

Begrenset distribusjon.

Dato: . . . 13. juni 1989.

Rapport/Notat Nr. . . . BKO 8903

	HAVFORSKNINGSINSTITUTTET
	Nordnesparken 2, Postboks 1870, 5011 Bergen. Tlf. 05 327760

Rapportens Tittel:

TORSKELARVEPROSJEKTENE 1975-1988.

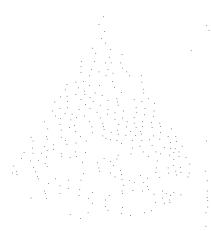
Forfatter/Saksbehandler: Per Solemdal	Avdeling: Biologisk og Kjemisk Oseanografi
Oppdragsgiver ref: Norges Fiskeriforsknings- råd (NFFR) Havforskningsinstituttet	Prosjekt Nr: NFFR I 701.131
	Ansvarlig: Per Solemdal

Sammendrag: Se side 2-4

Stikkord:
Torskelarver
Næringsopptak
Predasjon
Overleving

Sendt til:
NFFR
Havforskningsinstituttet
.
.

1. The first part of the document is a list of names and addresses.



2. The second part of the document is a list of names and addresses.

3. The third part of the document is a list of names and addresses.

4. The fourth part of the document is a list of names and addresses.

FORORD

Her følger rapporten som summerer opp våre NFFR-støttete torskelarveprosjekter. Materialet fra disse prosjektene danner fortsatt grunnlaget for publisering. De siste årene er derfor også tatt med i rapporten.

Det er lagt vekt på å gi en full oversikt over publiserte arbeider.

Rapporten er skrevet med assistanse av Victor Øiestad, Svein Sundby og Bjørnar Ellertsen. Berit Endresen har stått for utformingen av rapporten.

Nedenfor følger en liste over medarbeidere i prosjektet:

Arnfinsson, Johan	Pedersen, Torstein
Bakkeplass, Kjell	Solberg, Tor
Bratland, Per	Solemdal, Per
Ellertsen, Bjørnar	Strand, Elsa
Endresen, Berit	Strømme, Tore
Fossum, Petter	Sundby, Svein
Hjartnes, Torleif	Sætveit, Ågot
Haugen, Astrid	Thorisson, Konrad
Kirkesæther, Per	Tilseth, Snorre
Knutsen, Geir M.	Westergaard, Terje
Melle, Webjørn	Westgård, Trond
Moksness, Erlend	Øiestad, Victor
Omli, Lena	

Per Solemdal

SAMMENDRAG

Torskelarveprosjektet ved Havforskningsinstituttet kan summeres i fem perioder:

1975-78: "Torskelarvens første næringsopptak".

I denne perioden var virksomheten fordelt på tre områder, laboratorie, basseng og felteksperimenter, med omtrent lik innsats.

Hovedformålet i denne perioden var å skaffe basisinformasjon om torskelarvens biologi og miljøkrav. Prosjektets arbeidshypotese fra starten var å teste Hjorts hypotese om det kritiske stadium, senere kalt match/mismatch-hypotesen, som forklaring på de årlige variasjoner i årsklassestyrken.

Mye arbeid ble i denne perioden lagt ned for å finne den kritiske byttedyrtetthet hos torskelarver i første næringsopptak, men resultater fra laboratoriet viste mye høyere byttedyrtettheter enn i bassengforsøkene. Bassengforsøkene som ble gjennomført uten predatorer, viste en forholdsvis høy overleving. Predasjon ble derfor også vurdert som en viktig faktor i rekrutteringssammenheng.

Feltarbeidet konsentrerte seg i denne perioden om "case studies" i forbindelse med forholdet mellom torskelarven, dens byttedyr og miljø. Surveys, basert på grundige forstudier av fordelingsmønstre, særlig på egg, ble startet.

Gyteforløpsundersøkelser, sammen med temperaturforholdene i Vestfjorden, forteller når de forskjellige deler av larvebestanden begynner å spise.

1979-81. "Fiskelarvens næringsforhold og transport i kyststrømmen"

Virksomheten i denne perioden ble mer feltorientert. Det ble utviklet instrumentering for automatisk, in situ, telling av partikler i naupliestørrelse. Dette verktøyet førte til fokusering på vertikalfordeling på torskeegg, og en analytisk modell ble utviklet. Store aktivt filtrerende pumpe-systemer gjorde det mulig å foreta

punktsampling in situ av torskeegg- og larver.

Feltvirksomheten fikk i denne perioden et mer kvantitativt og storskala preg, og de biologiske og oseanografiske dataene ble sett i sammenheng. En antok i denne perioden at gytefeltene for norsk-arktisk torsk i Lofoten var de desidert største og at egg og larver raskt drev ut Vestfjorden.

Undersøkelser for å finne høye nauplietettheter fortsatte, men slike forekomster har meget begrenset utbredelse, både horisontalt og vertikalt.

1982-84. "Torskelarvens oppvekstvilkår i kyststrømmen".

I denne perioden ble det gjennomført årlige survey i Lofoten-Vesterålen i begynnelsen av mai, da hovedtyngden av torskelarvene begynner å spise. Hovedtyngden av larvene befant seg fremdeles over de tradisjonelle gytefeltene i Vestfjorden, altså opptil 40 dager etter gyting. Gytefeltene er altså karakterisert av vannmassene som holdes tilbake.

Den kritiske nauplietetthet ble funnet å ligge i området 5-10 nauplier pr. liter, altså det samme som i bassengforsøkene.

1985. "Oppsummering av torskelarveprosjekter 1975-1984".

I løpet av dette året ble det foretatt en intern oppsummering av alt materiale fra de tre treårsperiodene.

1986-89. På grunnlag av oppsummeringen ble en rekke sentrale problemstillinger tatt opp igjen, både på grunnlag av det historiske materialet og ny feltvirksomhet. Det gjelder bl.a. følgende problemer: Kritisk byttedyrtetthet.

Dødelighet på egg og larvestadiet.

De forskjellige gytefelts innbyrdes betydning.

Disse problemstillingene er viktige i forbindelse med vurderingen av Hjorts match/mismatch-rekrutteringsmekanisme. Det er dokumentert at dette er en viktig mekanisme.

Andre mulige rekrutteringsmekanismefaktorer er tatt opp igjen de siste årene:

Predasjon.

Betydningen av mikroturbulens på kontaktraten mellom torskelarven og dens byttedyr undersøkes nå både på grunnlag av historisk materiale og ved pågående undersøkelser.

Studier på effekten av hunnfiskens ernæringstilstand på torskelarvens levedyktighet ble tatt opp i 1986, og resultatene er oppmuntrende.

Den innbyrdes betydningen av de forskjellige faktorer for rekrutteringen er ennå ikke kjent. De varierer sikkert i betydning fra år til år, men det er dokumentert at både næringsforhold og predasjon er viktige faktorer for rekruttering av norsk-arktisk torsk.

I N N H O L D S F O R T E G N E L S E

<u>Seksjon</u>		<u>Side</u>
1	INNLEDNING	5
1.1	Målsetting og struktur	5
1.2	Andre rekrutteringsmekanismehypoteser	8
2	DE FORSKJELLIGE DELER AV PROSJEKTET OG DE VIKTIGSTE RESULTATENE	10
2.1	Eksperimentelle undersøkelser på torskelarver	10
2.2	Undersøkelser i basseng i Flødevigen	17
2.2.1	Dødelighetsmønster i larvepopulasjoner av torsk	19
2.2.2	Dødelighetsmønster etter metamorfose	20
2.2.3	Dødelighet og bassengstørrelse	20
2.2.4	Hovedårsaker til dødelighet i poll- og bassengforsøk	22
2.2.4.1	Sult på larvestadiet	22
2.2.4.2	Sult på yngelstadiet	27
2.2.4.3	Predasjon på larvestadiet	27
2.2.4.4	Predasjon på yngelstadiet	30
2.2.5	Bassengstørrelse og feltsituasjon	30
2.2.6	Matematisk modellering	32
2.2.7	Kulturbetinget fiske	32
2.3	Feltundersøkelser	33
2.3.1	Instrumentutvikling	33
2.3.2	Feltekspementer	38
2.3.2.1	Temperatureffekt på gyting og eggutvikling	42
2.3.2.2	Vertikalfordeling og vertikalvandring	44
2.3.3	Surveys	51
2.3.3.1	Gytefelt og gyting	51

