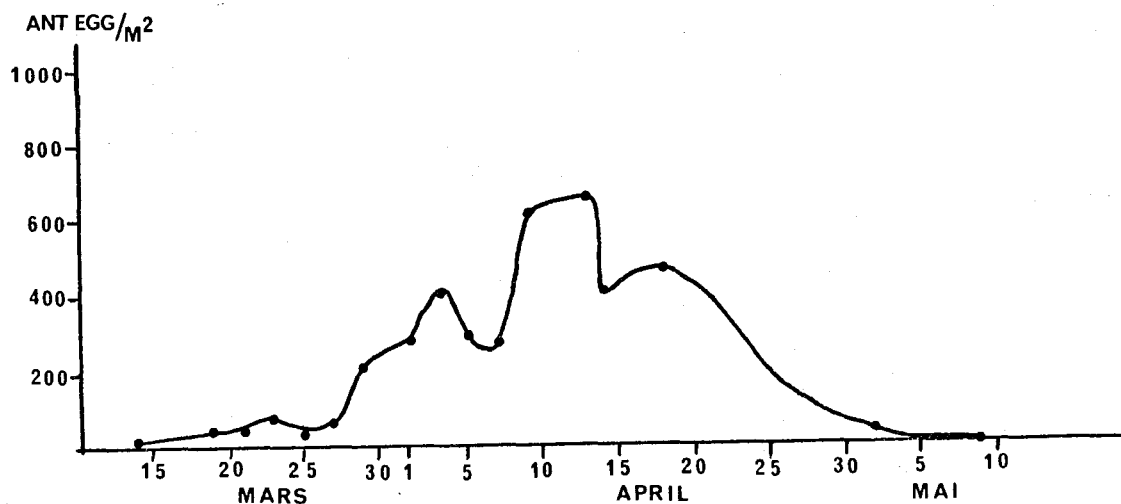
Tabell 1. Andel av gyttende fisk i fangstene.

Dato	Egne undersøkelser			Separatprøve 120 fisk*	
	Ca.antall fisk undersøkt	Antall med rennende egg	% med rennende egg	% i modn. grad 3/4	% i modn. grad 4
10.3	Ingen fangst				
11.3	150**	0	0		
12.3	100**	0	0		
13.3	275	1	0,35	5	0
14.3	250	2	0,8	0	0
15.3	Ingen fangst				
16.3	Ingen fangst				
17.3	Ingen fangst				
18.3	Ingen fangst				
19.3	350	4	1,1	0	5,8
20.3	200	>8	>4	1,6	7,5
21.3	150-200	>5	>2,5	0	1,6

\* Data fra Bunnfiskavd. ved Fiskeridirektoratets Havforskningsinstitutt

\*\* Fangst fra snurrevadbåt

## HØLLA 1975



Figur 1. Gyteforløpet på Hølla i Lofoten 1975. Under brukbare værforhold er prøvene tatt annen hver dag. Kurven er basert på antall egg yngre enn to døgn i prøvene (Fra Ellertsen et al. 1976.)

Ved denne metoden har jeg søkt å sikre meg at alle gonadene var fulle av egg før strykning og at egg-materialet lot seg sammenligne med hensyn på størrelse og alder hos morfisken. Alle hunfisk som ble nyttet hadde dessuten sprengfull buk ved ytre inspeksjon. Dette er imidlertid ikke noe godt kriterium på graden av ytgytthet. Etter at fisken har gytt en porsjon egg vil nye egg i løpet av kort tid ovulere i gonadene. Eggene sveller da fordi de opptar gonadevæske, og buken kan være like utspilt som før.

En undersøkelse av den innflytelse foreldrefiskens alder har på eggenes størrelse vanskeliggjøres også av at de ulike årsklasser vanligvis kommer inn på gyteområdene på ulike tidspunkt, og antas også å gyte til forskjellig tid. Den eldste fisken kommer som regel først (Wiborg 1960, Sund 1938).

Under innsamling av materiale til denne oppgaven lyktes det imidlertid å få egg fra både førstegangsgytende og eldre fisk samtidig tidlig i perioden. Tabell 2 viser alderen på fisken som ble strøket.

Tabell 2. Aldersfordeling på fisken som ble strøket i 1975.

Dato	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
13.3										
14.3										
19.3	1				1	1	2			
20.3		3	1		1	1		1		
21.3	1	1					2			1

### Befruktning og transport av eggene

Selv om gonadene inneholder modne egg kan det være problemer med å få dem strøket ut av ovariet. Dette kommer av at når fisken er fanget og kommer på dekk er ovarieåpningen ofte helt igjensnurpet, sannsynligvis som følge av stress. Det kan derfor ofte være nødvendig å slå fisken i svime for å få eggene ut.

Eggene ble klemt ut i et 3 liters begerglass. Deretter ble melke fra en hanfisk klemt ut i litt sjøvann, hvorpå egg og melke ble rørt sammen. Dette fikk stå 20-30 minutter, hvorefter eggene ble grundig vasket for å fjerne ovarievæske og overflødig melke.

Eggene ble deretter overført til 1 liters transportglass med skrulokk. Hvert glass ble tilsatt inntil 300 ml egg, og det ble fylt opp med sjøvann til det hele utgjorde ca. 700 ml.

Eggene fra en 15 år gammel hunfisk hadde en unormal overflatestruktur med små forsenkninger over hele chorion. Eggene lot seg heller ikke befrukte og utgikk av materialet til oppgaven.

Befruktningsprosenten var bedre enn 95% for alle de resterende 16 gruppene.

Før flytransport ble vannet i transportglassene skiftet hver fjerde time, og lokket var av for å lette oksygentilgangen. Temperaturen oversteg da ikke 2°C. Under flytransport ble glassene plassert i "Airena-kartonger" av isopor med knust is mellom glassene. Ved ankomst Bergen var temperaturen ca. 2°C, maksimalt 3,5°C.

I enkelte glass ble eggmengden økt over 300 ml for å teste effekten av dette på dødelighet under transport. Tabell 3 viser effekten av transporttid og eggmengde i glassene på dødeligheten før

inkubering i laboratoriet. Transporttid er regnet fra strykning til endelig inkubering i Bergen, altså den tid eggene befant seg på transportglassene.

Tabell 3. Prosent dødelighet under transport som funksjon av transporttid og eggmengde.

Eggmengde ml	Transporttid (timer)		
	24	48	72
0 - 100	35%		60%
100 - 200	25%	60%	80%
200 - 300	25%	70%	85%
300 - 400	40%	60%	90%
400 - 500	22%		

Vi ser av tabellen at så lenge transporttiden ikke overstiger et døgn kan eggmengden være ganske stor i glassene uten at dette øker eggdødeligheten.

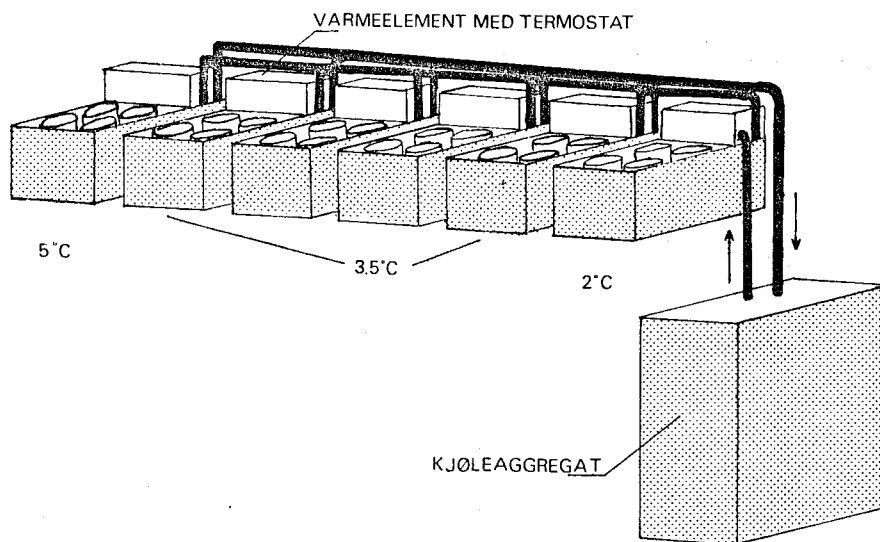
Det materialet som ble nyttet til forsøket ble samlet inn den 19. - 21. mars og sendt fra Svolvær til Bergen med fly i to sendinger, henholdsvis den 20. og 22. mars. Flytiden var ca. 6 timer, men transportglassene var lukket og med stagnerende vann i 12 timer.

Etter strykning ble morfisken lengdemålt, og otolittene ble tatt ut for senere bestemmelse av alder og gytealder.



## Inkubering

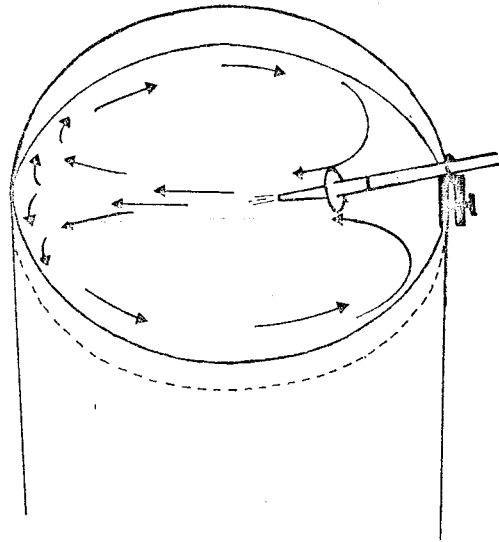
I laboratoriet ble eggene inkubert i 3 liters sylindriske beholdere av plexiglass. Disse var plassert i termostatregulerte vannbad i kar av typen "Heto". De forskjellige kars temperatur ble oppnådd ved en kombinert nedkjøling og oppvarming. Samtlige kar ble nedkjølt ved hjelp av kjølespiraler tilkopleet en ytre kjølemaskin. Den ønskede temperatur ble så oppnådd ved hjelp av termostatregulerte varmeelement i hvert vannbad. I alt seks kar hver med fire sylindre var i bruk. Fire kar ble regulert til  $3,5^{\circ}\text{C}$ , et til  $5^{\circ}\text{C}$  og et til  $2^{\circ}\text{C}$ . Disse tre temperaturer representerer henholdsvis middeltemperatur og ekstremtemperatur i de øvre 5 meter i Vestfjorden over en 30-års periode. I de fire karene med  $3,5^{\circ}\text{C}$  ble det inkubert 16 egg-grupper, hver fra en hunnfisk. Fire av disse egggruppene ble dessuten inkubert ved både  $2^{\circ}$  og  $5^{\circ}\text{C}$  for å teste temperaturens innvirkning på inkubasjonstid og parametre hos larven. Oppsett av inkuberingssystemet fremgår av Figur 2.



Figur 2. Skisse over inkuberingssystemet.

I hver sylinder ble det tilsatt 30 ml egg. Dette ga ca. 75% dekning av overflaten i sylindren. Under klekking ble larvene tynnet kraftig ut til 3-4000 i hver sylinder.

Det ble nytted stagnerende vann i sylindrene. Omrøring av vannet i sylindrene ble utført ved hjelp av luft mot vannoverflaten (Figur 3). For at denne luften ikke skulle forårsake oppvarming av vannoverflaten ble den avkjølt ved at den gikk gjennom en spiral i termostatbadet før den nådde dysene.

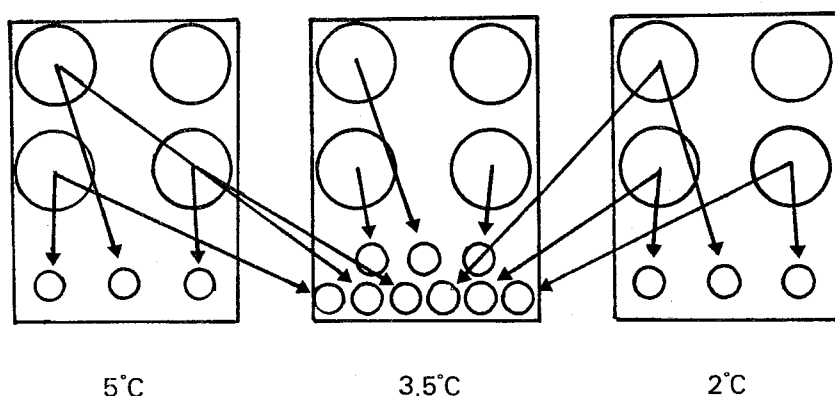


Figur 3. Detalj av inkuberingssylinder.

For å hemme bakterievekst i inkubatorene ble vannet i sylindrene filtrert gjennom 0,2  $\mu\text{m}$  Milliporefilter før bruk.

For å se på klekkeforløpets lengde som funksjon av temperaturen innenfor samme gruppe ble det like før klekking tatt ut egg fra tre av gruppene under temperaturforsøket. Det ble plassert 200 egg i hver enkelt av 15 små sylindre som igjen var plassert

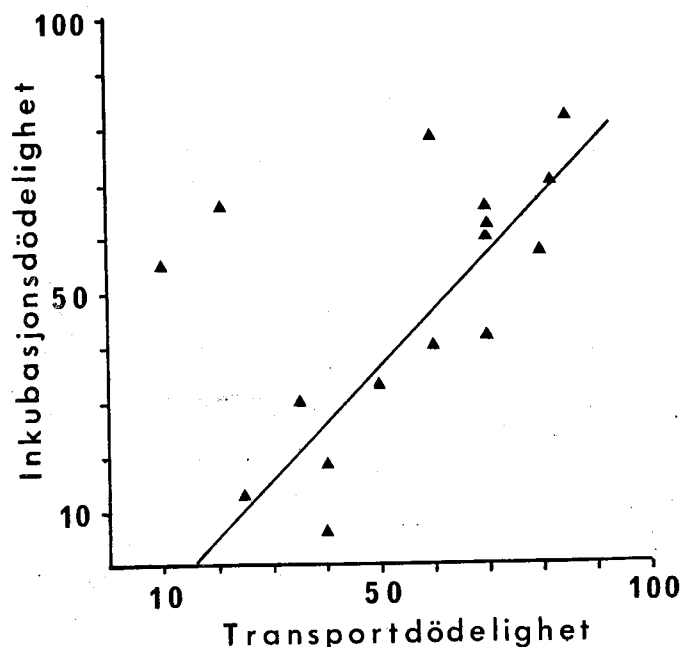
i termostatbadene. For å se på temperaturens innflytelse også under selve klekkingen ble gruppene fra yttertemperaturene  $5^{\circ}$  og  $2^{\circ}\text{C}$  plassert også ved  $3,5^{\circ}\text{C}$ . Oppsettet for studiene av klekkingen fremgår i Figur 4. Under klekking ble så alle nyklekkete larver daglig tatt ut av klekkesylindrene. De ble talt opp og inntil 15 larver ble lengdemålt fra hver sylinder.



Figur 4. Prinsippskisse av oppsett for studium av klekkingen.

Oksygenmetningen ble målt flere ganger under forsøket i en del tilfeldig valgte sylindre. Metningsprosenten ble bestemt etter Winklers metode og lå nær oppunder 100%, laveste verdi målt var 94%.

Det ble undersøkt om det var noen sammenheng mellom dødeligheten under transport og dødeligheten under inkubering på laboratoriet. Av Figur 5 fremgår det at høyt stress på eggene under transport (høy transportdødelighet) forplanter seg videre under inkuberingsfasen og gir høy dødelighet også på dette stadium. En forutsetning for lav dødelighet under inkubering er en lav dødelighet under transport. Disse forhold synes ikke å forplante seg videre til larvestadiet i det foreliggende materiale. Syv grupper døde ned etter klekking og før plommesekken var oppbrukt på grunn av infeksjon i sylindrene. Denne dødeligheten lot seg ikke spore tilbake til hverken eggenes størrelse eller dødelighet på tidligere stadier.



Figur 5. Eggdødelighet under inkubering som funksjon av dødelighet under transport.

#### Problemer under inkubering

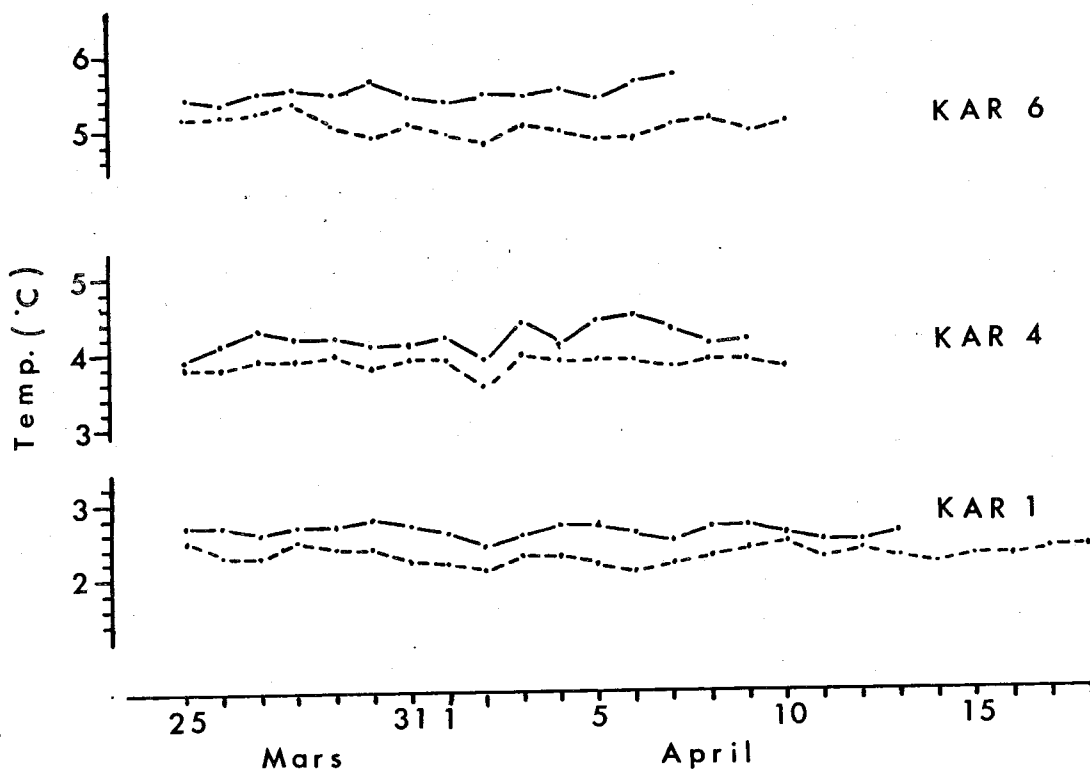
Det viste seg å oppstå en temperaturgradient fra midt i sylindren og opp mot overflaten. Denne gradient kunne være opp til en grad, og det ble derfor nødvendig å justere termostadbadet lavere enn det forutsatte. Temperaturen i overflaten hvor eggene befant seg ble liggende noen tiendedeler over det forutsatte. Det var ikke mulig å få den lavt nok grunnet kjølemaskinens for lave kapasitet.

Grunnen til den vertikale gradient skyldes i vesentlig grad kuldetap til luften i laboratoriet, men også en hinne som la seg på vannoverflaten i sylindrene og hindret omrøring av

vannet i det luften "prellet av". Det viste seg at problemet med hinnen lot seg tilbakeføre til luften fra dysene. Det ble nemlig nyttet luft fra en hovedkompressor ved Havforskningsinstituttet, og selv om den var konstruert for å kunne nyttes til biologiske forsøk, var ikke renheten av luften høy nok. Ved å sette inn et dobbeltvirkende luftfilter med mekanisk og kjemisk rensing (type Norgren FO 200) ble problemet eliminert.

I tillegg så viste det seg å være en horisontal gradient i termostatkarene, i det den inkubatorsylinder som var plassert nærmest varmeelementet i karet kunne ha en overflatetemperatur på inntil  $0,3^{\circ}\text{C}$  over temperaturen i den sylinder som sto fjernest.

I Figur 6 er det vist temperaturene i inkubasjonsperioden for den inkubator som sto nærmest og den som sto lengst i fra varmeelementet i de tre kar som inngikk i temperaturforsøket (kar 1, 4 og 6).



Figur 6. Temperatur 1 cm under overflaten i sylindre i kar 1, 4 og 3.

— · — · — : sylinder nr. 1 (nærmest varmeelementet)

- - - - - : sylinder nr. 4 (fjernest varmeelementet)

I Tabell 4 er gitt gjennomsnittstemperatur under inkubasjonsperioden for alle 24 sylindrer i bruk under forsøket. Sylinder nr. 1 er nærmest varmeelementet og nr. 4 er fjernest.

Tabell 4. Gjennomsnittstemperaturer i inkubatorene under inkubasjonsperioden, målt 1 cm under overflaten. Sylinder nr. 1 er nærmest varmeelementet.

Sylinder nr.	Kar nr. 1	Kar nr. 2	Kar nr. 3	Kar nr. 4	Kar nr. 5	Kar nr. 6
1	2,6	4,1	4,1	4,2	4,2	5,5
2	2,4	3,8	3,8	3,9	4,0	5,1
3	2,3	3,8	3,9	3,9	4,0	5,1
4	2,4	3,8	3,8	3,9	4,0	5,1

Biologiske prosesser som en funksjon av temperatur beskrives ofte som en eksponentiell funksjon (van't Hoff's lov), men innenfor korte intervaller kan den eksponentielle funksjon beskrives som en lineær funksjon. I dette forsøket er variasjonen i temperatur innenfor hver sylinder så liten (maksimum 0,2 i hver retning fra middeltemperatur, Figur 6) at innenfor hele variasjonsområdet må utviklingen kunne beskrives med en lineær funksjon.

Innenfor variasjonsområdet vil det da være et lineært proporsjonalitetsforhold mellom temperatur og utviklingshastighet, og temperaturen under hele perioden kan derved representeres av middeltemperaturen.

I de 16 egg-gruppene hvor det var til hensikt å studere virkningen av intraspesifikk eggstørrelse på egenskaper hos larven (kar 2, 3, 4 og 5) er det en variasjon i middeltemperatur fra  $3,8^{\circ}$  til  $4,2^{\circ}\text{C}$ . Denne variasjon er større enn ønskelig og fører inn en viss usikkerhet i denne del av forsøket.

I 1-2 dager etter klekking flyter larvene passivt i overflaten med plommesekken opp. Etter dette tidspunkt blir larvene aktiv og søker noe ned fra overflatehinnen. Temperaturen i termostadbadet ble da hevet, slik at larvene befant seg i samme temperatur som eggene var eksponert for under inkubasjonen.