<u>Seksjon</u>	<u>Side</u>
2.3.3.2 Gyteforløp	57
2.3.3.3 Eggfordeling	60
2.3.3.4 Nauplier	64
2.3.3.5 Torskelarver	66
2.3.4 Kvalitative undersøkelser av torskelarver og nauplier ...	69
2.3.4.1 Torskelarver	69
2.3.4.2 Nauplier	72
3 ÅRSKLASSEVARIASJONER, HOVEDFAKTORER	73
3.1 Kritisk byttedyrtetthet	73
3.2 Temperatur og årsklassetallrikhet	74
3.3 Hvordan temperaturforholdene påvirker naupliekonsentrasjonene og torskelarvepopulasjonen i Vestfjorden	76
3.4 Predasjonsundersøkelser i Lofoten 1983 og 1984	79
3.5 Dødelighet på de yngste stadiene	82
4 OPPSUMMERING	87
4.1 Biologi og miljøeffekter på de tidligste stadiene hos torsk under laboratorie-, basseng- og feltforhold	87
4.2 Når er dødeligheten størst?	91
4.3 Effekten av varierende næringsforhold og predasjon på årsklassetallrikheten	92
5 SLUTTORD	97

1 INNLEDNING

Dette prosjektet er en oppsummering av de NFFR-støttede prosjektene "Torskelarvens første næringsopptak" (udatert sluttrapport), "Fiske-larvens næringsforhold og transport i kyststrømmen" (sluttrapport 22. september 1982) og "Torskelarvens oppvekstvilkår i kyststrømmen" (del av foreliggende rapport).

Rapporten vil gi en oversikt over virksomheten i perioden 1975-1988, med en kritisk vurdering av de viktigste resultatene, og en samlet oversikt over de skriftlige bidrag i forbindelse med torskelarve-prosjektene. Rapporten omfatter dermed også virksomhet etter 1984 som er basert på de 3 foregående NFFR-prosjektene.

1.1 Målsetting og struktur

"Det er kjent at det foregår en massedødelighet i et tidlig stadium av torskens liv. Årsakene til den store dødelighet av torskelarver er ukjente. En mulig forklaring er at det tidspunkt da fiskelarvene begynner aktivt næringsopptak, er en "kritisk periode", det kan være lite tilbud av mat eller miljøet kan gjøre næringsopptak vanskelig. Prosjektet har som mål å fremskaffe grunnleggende kunnskap om torskelarvenes vekst og overlevingsevne" (Anon. 1976a).

Slik ble målsettingen for prosjektet "Torskelarvens første næringsopptak" formulert da prosjektet startet i 1975. Med utgangspunkt i basisstudier av torskelarven og dens miljø skulle prosjektet fortsette med studier av de årlige variasjoner i miljøforholdene og vurdere hvordan årsklassetallrikheten påvirkes.

Ved starten av prosjektet var det først og fremst torskelarvenes næringsforhold som ble satt i fokus. Dette skyldtes en idé som har sin bakgrunn i et pionerarbeid i fiskeriforskningen av Johan Hjort og hans medarbeidere.

I 1914 la de fram det store arbeidet "Vekslingerne i de store fiskerier", der det for første gang blir dokumentert at hovedårsaken

til disse vekslingene skyldtes variasjoner i årsklassestyrken. Dette ble vist både for sild og torsk. Årsklassen født i 1904 dominerte i undersøkelsesperioden, som vist i fig. 1.

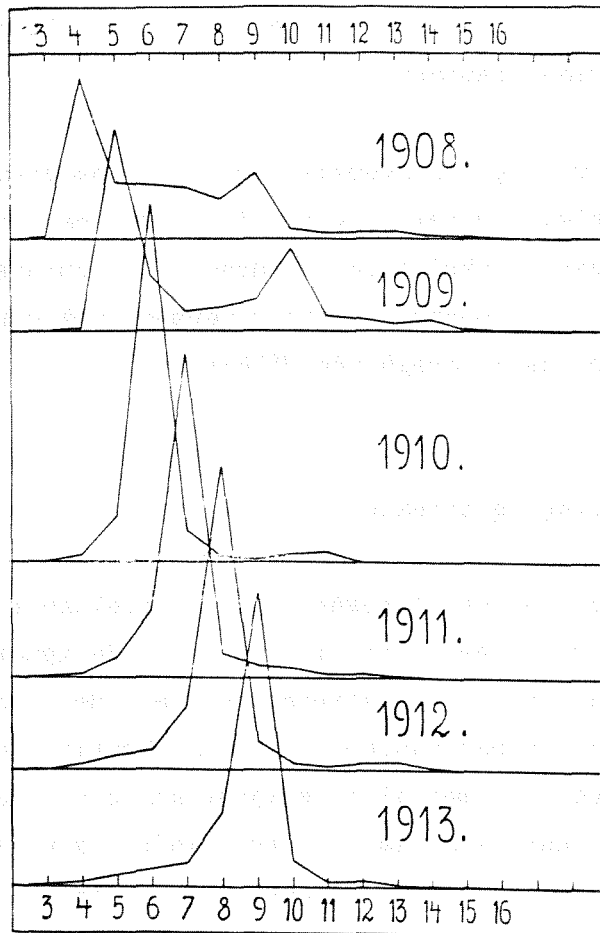


Fig. 1. Vårsildens alderssammensetning i årene 1908-1913. 4 = 4 års alder (4 vinter-ringer hos skjellene) (Hjort 1914).

Den store betydning denne nye tenkemåten hadde på fiskeriforskningen, sammen med Heinckes arbeid på sildepopulasjoner (Heincke 1898), er det gjort nærmere rede for i følgende artikler (Solemdal et al. 1984, Sinclair og Solemdal 1988, Solemdal og Sinclair 1988, *in press*). Hjorts idé om årsaken til årsklassevariasjonene har han selv formulert slik:

"Den tanke slog mig under mine sidste undersøkelser, at det maatte være vel værd at undersøke, om denne de mikroskopiske planters hurtige og pludselige

opblomstring kan spille nogen betydelig rolle for spørsmålet om, hvor mange av de nyutklakkede larver vil komme til at vokse op. Saafremt nemlig baade tidspunktet for gytningen av fiskenes egg og tidspunktet for planternes opblomstring begge varierer, er det ikke sandsynlig, at disse to ting alltid vil variere samtidig og paa samme maate. Det kan tvertimot vel tænkes, at der kan opstaa et maaske kun kortvarig mellemrum mellem det tidspunkt, da de unge larver maa ha næring og det tidspunkt, da denne næring kommer til stede. Isaafald maa det ansees som i høieste grad sandsynlig, at der blandt larverne vil indtræde en enorm dødelighet. Og det vil isaafald være let tænkelig, at selv den rikeste gytning kun kan gi et meget fattig utbytte av opvoksende dyr, mens en fattig gytning, som falder i et slikt tidspunkt, at larverne netop utvikler seg under gunstige ernæringsforhold, kan bli oprindelsen til en av de rikeste aarsklasser".

Journal of Animal Ecology, 1914, 23, S.239 (Hjort, 1914)

Denne ideen, kalt sulthypotesen eller hypotesen om det kritiske stadium, kunne mer betegnende kalles en match/mismatch-hypotese, et begrep senere innført av Cushing (1972).

Det har vært utført en rekke feltundersøkelser med sikte på å dokumentere den dramatiske og årlig varierende dødeligheten hos fiskelarver på tidlige stadier, uten at disse undersøkelsene har gitt entydige resultater. Særlig de metodiske problemer ved selve innsamlingen og valg av tidspunkt for undersøkelsen, har ført til store problemer ved tolkningen av resultatene.

Ekspperimentelle undersøkelser av grunnleggende egenskaper hos fiskelarver (næringsopptak, spesifikk vekt, fordøyelsesrate, organ-dannelse etc.) har ekspandert raskt i etterkrigstiden. Men heller ikke resultatene fra disse undersøkelsene har gitt entydige svar m.h.t. årsklassevariasjoner.

En tredje type forsøk er undersøkelser i bassenger. Slike forsøk har

tradisjoner fra 1886 i Flødevigen, da 500 000 plommeseckklarver av torsk ble satt ut i et basseng for å undersøke om kunstig klekkete fiskelarver var levedyktig (Rognerud 1887). Bassengforsøk ble senere brukt til eksperimenter med flatfisk (Rollefsen 1946).

Da prosjektet startet i 1975 besto det derfor av disse tre komponenter, som ble undersøkt parallelt:

- 1) Laboratorieundersøkelser.
- 2) Bassengforsøk. Utsetting av plommeseckklarver og studier av vekst og dødelighet sett i relasjon til ernæringsforhold; matematisk modellering. Denne virksomheten utviklet seg til pollmetoden for masseproduksjon av 0-gruppe torsk (Øiestad et al. 1985b).
- 3) Feltundersøkelser, hovedsakelig i Lofoten. Disse undersøkelsene konsentrerte seg de første årene om å studere detaljer i larvens økologi (næringsopptak, vertikalvandring, byttedyrenes tetthet og døgnvandring). Undersøkelser av skreiens gyteperiode og vertikalfordeling av eggene ble også undersøkt. Senere ble feltundersøkelsene konsentrert om torskelarve- og nauplieundersøkelser i Lofoten-Vesterålsområdet i begynnelsen av mai.

1.2 Andre rekrutteringsmekanismehypoteser

Endel mulige faktorer som kan føre til variabel dødelighet hos fiskelarver fra år til år er vist på fig. 2. (Ellertsen et al. 1978).

Midt på 70-tallet ble predasjon foreslått som hovedfaktoren når det gjaldt årlige variasjoner i årsklassestyrke (Anon. 1975a).

Når det gjelder effekten av morfiskens næringstilstand på larvenes levedyktighet er dette en faktor som er best undersøkt på stamfiskeri i akvakultur. Men det begynner å komme bidrag også fra ville bestander. Det er bl.a. funnet en sammenheng mellom størrelsen av oljedråpen i loddelarven, fettprosenten i morlodka, og levetid hos den utsultete larve (Chambers et al. 1988).

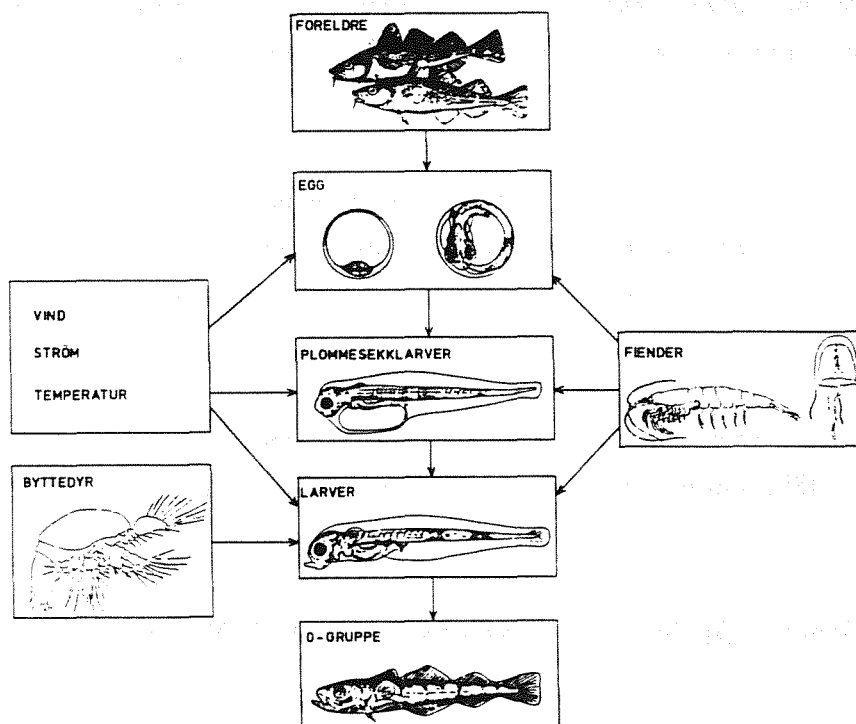


Fig. 2. De viktigste faktorer som påvirker torskeegg og larvestadier før de når halvårsstadiet (0-gruppe). Arv, alderssammensetning og kondisjon på foreldrefisken kan virke inn på avkommet. Naturlige fiender, på figuren representert av krill og manet, kan gjøre innhogg i torskebestanden. Kannibalisme forekommer også. Mengden og kvaliteten av byttedyr, på figuren representert av en sterkt forstørret rauåte-nauplie (naturlig størrelse ca. 0,3 mm), er avgjørende for larvens overleving. De fysiske forhold, særlig vind og strøm som bl.a. sørger for transporten fra gytelokalitetene til Barentshavet, er også av stor betydning for torskebestandens størrelse og utbredelse (Ellertsen et al. 1978).

I 1980-årene har idéen om årlige variasjoner i størrelsen og effektiviteten på de såkalte tilbakeholdelsesområder (retensjonsområder) vært mye undersøkt (Sinclair et al. 1985).

Det forskes også på om larvens overleving er avhengig av spesifikke fettsyrer som forekommer i fytoplanktonet (Tilseth et al. 1987).

Det er også foreslått, og teoretisk demonstrert, at turbulenskreftene øker kontaktraten mellom fiskelarve og byttedyr, og dermed tilgjengeligheten av byttedyr for fiskelarven (Rothschild og Osborn, 1986).

Skjoldal og Melle (1988) foreslår en bredere systemøkologisk vinkling på framtidige rekrutteringsmekanismeundersøkelser, istedet for å prøve å bevise eller motbevise en spesiell hypotese.

For å illustrere situasjonen på dette forskningsfeltet idag, kan nevnes at på symposiet "The early life history of fish" i Bergen oktober 1988, omhandlet ca. 1/3 av bidragene rekrutteringsmekanismer.

2 DE FORSKJELLIGE DELER AV PROSJEKTET OG DE VIKTIGSTE RESULTATENE

2.1 Eksperimentelle undersøkelser på torskelarver

Eggstadiene som har vært brukt i denne undersøkelsen, tabell 1, er inndelingen fra von Westernhagen (1970), tilpasset av Strømme (1977).

Tabell 1. Utviklingsstadier av torskeegg, basert på von Westernhagen (1970) og Strømme (1977) (upublisert).

Stadium	Utviklingsperiode	Utviklingsstadier
1	Nygytt - kalott	Nygytt - Ia β
2	Linse - gastrulasjon	Ia γ - 1b β
3	Sen gastrulasjon-øyeblore dannet, ikke pigmentering	Ib γ - II β
4	Pigmentering-embryo omgir opp til 179 ⁰ av plommemassen	II γ - II δ
5	Embryo omgir 180 ⁰ - 359 ⁰	III α - IV β
6	Embryo omgir mer enn 360 ⁰	V α - V β

Når det gjelder organutvikling hos torskelarven er kjeven funksjonell etter 5 døgn ved 5⁰C, fig. 3, (Ellertsen et al. 1980, Arnfinnsson, manuskript). Veksten av larvene på plommesekkstadiet og en stadielinndeling basert på reduksjonen i plommesekken er vist i fig. 4, (Ellertsen et al. 1980). Stadielinndelingen er videreutviklet av Fossum (1986). Utviklingen av fordøyelseskanalen fra klekking til aktivt næringsopptak, ble studert av Arnfinnsson (1984).

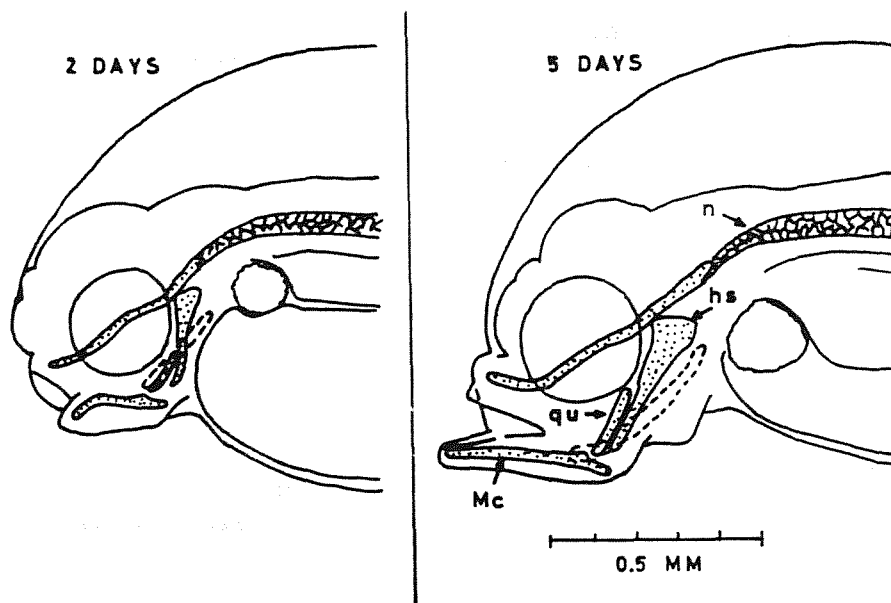


Fig. 3. Snitt gjennom torskelarver, 2 og 5 dager gamle, som viser utviklingen av en funksjonell underkjeve. Mc:Meckel'ske brusk, qu: quadratum, hs:hyosymplecticum og n:ryggstreng (Ellertsen et al. 1980).