Der var også problemer med bakterievekst i sylindrene etter at eggene var klekket. I noen grupper forårsaket dette stor dødelighet. To grupper døde på eggstadiet og syv grupper på plommesekkstadiet. Bare syv grupper levde etter plommesekken var absorbert. Dødeligheten var størst to dager etter klekking. Bakterieveksten ble søkt holdt nede ved tilsetning av penicillin og streptomycin etter dosering av Shelbourne (1964), men dette viste seg å ha liten virkning. Det ble derfor nødvendig å skifte vann i sylindrene annen hver dag for å holde bakteriefaunaen nede. Inkuberingssystemet er siden forbedret med hensyn på de nevnte problemer (Tilseth og Strømme 1976).

#### Sampling og målinger på levende materiale

Under inkubering ble det daglig tatt prøver fra de fire egggruppene som var plassert under tre temperaturer. Hver prøve ble undersøkt for stadium i embryonal utvikling, og karakteristiske trekk ble overvåket for å finne varigheten av dem.

Fra klekking ble det tatt prøver av larvene andre til tredje hver dag. Fra hver gruppe ble det pipettert ut 10-15 larver, og det ble lagt vekt på at utvalget var tilfeldig. Før pipettering ble vannet forsiktig omrørt for å få en tilfeldig spredning av larvene. I de tilfeller hvor det var en tydelig stratifisering med larver på bunnen og et lag like ved/i overflaten ble det foretatt et utvalg fra hvert av strataene.

Etter pipettering ble larvene bedøvet med MS 222 utblandet i vann i forholdet 1:20000 (Shelbourne 1964). Larvene ble deretter

lengdemålt under lupe og plommesekkens størrelse ble undersøkt med tanke på tidspunkt for absorbert plommesekk.

Lengde på larvene ble målt fra snutespiss til og med enden på premordialfinnen.

Tidspunkt for klekking, absorbert plommesekk og massedød ble alle bestemt som det tidspunkt da 50% av larvene i gruppen befant seg i dette stadium. Absorbert plommesekk vil si når larven ikke har mer plommemasse i plommesekken, selve skinnen av plommesekken kan forekomme flere dager etter dette stadium. Massedød er det tidspunkt hvor 50% av larvene er død eller ligger døende på bunnen av cylinderen.

#### Måling av variasjon i larvens spesifikke vekt

Variasjon i larvens egenvekt ble målt på to måter, ved å måle larvens synke/stigehastighet i 32,2% saltholdighet (5°C), og ved å finne direkte den saltholdighet hvor larven var nøytral.

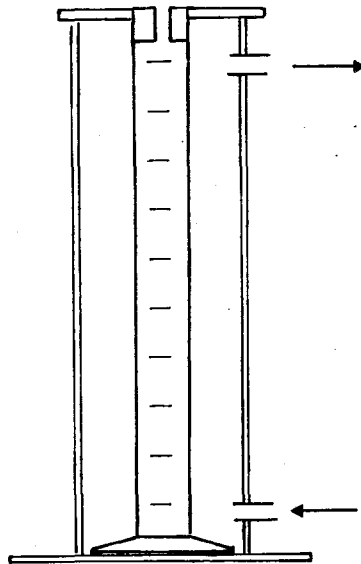
Synkehastigheten ble målt i en 500 ml målesylinder omgitt av en kjølekappe med termostatregulert vann (Figur 7). 10 - 15 larver ble bedøvet i 1:20 000 løsning av MS 222 og deretter vasket i 32,2% saltvann. To og to av larvene ble så tilført midten av målesylinderen ved hjelp av en pipette. Det ble lagt stor vekt på at alt som ble tilført cylinderen hadde en temperatur på 5°C og at det ikke ble forårsaket strømminger i cylinderen under tilførsel av larver. Larvene fikk synke/stige en



tid før målingene begynte. Det ble målt tid for passering av 500 ml på målesylinderens skala. Dette tilsvarer 30,2 mm og synke- eventuelt stige-hastighet i cm/min ble utregnet. Resultatet for 10-15 larver ble midlet.

Etter at synke-hastighet var bestemt ble larvenes lengde målt, undersøkt om plommesekken var oppbrukt og kontrollert for mageinnhold.

For å finne sammenhengen mellom synke/stige-hastighet i 32,2% og den tilsvarende salinitet hvor larven var i nøytral oppdrift, ble en rekke larver etter at de hadde blitt målt for synke-hastighet overført til en rekke av sylindre med salinitet fra 28% til 35% i steg på 1% .



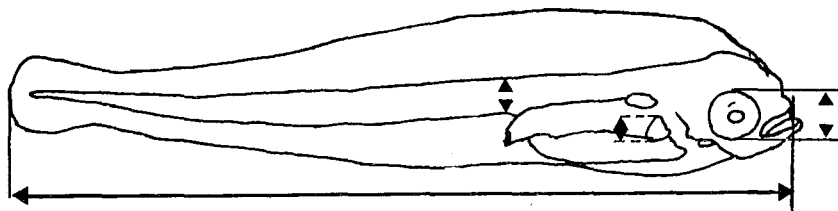
Figur 7. Målesylinder med kjølekappe for studium av synke-hastighet.

Grunnet stor arbeidsmengde i laboratoriet ble det gjort få målinger av spesifikk vekt i tidsrommet fra klekking og frem til plommesekkabsorpsjon. Forsøket ble imidlertid tatt opp igjen våren 1976, da med en modifikasjon i metoden for å finne saltholdighet for nøytral synkeevne. Det ble brukt 8 sylindere med saltholdigheter fra 28% til 34,5% i steg på 1% . Disse var plassert i vannbad ved 5<sup>0</sup>C. For hver gruppe ble daglig ti larver tilført hver sylinder etter at de var bedøvet og vasket i vann av samme saltholdighet som i sylindren. Etter tre minutter ble antall i overflaten, i vannsøylen og på bunnen talt opp. Salinitet for nøytral synkeevne ble bestemt som den salinitet hvor 50% av larvene befant seg i søylen, med 25% i overflaten og 25% på bunnen (Solemdal 1971). Dette ble gjort daglig for to grupper fra klekking til sultedød.

Ved alle disse forsøk ble vannet i sylindrene skiftet etter to forsøksdager. Det brukte vannet ble saltholdighetsbestemt og viste seg alltid å stemme med det forutsatte med et avvik på maksimalt 0,1% .

#### Undersøkelser på konservert materiale

For å kunne se om en kunne finne et lett tydelig sultkriterium hos larven ble det målt høyden på myotomblokken like bak anus, øyets diameter og høyden på leveren. Dette ble gjort på to grupper fra klekking til sultedød. Målenes plassering er gitt i Figur 8.



Figur 8. Angivelse av lengde og kondisjonsmål på larven.

De konserverte larvene ble deretter vasket i destillert vann, tørket ved 70°C i et døgn og tørrvektbestemt ti om gangen.

Otolittene fra morfisken ble analysert med hensyn på alder og antall ganger gytt. Det ble samtidig kontrollert at morfisken var skrei. Av de 16 hunfisk var det to kysttorsk, resten skrei.

#### Instrumenter under måling og bearbeiding av data

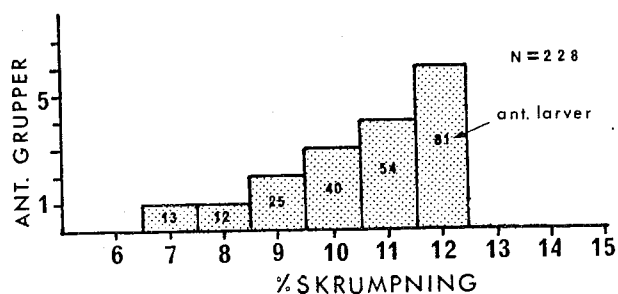
Alle lengdemål ble foretatt under en Wild M-5 binokularlupe med måleokular. For lengdemål på larven var målenøyaktigheten 0,04 mm, for måling av eggdiameter, høyde på myotomblokk, på leverhøyde og på øyediameter var målenøyaktigheten 0,02 mm. Tørrvekt ble målt på en Beckman microbalance med målenøyaktighet 1 µg .

Til utregning av middelerverdier og standardavvik ble det nyttet bordkalkulator av merkene CompuCorp statistician 342 og Hewlett-Packard HP-25. Regressjons- og korrelasjonsanalyser ble utført på sistnevnte.

#### Skrumpling hos konserverte torskelarver

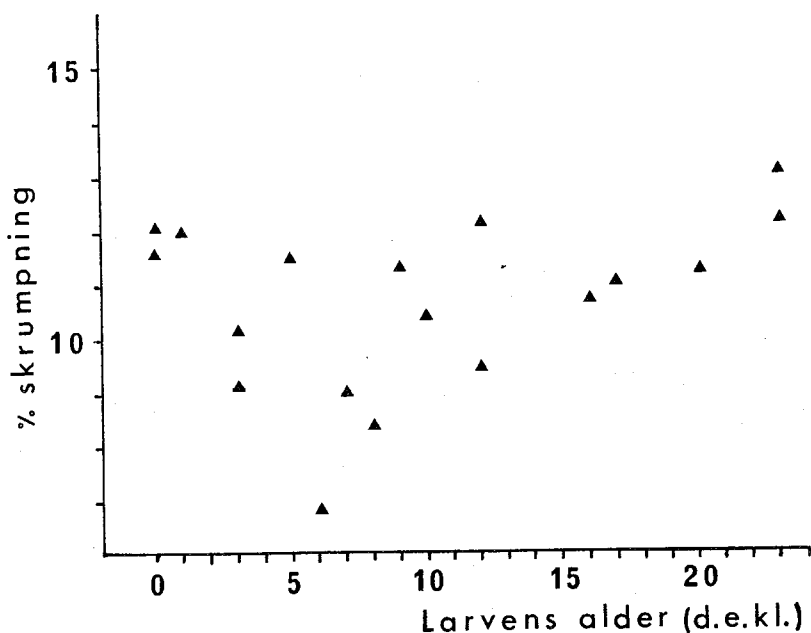
Etter at larvene i materialet var målt levende ble de konserverte i 4% formalinløsning og sjøvann med 34‰ salinitet. En del av larvene ble lengdemålt om igjen etter et år for å finne et mål på skrumpingen i perioden. Larvene ble konserverte i grupper, der hver gruppe representerte larver fra en egg-gruppe samlet en dag. Individuelle beregninger ble således ikke mulig å gjøre.

Skrumpingen varierte fra 7 til 12%, med en klar topp på 12%. Som det fremgår av Figur 9 er fordelingen skjev.



Figur 9. Fordeling i skrumpingsgrad for de konserverte gruppene. Hver gruppe representerer middelværdi for 10-15 larver av samme alder og fra samme morfisk.

Det ble også undersøkt om der kunne være noen sammenheng mellom skrumpingsgrad og alder på larven, ut fra den hypotese at de eldre larvene har en fastere vevsstruktur og derved skrumper mindre. Dette synes ikke å være tilfelle (Figur 10).

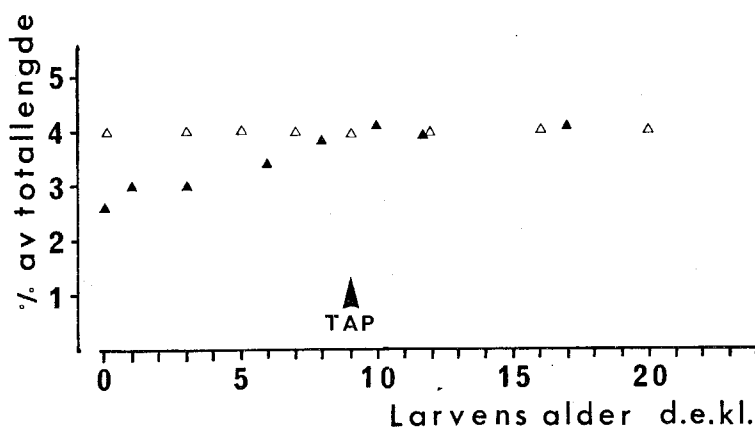


Figur 10. Skrumpingsgrad fordelt med hensyn på larvens alder. Hvert punkt representerer middelværdi for 10-15 larver av samme alder og fra samme morfisk.

Finnebremsens andel av totallengden

På en del materiale på fiskelarver ved Fiskeridirektoratets Havforskningsinstitutt har larvens lengde blitt målt eksklusive finnebrem. For å kunne gjøre mine resultater sammenlignbare med disse ble finnebremsens andel av totallengden målt på en del av det konserverte materialet.

Figur 11 viser at finnebremsen utgjør konstant 4% på totallengden for en gruppe mens den for den andre gruppen er stigende fra 2,5% til 4% fra klekking frem mot tidspunktet for absorbert plommesekk (TAP), hvorefter den er konstant 4%.



Figur 11. Finnebremsens andel av totallengden fordelt med hensyn på larvens alder. Hvert punkt representerer middelverdi for 10-15 larver av samme alder fra samme morfisk.

### III. ALDERSBESTEMMELSE AV TORSKEEGG

Under inkubasjonsperioden ble daglig ca. 10 egg fra hver av de 12 gruppene under temperaturforsøket undersøkt med henblikk på utviklingsgrad. Egg-gruppenes midlere utviklingsgrad ble beskrevet ved hjelp av enkle morfologiske kjennetegn og enkle skisser ble laget i noen tilfelle. Hensikten var å utarbeide en nøkkel for en enkel aldersbestemmelse av torskkeegg innsamlet i felten.

Slike nøkler har vært utarbeidet tidligere. Apstein (1909) har tegnet 22 skisser av torskkeegg i ulike stadier med angivelse av utviklingsgrad i døgngrader for hver skisse. Selve aldersbestemmelsen foregår ved sammenligning med skissene. Westernhagen (1968) har utarbeidet en skala for aldersbestemmelse av hyseegg, en skala som han har modifisert for torsk (Westernhagen 1970). Denne skala synes å være praktisk å anvende. Han inndeler først eggene i fem hovedkategorier, som etter gastrulasjonen inndeles etter embryos grad av omvoksing rundt plommehinnen. Hver hovedkategori er videre inndelt i underkategorier basert på mer spesifikke morfologiske kjennetegn og indeksert med greske bokstaver. Skalaen har også vært benyttet av Danielsen og Iversen (1974).

I Tabell 6 har jeg gruppert mine observasjoner etter Westernhagens indeksering. Jeg finner den samme rekkefølgen i organutvikling som Westernhagen, men flere av de morfologiske kjennetegn for underkategoriene må på mitt materiale plasseres i en tidligere hovedkategori fra stadium III og utover. Omvoksingen av embryo synes å gå senere sammenlignet med utviklingen av de andre kjennetegn på mitt materiale.

I Tabell 6 er derfor karakterene for bestemmelse av underkategoriene forskjøvet noe i forhold til Westernhagen og en del karakterer er kommet i tillegg.

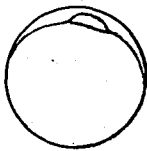
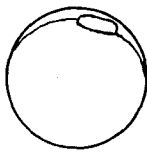
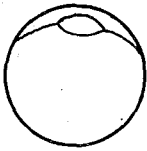
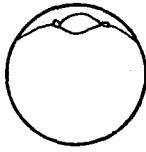
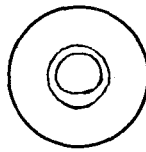
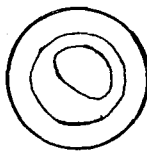
Mens Westernhagen bare opererer med inntil  $360^{\circ}$  omvoksing av plommemassen ved klekking (Westernhagen 1970), så gjorde jeg flere observasjoner på at embryo kunne ligge inntil  $1\frac{1}{2}$  gang ( $540^{\circ}$ ) rundt plommen like før klekking. Jeg har derfor føyet til en hovedkategori (Kat. V) i Tabell 6.

Om uoverstemmelsene mellom mine og Westernhagens observasjoner skyldes at det er forskjellige raser som er observert (Westernhagen nyttet østersjøtorsk) eller om det skyldes naturlig varians i materialet er uvisst. Mine observasjoner er bygget på egg fra fire morfisk, hver inkubert ved tre temperaturer. Westernhagen nyttet egg fra en morfisk inkubert ved 8 temperaturer ( $0-16^{\circ}\text{C}$ ).

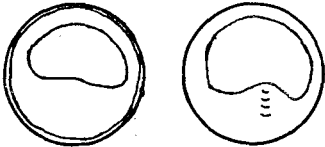


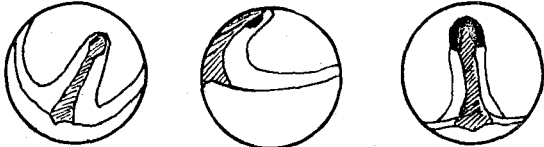
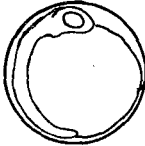
I NFFR-prosjektet "Torskelarvens første næringsopptak" har gyteforløpet for norsk-arktisk torsk vært overvåket i Lofoten i 1975-1977. Estimering av eggmengde gytt har vært basert på hovtrekk annen hver dag og antall egg yngre enn to døgn i prøvene.



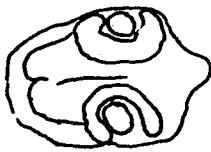
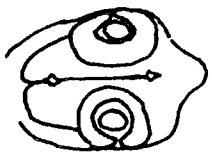
Av Tabell 6 går det frem at grensen mellom to døgn og eldre egg går mellom kalott og elipsestadiet ( $I_{a\beta}$  og  $I_{a\gamma}$ ) ved  $5^{\circ}\text{C}$ , midt i kalottstadiet med rette sider ved  $4^{\circ}\text{C}$  og mellom kalott med skrå sider og kalott med rette sider ved  $2,5^{\circ}\text{C}$ .

Tabell 6. Nøkkel for aldersbestemmelse av tørskeegg.

Stadium	Karakterer	Tidsrom (dager)		
		2,5 <sup>0</sup>	4 <sup>0</sup>	5 <sup>0</sup>
Ia	Blastulastadiet	0-6	0-5	0-4,5
-----				
Ia $\alpha$	Furing, inntil 64 celler	0-1,5	0-1	0-1
Ia $\beta$	Kimskive kalottform	1,5-3	1-3	1-2
	Kalott skrå sider	1,5-2	1-1,5	-
				
	Kalott rette sider	2-3	1,5-3	1-2
				
Ia $\gamma$	Kimskive linseform	3-4	3-4	2-3
	Linse uten rand	3	3	2
				
	Linse med rand			
	 			
Ib	Gastrulastadiet			
-----				
Ib $\alpha$	Tidlig gastrulasjon	4-5	5	3-4
Ib $\beta$	Gastrulasjon	5-6	4	(4)
				



Stadium	Karakterer	Tidsrom (dager)		
		2,5 <sup>o</sup>	4 <sup>o</sup>	5 <sup>o</sup>
I $\beta$	Sen gastrulasjon 	6	4,5	4,5
II	Embryo omgir inntil 180 <sup>o</sup> av plomm Massen	6-14	4,5-10	4,5-9
-----				
II $\alpha$ (a)	Embryo synbar som celle- hevning 	6	5	4,5
II $\alpha$ (b)	Primitivstadium 	7	6	(5)
II $\beta$	Hoderegion med øyblåser tydelig avsatt 	7-8	6-7	5-6
	Blastoporus ca.1 mm diam.	7	6	5
	Blastoporus ca.5 mm diam.	8,9	7	6
II $\gamma$	Begynnende pigmentering Myomerdannelse Blastoporus lukket 	9	7	6
	Pigment punktformet	9	7	6

Stadium	Karakterer	Tidsrom (dager)		
		2,5 <sup>o</sup>	4 <sup>o</sup>	5 <sup>o</sup>
II♂	Øyebærer tilstede, men ikke innvaginert	9	8	7
				
	Kupfers blære	9	7	7
	Pigment helt bak til halespissen	9	7	7
	Pigmentflekker trekantet	10	8	7-8
	Øyebærer innvaginert, men ikke lukket	9-10	8,9-10	8-9
				
IIε	Pigment med stråler	10,11	9	9
	Pektoralanlegg synlig som smalt bånd	12	10,11	8,9
	Dannelse av otolitt-blærer, Chromatoforer i to ventrale rekker, Øyelinser avsnøret	12	11	9
	Hjertet dannet	13	11,12	9,10
	Premordialfinne synbar	13,14	11,12	10
	Hjernens morfolgi:			
		13	11	9
	Hjernens morfolgi:			
		14	12	10

Stadium	Karakterer	Tidsrom (dager)		
		2,5 <sup>o</sup>	4 <sup>o</sup>	5 <sup>o</sup>
III	Embryo omgir 180-270 <sup>o</sup> av plommemassen	14-21	13-15	10-13
	Tarm synbar			
III $\alpha$	Premordialfinne bare på halen	14	12	10,11
	Otolitter dannet	13,14	11,12	11,12
	Premordialfinne fra pektoralanlegg og bakover	15	13	11,13
	Bred premordialfinne	15		
III $\beta$	Iris såvidt pigmentert	16	13	13
III $\gamma$	Pektoralia tydelig avsatt som blære	18	14	14
	Kam rundt blæren	19	15	15
IV	Embryo omgir 270-360 <sup>o</sup> av plommemassen	21-23	15-16	13-14
IV $\alpha$	Retina såvidt pigmentert	21	15	15
IV $\beta$		-	-	-
V	Embryo lengre enn plommeomkrets	23-31	16-22	14-20
V $\alpha$	Embryo omgir 360-450 <sup>o</sup> av plommeomkrets	23-25	16-17	14-15,16
V $\beta$	Embryo omgir 450-540 <sup>o</sup> av plommeomkrets	25	17	16
	50% klekking	27-32	21,22	19,20

#### IV. ARSAKER TIL INTRASPEIFIKK VARIASJON I EGGDIAMETER

##### Resultater

Eggmaterialet fra 13 hunskrei hadde en eggdiameter fra 1,38 til 1,60 mm, med et standardavvik innenfor hver egg-gruppe (dvs. egg fra samme morfisk) på 0,02-0,03 mm. For den 14. skrei mangler eggdata på grunn av en prosedyrefeil i laboratoriet.

Det ble undersøkt om der var en sammenheng mellom eggdiameter og morfiskens alder, dens lengde og hvor mange ganger den har gytt. Korrelasjonskoeffisienter mellom eggdiameter og de respektive variable er gitt i Tabell 5.

Tabell 5. Korrelasjonskoeffisienter mellom middl. eggdiameter og alder, lengde og antall ganger gytt hos morfisken. Kritisk verdi er ens for alle tre korrelasjoner.

Eggdiameter/ alder	Eggdiameter/ lengde	Eggdiameter/ ant. g. gytt	Kritisk verdi 95% sign.nivå
0,63	0,51	0,47	0,55

Det går frem av tabellen at det er en økende korrelasjon når eggdiameter parres henholdsvis med antall ganger gytt, lengde og med alder. Den siste variabel er også den eneste som viser en statistisk signifikant korrelasjon på 95% nivå.

Det er klart at lengde, alder og antall ganger gytt ikke er seg i mellom uavhengige variable. Dette vanskeliggjør også en multipelregresjon med tre variable (Zar 1974).