Avhengig av torskelarvenes kondisjon vil den funksjonelle svømmeblæren utvikles i perioden 4 - 7 dager etter klekking (Ellertsen et al. 1980).

På samme måte som hos de fleste andre fiskelarver, bruker torskelarven synet når den fanger byttet. Den nærmer seg langsomt byttet og suger det til slutt inn i munnen ved å utvide munnhulen (Ellertsen et al. 1980). Metoden er altså svært lik næringsopptaket hos voksen torsk. Fangstsuksessen til torskelarven i første næringsopptak regnes å være forholdsvis høy fordi larven kan fange byttet når den står foran, over

eller under nivået for kroppsaksen. Torskelarven kan også svømme bakover, og gjør ofte flere angrep på det samme byttet hvis den bommer første gangen.

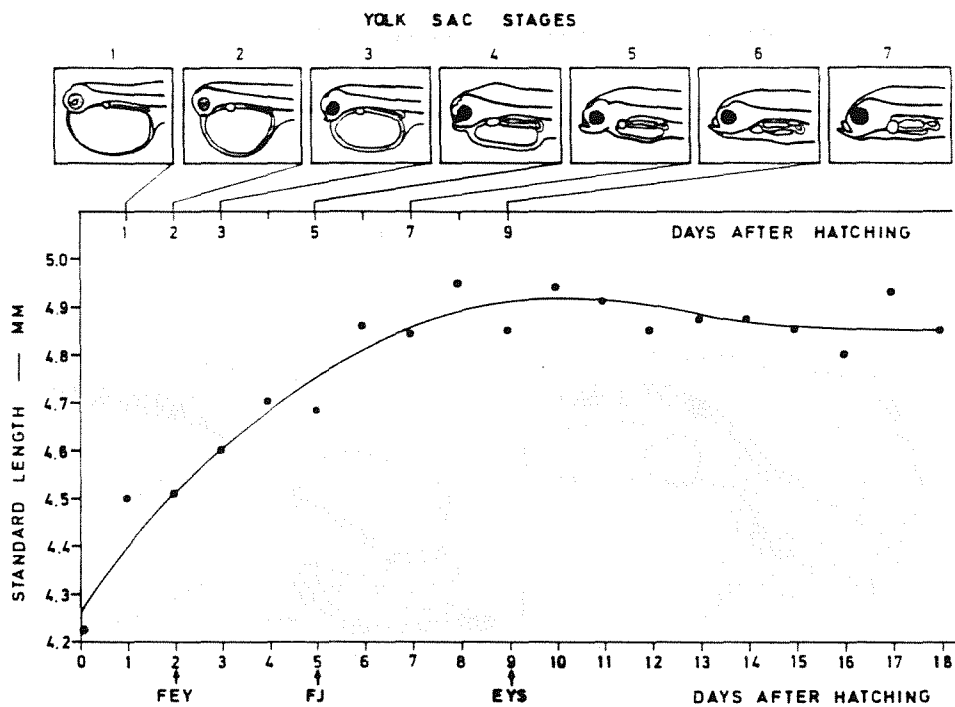


Fig. 4. Standard lengde av torskelarve fra klekking til sultedød ved 3⁰C; hvert punkt representerer gjennomsnittslengden av 10 larver fra den samme hunnfisken. Varigheten av de karakteristiske plommesekkstadiene er plottet mot larvens lengde. Torskelarven har utviklet funksjonelle øyne etter 2 dager, funksjonell kjeve etter 5 dager og plommesekken er oppbrukt etter 9 dager (Ellertsen *et al.* 1980).

Endringer i spesifikk vekt hos torskelarver fra klekking og til sultedød ble undersøkt av Tilseth og Strømme (1976), fig. 5. Det framgår av figuren at fra å være lette ved klekking økte den spesifikke vekten til et maksimum ved endt plommesekkresorpsjon, da larvens spesifikke vekt var identisk med sjøvannet. Så blir larvene lettere igjen. Når larvene er døende, øker den spesifikke vekten drastisk, osmoreguleringen bryter sammen, og larven synker til bunns.

Laboratorieeksperimenter ble utført for å undersøke torskelarvens evne

til å spise fyttoplanktonartene Dunaliella sp. (7-9 μm) og Peridinium trochoidum (50-80 μm). Den lille Dunaliellaalgen ble ikke aktivt spist, men ble passivt konsentrert på torskelarvens gjellebuer. Når algekonsentrasjonen tettet passasjen mellom buene, ble algene aktivt svelget. Reduksjonen av Dunaliella i tarmen ved dag 5 etter klekking, fig. 6, skyldtes at larven nå var aktivt i stand til å spytte algene ut v.h.a. den funksjonelle kjeven. Mot slutten av forsøket økte prosenten av torskelarver med Dunaliella i tarmen igjen (Ellertsen et al. 1980).

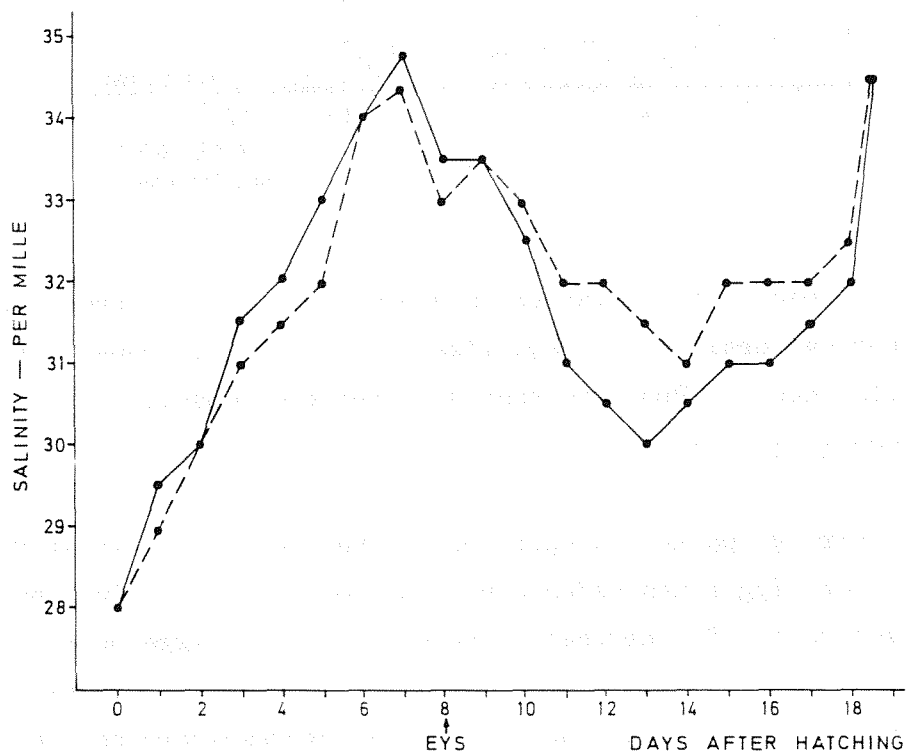


Fig. 5. Forandringer i spesifikk vekt, uttrykt i promille saltholdighet, hos torskelarver fra to hunnfisk, fra klekking til sultedød; punktene er gjennomsnitt av ti larver (Tilseth og Strømme 1976).

Torskelarvene spiste aktivt de større flagellatene Peridinium trochoidum (Ellertsen et al. 1980). Selv i moderate tettheter, ned til 10 pr ml, ble Peridinium spist av torskelarver (Ellertsen et al. 1976), selv om torskelarven foretrakk partikler større enn 100 μm når disse forekommer samtidig med Peridinium (Ellertsen et al. 1979).