Antall ganger gytt ble gjort uavhengig av alder ved å bruke avviket fra forventet antall ganger gytt (på grunnlag av fiskens alder) som en variabel. En hadde da to uavhengige variable, alder og avvik fra forventet antall ganger gytt. Den avhengige variable var eggdiameter.

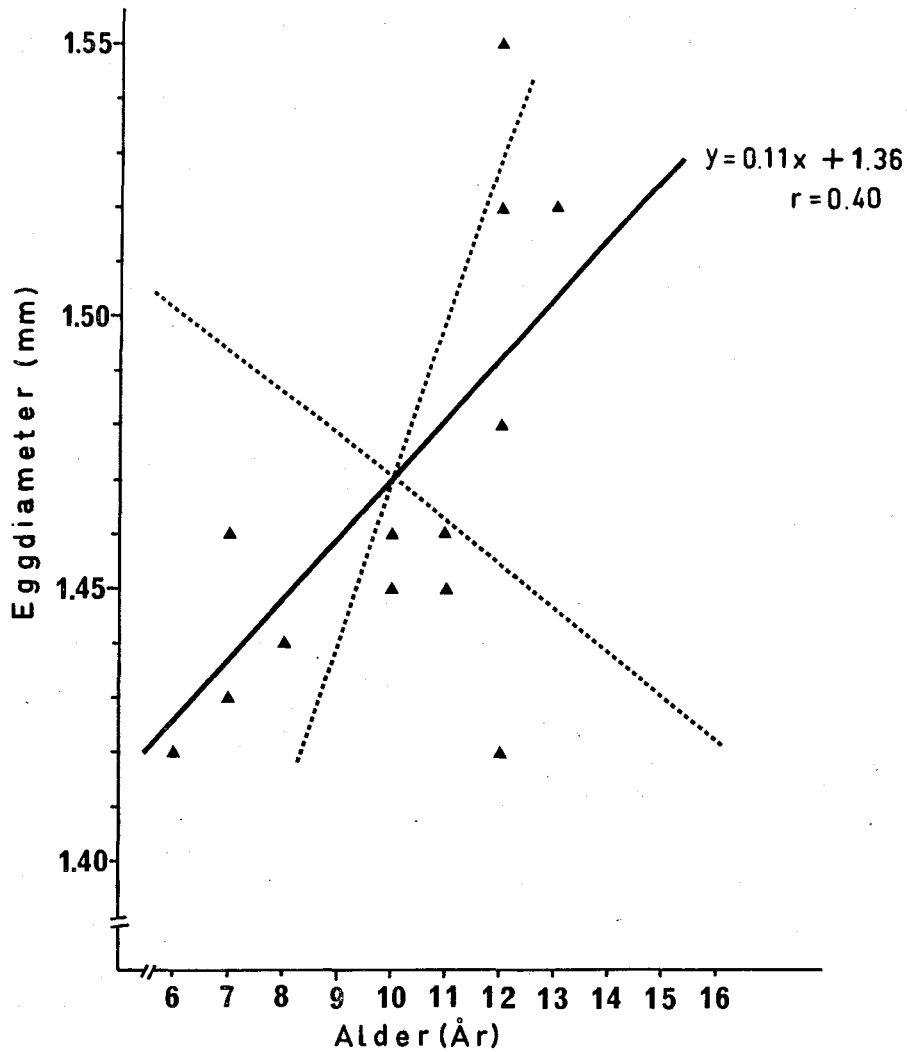
En multippel korrelasjon mellom disse tre variable ga korrelasjonskoeffisienten 0,68. Kritisk verdi for to uavhengige variable med 13 sett observasjoner er 0,671 ( $\alpha=0,05$ ). Korrelasjonen er således signifikant.

Å ta med avvik fra forventet antall ganger gytt i korrelasjonsanalysen gir derfor bare en meget svak økning i korrelasjonskoeffisienten fra 0,63 til 0,68, en økning som meget vel kan tilskrives tilfeldig variasjon i samplet av morfisk. At det er noen sammenheng mellom eggdiameter og den alder fisken blir kjønnsmoden gir derfor dette materialet ikke noen grunn for å si.

I Figur 12 er plottet de samhørende verdier i alder og eggdiameter fra de 13 fiskene. Regresjonslinjen er inntegnet og har funksjonen  $y = ax + b$  med  $a = 0,011$  og  $b = 1,36$ . Koeffisienten  $r^2 = 0,40$  (the coefficient of determination) sier oss at bare 40% av variasjonen i  $y$  (eggdiameter) kan tilskrives variasjonen i  $x$  (alder) (Zar 1974).

Det ble utført en test på 0-hypotesen om at de 13 fiskene kan komme fra en populasjon med en  $a = 0$ , dvs. at fiskene kan komme fra en populasjon hvor det er ingen sammenheng mellom alder og eggdiameter. Et 95% konfidensintervall på  $a$  ga at stigningskoeffisienten kan ligge mellom 0,03 og -0,008 i populasjonen. Vi kan derfor ikke forkaste 0-hypotesen. 95% konfidensintervallet for stigningskoeffisienten (regresjonskoeffisienten) er antydnet med stiplede linjer i Figur 12. Til test av regresjon og korrelasjonskoeffisienter er brukt metoder beskrevet av Sokal og Rohlf (1969).

Det fremgår altså av det foregående at forholdet mellom alder og eggdiameter gir en statistisk signifikant korrelasjon mellom variablene. Materialet gir derimot ikke mulighet for på statistisk signifikant grunnlag å sette opp eggdiameteren som en funksjon av alder, selv om en slik sammenheng synes å fremgå i Figur 12



Figur 12. Eggdiameter som funksjon av morfiskens alder. Den inntegnete regresjonslinjen har funksjonen  $y = 0,011x + 1,36$ .  $r^2 = 0,40$ . ..... :95% konfidensintervall for stigningskoeffisienten på regresjonslinjen.

### Diskusjon

Blant russiske forskere har det i en årrekke vært betraktet som en annerkjent teori at en økende alder på morfisken gir en økende diameter på eggene inntil en viss alder, hvorefter eggdiameteren avtar. Dette har vært tillagt meget stor betydning, idet de hevder at larver fra store egg viser større levedyktighet enn larver fra små egg. Derved kommer de til den konklusjon at alderssammensetningen i gytepopulasjonen har stor betydning for den etterfølgende årsklassens styrke (Ponomarenko 1968, Vladimirov 1973).

Nikolskii (1969) viser for 11 arter av ferskvannsfisk en økende eggdiameter for økende alder inntil "forgubbing" inntreffer, hvorefter eggdiameteren er synkende for de fleste arter. Han refererer også til flere russiske arbeider hvor det klart skal gå frem at avkommet fra unge gytere er mindre levedyktig enn avkommet fra middelaldrene fisk.

Hempel og Blaxter (1967) fant i en større undersøkelse på sild at graden av variasjon i eggdiameter varierte fra bestand til bestand. Innenfor enkelte bestander fant de en tendens til at veldig unge rekrutter kunne ha mindre egg enn de eldre gyterne, mens forskjellen avtok raskt for eldre fisk, også eldre rekrutter.

Også innenfor gruppen laksefisk er det påvist en sammenheng mellom alder på morfisken og eggdiameter (Rounsefell 1957, Pope, Mills og Shearer 1961).

For fisk med pelagiske egg er forholdet dårlig undersøkt. Solemdal (1967) fant en positiv korrelasjon mellom eggstørrelse og lengde på skrubbe fra Østersjøen. Graumann viser i to arbeider (Graumann 1964 og 1973) på torsk fra Østersjøen at diameteren synes å øke med økende alder på fisken.

Resultatene fra den foreliggende undersøkelse støtter opp om de tidligere resultater, selv om de ikke er statistisk signifikant. Til dette trengs det et større materiale og dermed et større innsamlingsprogram i felten.

Som nevnt i kapittelet materialer og metoder (s. 10) er det ved å innsamle materialet tidlig i gytesesongen søkt å få morfisken mest mulig ensartet med hensyn på utgytthet i gonadene. I den grad dette ikke har lyktes vil det maskere forholdet mellom alder og eggstørrelse. En sikrere metode vil være å kontrollere gonadene histologisk, noe som imidlertid vil være betraktelig mer arbeidskrevende.

## V. EFFEKT AV TEMPERATUR PÅ EGG OG LARVESTADIET

### Resultater

Til undersøkelse av temperaturens innvirkning på inkubasjonstid ble det nyttet egg fra fire fisk. Egg fra hver fisk ble inkubert ved tre temperaturer. Dette ga i alt 12 egg-grupper til denne del av forsøket.

I Figur 13 er gitt resultatet for sammenhengen mellom inkubasjonstemperatur og tid fra befruktning frem til 50% klekking. At det var egg fra de samme fiskene som ble inkubert ved alle tre temperaturer gjør at det kan kontrolleres for eggkvalitetens innvirkning på resultatet.

Det fremgår av figuren at inkubasjonstiden varierer fra 19 til 32 dager når temperaturen varierer fra 5<sup>o</sup> til 2,5<sup>o</sup>C.

Reaksjonsraten for kjemiske prosesser øker med økende temperatur. Van't Hoff's lov sier at for hver 10<sup>o</sup>C økning i temperatur doubles eller tredobles hastigheten på den kjemiske reaksjon (Q<sub>10</sub>-regelen). Blaxter (1956) fant at Q<sub>10</sub>-regelen bare dårlig passet til utviklingen hos sildeegg. Over 10<sup>o</sup>C var det et godt samsvar, men under 10<sup>o</sup>C avtok utviklingen raskere enn etter Q<sub>10</sub>-regelen.

Forholdet mellom temperatur og inkubasjonstid kan derimot godt beskrives med en negativ eksponentiell funksjon. Jeg har valgt formen:

$$T = T_0 e^{-bt}$$

hvor T = inkubasjonstid, T<sub>0</sub> = inkubasjonstid ved 0<sup>o</sup>C, b = konstant og t = temperatur i <sup>o</sup>C.

En eksponentiell regresjon på dataene i Figur 13 gir den inntegnete linjen som har funksjonen:



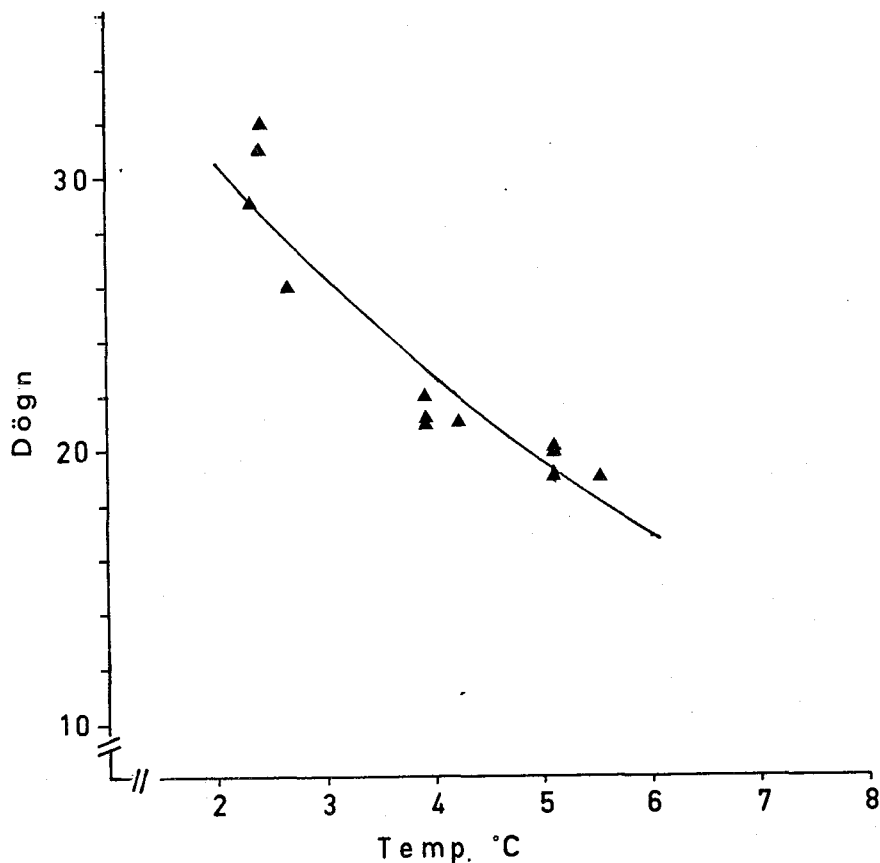
$$T = 41,2 e^{-0,151 \cdot t} \quad (r^2 = 0,88)$$

I tillegg til mine egne resultater har jeg i Figur 14 gjengitt regresjonskurver basert på data fra tre forfattere, Dannevig (1895), Apstein (1909) og Westernhagen (1970), alle på torsk. Kurvene er basert på følgende funksjoner:

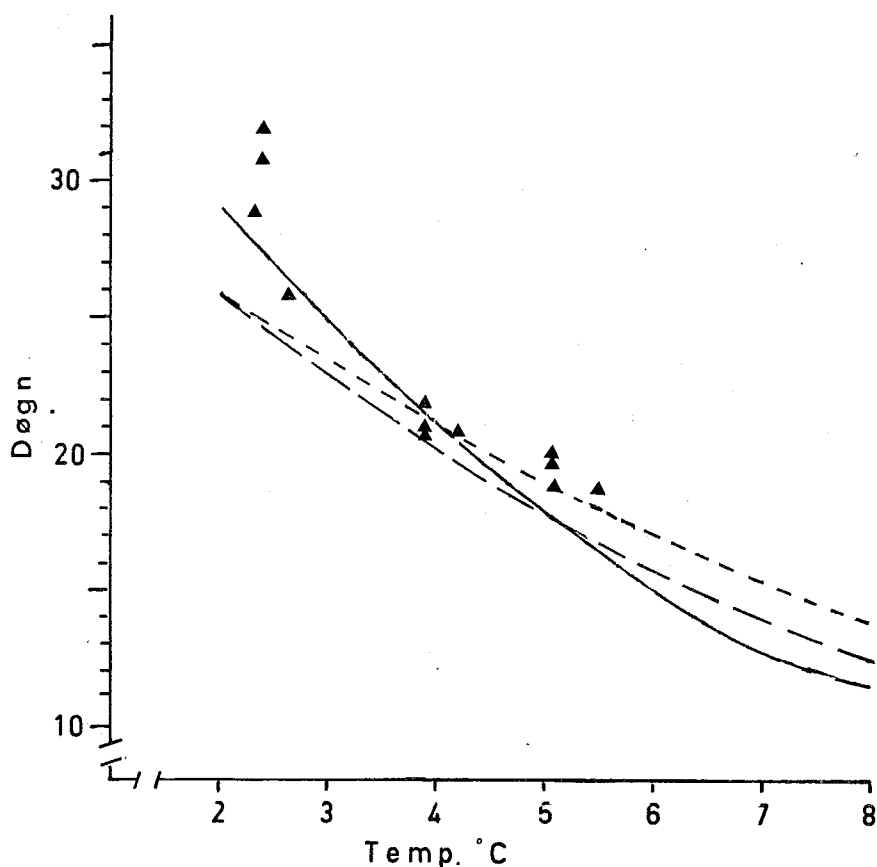
$$\text{Dannevig: } T = 32,6 e^{-0,12t} \quad (r^2 = 0,99)$$

$$\text{Apstein: } T = 31,8 e^{-0,104t} \quad (r^2 = 0,96)$$

$$\text{Westernhagen: } T = 40,7 e^{-0,161t} \quad (r^2 = 0,998)$$



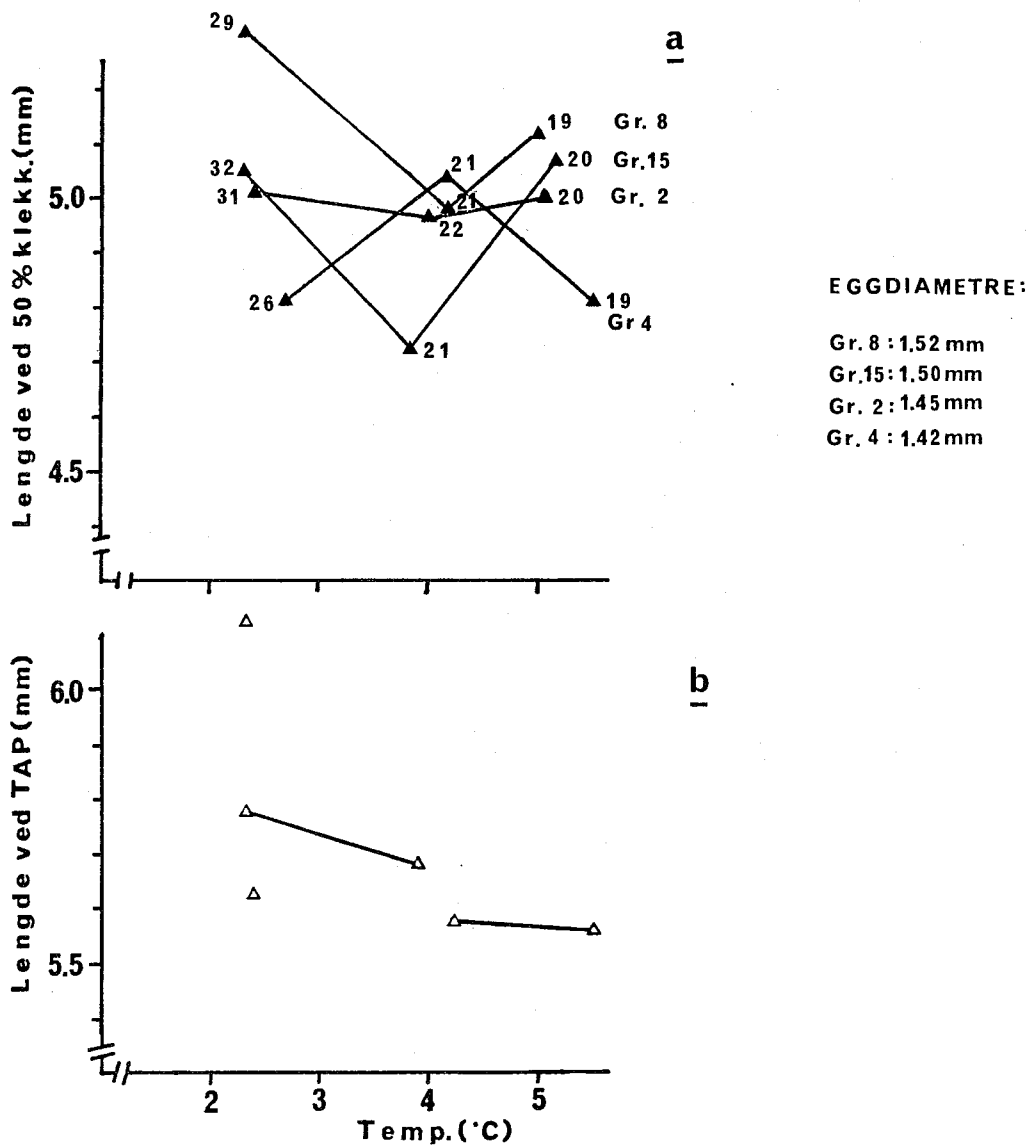
Figur 13. Inkubasjonstid som funksjon av inkubasjonstemperatur. Den inntegnede linjen er basert på en eksponentiell regresjon av data og har funksjonen:  $y = 41,2 e^{-0,151x}$   $r^2 = 0,88$ .



Figur 14. Kurver for sammenhengen mellom temperatur og inkubasjonstid, basert på data fra tre forfattere. ▲ Egne data, - - - - Apstein, ····· Dannevig, ————— Westernhagen.

Ved 5<sup>0</sup>C viser Apsteins resultater god overenstemmelse med mine, mens Westernhagen og Dannevig's resultater viser 1-2 døgn kortere inkubasjonstid. Ved 4<sup>0</sup>C er det godt svar til alle tre forfattere, mens ved 2,5<sup>0</sup>C viser mine resultater den lengste inkubasjonstid av alle med fra en til syv døgn lengre tid enn funnet av Dannevig og Apstein, og opptil fire døgn lengre enn Westernhagen's resultater.

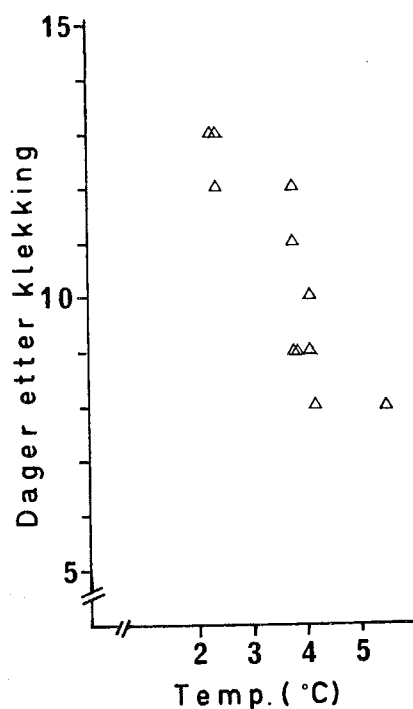
I Figur 15a er fremstilt forholdet mellom inkubasjonstemperatur og larvenes middellengde ved 50% klekking. Linjene er trukket mellom egg-grupper fra samme morfisk, og for disse grupper er det derved kontrollert for variasjon i eggdiameter.



Figur 15. Larvenes middellengde ved 50% klekking (a) og ved tidspunkt for absorbert plommesekk (b) som funksjon av inkubasjonstemperatur. Heltrukne linjer mellom egg-grupper fra samme morfisk. Klekketidspunkt i dager etter klekking angitt i Figur a.

Figuren avdekker ikke noe klart årsaksforhold. En tendens synes imidlertid å fremkomme når man tar hensyn til klekketidspunktet (angitt i Figur 15a) og larvegruppens eggdiametre. Forholdet blir behandlet nærmere senere.

En del av gruppene døde mellom klekking og tidspunkt for absorbert plommesekk (TAP). Middellengden ved TAP for de grupper som levde så lengde er gitt i Figur 15b. Basert på kun to parobservasjoner synes lengden ved TAP bare i liten grad å være avhengig av temperatur under inkubering og under plommesekkstadiet. En svak tendens til at en lav temperatur gir en økning av lengden ved TAP fremgår av figuren.



Figur 16. Innflytelse av temperatur under egg og larvestadiet på varigheten av plommesekkstadiet.