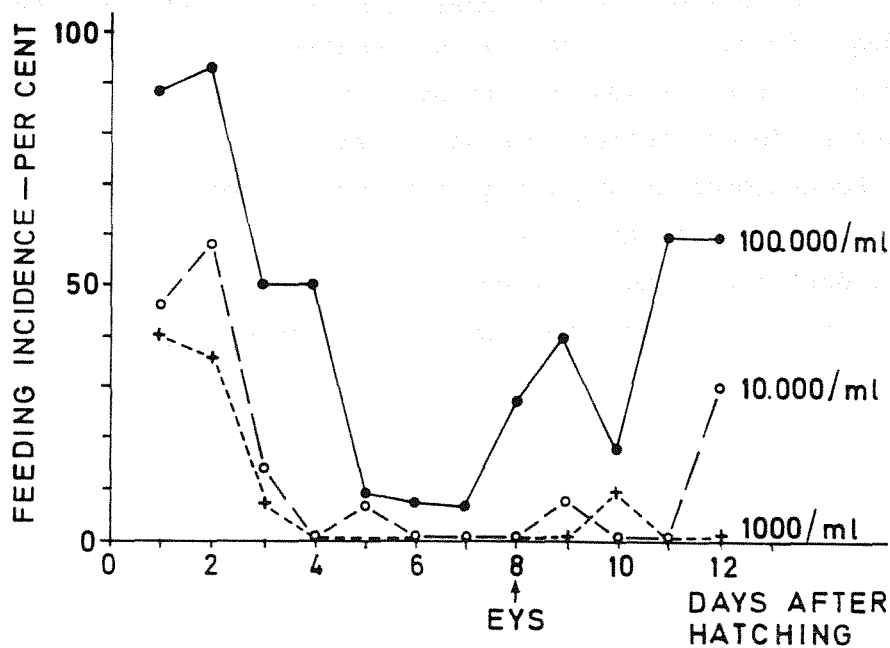


Fig. 6. Prosent torskelarver med Dunaliella sp. i magen etter seks timers fôringsforsøk i forskjellige tettheter. Larvene var sultet 1,2,...12 dager. Punktene representerer gjennomsnittet av 30 larver (Ellertsen et al. 1980).

Aktivt næringsopptak foregår bare over en viss lysstyrke. For torskelarver ligger den nedre grense mellom 0,4 og 0,1 lux, mens optimale lysforhold for næringsopptak ser ut til å ligge omkring 1,4 lux (Ellertsen et al. 1976). Både 10 og 1000 lux ga lavere prosent larver med Artemia i tarmen. Antas det at terskelverdien for aktivt næringsopptak for torskelarver ligger på 0,1 lux, vil det i Lofoten i mai måned være 22-24 timer for aktivt næringsopptak. Likevel blir det nedlagt daglige vekstsoner i otolitten (Gjøsæter og Tilseth 1982). Eksperimentelle undersøkelser på dannelsen av otolitter hos torskelarver har vist at ingen vekstringer ble nedlagt hverken i kontinuerlig lys eller mørke (Dale 1984).

Tilseth og Ellertsen (1984a) studerte torskelarvens næringsopptak og fordøyeshastighet i laboratorieeksperimenter. Resultatene viste at ernæringsstrategien varierte med mattilgjengeligheten, magefylling og fordøyelsestilstand.

Torskelarver i første næringsopptak har en maksimal magefylling med ca. 3,5 ufordøyde nauplier (med carapaxlengde på ca. 220 μm), fig. 7. Tettheten av nauplier var 100 pr. liter og det tok fra 2,5-4 timer, avhengig av torskelarvegruppen, før magefyllingen var maksimal. Larvene var 7 dager gamle og temperaturen 5⁰C.

Fordøyelsen av nauplier tar bare 30 minutter. Fig. 8 viser nauplier i forskjellig grad av fordøyelse. Naupliene ble farget i toluidineblått i 1% borax. Disse 3 grader av fordøyelse ble brukt i analysene av det innsamlete feltmaterialet.

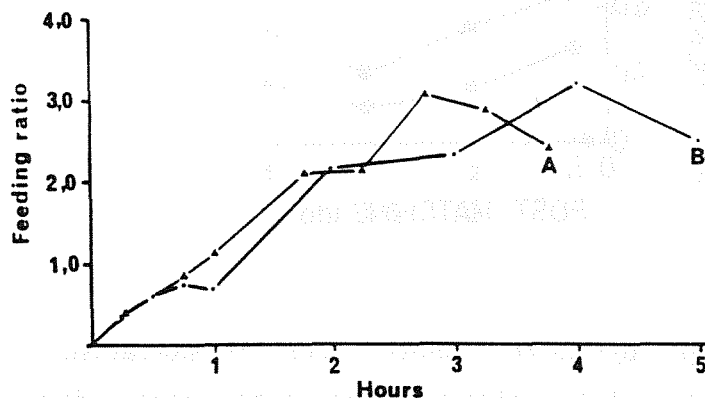


Fig. 7. Det gjennomsnittlige antall byttedyr funnet i torskelarver fra to grupper, A og B, på forskjellige tidspunkt. Alle larvene er undersøkt 7 dager etter klekking (Tilseth og Ellertsen 1984a).



Fig. 8. Nauplier dissekert ut av magen på en sju dager gammel torskelarve etter en 30 minutters foringsperiode. Nauplien ble farget i 1% toluidineblått i 1% borax før den ble fotografert (Tilseth og Ellertsen 1984a).

Når det gjelder tømmingshastigheten av mageinnholdet er den avhengig av mattilgjengeligheten. I døgnforsøk, der lyset varierte mellom 200 og 0,5 lux, var antall nauplier pr. torskelarve vesentlig lavere i den mørke perioden (Tilseth og Ellertsen 1984a).

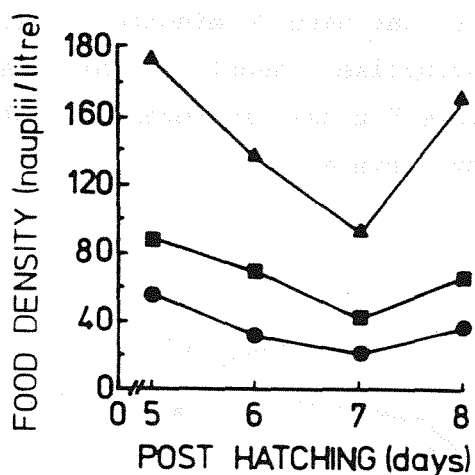


Fig 9. Nødvendige byttedyrtettheter for torskelarver i første næringsopptak (dag 5) til plommesekken er resorbert (dag 8). Kurvene er basert på maksimale (●—●), middels (■—■) og minimale (▲—▲) verdier av svømmehastighet, "feeding success" og energikrav (Solberg og Tilseth 1984).

Solberg (1980) og Solberg og Tilseth (1984) undersøkte torskelarvens metabolske krav og evnen til å spise og sammenholdt dette med byttedyrtetthet i løpet av første næringsopptak. De fant at larven forbrukte mer energi enn de fikk fra plommemassen på slutten av plommesekkstadiet. Forfatterne antok at en "middels" larve ville trenge en tetthet på 50 nauplier pr. liter for å dekke sine næringsbehov, fig. 9, dvs. mye lavere tettheter enn hva som til da hadde vært nødvendig for overlevelse i laboratorieforsøk (Houde og Schekter 1983). De peker også på at den enkle modellen var følsom for larvens søkvolym og "feeding success" (prosent vellykkete næringsangrep).

2.2 Undersøkelser i basseng i Flødevigen

En aktiv torskelarve i første næringsopptak svømmer 50 m på én dag. Mot denne bakgrunn var det naturlig å stille spørsmål ved verdien av de observasjoner som ville kunne bli gjort på torskelarver i akvarier på laboratoriet. Gruppen stilte seg spørsmålet om en kunne utforme et forsøksoppsett der flest mulig av ulikhetene med en feltsituasjon var fjernet uten at en tapte kontroll og kontakt med larvene. Både G.M. Dannevig og den senere direktør ved Havforskningsinstituttet, G. Rollefson, hadde nyttet basseng i sine studier av fiskelarver og gruppen kom til at en ville se nærmere på de mulighetene som lå i en slik metodikk. Innledende forsøk ble gjennomført i 1975 med svært positive resultater (Ellertsen et al. 1975, Øiestad et al. 1976).

Internasjonalt ble bruken av bassenger anbefalt i 1975 (Anon. 1975a), og en egen sesjon ble holdt på "Early life of fish" - symposiet i 1979 (Solem 1981).

Det syntes allerede ut fra dette innledende forsøket klart at en ville kunne følge en larvepopulasjon fra startføring og forbi metamorfose. Videre ville en kunne arbeide i tilnærmet predatorfrie forhold og dermed fjerne en mulig viktig dødsårsak. Gjennom valg av utsetnings-tidspunkt ville en kunne bestemme startbetingelser både med hensyn på ernæringsforhold og temperatur. Forsøkene viste også at en kunne studere flere arter parallelt og i serie. En merket seg også at larvene klarte seg godt under ernæringsforhold som tradisjonelt var vurdert til å være helt utilfredsstillende ut fra laboratorieforsøk. En stilte også store forventninger til det å kunne arbeide med larvegrupper av kjent alder. En ville da kunne se strukturen i bestanden under utviklingsperioden fram mot metamorfose som en funksjon av alder og miljøfaktorer. Dette ville kunne gi gruppen et særlig kraftig verktøy når den gav seg i kast med aldersblandete larvebestander i felten. Etersom en i bassengforsøkene kunne sette ut bestander på flere hundre tusen larver, tabell 2, ville en kunne få et meget rikholdig prøvemateriale.

Tabell 2. Data ved utsettingen, spesifikk veksthastighet og overleving de første 20 dager og frem til metamorfose hos torskelarvepopulasjoner fra bassengforsøkene 1976-79 og pollforsøkene 1980-83 (+ i rubrikken for spesifikk vekst betyr at opplysningene ikke er tilgjengelige).

Year	Type of larvae	Date	Transfer data			Specific growth rate (%)		Survival (%)	
			No. of larvae	Larvae (N/m ³)	Food ^a (N/l)	Day 20 ^b	Met.	Day 20	Met.
Basin studies at FBS (volume 4,400 m ³)									
1976	Plaice (1)	18 Mar	3,000	0.7	1	+	+	>9	9
	Cod	25 Mar	200,000	45.0	2	5.0	6.0	50	12
	Hybrid (1)	04 Apr	5,400	1.2	4	+	+	>10	10
	Plaice (2)	27 Apr	3,500	0.8	6	—	—	0	0
	Hybrid (2)	27 Apr	3,000	0.7	6	—	—	0	0
	Herring	29 Apr	3,000	0.7	6	—	—	0	0
1977	Cod (1)	25 Mar	75,000	17.0	1	4.2	8.2	10	3
	Cod (2)	22 Apr	100,000	23.0	8	12.5 ^c	10.8	10	6
	Capelin	24 Apr	40,000	9.1	8	15.0 ^d	—	0	0
	Herring	28 Apr	51,000	12.0	8	7.0 ^c	—	0	0
1978	Herring	18 Apr	10,000	2.3	18	9.5	13.6	96	88
	Capelin	22 May	3,000	0.7	100	— (0.35) ^e	—	0	0
1979	Herring	08 Apr	25,000	5.7	12	7.5	11.8	88	56
	Capelin (1)	06 May	3,000	0.7	140	13.9(0.44)	—	100	0
	Capelin (2)	20 May	50,000	11.0	100	16.0(0.28) ^c	—	0	0
Pond studies at MAS (volume 60,000 m ³)									
1980	Cod	12 Apr	500,000	8.3	110	11.0	13.4	7	2
1981	Cod	29 Mar	610,000	10.0	10	8.1	12.3	9	3
1982	Cod	06 Apr	60,000 ^e	1.0	1	11.3	11.8	50	15
1983	Cod (1)	20 Mar	1,200,000	20.0	6	10.4	12.0	75	50
	Cod (2)	30 Mar	700,000	12.0	10	13.2	10.8	65	30
	Cod (3)	09 Apr	250,000	4.2	8	11.1	—	4	0
	Cod (4)	20 Apr	150,000	2.5	4	—	—	0	0
	Cod (5)	29 Apr	80,000	1.3	3	—	—	0	0

^a Mean density of food organisms (mainly copepod nauplii and rotifers) in the layer of maximum concentration near the bottom.

^b Values in parentheses are daily length increments (mm/day).

^c To day 13 posthatching.

^d To day 10 posthatching.

^e Corrected for immediate mortality, as initial number released was 2 million larvae.

Bassengforsøkene med torsk innenfor rammen av fellesprosjektet strakte seg bare fram til høsten 1977. Imidlertid ble forsøkene med torsk videreført i Hyltropollen fra 1980, i Svartatjønn fra 1984 og deretter i Parisvannet, Øygarden, fra 1987. Gjennom disse videreførte forsøkene har det kommet til et meget sterkt materiale som foreløpig bare delvis er utnyttet og sett i sammenheng med det arbeidet som ble utført innenfor "Torskelarveprosjektet". Det materialet som er kjent og som er bearbeidet peker alt i samme retning som det fra Flødevigen og representerer en utdyping og underbygging av observasjoner derfra. En har derfor valgt å trekke inn deler av dette materialet for å øke tyngden i observasjonene.

2.2.1 Dødelighetsmønster i larvepopulasjoner av torsk

I sultforsøk med torskelarver vil massedød inntreffe i perioden 15-20 dager etter klekking, avhengig av temperaturen. I bassengforsøkene har en vanligvis hatt en avtagende dødelighetsrate fram mot metamorfose, fig. 10 (Øiestad 1985). I en rekke populasjoner har overlevingen fram til metamorfose vært helt nede på 1-5%. Metamorfose inntreer vanligvis rundt dag 40 etter klekking. Imidlertid har det vært vanlig å ha overleving på mer enn 10%, og i ett forsøk helt opp til 50% (tabell 2).

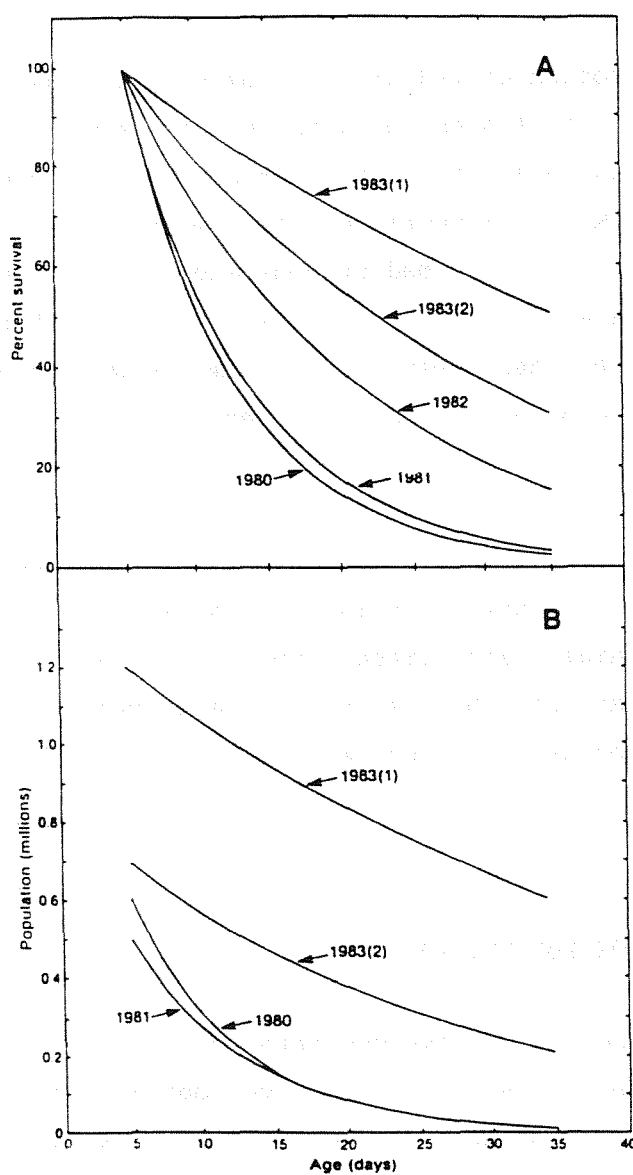


Fig. 10. Prosent overleving (A) og populasjonsstørrelse (B) av utsatte torskelarvegrupper frem til metamorfose (rundt dag 35) i årene 1980-83 (Øiestad 1985).

Det enkelte dødelighetsforløp kan i de fleste tilfeller knyttes til forhold i larvepopulasjonens oppvekstbetingelser, og dette vil en komme nærmere inn på senere. Forestillingen om at de fleste larver er uegnet for overlevning synes ikke å ha basis i virkeligheten. Derimot er trolig enkeltlarvens overlevingskapasitet innen en bestand variabel og kanskje normalfordelt. Dette vil innebære at selv under marginale forhold vil larver til høyre i fordelingen kunne overleve.