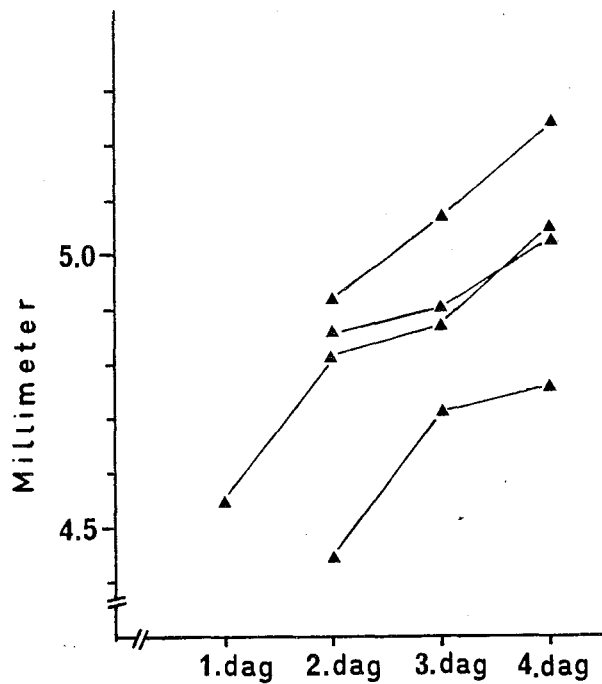
Effekten av temperaturen på varigheten av plommesekkstadiet fremgår i Figur 16. I 5<sup>o</sup>C hvor bare en gruppe levde frem til plommesekkenes absorpsjon, varte plommesekken i 8 dager, ved 4<sup>o</sup>C varte den fra 8 til 12 dager og ved 2,5<sup>o</sup>C i 12 og 13 dager.

Resultatene fra forsøket hvor varigheten av klekkingen ble undersøkt ved tre temperaturer er vist i Tabell 6. Klekkingens varighet er regnet fra 5-95% klekking. Klekkingen ved 4<sup>o</sup>C og 5<sup>o</sup>C tok tre døgn og ved 2,5<sup>o</sup>C 3-4 døgn. Kontrollen ved 4<sup>o</sup>C (høgre kolonne i Tabell 6) gir ingen avvik i klekkelengden. Klekkespredningen synes derfor mer å skyldes temperaturen under inkubering enn under selve klekkingen.

Lengden av larvene som klekket på forskjellig tidspunkt i klekkeperioden er fremstilt i Figur 17. Det fremgår at larvenes lengde øker jo senere de blir klekket i klekkeperioden. Denne forskjell kan være inntil 0,5 mm hos larver fra samme egg-gruppe.

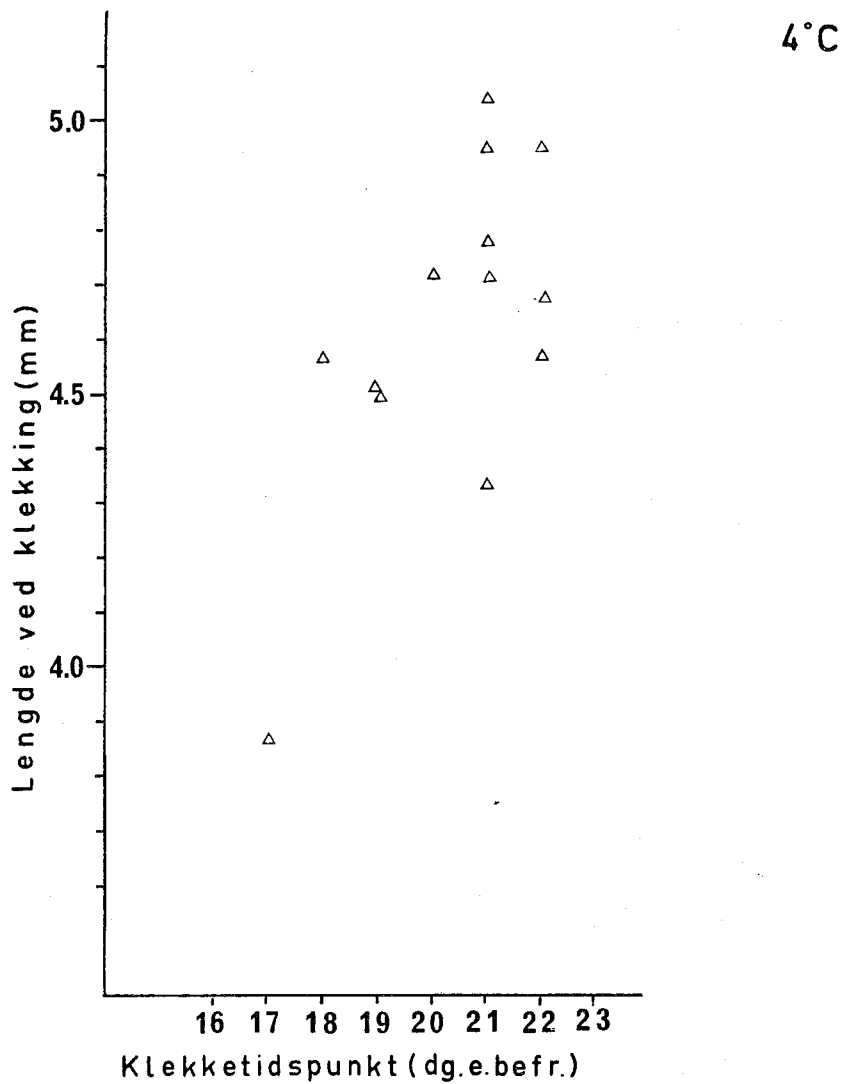
Tabell 6. Klekkingens varighet ved tre temperaturer.

Temperatur under inkubasjon	Varighet 5-95% klekking	Kontroll ved overføring til 4°C ved begynnende klekking
5°C	3 døgn	3 døgn
4°C	3 døgn	
2,5°C	3-4 døgn	3-4 døgn



Figur 17. Middel larvelengde ved klekking som funksjon av når larvene er klekket i klekkeperioden. Resultat fra fire egggrupper. Linjer mellom larver fra samme gruppe.

Det er også av interesse å se på variasjonen i inkubasjonstid når temperaturen er konstant. For de 16 egg-grupper som ble inkubert ved 4<sup>0</sup>C, hvorav 14 overlevde fram til klekking, var det en spredning i tidspunkt for 50% klekking på fra 17 til 22 dager.

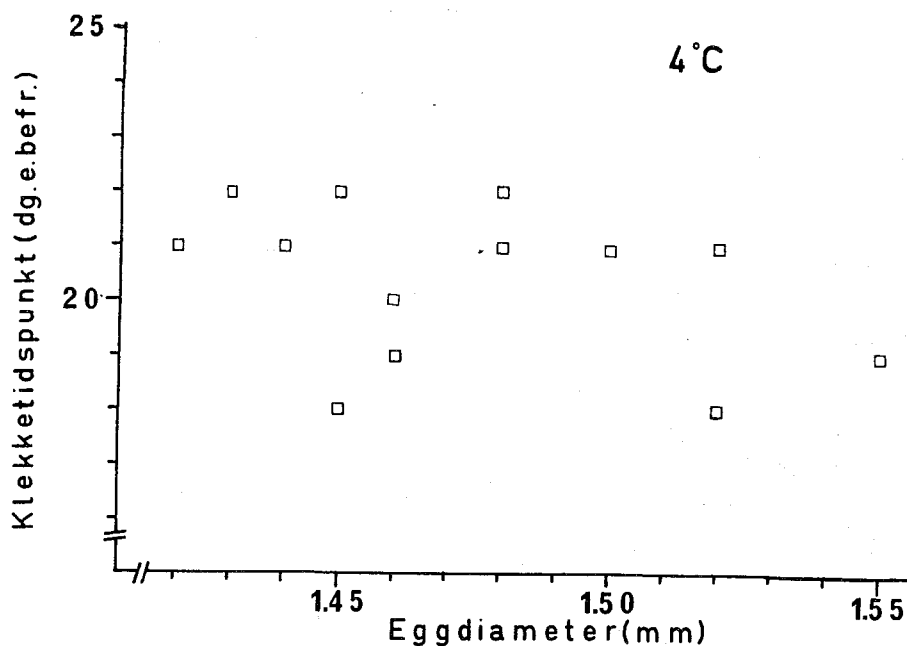


Figur 18. Larvelengde ved 50% klekking som funksjon av inkubasjonens varighet ved 4<sup>0</sup>C. Middelerverdier.

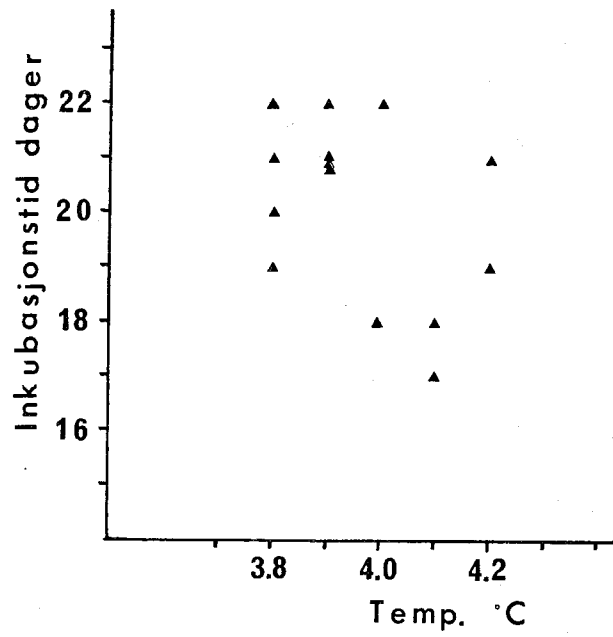
I Figur 18 er larvens lengde ved klekking sett i sammenheng med variasjonen i inkubasjonstid. En gruppe er ikke tatt med da den var forkrøpelt med knekk i nakken ved klekking. Inkubasjonstiden varierer fra 17 til 22 dager, mens larvens middel- lengde ved 50% klekking varierer fra 3,87 til 5,05 mm. En sammenheng synes å fremkomme. En korrelasjonsanalyse gir en korrelasjonskoeffisient  $r = 0,66$  som er signifikant på 5% nivå. (kritisk verdi 0.55)

I Figur 19 er inkubasjonstiden satt opp mot eggdiameter for å se om det er en systematisk sammenheng mellom variablene. Noen slik sammenheng synes ikke å fremgå av figuren.

Som tidligere nevnt (s.19) lyktes det ikke å holde fullstendig ens temperatur for de 16 egg-gruppene ved  $4^{\circ}\text{C}$ . I Figur 20 er det undersøkt hvorvidt denne varians har innvirket på inkubasjonstidens varighet ved " $4^{\circ}\text{C}$ ". Noen systematisk sammenheng fremgår ikke. Det er imidlertid grunn til å legge merke til at de korteste inkubasjonstidene skjer for en temperatur over gjennomsnittet.



Figur 19. Klekketidspunkt ved  $4^{\circ}\text{C}$  som funksjon av eggdiameter.



Figur 20. Inkubasjonstid for gruppene rundt 4°C fordelt med hensyn på middel inkubasjonstemperatur.



## Diskusjon

Det fremgår av Figur 14 at resultatene fra forsøket viser en noe lengre inkubasjonstid enn i klekkeforsøk utført av tre andre forfattere. I særlig grad er det Apstein og Dannevig's resultater som divergerer fra mine ved de lavere temperaturer.

Det er ikke mulig at forskjellen i inkubasjonstid skyldes en feil registrering av temperaturen i mitt tilfelle. Eggene måtte da i så fall ha vært utsatt for en lavere temperatur enn det som ble registrert. Som tidligere nevnt (s.19) var det en positiv gradient på opptil en grad fra midten av cylinderen og opp til overflaten, Eggene befinner seg i overflaten, mens temperaturmålingene ble foretatt en cm under. Er det forskjell i registrert og reell inkubasjonstemperatur må inkubasjonstemperaturen være høyere enn registrert. Dette vil i så fall ytterligere aksentuere forskjellen i Figur 14.

Forskjellen i inkubasjonstid må derfor betraktes som reell. Flere forhold kan bidra til at dette er tilfelle.

Forskjellen kan ha sin årsak i en naturlig variasjon i eggmaterialet. Westernhagen nyttet egg fra en morfisk inkubert ved åtte temperaturer, mens mitt materiale bygger på egg fra fire morfisk. En medfødt variasjon i klekketidspunkt på grunn av variasjon i eggkvalitet (f.eks choriontykkelse) vil gi seg utslag i størst spredning i klekketidspunkt ved lave temperaturer (jfr Figur 14).

At klekketidspunktet kan variere selv om temperaturen er konstant kan komme av at det ikke er fullstendig ontogenetisk fiksert. Figur 17 viser at de larvene som klekker senest i klekkeperioden også er lengst. Det vil si at de klekker senere ikke fordi at den embryonale utvikling går senere, men fordi

klekkingen kommer senere i den embryonale utvikling. Dette gjør at spredningen i larvens utvikling innenfor samme egg-gruppe må antas å være mindre enn spredningen i klekketid (Tabell 6).

At klekketidspunktet således viste seg å ha en viss ontogenetisk uavhengighet innenfor samme egg-gruppe, gjorde det naturlig å se om dette forholdet gjorde seg gjeldende mellom egg-gruppene, dvs. om 50% klekking skjer på forskjellige utviklingsstadier hos de forskjellige egg-grupper i forsøket. Lillelund (1967) fant i en undersøkelse på gjedde at klekkingen inntreffer senere i embryonalutviklingen ved lavere inkuberingsstemperatur enn ved høyere. Han nevner tre faktorer til å forklare dette forhold.

- 1) Det høye oksygeninnhold i vann med lav temperatur gjør at det tar lengre tid før larvens "oksygenbehov" overstiges av dens "oksygentilbud". Oksygenmangel er nemlig en klekkeutløsende årsak (Hamdorf 1961).
- 2) Larven viser lavere aktivitet ved lavere temperaturer, og larven bryter chorion ved hjelp av enzymer, samt dens egen aktivitet.
- 3) Ved lavere temperatur er det mindre nedbrytning av chorion fra sopp og bakterier.

Nå kan imidlertid ikke forskjellen i kurveforløp i Figur 14 forklares med forskjell i temperatur, det er jo nettopp ved samme temperaturer forskjellen opptrer. Men det er i tillegg til de ovennevnte faktorer også sannsynlig at graden av mekanisk stress vil kunne påvirke klekketidspunktet. I dette forsøk ble lufting og omrøring av eggene besørget med en luftstråle mot overflaten i sylindren, mens Westernhagen brukte brusesteiner. Dette kan i hans tilfelle ha gitt et gjennomgående tidligere klekketidspunkt, og dermed en kortere inkubasjonstid. Det er derfor mulig at de divergerende kurveforløp i Figur 14 til en viss grad kan skyldes laboratorie-

tekniske og eksperimentelle forhold som har forskjøvet tidspunktet for klekkingen i forhold til ontogenesen.

Vi skulle ut fra de ovennevnte forhold forvente at torskelarver inkubert ved lav temperatur er lengre enn torskelarver inkubert ved høyere temperatur. Dette er også funnet av Solemdal (1970). Figur 15a bekrefter ikke dette forholdet. Punktene er så usystematisk fordelt at det ikke er mulig å lese noen trend ut av dem alene. Tar man imidlertid med i betraktning inkubasjonstiden i de enkelte tilfelle (inntegnet i Figur 15a) og gruppenes eggdiametre, bidrar dette til å forklare noe. For yttertemperaturene  $2,5^{\circ}$  og  $5^{\circ}\text{C}$  går det frem av Figur 15a at larvelengden fordeler seg etter eggdiameteren. Dette er ikke tilfelle for middeltemperaturen. Skulle lengden ved klekking bare være avhengig av temperaturen og eggdiameter skulle vi forvente en viss parallellitet i linjene i figur 15a der stigningen på linjen ga et uttrykk for funksjonsforholdet mellom temperatur og lengde og avstanden mellom linjene et uttrykk for forholdet mellom eggdiameter og lengde. At parallelliteten uteblir må tas som et uttrykk for at en tredje faktor, evt. fler, virker inn på lengden ved klekking. Klekkesidspunktet varierer en del i Figur 15a. Ved  $2,5^{\circ}$  er forskjellen hele seks dager. Dette skyldes til en viss grad en forskjell i inkubasjonstemperatur på  $0,3^{\circ}\text{C}$ . Ved 4 og ved  $5^{\circ}\text{C}$  er forskjellen i inkubasjonstid en dag. Av figur 17 går det fram at en forskyvning i klekkesidspunktet på ett døgn kan forårsake inntil 0,25 mm forskjell i larvens lengde ved klekking. Det er derfor sannsynlig at en forskyvning av klekkesidspunktet er en årsak til den manglende parallellitet i linjene i Figur 15a.

Ved å sammenligne larvenes lengde ved tidspunkt for absorbert plommesekk (TAP) så gjør man sammenligningen uavhengig av variasjonen i klekkesidspunktet (Figur 15b). Med forbehold på grunn av de få målinger kan man på grunnlag av Figur 15b si at temperaturen bare i meget liten grad synes å virke inn på lengden ved et utviklingsmessig fast stadium, innenfor de temperaturrammer som her er undersøkt. Temperaturen's viktigste virkning er på utviklingens hastighet og på klekkesidspunktet. Et viktig utviklingsmessig stadium er tidspunktet for første næringsopptak og utover. Det er mulig at lengden ved første næringsopptak kan ha betydning for larvens søkepotensial. Ut fra det som er sagt ovenfor er det lite som tyder på at temperaturen i noen særlig

grad vil virke inn på larvens lengde ved første næringsopptak. Temperaturen vil imidlertid virke inn på tidspunktet for første næringsopptak. Det må igjen henvises til usikkerheten som ligger i disse konklusjoner på grunn av et lite antall målinger i Figur 15b. At temperaturen har mindre effekt på lengden ved TAP enn ved klekking framgår også av resultater fra Solemdal (1970, Figur 4). Hvor stor effekten er av temperaturen lar seg ikke fastsette, siden det er egg fra forskjellige morfisk som er inkubert ved de ulike temperaturer (op.cit).

At andre forhold enn temperaturen synes å spille inn på klekketidspunktet i forhold til ontogenesen, fremgår av Figur 18, hvor larvens utviklingsgrad, her uttrykt ved larvens lengde ved 50% klekking, ved 4°C er sett i sammenheng med variasjonen i klekketid. Som nevnt er korrelasjonen statistisk signifikant.

En del av variasjonen i klekketidspunktet i Figur 18 skyldes variasjon i middeltemperatur mellom gruppene. Temperaturområdet går fra 3,8 til 4,2°C (Figur 20). Går man inn på kurven i Figur 13 ser vi at denne variasjon kan forklare en variasjon i inkubasjonstid på ca. 1,5 døgn. Variasjonen i Figur 18 er imidlertid på 5 døgn.

Det er dessuten også sannsynlig at variasjonen i lengde ved 50% klekking også skyldes variasjon i eggstørrelse (neste kapittel).

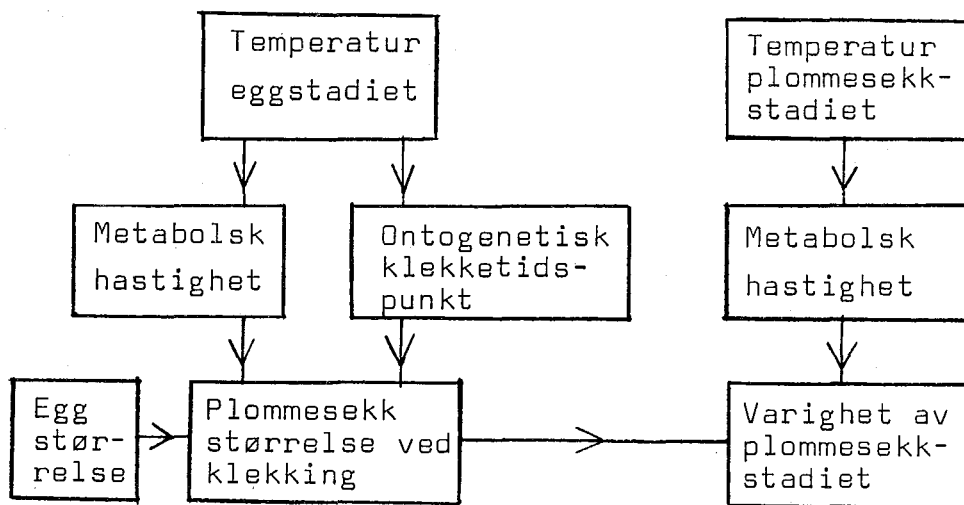
Resultatene fremstilt i Figurene 15 og 18 bekrefter begge at klekkingen kan skje på forskjellige tidspunkt i den embryonale utvikling. Dette er forhold som uheldigvis ikke ble påaktet under design av eksperimentet.

Dannevig (1895) mente at små egg klekker tidligere enn store egg fra samme art. Denne hypotesen støttes også av den tidligere nevnte faktor om oksygenmangel som utløser av klekking, i det mindre egg også har en mindre respirasjonsoverflate. Hvis dette skulle være tilfelle vil larver fra små egg selv være små ved klekking, ikke bare på grunn av den mindre plomme-masse i utgangspunktet, men også på grunn av at de er klekket tidligere i ontogenesen. Dette vil i så fall komplisere årsaksforholdet mellom eggstørrelse og larvestørrelse ved 50% klekking (neste kapittel).

I Figur 19 er klekkesetidspunktet satt opp som funksjon av eggdiameter. Det er ingen påvisbar korrelasjon mellom de to variablene. Materialet gir derfor ingen grunn til å anta noen sammenheng mellom eggstørrelse og inkubasjonstid. Dette er også i overensstemmelse med resultater fra en undersøkelse på sildeegg (Blaxter og Hempel 1963).

Når en larve klekker senere i den ontogenetiske utvikling er den lengre ved klekking, men den har følgelig også mindre plommesekk. Den har derfor kortere tid frem til plommesekken er absorbert. Som ovenfor nevnt klekker larvene tidligere i utviklingen ved høyere temperaturer enn ved lavere (Lillelund 1967, Solemdal 1970). Plommesekkstadiet for en larve inkubert ved en temperatur omfatter følgelig ikke samme utviklingsperiode som for en larve inkubert ved en annen temperatur, selv om temperaturen under plommesekkstadiet er den samme for begge arter.

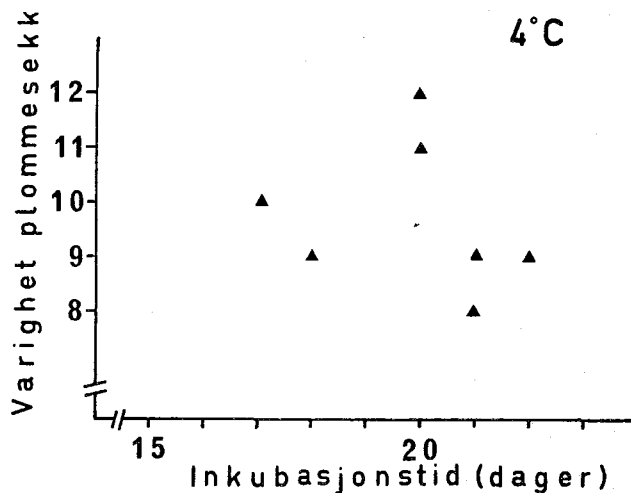
Figur 16 må forstås i lys av dette. Hvor lenge larven kan leve på plommemassen etter klekking er avhengig av hvor mye plommemasse den har i utgangspunktet ved klekking og forbruksraten under plommesekkstadiet. I tillegg til eggstørrelsen er det temperaturen som er den viktigste faktor som bestemmer varigheten av plommesekkstadiet, ikke bare fordi den styrer den metabolske hastighet, men også fordi den påvirker det ontogenetiske klekkesetidspunktet. I Figur 21 er de viktigste faktorer som bestemmer varigheten av plommesekkstadiet fremstilt i et kausal blokkdiagram.



Figur 21. Kausaldiagram for faktorer som påvirker varigheten av plommesekkstadiet.

Som nevnt ovenfor så fremgår det av Figur 18 at det er en sammenheng mellom larvens lengde ved 50% klekking og inkubasjonstid selv når temperaturen er relativt konstant. Dette er forklart med at 50% klekking skjer på forskjellig tidspunkt i den embryonale utvikling for gruppene. Man skulle da forvente at en kort inkubasjonstid skulle gi en relativ forlengelse av plommesekkstadiet, mens for en lang inkubasjonstid er forholdet omvendt.

I Figur 22 er varigheten av plommesekkstadiet for de 7 gruppene som levde så lenge ved 4°C søkt sett i sammenheng med inkubasjonstid. Ingen klar korrelasjon synes å fremkomme, men en avdekking av sammenhengen forvanskes med eggstørrelsens innvirkning på varigheten av plommesekkstadiet. Som vist i Figur 19, så synes ikke eggdiameteren å ha noen innflytelse på den andre variabel, inkubasjonstiden.

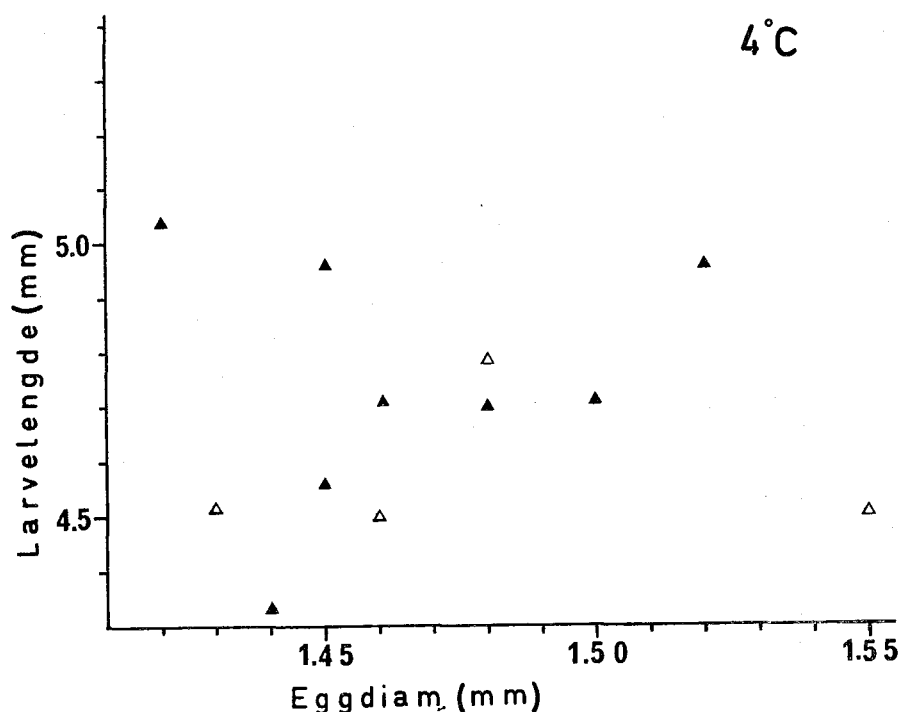


Figur 22. Plommesekkstadiets varighet som funksjon av inkubasjonstid ved 4°C.

## VI. EFFEKT AV VARIASJON I EGGDIAMETER

### Resultater

De egg-gruppene som overlevde forbi klekking ved 4°C ga grunnlag for å se på eggstørrelsens effekt på larvelengden ved 50% klekking. Figur 23 viser dette forholdet.



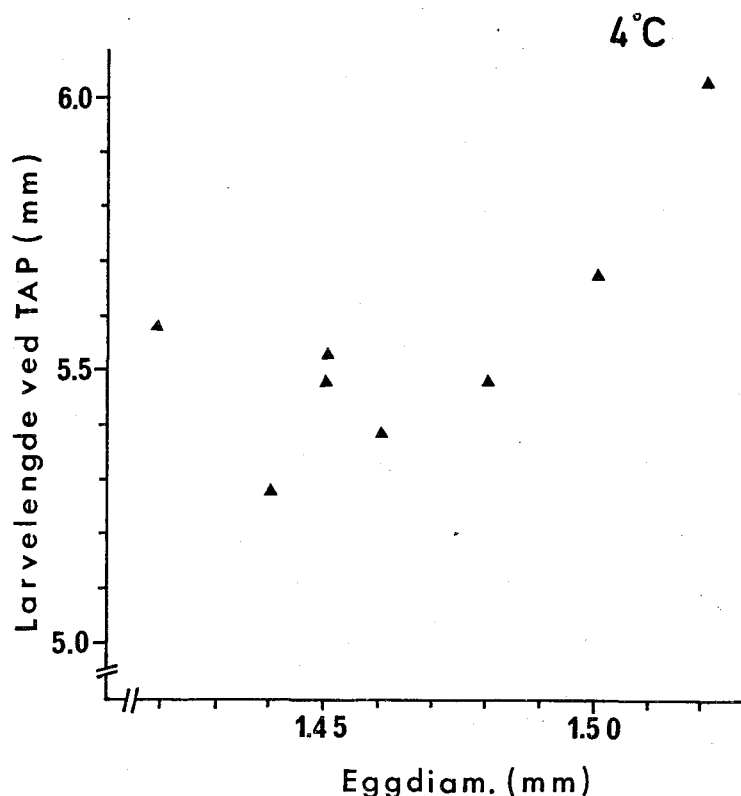
Figur 23. Middel larvelengde ved 50% klekking som funksjon av middel eggdiameter    ▲: Gruppen overlevde fram til tidspunkt for absorbert plommesekk (TAP)    △: Gruppen døde før.

Mens den midlere eggdiameter varierer fra 1,42 til 1,55 varierer larvegruppens midlere lengde ved 50% klekking fra 4,3 til 5,0 mm. Noen klar sammenheng fremgår ikke av figuren.

Determinasjonskoeffisienten i en regresjonsanalyse (Zar 1974) mellom de to variable har en verdi  $r^2 = 0,00$  som sier oss at ikke noe av variasjonen i lengde ved klekking kan forklares med variasjonen i eggdiameter.

På grunn av dødelighet på plommesekkstadiet er der ikke mål for larvens lengde ved nettopp absorbert plommesekk (TAP) for alle grupper. De åtte grupper som er målt ved TAP er markert i Figur 23 med helskraverte punkter, de andre med åpne. Determinasjonskoeffisienten  $r^2$  for bare disse punkter er 0,02, som igjen ikke gir grunn for å anta et kausalitetsforhold mellom eggdiameter og larvelengde ved klekking.

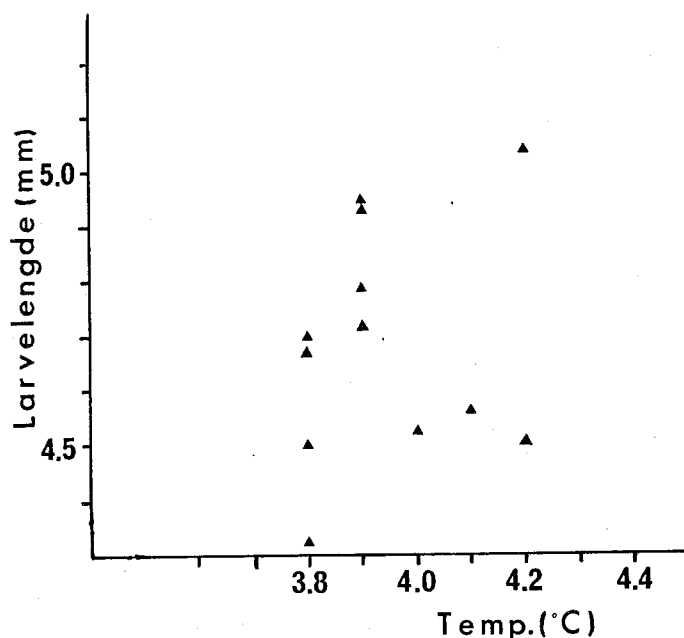
Figur 24 omhandler de samme gruppene, men ved TAP. Larvenes middellengde ved TAP er her fordelt med hensyn på eggdiameter, og figuren viser en økende larvelengde ved TAP for en økende eggdiameter. To av lengdene ved TAP er estimert da disse gruppene



Figur 24. Middellarvelengde ved TAP som funksjon av middellarvelengde ved TAP.



døde på plommesekkstadiet ved 4°C, men overlevde ved 2°C. Temperaturen har bare liten innflytelse på lengden ved TAP (Figur 15b) og estimatet av lengde ved TAP for 4°C er kommet frem ved å trekke 0,1 mm fra lengden for 2,5°C. At korreksjonen er av rett størrelsesorden støttes også av Solemdal (1970, Figur 4). Determinasjonskoeffisienten i Figur 24 er  $r^2 = 0,52$  og sier at 52% av variasjonen i lengde ved TAP kan tilskrives variasjonen i eggdiameter (Zar 1974). Sammenhengen er også statistisk signifikant i det korrelasjonskoeffisienten  $r = 0,72$ , og har en kritisk verdi  $r_{0,05} = 0,707$  for  $n=8$ .



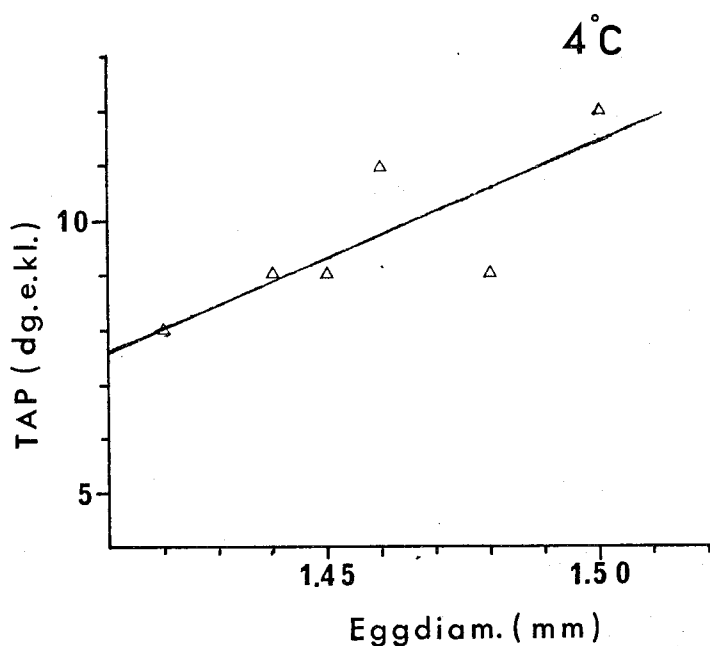
Figur 25. Larvens lengde ved 50% klekking fordelt med hensyn på inkubasjonstemperatur.

Som nevnt i forrige kapittel har Solemdal (1970) vist at larvens lengde ved klekking varierer som funksjon av inkubasjonstemperatur, i det en høyere inkubasjonstemperatur gir en kortere larve ved klekking.

Det kan derfor innvendes til Figur 24 at den uønskede variasjon i inkubasjonstemperatur mellom gruppene (Tabell 4, s.21) kan komme inn som underliggende årsaksforhold. Av Figur 25 fremgår det imidlertid at det ikke synes å være noe funksjonsforhold

mellom larvens lengde ved klekking og inkubasjonstemperatur innenfor det snevre temperaturintervall som her gjelder ( $0,4^{\circ}\text{C}$ ). I kontrast til de ovennevnte resultater er tvert imot den larvegruppen som er lengst inkubert ved høyest temperatur og den som er kortest, er inkubert ved den laveste temperatur innenfor intervallet.

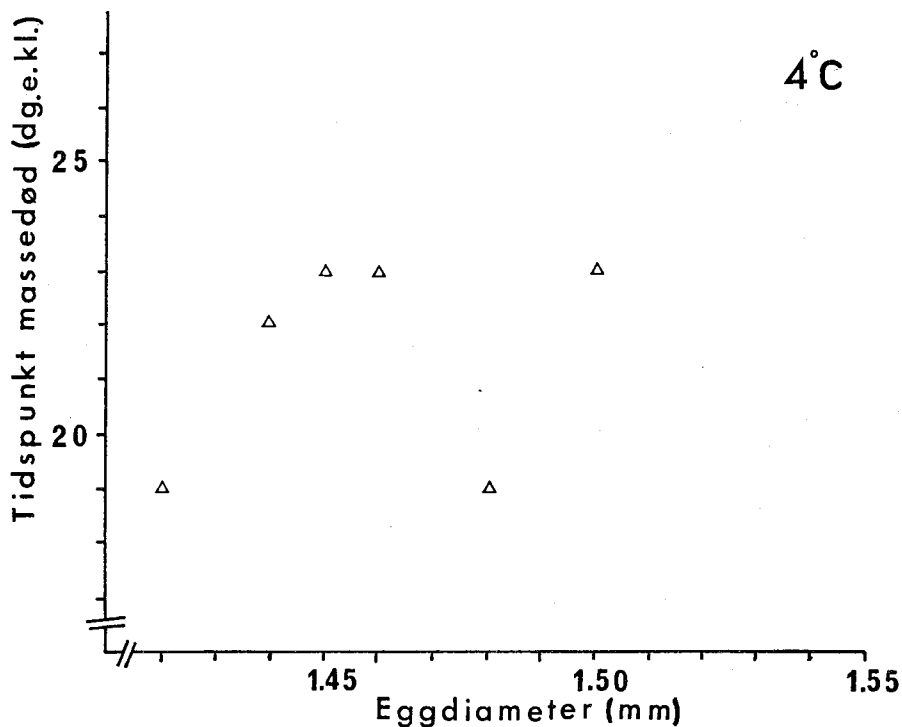
I Figur 26 er varigheten av plommesekkstadiet fordelt med hensyn på eggdiameter. Med en økning i eggdiameter fra 1,42 til 1,50 mm så øker varigheten av plommesekkstadiet fra 8 til 12 dager, en økning på 50%.



Figur 26. Varighet av plommesekkstadiet som funksjon av middel eggdiameter.

En lineær regresjon av TAP på eggdiameter gir den inntegnede linjen som kan beskrives med funksjonen  $P = 40,8 \cdot D - 50$  der P er varigheten av plommesekkstadiet i dager og D er eggdiameter. Determinasjonskoeffisienten har en verdi  $r^2 = 0,60$ .

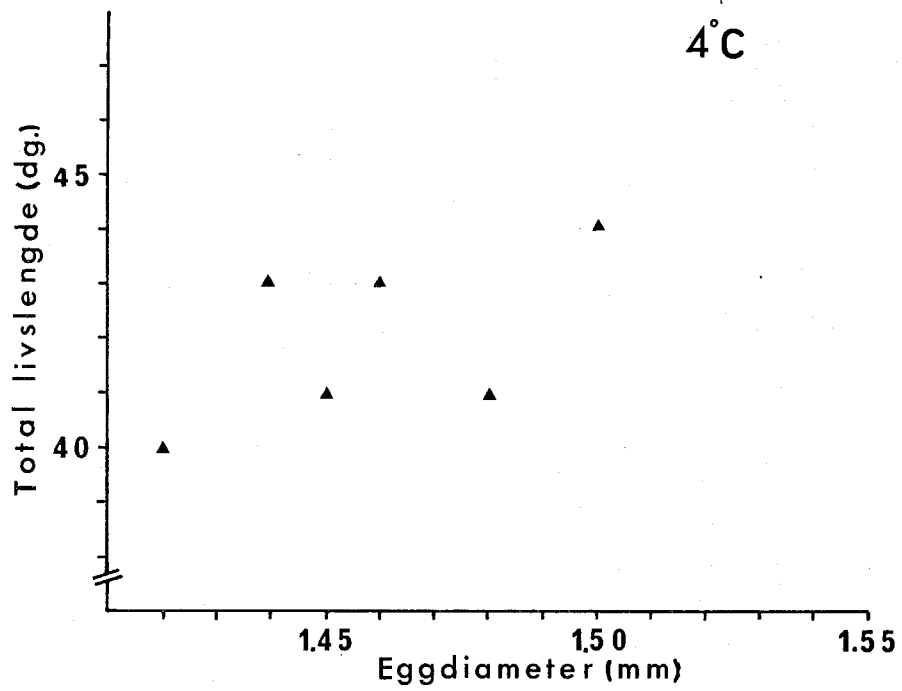
Massedød inntrådte fra 19 til 23 dager etter klekking med 23 dager som det hyppigste blant gruppene. I Figur 27 er larvens livslengde frem til massedød sett i sammenheng med eggstørrelsen. En lineær regresjon mellom eggdiameter og levealder ga en determinasjonskoeffisient  $r^2 = 0.09$ .



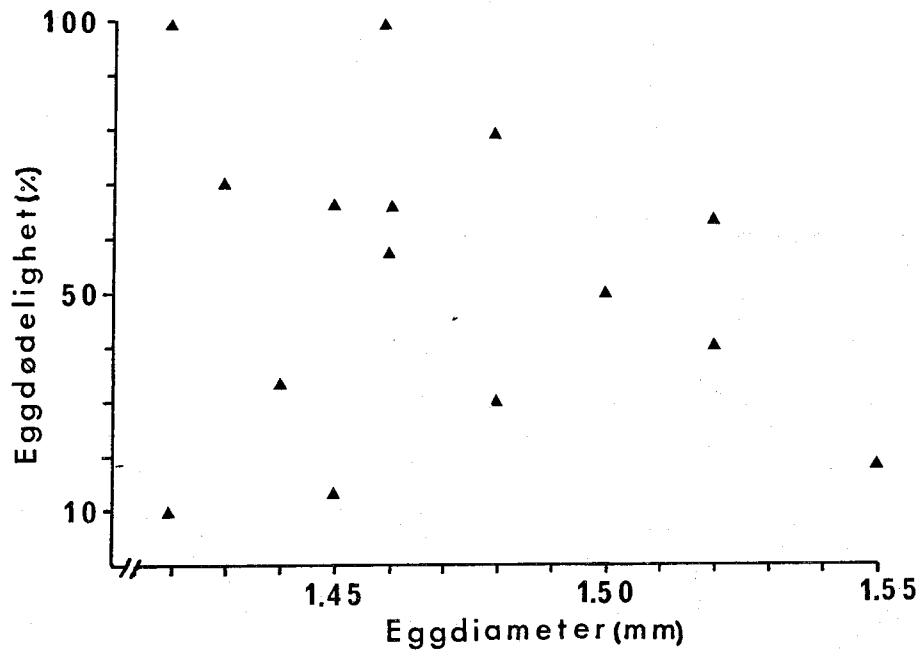
Figur 27. Larvens levealder som funksjon av eggdiameter.

Den totale livslengde for hver gruppe ble funnet ved å summere inkubasjonstid og tidsrom fra klekking til sultedød. En fikk derved korrigert for variabiliteten i klekkeskillepunktet. Dette er fremstilt i Figur 28. En regresjonsanalyse mellom den totale livslengde og eggdiameter ga en determinasjonskoeffisient  $r^2 = 0,35$ .

I Figur 29 er dødeligheten på eggstadiet forsøkt satt opp som funksjon av eggdiameter. Ingen sammenheng fremgår og variablene har en korrelasjon  $r$  lik  $-0,06$  (ikke sign.).



Figur 28. Total livslengde fra klekking til sultedød som funksjon av middel eggdiameter.



Figur 29. Eggdødelighet under inkubasjon fremstilt som funksjon av middel eggdiameter.

## Diskusjon

Blaxter og Hempel (1963) har undersøkt effekten av eggstørrelse på larver av sild og fant en positiv sammenheng mellom eggstørrelse og larvens lengde ved klekking. Dette er også påvist på torsk (Solemdal 1970) og laks (Fowler 1972). I Figur 23 er ikke denne sammenhengen statistisk signifikant.

Årsaken til den dårlige korrelasjon er sannsynligvis at variasjonen i klekkespunktet virker inn som en underliggende variabel. Som vist i Figur 18 er det en sammenheng mellom larvens lengde ved 50% klekking og inkubasjonstid uten at forskjellen i inkubasjonstid kan føres tilbake til forskjell i eggstørrelse eller temperatur (Figur 19).

Et poeng er imidlertid at ved å korrelere eggdiameter med lengden ved TAP i stedet for ved 50% klekking øker determinasjonskoeffisienten fra 0,02 til 0,52. Ved 50% klekking (Figur 23) sammenlignes ikke larver som er på samme utviklingsstadium. TAP (Figur 24) som ontogenetisk stadium (ikke som dager etter klekking) er derimot uavhengig av variasjonen i klekkespunktet. Derfor den høyere determinasjonskoeffisienten i dette tilfellet.

Det samme forhold synes å gjøre seg gjeldende når eggdiameter korreleres med henholdsvis levealder og total livslengde (Figur 27 og 28), noe som gir en økning i determinasjonskoeffisienten fra 0.09 til 0.35.

Det er uklart om den ontogenetiske variasjon i klekkespunktet og derved variasjon i larvens lengde ved klekking som er funnet i denne oppgaven skyldes spesielle laboratorietekniske forhold eller om også andre faktorer enn temperaturen virker inn på klekkespunktet. Som ovenfor nevnt så er det ved økende eggstørrelse påvist en økende lengde for larven ved klekking. For-

holdet må regnes som godt akseptert innenfor forskningen på egg og larver. Derimot å forklare forholdet er vanskelig, og jeg har ikke kommet over noen forfatter som har søkt å forklare det. Hvorfor vil en larve som har en stor plommemasse i reserve vokse mer i egget enn en larve som har mindre plommemasse, når begge har plommemasse igjen ved klekking ? Er det en reguleringsmekanisme mellom total mengde av plommemasse og vekstraten før plommesekken er oppbrukt ? Dette er lite sannsynlig. To andre faktorer synes å være mer naturlig til en forklaring av forholdet:

- a) Klekkespunktet er avhengig av eggdiameteren. Det vil si at larver fra små egg er små ved klekking fordi de klekker tidligere enn larver fra store egg.
- b) Det mindre volum i de små eggene virker begrensende på veksten.