2.2.2 Dødelighetsmønster etter metamorfose

Torskelarven metamorfoserer ved omlag 12 mm og veier da omlag 8 mg. Den vil nå være istand til å skade og drepe mindre torsk. I enkelte forsøk har overleving ved metamorfose gitt tettheter på 10 yngel/m³, noe som potensielt skulle kunne gi enorme mengder yngel om høsten i disse forsøkene. Imidlertid har en med overraskende regularitet endt opp med en yngeltetthet på mellom 1-2/m³ ved avslutning av forsøkene. Dette innebærer at i en del forsøk har det vært meget moderat dødelighet etter metamorfose mens det i andre har vært mer enn 90 % i denne andre fasen.

I tabell 3 har en laget en oversikt over tilgjengelige data fra 1975-1988. I forsøk der tettheten var lav ved metamorfose, har endringen fram til avslutning vært liten, mens i forsøk der tetthet ved metamorfose har vært høy, har den blitt sterkt redusert. En ser også tilfeller der den har endt opp langt under 1/m³ selv når den var høy ved metamorfose.

2.2.3 Dødelighet og bassengstørrelse

En vil legge merke til at høye dødsrater er observert i bestander ved alle bassengstørrelser, se tabell 3. Lave dødsrater er likeledes påvist fra alle bassengstørrelser. Dette skulle indikere at bassengstørrelsen er av underordnet betydning sammenlignet med de hovedfaktorer som regulerer overlevingen, selv om det er en volumfaktor på 364 mellom det største (Kvernepollen) og minste bassenget ("Østersbassenget" i Flødevigen).

Tabell 3. Overleving av torsk fra plommeseekklarve (PLS) til metamorfose (MET), og fra metamorfose til yngel (0-gruppe) observert hos 26 populasjoner av torsk fra poll- og bassengforsøk i perioden 1975 til 1988.

ÅR	BASSENG- VOLUM I 1000 m ³	START- ANTALL x 1000	OVERLEVING TIL METAMORFOSE			OVERLEVING TIL YNGEL		
			ANTALL x1000	%	/m ³	ANTALL	% PLS>YNG	% MET>YNG
1975	4,4 ¹	3		-	-	150	5	-
1976	4,4	200	24	12	5	4000	2	17
1977	4,4	75	2	3	0,5	1500	2	75
	4,4	100	6	6	1,4	2400	2	40
1980	60 ²	500	10	2	0,2	1000	0,2	10
1981	60	610	18	3	0,3	3000	0,5	17
1982	60	60	9	3	0,2	6000	10	67
1983	60	1200	600	50	10	60000	5	10
	60	700	210	30	4	15000	2	7
	60	250	0	0	0	0	0	0
	60	150	0	0	0	0	0	0
	60	80	0	0	0	0	0	0
1984	60	4000	600	15	10	7000	2	12
	22 ³	2230	80	4	4	3000	1	38
1985	60	2200	700	32	12	120000	5	17
	22	500	30	6	1,4	1000	0,2	3
1986	60	1200	500	42	8	50000	4	10
	22	620	40	6	1,8	6000	1	15
1987	60	1800	200	11	3	60000	3	30
	250 ⁴	7200	1000	14	4	10000	0,1	1
	1600 ⁵	12000	1000	8	0,6	100000	1	10
	600 ⁶	20000	2000	10	3	150000	0,8	8
1988	250	15000	1000	7	4	245000	2	25
	1600	30000	6000	20	4	200000	1	3
	600	20000	500	3	0,8	30000	0,2	6
	250 ⁷	10000	1000	10	4	65000	0,7	7

1: Østersbassenget, Flødevigen; 2: Hyltro, Austevoll; 3: Svartatjønn, Austevoll;

4: Parisvatn, Øygarden; 5: Kvernepollen, Øygarden; 6: Selvågen, Masfjorden;

7: Tunsbergpollen, Gulen.

2.2.4 Hovedårsaker til dødelighet i poll- og bassengforsøk

2.2.4.1 Sult på larvestadiet

En torskelarve er 4-5 mm lang og veier 0,2 mg når den starter å spise. Det er derfor lett å tenke seg at disse vil omkomme av sult. Da undersøkelsene startet, var det alminnelig antatt, i samsvar med Hjorts hypotese av 1914, at fiskelarven går gjennom en kritisk fase ved startføringen, en fase da de aller fleste ville bukke under i en mislykket jakt på mat. Dette var sterkt underbygget av en rekke laboratorieobservasjoner på mange fiskelarvearter. Disse viste klart at det krevdes svært høye førtettheter for å gi vekst og overleving hos larver, og en mente derfor at bare torskelarver som fant knuter av dyreplankton (patcher), ville overleve.

Forsøkene med torsk i bassenget i 1976 og 1977 la derfor svært stor vekt på både å beskrive førtetthetene i alle deler og i alle dyp av bassenget og beregne bestanden av torskelarver for å kunne beskrive dødelighetsmønsteret. Det innsamlete materialet av larver ble nøye analysert for å finne vektfordelingen i bestanden og dermed beskrive vekstmønsteret. Derigjennom ville en kunne identifisere sultende larver, "tapere", og eventuelt påvise når disse falt ut av bestanden. Disse analysene har vært en hovedsak i arbeidet og i tillegg til larvens vekt og morfologiske mål, fig. 11 (Ellertsen et al. 1980), har en sett på organutvikling og forløp av plommesekkresorbsjon. Med dette spekter av målinger ville en kunne styrke kriteriegrunlaget for klassifiseringen av enkeltlarven. Dette arbeidet har utviklet seg gjennom flere faser og er beskrevet først i Ellertsen et al. 1981a og Øiestad (1982), men mest omfattende i Øiestad (1984) og Øiestad et al. 1985a.

Det er helt klart at i en rekke torskepopulasjoner har en kunnet påvise sultende larvegrupper og disse har etterhvert falt ut av bestanden, fig. 12 og fig. 13 (Øiestad 1982, 1984). I Øiestad et al. 1985a har en søkt å redusere omfanget av enkeltlarveundersøkelsene til å omfatte kun tørrvekt. Her har en omtalt en stort anlagt undersøkelse

på tre torskepopulasjoner fra Hyltro i 1983 (fig. 14), (Øiestad et al. 1985a). Arbeidet viser klart at en med utgangspunkt i kjent alder hos enkeltlarven kan kvantifisere minste nødvendige daglige vekst for overleving fram til metamorfose. Denne ble funnet å være 8-9% ved de aktuelle temperaturer, tabell 4. I sum kan en si at "helsetilstanden" i en larvepopulasjon kan klassifiseres ut fra vekstratefordelingen i bestanden. En har nå fått beskrevet en rekke populasjoner med ulike vekstratefordelinger og kjenner deres videre forløp fram til metamorfose, tabell 5.