Den første hypotesen har vært nevnt tidligere (s. 50) og resultatene i Figur 19 støtter ikke opp om den. Eksperimentet er imidlertid ikke satt opp med henblikk på å teste denne hypotesen, derfor er også kontrollbetingelsene for dårlige. Analytisk står hypotesen sterkt og et nytt eksperiment med bedre kontrollbetingelser må til før den kan forkastes.

Den andre hypotesen er av mer spekulativ karakter og får bli uten videre kommentarer.

Blaxter og Hempel (1963) har innført et nyttig begrep innenfor forskningen på larvestadiet på fisk. Det er det såkalte "point of no return" (PNR) som er det tidspunkt hvor larven er for svak til å spise. Mellom det tidspunkt hvor larven er funksjonell for å oppta ytre føde og PNR ligger et viktig tidsrom i økologisk

sammenheng. Innenfor dette tidsrom må larven ha mat for å kunne overleve. Flere forfattere mener at årsklassens styrke for de store fiskebestander blir bestemt i denne periode, den såkalte kritiske fase i fiskens liv (Hjort 1914).

Som vist i Figur 26 så inntreffer TAP for larver fra store egg senere enn fra små egg, og man kan da også forvente at PNR inntreffer senere. Larver fra store egg har derfor et større tidsrom å finne mat innenfor enn larver fra små egg, hvilket teoretisk skulle gi de store eggene størst overlevelsessevne.

TAP ligger midt i perioden for larvens første næringsopptak. I Figur 24 er det vist en sammenheng mellom eggdiameter og larvens lengde ved TAP. Med en økning i eggdiameter fra 1,42 til 1,52 mm er det en økning i larvens lengde fra 5,25 til 6 mm, en økning på 0,75 mm. I følge Zar (1974) sier determinasjonskoeffisienten  $r^2$  hvor stor del av variasjonen i  $y$  som kan tilskrives en variasjon i  $x$ . Koeffisienten er her  $r^2 = 0,52$ , dvs. 52% av variasjonen i larvelengde ved TAP kan tilskrives variasjon i eggdiameteren. Dette utgjør ca. 0,4 mm. Dette mål er ment som en antydning og ikke en konklusjon. Målet vil sannsynligvis øke med et større antall målepunkter siden  $r^2$  da ventelig vil øke.

Det er grunn til å anta en sammenheng mellom lengde og svømme- hastighet hos larven og dermed hvor stort volum den kan avseke pr. tidsenhet i jakt på byttedyr (Rosenthal og Hempel 1970). Av denne grunn synes larver fra store egg ikke bare å ha et større tidsrom å finne sin første føde innenfor (senere PNR), men også å ha større effektivitet i fødeopptaket.

For å knytte dette sammen med virkningen av morfiskens alder på eggstørrelse (Kap. IV) så synes det å være fornuft i en hypotese om at eldre morfisk gir larver med større overlevelsessevne under perioden for første næringsopptak, enn yngre fisk, uten at sammenhengen her er vist ved statistisk signifikans.

Den reelle implikasjon av disse faktorer i larvenes naturlige miljø er mer usikker, og en test av larvenes overlevelsessevne ligger utenfor rammen av denne oppgaven.

## VII. DEN ONTOGENETISKE VARIASJON I KLEKKETIDSPUNKTET OG DENS BETYDNING FOR FORSKNINGSMETODIKKEN

Når man skal studere intraspesifikk variasjon på et materiale er det viktig at materialet er mest mulig ensartet med henblikk på andre variable enn de som undersøkes, hvis disse andre variable kan virke inn på resultatet. Undersøker man f.eks. variasjon i morfologiske trekk er det nødvendig at man sammenligner dyr av lik utviklingsgrad.

I en del undersøkelser på effekten av eggstørrelse har det vært brukt å sammenligne larvene ved 50% klekking. I kapittel V og VI er det blitt vist at å sammenligne larvene på dette tidspunkt fører minst en ekstra variabel inn i analysen, da klekkingen kan skje til forskjellig tid i den embryonale utvikling (ontogenesen). Man sammenligner altså ikke larver som er like utviklingsmessig.

At klekketidspunktet varierer har betydning for en rekke variable som brukes i en analyse av intraspesifikk variasjon. De viktigste er:

- a) Inkubasjonstid - regnet fra befruktning til 50% klekking.
- b) Larvens lengde eller andre morfologiske trekk ved 50% klekking.
- c) Varigheten av plommesekkstadiet regnet fra 50% klekking.
- d) Tidspunkt for første næringsopptak regnet fra 50% klekking.
- e) Larvens levealder regnet fra 50% klekking.

Vil man gjøre analysen uavhengig av variasjonen i klekketidspunkt må man ta utgangspunkt i et ontogenetisk tidspunkt der f.eks. et organ dannes (funksjonell munn, øyne, tarm) eller



f.eks. tidspunkt når plommesekken er absorbert. Som et ontogenetisk null i tid kan man bruke befruktningstidspunktet.

I Figur 30 a og b er satt opp kausaldiagram for en analyse av intraspesifikk variasjon og som tidsvariable bruker henholdsvis dager etter 50% klekking (Figur a) og dager etter befruktning (Figur b). Den siste er uavhengig av klekkes-tidspunktet og gir også derfor et enklere kausalforhold.

I Kapittel V og VI har det vært flere ganger hvor forhold har vært analysert etter henholdsvis modell a og b i Figur 30:

Modell a: Temperaturenns effekt på inkubasjonstid (Figur 13).

" " på larvens lengde ved klekking (Figur 15a).

" " varighet av plommesekkstadiet (Figur 16).

Eggdiameterens effekt på larvens lengde ved klekking (Figur 23).

" " varigheten av plommesekkstadiet (Figur 26).

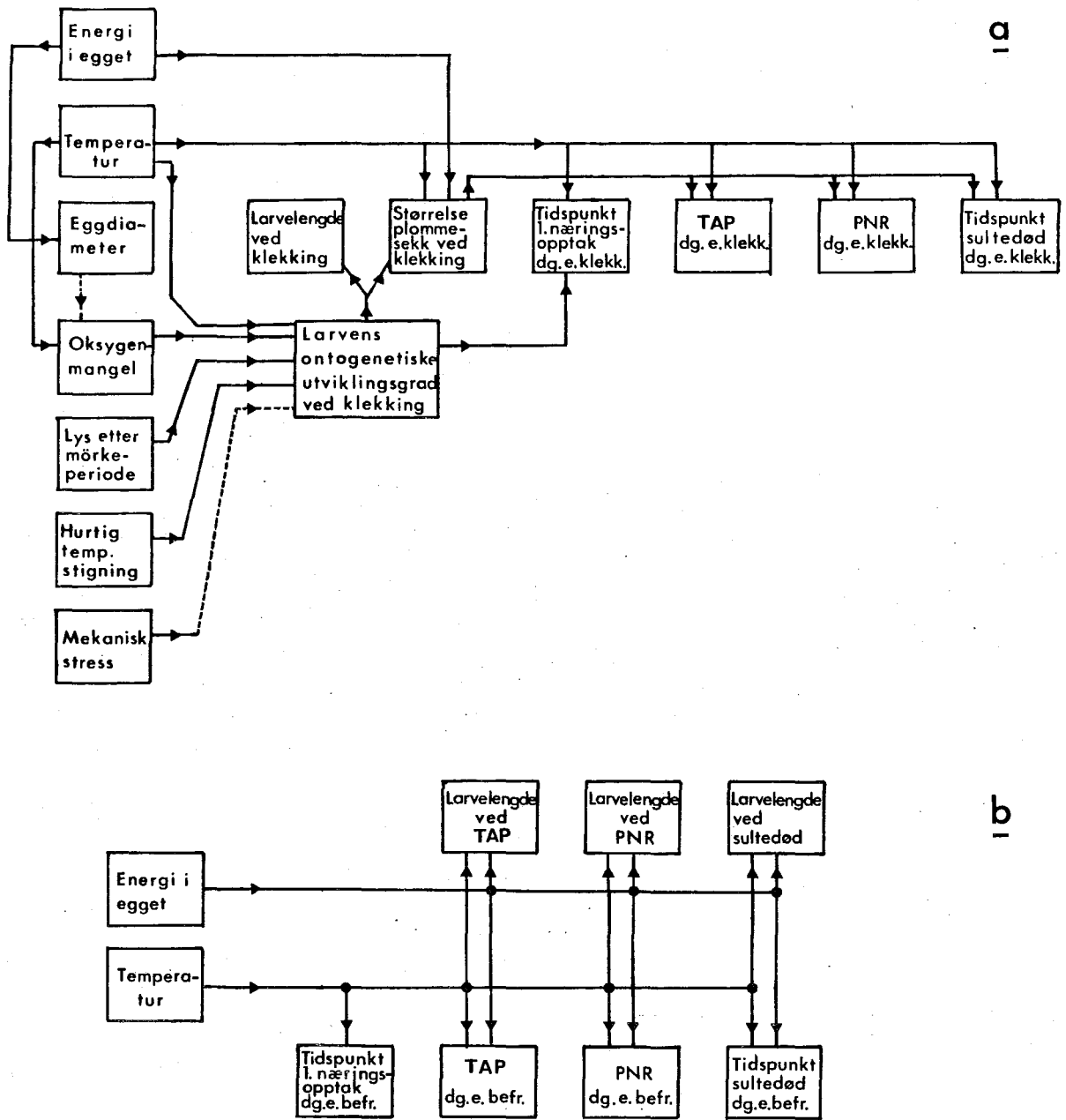
" " larvens levealder fra klekking til sultedød (Figur 27).

Modell b: Temperaturenns effekt på larvens lengde ved TAP (Figur 15b).

Eggdiameterenns effekt på larvens lengde ved TAP (Figur 24).

" " total levealder fra befruktning til sultedød (Figur 28).

En sammenligning mellom analyse etter modell a og etter modell b (Figur 15a og 15b, Figur 23 og 24, Figur 27 og 28) ga i alle tilfelle en klarere sammenheng når modell b var benyttet (se Kapittel V og VI).



Figur 30. To kausaldiagram som tar utgangspunkt i henholdsvis dager etter 50% klekking (Figur 30a) og dager etter befruktning (Figur 30b) som tidsvariabel. ----- : ikke empirisk påviste rela- sjoner.

## VIII. VARIASJON I LARVENS SPESIFIKKE VEKT UNDER SULT

### Innledning

Fiskevev har en tetthet på omkring 1,076 mens ferskvann og sjøvann har en tetthet på henholdsvis 1,0005 og 1,026 (Lagler, Bardach, Miller 1962). Fisk vil derfor i likhet med andre marine organismer måtte utføre et konstant arbeid for å holde seg flytende, om ikke de har utviklet spesielle løsninger som senker fiskens egenvekt.

Tre mekanismer er utviklet hos marine organismer for å holde dem flytende, og alle tre mekanismer finner vi også hos fisk. Fisk kan minke sin spesifikke vekt ved å lagre vann med lavere salinitet enn det omgivende, den kan ha utviklet spesielle fettreservoarer som senker den spesifikke vekt eller den kan ha utviklet luftrom, da i form av en svømmeblære. De nevnte mekanismer setter alle fisken i stand til å spare energi som ellers ville måtte bli brukt til å produsere en oppoverrettet hydrodynamisk kraft under svømming.

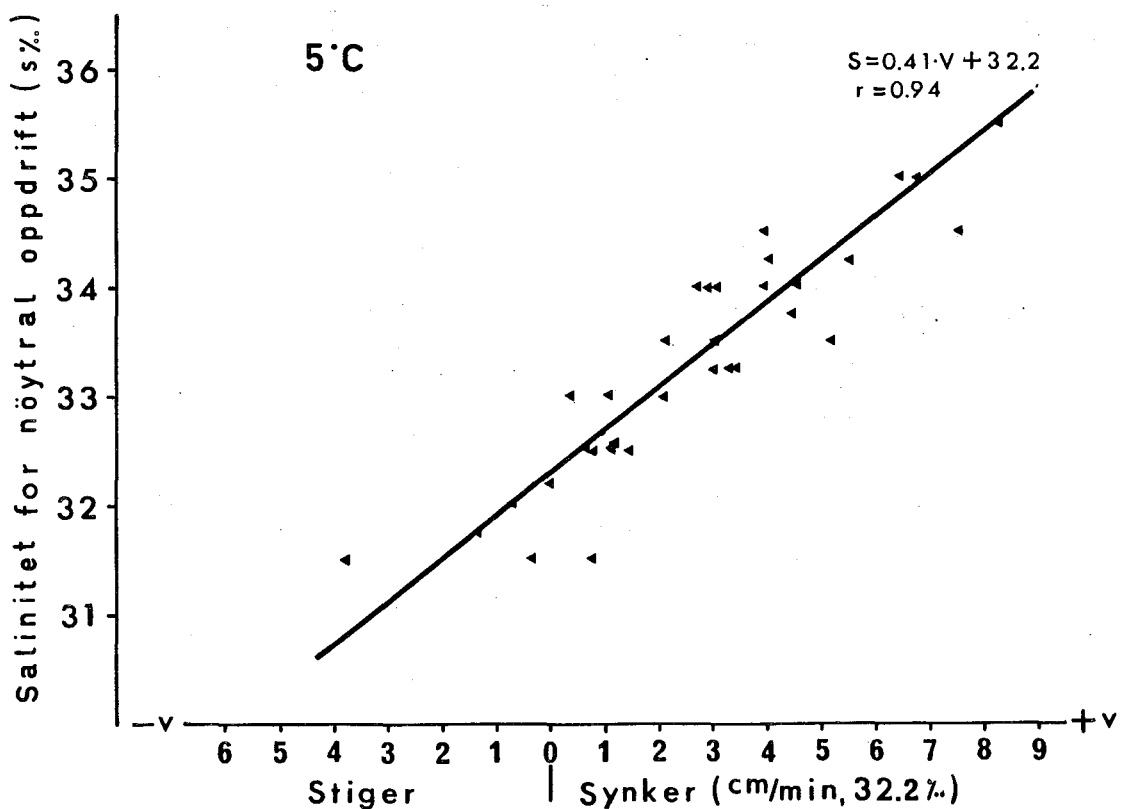
På larvestadiet da larven har begrensede næringsreserver og det førstønæringsopptak ikke er kommet i gang, er det mulig at slik energibesparing kan ha stor betydning for larvens overlevelses-evne.

Ansjosarten Engraulis mordax fyller ikke sin svømmeblære med luft før en tid etter det første næringsopptak og vekst på grunn av dette er kommet i gang (Hunter og Sanchez 1976). Fra foreløpige undersøkelser ved Havforskningsinstituttet i Bergen synes dette også å være tilfelle for torskelarver. Larvematerialet til denne oppgaven strakk seg fra klekking og frem til 27 dager etter dette, og det ble ikke observert noen gassfylt svømmeblære hos noen av larvene. De mekanismer som larvene da kan benytte seg av for ikke å synke på det tidlige stadium er å opprettholde fettreservoarer i kroppen og å ha kroppsvæske med lav osmolaritet.

To anvendte metoder for å måle larvens egenvekt er å måle dens synkehastighet i temperatur-og salinitetsstandardisert sjøvann (Blaxter og Ehrlich 1974), eller ved å finne den salinitet hvor larven holder seg nøytralt flytende (Solemdal 1971).

### Resultater

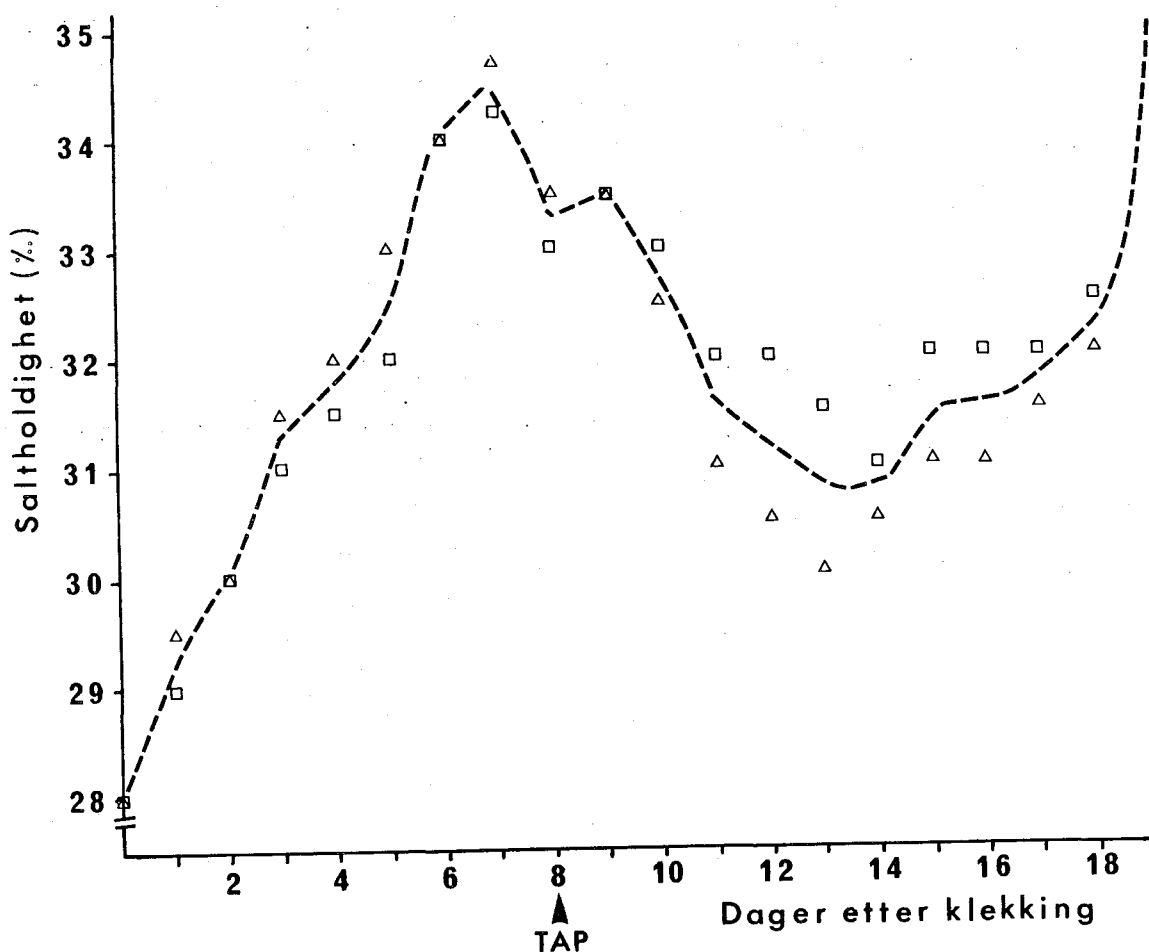
Figur 31 viser sammenhengen mellom synke/stigehastighet ved 32,2‰ og den salinitet hvor larven har nøytral oppdrift. Dataene gir en korrelasjon mellom variablene  $r = 0,94$ . En



Figur 31. Sammenhengen mellom synke/stigehastighet i 32,2‰ og den korresponderende salinitet hvori larven er nøytral. Regresjonslinjen inntegnet v:synkehastighet, s:salinitet for nøytral oppdrift.

regresjon av salinitet for nøytral oppdrift på synkehastighet i 32,2% gir den inntegnede linjen som har funksjonen  $S = 0,41 V + 32,2$  der  $V$  = synkehast. (negativ  $V$  = stigehast.) og  $S$  = salinitet for nøytral oppdrift.

Har man gitt larvens synke/stigehastighet i 32,2% kan man også angi i hvilke saltholdigheter larven er nøytral, synker eller holder seg flytende. I vannmasser med en stigende saltholdighet mot bunnen kan man på grunnlag av dette angi et dyp hvor larven vil slutte å synke og vise nøytral oppdrift.



Figur 32. Forandring i larvens egenvekt fra klekking til sultedød, uttrykt ved den salinitet hvor larven er nøytral. □ og △ betegner separate grupper.

Figur 32 viser variasjonen i larvens egenvekt uttrykt ved den salinitet hvor larven er nøytral i oppdrift. Kurvene er basert på daglige målinger av to larvegrupper fra klekking til sultedød.

Det fremgår av figuren at larven har en økende spesifikk vekt fra klekking og frem mot tidspunktet for absorbert plommesekk (TAP). Fra dette tidspunkt avtar den spesifikke vekt, frem mot ca. 14 dager etter klekking for igjen å øke frem til sultedød.

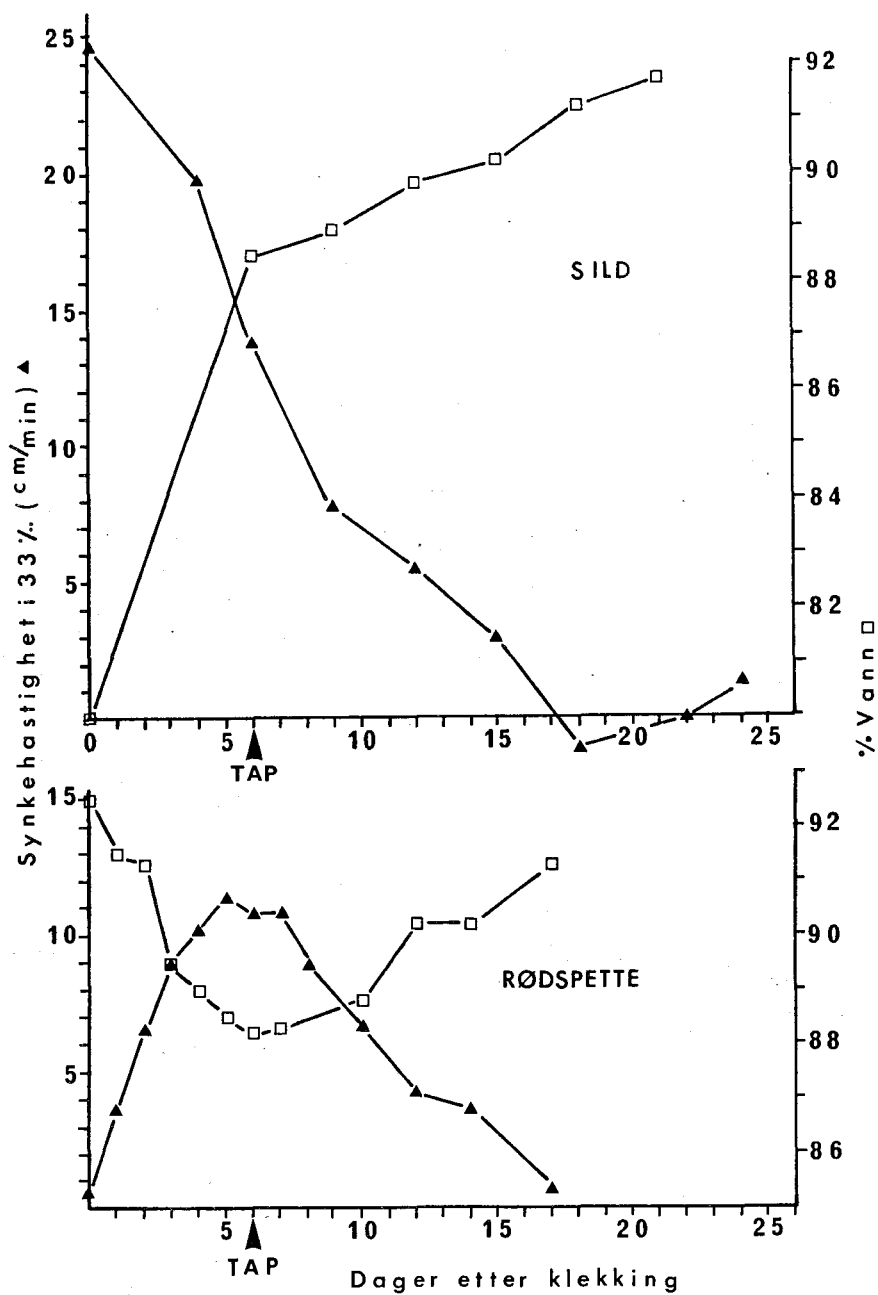
### Diskusjon

Det er interessant å sammenligne disse resultater med resultater fra et lignende forsøk som Blaxter og Ehrlich har utført på rødspette og sildelarver (Blaxter og Ehrlich 1974). Resultatene av disse er gjengitt i Figur 33.

Det fremgår av figuren at sild har en avtagende spesifikk vekt fra klekking og 18 dager utover, mens rødspettelarver viser den samme variasjon i spesifikk vekt som ovenfor vist for torske-larver.

Forskjellen i kurveforløpet for på den ene siden torsk og rødspettelarver, på den andre siden sildelarver, skyldes at de klekkes fra henholdsvis pelagiske og demersale egg. Torsk og rødspetteegg har høyere vanninnhold i plommemassen enn sildeegg. Dette er den viktigste mekanismen til å holde de førstnevnte flytendene. Fettinnholdet i torskeegg er for lavt til å gjøre seg betydningsfullt gjeldende, det utgjør ikke mer enn høyst 0,6% av eggets våtvekt (Solemdal, upubliserte data).

I Figur 33 er også inntegnet variasjonen i vanninnhold hos larvene i perioden. Det fremgår at variasjonen i spesifikk vekt har nær sammenheng med variasjonen i vanninnhold. I motsetning til



Figur 33. Variasjon i synkehastighet ▲ og i vanninnhold □ for sild og rødspettelarver. (Fra Blaxter og Ehrlich 1974).

hos sildelarver så minker vanninnholdet hos rødspettelarvene fra klekking og frem til TAP. Det synes klart at dette er den vik-

tigste mekanismen for rødspettelarvene til å regulere fra en passivt flytende tilstand til en nøytral egenvekt. Dette setter larven i stand til å bevege seg aktivt med minimum energikostnader. Variasjonen i vanninnhold hos torskelarver har ikke vært undersøkt, men det antas at det viser samme generelle forløp som vist for rødspettelarver.

Det er kjent at torskelarver i de første dagene etter klekking flyter med plommesekken i været. Etter 2-3 dager må tyngdepunktet ha forandret seg siden den da har dreiet  $180^{\circ}$ . I samme periode antas det relative vanninnhold å synke hos torskelarven som hos rødspette (Figur 33), og det er da sannsynlig at larven forandrer tyngdepunktet ved å konsentrere plommemassen.

Ved TAP har sild og rødspettelarver omtrent samme spesifikke vekt (Figur 33, synkehastighet 11-13 cm/min), og etter dette tidspunkt viser kurvene noenlunde det samme forløp for begge arter. Det er altså i tiden før TAP at larver fra disse pelagiske og demersale egg viser forskjell i spesifikke vekt.

Kurveforløpet i Figur 32 forklares således: fra klekking frem mot TAP øker torskelarvens spesifikke vekt sannsynligvis fordi vanninnholdet i plommesekken og i de subdermale rom avtar. Etter denne tid avtar den spesifikke vekt fordi tunge proteinmolekyler forbrukes fra vev og eventuelt fra den subdermale væske, samtidig som det forbrukte muskelprotein erstattes med vann (Love 1970). Etter 12 dager er den spesifikke vekt igjen økende. Dette har sannsynligvis sammenheng med at osmoreguleringen gradvis begynner å svikte og larven taper vann og dør kort tid etter.

De subdermale rom hos rødspette og torskelarver er så store at de antas å utgjøre et viktig bidrag til å holde larven flytende (Shelbourne 1956). Shelbourne fant at larver fra demersale egg ikke har subdermale rom. Disse kan derfor ikke utnytte den samme mekanisme som f.eks. rødspettelarver for holde seg flyt-



ende. På den annen side vet vi av Figur 33 at rødspette og sildelarver har omtrent samme spesifikke vekt ved TAP. Det er derfor sannsynlig at det er det høyere fettinnhold i sildeegg (11-49% av tørrvekt, Nikolskii 1969) som kompenserer for de manglende subdermale rom slik at larven får en lav spesifikk vekt.

Energetisk er det ikke godt undersøkt hvilken betydning lav osmolaritet i kroppen vil ha for larven. På den ene siden slipper larven å forbruke energi ved svømming for å holde seg oppe i vannmassene. På den andre siden må det på grunn av den lave osmolaritet i kroppsvevet stadig pumpes salter ut fra organismen. Dette krever også energi. I tråd med den sentrale biologiske tese at evolusjonen har optimalisert de fysiologiske løsninger kan man anta at osmoreguleringen er mindre energikrevende enn om larven skulle svømme for å holde seg flytende. Lasker og Theilacher (1962) har målt oksygenopptaket hos Sardinops caerulea i ulike konsentrasjoner av sjøvann. Holliday, Blaxter og Lasker (1964) har gjort det samme på sild, Clupea harengus. For begge arter ble det ikke funnet noen forskjell i oksygenopptak i de saliniteter som ble testet. Dette tyder på at energiforbruket til osmoregulering utgjør bare en liten del av den basale metabolisme.

## IX. VEKST OG KONDISJON PÅ SULTENDE LARVER

### Innledning

I den hensikt å finne et lett kjennelig sultkriterium på larven ble en del karakterer fulgt fra klekking til sultedød. Disse var foruten larvens lengde, høyden på kroppsmuskulaturen like bak anus, høyden på leveren, øyets diameter og larvens tørrvekt.

Under sult er øyet et av de organ som best bevarer sin form og størrelse hos fisk. Øyets diameter er en såkalt konservativ faktor som derfor kan fortelle oss hvor mye larven har vokst før den begynner å sulte. Larvens lengde kan ikke brukes som et pålitelig mål på vekst da lengden avtar under sult. Som selve sultkriteriet ble det forsøkt å bruke de mindre konservative størrelsene myotomenes høyde og størrelsen på leveren. Larvens tørrvekt ble også brukt som en kontroll av de andre karakterenes egnethet som kondisjonsmål.

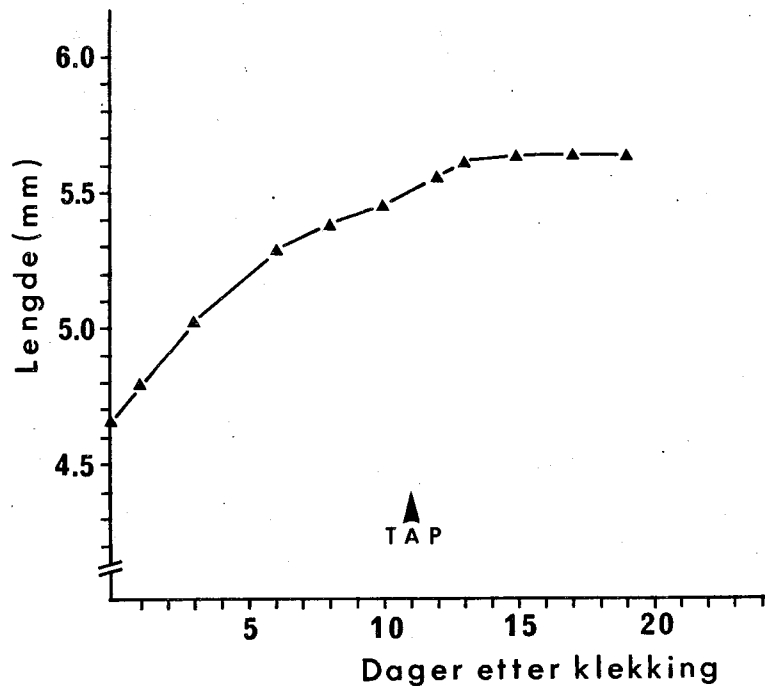
### Resultater

Lengdevekst under sult for de larvegrupper som det lyktes å bringe forbi TAP er vist i Figur 34. Den viser middellengde som funksjon av alder for 8 grupper målt med finnebrem på levende materiale. Fra 50% klekking fram til maksimum lengde vokser larvene gjennomsnittlig 0,95mm fra 4,65 mm til 5,6 mm, en økning på 20%. Vekstraten er størst i de første dagene etter klekking, og er deretter avtagende frem til noen dager etter plommesekkens absorpsjon (TAP), hvorefter vekstraten er tilnærmet null. Larven fortsetter altså å vokse noen tid etter at plommesekken er absorbert.

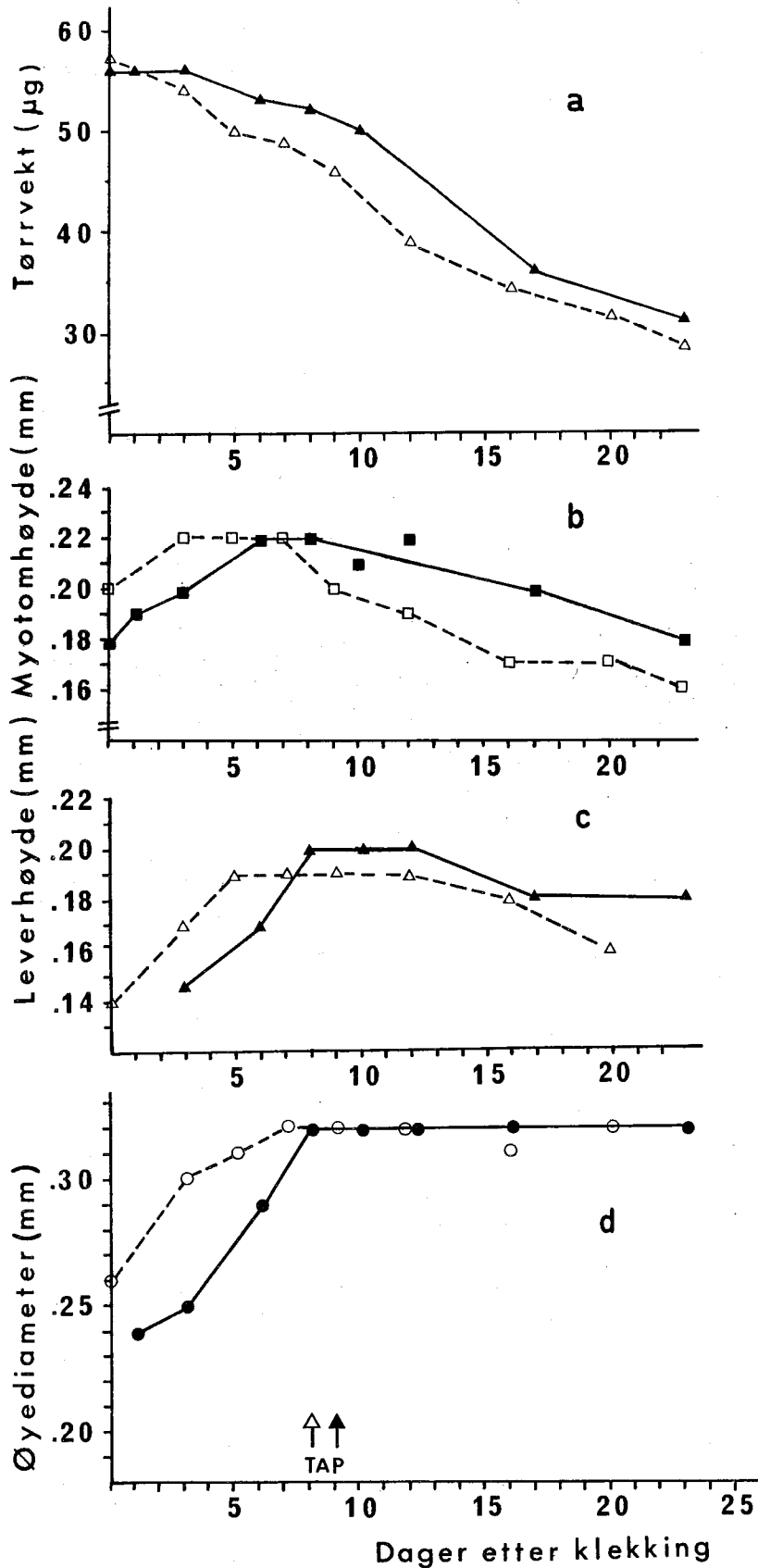
I Figur 35 a-b er vist forløpet for en del karakterer til bestemmelse av kondisjon på larven. Figur 35a viser forandring i larvens tørrvekt med plommesekk fra klekking til sultedød. Resultat-

tatene er basert på måling av larver fra to morfisk med en eggdiameter på henholdsvis 1,45 og 1,42 mm.

Selve kurveforløpet viser stor likhet for de to gruppene, men med en viss parallellforskyvning gruppene imellom. Gruppen indikert med lukkede symboler klekket tre dager tidligere enn den andre gruppen som klekket på normal inkubasjonstid (21 dg).



Figur 34. Gjennomsnittslengde for 8 larvegrupper fra 50% klekking til sultedød.



Figur 35. Utvikling av a) tørrvekt, b) myotomhøyde, c) leverhøyde og d) øyediometer for to grupper torskelarver fra klekking til sultedød. --- □ Δ ○ = gruppe I, inkubasjonstid 21 dg.  
— ■ ▲ ● = gruppe II, inkubasjonstid 18 dg.

Myotomhøyden (Figur 35b) og leverhøyden (Figur 35c) viser begge det samme utviklingsforløp. Fra klekking frem mot TAP er de økende, så følger en kort fase på 3-4 dager hvor størrelsen er konstant, hvoretter de begge er avtagende frem mot død. Leveren viser en noe senere vekst og når maksimum størrelse noen dager senere enn kroppsmuskelen. Myotomhøyden har en noe større reduksjon under sult enn leverens høyde. Dessuten er myotomhøyden lettere å måle og gir mindre målefeil. Høyden på myotomblokken regnes derfor som det beste kondisjonsmål av de to.

Øyediameteren (Figur 35d) vokser fra omkring 0,25 mm til 0,32 mm fra klekking og frem til tidspunktet for absorbert plommesekk. Etter dette og frem til død er øyets diameter konstant.

### Diskusjon

At larven fortsetter å vokse etter at plommesekken er absorbert (Figur 34) kan tyde på at larven har andre næringsreserver enn de i plommesekken. I likhet med de fleste fiskelarver fra pelagiske egg har torskelarven store subdermale væskefylte rom mellom ektoderm og mesoderm. Shelbourne (1956) mente med en fargemetode å kunne påvise proteiner i denne væsken, og at den spilte en stor rolle i transporten av næringsstoffer fra plommesekk til larvens organer. Det er derfor mulig at en del av lengdeveksten etter TAP bygger på næringsreserver i de subdermale rom.

På den andre side er det også mulig at lengdeveksten fortsetter etter at næringsreservene er brukt opp og larven har begynt å bryte ned kroppsvev. Av Figur 35b fremgår det at myotomene i

kroppsmuskelen når sin maksimale høyde like før TAP, og derfor før larven har nådd sin maksimale lengde. Det samme forhold er funnet hos sild (Blaxter og Hempel 1963).

Blaxter og Hempel (1963) og Solemdal (1970) fant henholdsvis på sild og torsk at den sultende larven avtar en del i lengde i tidsrommet like før den dør. Dette forhold ble ikke bekreftet i denne undersøkelsen (Figur 34). Det er mulig at en selektiv dødelighet med hensyn på larvens størrelse har virket maskerende på dette forhold.

Resultatene i Figur 35 a-d er basert på to larvegrupper, Gruppe I og II. Gruppe I er representert med åpne symboler i figuren og Gruppe II med lukkede. Gruppe II har en forsinket utvikling i forhold til den andre. Dette fremgår i det at reduksjonen i tørrvekt inntreffer senere, og likeledes at vekst i myotomhøyde, lever og øyediameter inntreffer senere enn for Gruppe I.

Forskjellen i kurveforløp antas å ha sammenheng med forskjell i inkubasjonstid, i det en kort inkubasjonstid gir en lite utviklet larve ved klekking. Gruppe I har en inkubasjonstid på 21 dager som er den gjennomsnittlige inkubasjonstid for alle 15 gruppene ved 4°C, mens Gruppe II har 18 dagers inkubasjonstid og er derfor også mindre utviklet ved klekking. (Temperaturen var omtrent den samme for begge gruppene, 4,1° og 4,2°C.)

Av den grunn regnes resultatene for Gruppe I som mest brukbar for en videre anvendelse.

For kurven for larvens tørrvekt (Figur 35c) synes variasjonen i stigningskoeffisienten (forandring i tørrvekt til enhver tid d "tørrvekt" ) å gjenspeile larvens aktivitetsmønster. De  
dt

første tre dager minsker larvens tørrvekt lite. I denne perioden er larven nærmest passiv og flyter i overflaten med plomme-sekken opp. Fra 3-4 dager og utover mot TAP avtar tørrvekten hurtigere. Dette antas å ha sammenheng med den økende aktivitet hos larven, noe som gir en høyere metabolsk rate. Den nærings-søkende adferd starter i begynnelsen av denne perioden (Tilseth og Strømme 1976). Etter TAP synker tørrvekten enda kraftigere. Dette kan forklares ved at larven etter at alle næringsreserver er brukt opp må bruke energi både på å bryte ned vev og til å opprettholde den fortsatt høye aktivitet. Etter ca. 16 dager kommer tilslutt en fase hvor tørrvekten igjen avtar sakte. Larven er nå igjen passiv (Tilseth og Strømme 1976) samtidig som osmoregulering og andre biologiske prosesser gradvis avtar og larven dør. Overgangen til den siste fasen faller nær sammen med "point of no return", som er funnet på eksperimentelt grunnlag (op.cit.).

Love (1970) referer til en undersøkelse på voksen karpfisk (Creach and Cournede 1965) hvor vekttapet for de forskjellige organer ble målt under sult. Det ble funnet at organene ble nedbrutt i følgende rekkefølge: tarm, lever, nyre, milt, muskel og hjerte. Hjerte og hjerne er nesten uberørt av katabolismen under sult. Øyet er et derivat av hjernen, og Figur 35d viser at det ikke finner sted noen reduksjon i øyediameteren under sult fra TAP og frem til sultedød.

Pachard og Wainwright (1974) fant at øyediameteren hos silde-larver vokser med samme rate som kubikkroten av kroppsvekten. Ved å plote logaritmen av øyediameter mot logaritmen av kubikkroten av vekten, fant de at punktene lå på en rett linje med stigningskoeffisienten 1. (En dobbel logaritmisk plotting som gir en rett linje med stigningskoeffisienten 1 kan beskrives med funksjonen  $\log y = k + \log x$  som gir  $y = k_1 \cdot x_1$  altså et proporsjonalitetsforhold (Batchelet 1971)). Øye-diameteren kan altså derved brukes om et mål på hvor mye larven har vokst.

En kontroll om det samme allometriske forhold gjør seg gjeldende for torsk krever et materiale som i alder går utover rammen for denne oppgaven. Hjernen hos fisk vokser imidlertid kontinuerlig (Geiger 1956) og øyet kan være en direkte indikator på hjernens vekst (Packard og Wainwright 1964). Om ikke torsk viser den samme allometriske konstant (stigningskoeffisient på log/log kurven), så kan vi allikevel forutsette at forholdet er allometrisk. Dette er en tilstrekkelig forutsetning for å bruke øyediameter som en indikator på vekst.

Som vist i Figur 35d minker ikke øyediameteren under sult, mens kroppslengden ifølge tidligere undersøkelser gjør det (Solemdal 1970). På sultende larver kan man derved bruke øyediameter som et mål på hvor mye larven har vokst før sult inntreffer, mens graden av sult avspeiles i tørrvekten, høyden på myotomblokken eller i leverens størrelse. Som et relativt mål på graden av utsultethet, avhengig av tidligere vekst, kan man bruke forholdet mellom øyediameter og en av de ovennevnte faktorer.

Rammen for kondisjonsundersøkelsene i denne oppgaven er å undersøke eksperimentelt forholdene hos larver som har sultet fra tidspunkt for første næringsopptak og utover. Dette skal kunne gi oss de kondisjonsmessige grenseverdier for å kunne klassifisere ut de larver som i sitt naturlige miljø ikke har startet første næringsopptak og som sulter.

I Tabell 7 er satt opp de aktuelle verdier ved tre tidspunkt: 8, 14 og 23 dager etter klekking som ligger opptil henholdsvis TAP, "point of no return" (PNR) og død på det foreliggende materiale.

Den videre anvendelse av disse data på feltmateriale ligger utenfor rammen av denne oppgaven. E. Moksness (Hovedoppgave Fiskeriologi, Bergen 1978) undersøker kondisjonsforholdene hos torskelarver som har startet første næringsopptak.



Tabell 7. Typiske verdier for larvens størrelse og kondisjon ved tre tidspunkt, TAP, PNR og massedød (4°C).

Tids- punkt	Lengde mm*	Tørr- vekt	Myotom- høyde mm	Høyde lever mm	Øye- diam. mm	Øye- diam. / Myot. høyde	Øye- diam. / Myot. høyde
TAP	5,5	50	0,22	0,20	0,32	1,45	1,60
PNR	5,6	42	0,21	0,19	0,32	1,52	1,68
Død	5,6	31	0,18	0,18	0,32	1,78	1,78

\* Målt med premordialfinne på levende larver. Gjennomsnittsverdier for alle 8 grupper som overlevde frem til sultedød. For mål uten finnebrem og korrigert for 12% skrumping under konservering trekkes 0.9 mm fra de oppgitte mål.

## X. SAMMENDRAG

1. Egg fra 14 skrei og 2 kysttorsk ble samlet inn i begynnelsen av gytesesongen i Lofoten i mars 1975. Eggene ble fraktet til Bergen, inkubert, klekket og larvene studert til de døde. Larvene ble ikke fóret.
2. De 16 egg og larvegruppene ble inkubert separat ved 4°C. Fire av egg-gruppene ble i tillegg inkubert ved 2,5°C og 5°C. Dette skulle representere ekstremtemperaturer i Lofoten over en 30-års periode. Den laveste temperatur skulle vært 2,0°C, men kjøleanleggets kapasitet gjorde ikke dette mulig.
3. Det ble undersøkt virkningen av de to variable temperatur og eggstørrelse sin innvirkning på inkubasjonstid, lengde ved klekking, lengde ved tidspunkt for absorbert plommesekk og på varigheten av plommesekkstadiet. Det ble også søkt å føre variasjonen i eggstørrelse tilbake til alder og alder for kjønnsmodning hos morfisken.
4. På grunnlag av daglige observasjoner på de inkuberte eggene ble det utarbeidet en tabell for aldersbestemmelse av torskeegg. Tabellen bygger på en inndeling gjort av Westernhagen, men er modifisert i den grad uoverensstemmelser er funnet.
5. Fra klekking og utover mot massedød er larvens spesifikke vekt undersøkt ved å måle dens synkehastighet i salinitet- og temperaturstandardisert sjøvann og ved å måle salinitet i det vann hvor larven er nøytralt flytende.

6. På konserverte torskelarver er det undersøkt hvorledes myotomhøyden, leverens størrelse, øyets diameter og larvens tørrvekt utvikler seg fra klekking til sultedød. Dette i den hensikt å få et mål på kondisjonen på sultende torskelarver.
7. Det ble funnet en statistisk signifikant korrelasjon mellom alder på morfisken og eggdiameter. Korrelasjonskoeffisienten økte bare meget svakt ved å foreta en multipl korrelasjon med avvik i tid fra forventet antall ganger gytt som en andre uavhengig variabel. En regresjonsanalyse av eggdiameter på morfiskens alder ga ikke statistisk signifikans for å forkaste en 0-hypotese om at det i fiskepopulasjonen er ingen sammenheng mellom alder på morfisken og eggdiameter. En mindre kritisk vurdering av data antyder en slik sammenheng.
8. Temperaturens innvirkning på inkubasjonstid er undersøkt og en funksjon er satt opp på grunnlag av eksponensiell regresjon. Inkubasjonstiden minker fra gjennomsnittlig 29 døgn ved 2,5°C til 19 døgn ved 5°C. Eksperimentet gir resultater som avviker noe fra undersøkelser av tre andre forfattere. Spesielt ved 2,5°C viser forsøket en lengre inkubasjonstid enn hos de tre andre. Det er mulig at avviket kan skyldes en naturlig variasjon i eggkvaliteten. Jeg har brukt egg fra fire forskjellige morfisk. Laboratorietekniske forhold som varierende grad av stress på eggene kan også spille inn.
9. Det blir ut fra flere resultater vist at klekketidspunktet ikke er fullstendig fiksert til et spesielt stadium i ontogenesen.
10. Dette har betydning når man f.eks. korrelerer eggdiameter med larvelengden ved klekking. Klekkingen kan da skje på forskjellige stadium i de forskjellige grupper.

11. Det blir vist at temperatureffekten på larvelengden til en stor grad skyldes variabiliteten i klekketidspunktet. Temperatureffekten på lengde er liten når det sammenlignes larver på samme utviklingstrinn.
12. Larver som klekker sent i klekkeperioden er lengre enn de som klekker tidlig. Dette blir satt i sammenheng med at de senest klekkete larver er mer utviklet ved klekking enn de først klekkete.
13. Med en økning i temperaturen på fra 2,5 til 5°C minker varigheten av plommesekkstadiet fra 12-13 til 8 dager.
14. Klekkingen av en gruppe egg fra en morfisk skjer på 3-4 døgn innenfor det aktuelle temperaturintervallet, med den største spredningen for de laveste temperaturer.
15. Inkubasjonstiden varierer også når temperaturen er relativt konstant. Ved 4°C er det en variasjon i klekketid på fra 17 til 22 dager. Det blir analytisk argumentert for at variasjonen i inkubasjonstid skyldes variasjon i eggstørrelse. Data gir ikke grunnlag for å konkludere med dette.
16. Effekt av varierende eggstørrelse på larvens lengde blir undersøkt ved klekking og ved tidspunktet når plommesekken er absorbert. Ved klekking blir effekten maskert av den ontogenetiske variasjon i klekketidspunktet. Målt ved nettopp absorbert plommesekk synes store egg å gi store larver. En enkel korrelasjonstest gir en statistisk signifikant korrelasjon mellom eggdiameter og lengde ved slutten av plommesekkstadiet. På grunn av et lite antall observasjoner er det ikke meningsfullt å teste regresjonskonstantene. Siden store egg synes å gi store larver ved slutten av plommesekkstadiet, er det å anta at dette har betydning for svømmehastighet og dermed effektivitet i byttedyropptaket.

17. Varigheten av plommesekkstadiet øker med økende eggstørrelse i materialet. En økning i eggdiameter fra 1,42 til 1,50 mm gir en økning i plommesekkstadiets varighet på 4 dager, fra 8 til 12 dager, en økning på 50%. Dette har sannsynligvis betydning for larvens toleransegrenser i tid for å starte første næringsopptak.
18. Siden variasjonen i klekketidspunktet virker forstyrrende inn på en analyse av intraspesifikk variasjon hos larver når larvene sammenlignes ved klekking, blir det argumentert for at sammenligningen heller bør skje på et utviklingsmessig fast stadium, f.eks. når munnen nettopp er dannet.
19. Den sultende torskelarve forandrer egenvekt fra klekking mot sultedød. Etter klekking og frem til absorbert plommesekk er den spesifikke vekt økende. Fra dette tidspunkt og frem til ca. 14 dager etter klekking er den spesifikke vekt så avtagende for deretter igjen å øke frem mot død. Det blir argumentert for at en forskjell i forløp av spesifikk vekt for torsk og sildelarver skyldes deres forskjellige opphav fra henholdsvis pelagiske og demersale egg.
20. Under sult så synker larvens tørrvekt fra omkring 55  $\mu\text{g}$  ved klekking til omkring 35  $\mu\text{g}$  ved død, mens myotomhøyden minker fra 0,20 mm ved nettopp absorbert plommesekk til 0,18 mm ved død. Leverens størrelse avtar også under sult, men myotomhøyden er en bedre størrelse å arbeide med. Da øyet er et meget resistent organ under sult blir størrelsen brukt som et uttrykk for hvor mye larven har vokst før sult inntreffer.
21. Det er til slutt satt opp en tabell som gir de typiske verdier på larvens lengde og kondisjonsmål ved tre tidspunkt: ved absorbert plommesekk, ved "point of no return" og ved død. Et relativt kondisjonsmål uttrykt ved forholdet mellom øyediameter og myotomhøyde er også angitt ved de tre tidspunkt.

L I T T E R A T U R

- APSTEIN, C. 1909. Die Bestimmung des Alters pelagisch lebender Fischeier. Mitt. Deutschen Seefisch. Ver 12: 364-373.
- BATCHELET, E. 1971. Introduction to mathematics for life scientists. Springer-Verlag N.Y.
- BLAXTER, J.H.S. 1956. Herring Rearing-II. The effect of temperature and other factors on development. Mar. Res. 5:1-19.
- " " 1960. The effect of extremes of temperature on herring larvae. J. Mar. biol. Ass. U.K., 39: 605-608.
- " " 1962. Herring rearing IV. Rearing beyond the yolk-sac stage. Mar. Res. 1:1-18.
- " " 1965. The feeding of herring larvae and their ecology in relation to feeding. Rept. Calif. ocean. Fish. Invest. 10:79-88.
- " " 1966. The effect of light intensity on the feeding ecology of herring. Symp. Brit. Ecol. Soc. 6:393-409.
- " " 1968. Rearing herring larvae to metamorphosis and beyond. J. Mar. biol. Ass. U.K., 48:17-28.
- " " 1969. Visual thresholds and spectral sensitivity of flatfish larvae. J. exp. Biol. 51:221-230.

- BLAXTER, J.H.S. 1971. Feeding and condition of Clyde herring larvae. Rapp. P.-v. Reun. Cons. perm. int. Explor. Mer 160:128-136.
- " " 1973. Monitoring the vertical movements and lights responses of herring and plaice larvae. J. Mar. biol. Ass. U.K. 53:635-647.
- BLAXTER, J.H.S. and EHRLICH, K.F. 1974. Changes in behaviour during starvation of herring and plaice larvae. "The early life history of fish", ed. J.H.S. Blaxter. Springer-Verlag.
- BLAXTER, J.H.S. and HEMPEL, G. 1963. The influence of egg size on herring larvae (Clupea harengus, L.). J. Cons. perm. int. Explor. Mer., 28:211-240.
- BLAXTER, J.H.S. and JONES, M.P. 1967. The development of the retina and retinomotor responses in the herring. J. Mar. biol. Ass. U.K. 47:677-697.
- BLAXTER, J.H.S. and STAINES, M. 1971. Food searching potential in marine fish larvae. I: IV European Marine Biology Symposium;467-485 D.J. Crisp (ed.) Cambridge University Press.
- BOWERS, A.B. 1966a. Growth in hatchery-reared plaice. Rep. Challenger Soc. 3. No. 18.
- BOWERS, A.B. 1966b. Marine fish culture in Britain. VI The effect of the acclimatization of adult plaice to pond conditions on the viability of eggs and larvae. J. Cons. perm. int. Explor. Mer., 30:196-203.
- CORLETT, J. 1965. Winds, current, plankton and the year-class strength of cod in the western Barents Sea. ICNAF spec. publ. 6, B-10.

- CREACH, . and COURNEDE, . 1965. Contributions to the study of enforced starvation in the carp, (Cyprinos carpio, L.): variations in the amount of water and nitrogen in the tissues. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse 100:361-370. (Fra Love 1970 s. 223.)
- DANIELSEN, D.S. og IVERSEN, S.A. 1974. Egg og larveutvikling hos rødspette (Pleuronectes platessa L.), torsk (Gadus morhua L.) og vårgytende sild (Clupea harengus L.) ved konstante temperaturer. Fisken og havet, Serie B. Nr. 22.
- DANNEVIG, H. 1895. The influence of temperature on the development of the egg of fishes. Rep. Fish. Bd. Scotl. 13 (3), 149.
- DANNEVIG, A. og HANSEN, S. 1952. Faktorer av betydning for fiskeeggenes og fiskeyngelens oppvekst. Fiskeridir. Skr. Havundersøk., 10(1).
- EHRlich, K.F. 1974. Chemical changes during growth and starvation of larval Pleuronectes platessa. Mar. Biol. 24: 39-48.
- ELLERTSEN, B., SOLEMDAL, P., TILSETH, S. and ØIESTAD, V. 1975. A study on survival and growth of fish larvae in a large basin, related to feeding conditions. A preliminary study on herring larvae (Clupea harengus L) and fry. Int. Coun. Explor. Sea CM 1975/E:44.
- ELLERTSEN, B., MOKSNES, E., SOLEMDAL, P., STRØMME, T., TILSETH, S. and ØIESTAD, V. 1976. The influence of light and food density on the feeding success in larvae of cod (Gadus morhua L.), field and laboratory observations. Int. Coun. Explor. Sea CM 1976/F:34.



- FOWLER, L.G. 1972. Growth and mortality of fingerling chinook salmon as effected by egg size. Progr. Fish Cult. 34 No 2:66-69.
- FRASER, J.H. 1961. The survival of larval fish in the northern North Sea according to the quality of the sea water. J. Mar. biol. Ass. U.K. 41:305-312.
- FRY, F.E.J. 1947. Effect of the environment on animal activity. Publ. Ont. Fish. Res. Lab. No. 68.
- GREIGER, . 1956. Quantitative Untersuchungen über das Gehirn der Knochenfische, mit besonderer Berücksichtigung seines relativen Wachstums. Acta. anat., 26:121-163 (fra Pachard and Wainwright 1974).
- GRAUMANN, G.B. 1964. The importance of the size of the eggs of the Baltic cod for survival of foetuses. Int. Coun. Explor. Sea CM 1964/F:85.
- " " 1973. Investigations of factors influencing fluctuations in abundance of Baltic cod. Rapp. P.-v. Reun. Cons. perm. int. Explor. Mer., 164: 73-76.
- GULLAND, J.A. 1965. Survival of the youngest stages of fish, and its relation to year-class strength. ICNAF spec. publ. Vol. 6 B:9.
- HAMDORF, K. 1961. Die Beeinflussung der Embrional und Larvenentwicklung der Regenbogenforelle (Salmo irideus GIBB.) durch die Umweltfaktoren, O<sub>2</sub>-Partialdruck und Temperatur. Z.vergl.Physiol. 44:523-549. (Fra Lillelund 1967).

- HARDING, D. 1974. The biology of fish larvae with particular reference to the plaice (Pleuronectes platessa). Sea Fisheries Research. Harden Jones (ed.) s. 55-66 Elec science, London.
- HEMPEL, G. and BLAXTER, J.H.S. 1963. On the condition of herring larvae. Rapp. P.-v. Reun. Cons. perm. int. Explor. Mer., 154:35-40.
- HEMPEL, G. and BLAXTER, J.H.S. 1967. Egg weight in atlantic herring (Clupea harengus L.). J. Cons. perm. int. Explor Mer., 31(2):170-195.
- HIEMSTRA, W.H. 1962. A correlation table as an aid for identifying pelagic fish eggs in plankton samples. J. Cons. perm. int. Explor. Mer., 27:100-108.
- HJORT, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. Rapp. P.-v. Reun. Cons. perm. int. Explor. Mer., 20:1-228.
- HOLLIDAY, F.G.T. and BLAXTER, J.H.S. 1960. The effect of salinity on the developing eggs and larvae of the herring (Clupea harengus). J. Mar. biol. Ass. UK, 39: 591-603.
- HOLLIDAY, F.G.T. and JONES, M.P. 1965. Osmotic regulation in the embryo of the herring (Clupea harengus). J. Mar. biol. Ass. U.K., 45:305-311.
- HOLLIDAY, F.G.T. and JONES, M.P. 1967. Some effects of salinity on the developing eggs and larvae of the plaice (Pleuronectes platessa). J. Mar. biol. Ass. U.K., 47:39-48.

- HOLLIDAY, F.G.T., BLAXTER, J.H.S., and LASKER, R. 1964. Oksygen uptake of developing eggs and larvae of the herring (Clupea harengus). J. Mar. biol. Ass. U.K., 44:711-723.
- HUNTER, J.R. 1972. Swimming and feeding behaviour of larval anchovy, Engraulis mordax. Fish. Bull., U.S., 70:821-838.
- HUNTER, J.R. and SANCHES, C. 1976. Diel changes in swim bladder inflation of the larvae of the northern anchovy, Engraulis mordax. Fish. Bull. U.S., 74. No. 4. 847-855.
- KRAMER, D. and ZWEIFEL, J.R. 1970. Growth of anchovy larvae (Engraulis mordax Girard) in the laboratory as influenced by temperature. Rept. Calif. Ocean. Fish. Invest. 14:84-87.
- LAGLER, K.F., BARDACH, J.E. and MILLER, R.R. 1962. Ichthyology John Wiley & Sons, Inc.
- LASKER, R. 1974. A link between food chain studies and fisheries research: a larval fish bioassay. Int. Coun. Explor. Sea CM 1974/H:10.
- LASKER, R. and THEILACHER, 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.
- LASKER, R., FEDER, H.M., THEILACHER, G.H. and MAY, R.C. 1970. Feeding, growth, and survival of Engraulis mordax larvae reared in the laboratory. Mar. Biol. 5:345-353.
- LILLELUND, K. 1967. Versuche zur Erbrutung der Eier vom Hecht Esox lucius, in Abhängigkeit von Temperatur und Licht. Arch. Fish. Wiss. 17:95-113.

- LOVE, M. 1970. The chemical biology of fishes. London N.Y. Academic Press.
- MARR, J.C. 1956. The 'critical period' in the early life history of marine fishes. J. Cons. perm. int. Explor. Mer., 21(2):160-177.
- MAY, R.C. 1974. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept. I: The early life history of fish. J.H.S. Blaxter (ed.): 3-19, Springer-Verlag.
- MC ALLISTER, C.D., PARSONS, T.R., STEPHENS, K. & STRICKLAND, J.D.H. 1961. Measurements of primary production in coastal sea water using a large volume plastic sphere. Limnol. & Oceanogr. 6:237-58.
- MEEK, A. 1924. The development of the cod (Gadus callarias, L.) Fish. Invest., Lond. (2), 12(1).
- NIKOLSKII, G.V. 1969. Fish population dynamics. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- PACHARD, A. and WAINWRIGHT, A.W. 1974. Brain growth of young herring and trout. I "The early life history of fish" J.H.S. Blaxter (ed.), 499-508, Springer-Verlag.
- PONOMARENKO, V.P. 1968. The effect of commercial fishing on the usable stock and recruitment of cod in the Barents Sea. Trudy PINRO, 23:310-62 (russisk) (Canadisk oversettelse, Translation series 2125).
- POPE, J.A., MILLS, D.H. and SHEARER, W.M. 1961. The fecundity of Atlantic salmon (Salmo salar) Freshw. Salm. Fish. Res., 26:1-12.

RAYMONT, J.E.G. 1947. A fish farming experiment in Scottish Sea Lochs. Sears. Found. Journ. Mar. Res. 6(3):219-227.

ROLLEFSEN, G. 1929. Torskeegg med deformerte fostre. Arsberetn. Norg. Fisk 1929(2).

ROSENTHAL, H. and HEMPEL, G. 1970. Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae (Clupea harengus, L.). I Marine Food Chains, J.H. Steele (ed.) 344-364, Univ. Calif. Press.

ROUNSFELL, G.A. 1957. Fecundity of the North American Salmoidae. Fish. Bull. U.S., 57(122), 451-468.

SHELBOURNE, J.E. 1956. The effect of water conservation on the structure of marine fish embryos and larvae. J. Mar. biol. Ass. U.K., 35:275-286.

" " 1964. The artificial propoagation of marine fish. Advan. Marine Biol. 2, 1-83.

SOKAL, R.R. and ROHLF, F.J. 1969. Biometry. W.H. Freeman and Company, San Fransisco.

SOLEMDAL, P. 1967. The effect of salinity on buoyancy, size and development of flounder eggs. Sarsia 29, 431-442.

" " 1970. Intraspecific variations in size, buoyancy and growth of eggs and early larvae of Arcto-norwegian cod. Gadus morhua L. due to parental and environmental effects. Int. Coun. Explor Sea CM 1970/F:28.

- SOLEMDAL, P. 1971. Prespawning flounders transferred to different salinities and the effects on their eggs. Vie et milieu. suppl., 22(I):409-423.
- SUND, O. 1924. Snow and the survival of cod fry. Nature, 113, (2831):163-164.
- " " 1938. The stock of cod in 1937. Fiskeridir. Skr. Havundersøk. 5(7).
- SYSOEVA, T.K. 1971. Survival of larvae of the Barents Sea cod in connection with the feeding conditions and water temperature. Int. Coun. Explor. Sea CM 1971/F:8.
- TILSETH, S. and STRØMME, T. 1976. Changes in buoyancy and activity during starvation of cod larvae (Gadus morhua, L). Int. Coun. Explor. Sea CM 1976/F:33.
- VLADIMIROV, V.I. 1973. The effect of the growth rate of spawners on the survival and abundance of the progeny. Journ. of Icht. 13: 801-812.
- WESTERNHAGEN, H. von. 1968. Versuche zur Erbrutung der Eier des Schellfisches (Melanogrammus aeglefinus L.) unter kombinierten Salzgehalts und Temperaturbedingungen. Ber. dtsh. Komm. Meeresforsch. 19: 270-287.
- " " " 1970. Erbrutung der Eier von Dorsch (Gadus morhua) Flunder (Pleuronectes flesus) und Scholle (Pleuronectes platessa) unter kombinierten Temperatur und Salzgehaltsbedingungen. Helgoländ. wiss. Meeresunters. 21:21-102.

- WIBORG, K.F. 1957. Factors influencing the size of the year classes in the Arcto-norwegian tribe of cod. Fiskeridir. Skr. Havunders. 11(8).
- " " 1960. Investigations on eggs and larvae of commercial fishes in norwegian coastal and offshore waters in 1957-58. Fiskeridir. Skr. Havunders. 12(7).
- Zar, J.H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, N.J.

## XII. TAKK

Mange personer bør takkes for hjelpsomhet i forbindelse med arbeidet med denne oppgaven:

Per Solemdal og Snorre Tilseth for deres innføring i problematikken omkring egg og larver og deres råd under design av eksperimentene.

Alle ombord i M/K "Djupaskjær" for hjelpsomme hender og velvilighet under innsamling av eggmateriale.

Alle på Lab. 3 for praktiske råd og en hjelpende hånd når det trengtes.

A. Annaniassen for å ha lest otolittene til foreldrefisken.

Per Solemdal og Anders Færnø for en kritisk gjennomgåelse av manuskriptet.

Gunn Nilsen for pent utført skriving og stor tålmodighet med tolkning av manuskript.

Til slutt alle i "Torskelarvegruppen" ved Havforskningsinstituttet for mange inspirerende diskusjoner.

En takk til alle.



Appendix: En del data på morfisk egg og larver

Gruppe	Alder morfisk	Ant.g. gytt	Midd. temp. ved 4°C	Midd. egg-diam. mm	Midd. inkub.-tid dager	Midd. lengde ved 50% klekking mm	Midd. varighet pl.sekk stad. dager	Midd. lengde ved TAP mm	Tidsp. masse-død dg. e. klekk.	Total livslengde fra klekking til massedød dager
1 s	10	2	4,1	1,45	18	4,56	9	5,48	23	41
2 s	11	3	3,9	1,45	22	4,96	død	5,5*		
3 s	12	4	3,8	1,55	19	4,51	død			
4 s	12	5	4,2	1,42	21	5,04	8	5,58	19	40
5 k	6	1	3,9	1,48	21	4,79	død			
6 s	11	4	4,2	1,46	19	4,50	død			
7 s	6	1	4,1	mangler	17	3,86	10	4,7	23	40
8 s	13	6	3,9	1,52	21	4,96	død	6,0*		
9 s	10	3	3,8	1,46	20	4,70	11	5,38	23	43
10 s	7	1	3,8	1,46	død					
11 s	8	1	3,8	1,44	21	4,33	9	5,28	22	43
12 s	7	1	4,0	1,43	22	4,52	død			
13 s	12	3	4,0	1,52	18	krøpling	død			
14 s	12	4	3,8	1,48	22	4,68	9	5,48	19	41
15 k	7	2	3,9	1,50	21	4,72	12	5,68	23	44
16 s	6	1	4,0	1,42	død					

\* På grunnlag av lengden ved TAP ved 2,5°C.

s = skrei, k = kysttorsk.