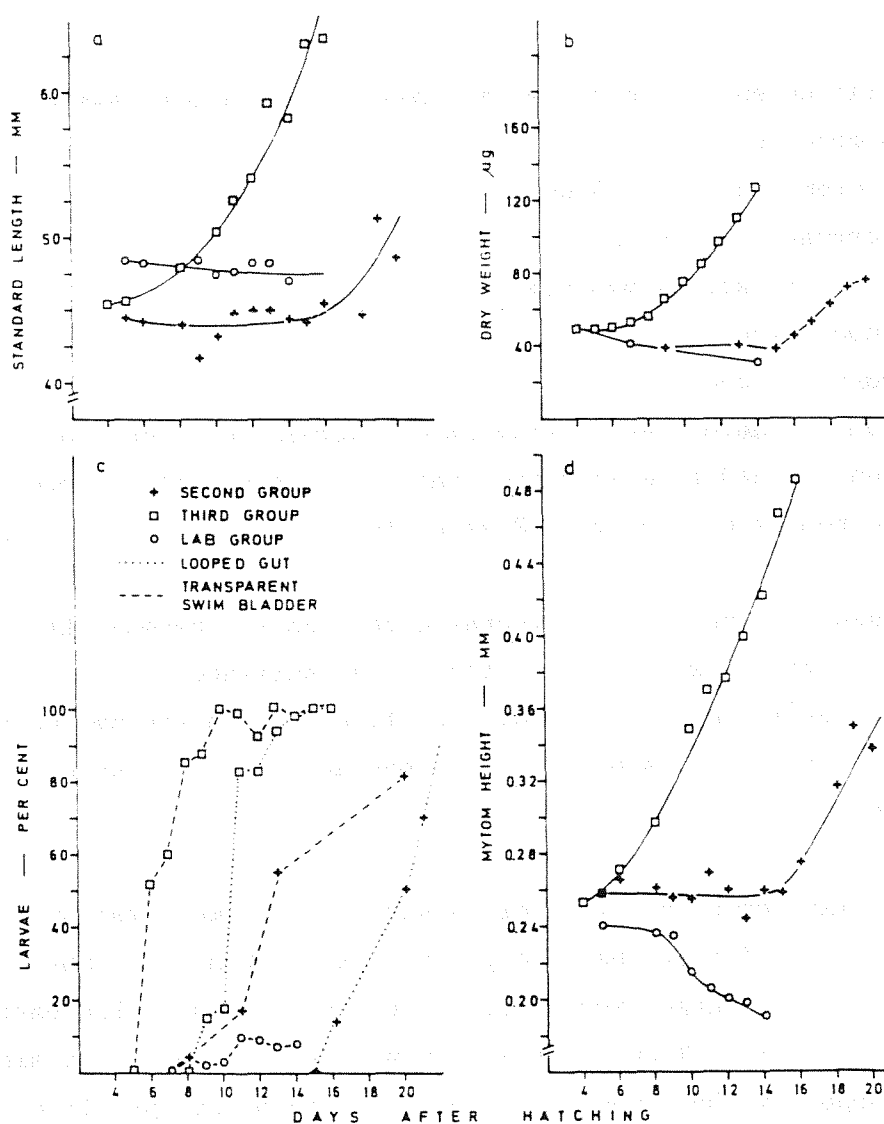


Fig. 11. Undersøkelser av 3 grupper torskelarver med forskjellig ernæringsbakgrunn, a:standard lengde, b:tørrvekt, c:utviklingen av snodd tarm og funksjonell svømmeblære, d:myotomhøyden(Ellertsen et al.1980).

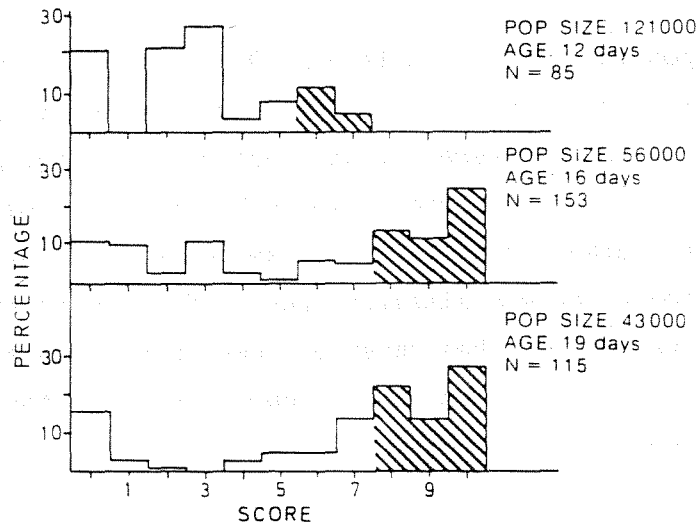


Fig. 12. Tilstanden til torskelarven, basert på følgende system:

Større enn 5mm	: 1
Myotomhøyde over 250µm	: 2
Tørrvekt over 50 µg	: 3
Gjennomsiktig svømmeblære	: 1
Snodd tarm	: 3
Høyeste poengsum	:10

Den skraverte delen av histogrammet utgjør den del av larvepopulasjonen som nådde metamorfose, når en antar at alle larvene med den høyeste poengsum overlever (Øiestad 1982).

Undersøkelsene bød på en stor overraskelse. Førtetthetene måtte være svært lave før det gav et stort innslag av sultende larver. Selv ved førtettheter på mellom 1-5 byttedyr pr. liter ved første næringsopptak var det en relativt stor del av bestanden som vokste og nådde metamorfose, tabell 2.

Den første larvegruppen i 1977 ble utsatt for den mest markante sult-situasjonen i noe forsøk, med 1 org. pr. liter, (Cod(1) i tabell 2). I fig. 13 vil en legge merke til at gruppen hovedsakelig består av sultende larver, men 3% når likevel metamorfose. På den annen side ser vi at gruppe 1 i 1983 (Cod(1) i tabell 2) med 6 org. pr. liter hadde 50% overleving til metamorfose. Den høye overlevingen ved så lave tettheter av før avvek sterkt med rådende oppfatning og undersøkelser av mikrofordelingen av byttedyr ble intensivert. I 1984 gjennomførte en hovedfagsstudent en meget grundig studie av Hyltro for å kartlegge

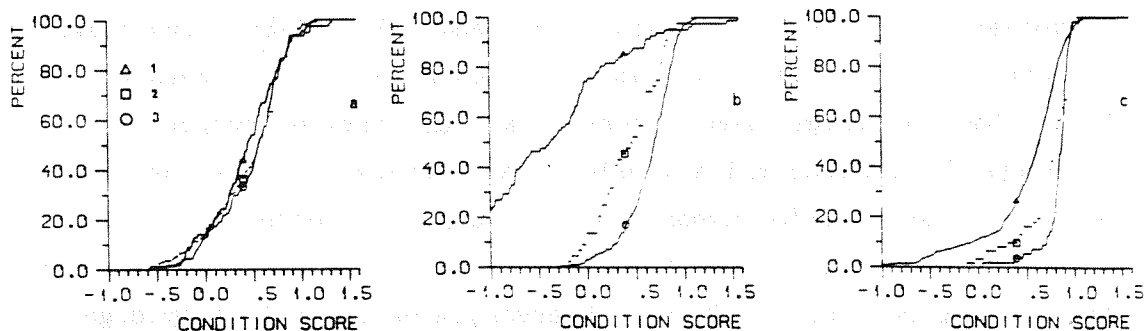


Fig. 13. Kumulativ kondisjonsscore for torskelarver i bassengforsøket i 1976 (a, med kurver for dagene 12, 16 og 19); i bassengforsøket i 1977, første utsetningsgrupper (b, med kurver for aldersintervallene 9-15, 16-20 og 21-26); og i andre utsetningsgruppe i 1977 (c, med kurver for aldersintervallene 6-11, 12-13 og 14-16). Symboler for de tre kurvene er angitt på (a). For beregning av kondisjonsscore, se Øiestad (1984).

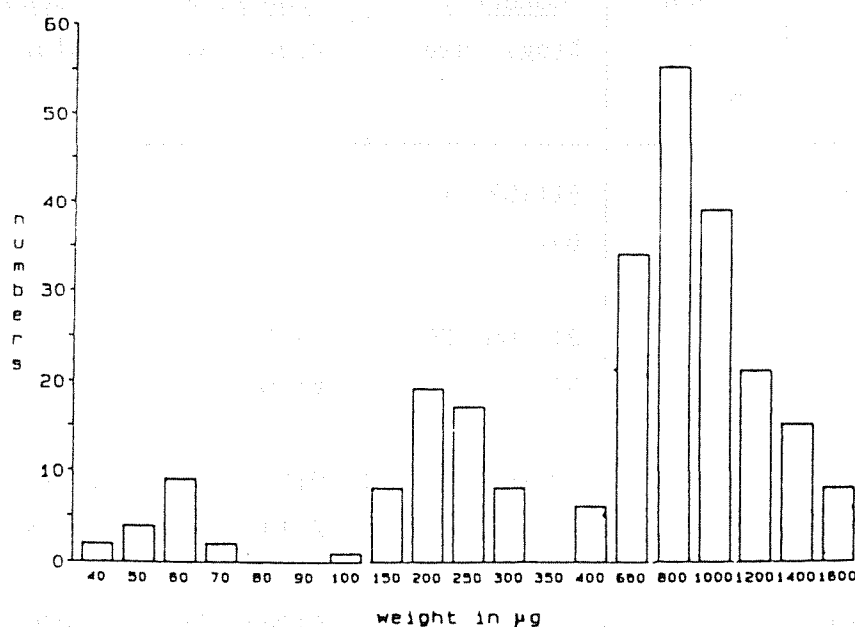


Fig. 14. Tørrvekt av tre grupper torskelarver fra forsøket i Hyltro i 1983. Alderen fra klekking fra de tre gruppene er 30, 19 og 10 dager. Hver gruppe er lett å identifisere, og den største larven fra den første gruppen skal til å metamorfosere (Øiestad *et al.* 1985a).

alle sider ved dyreplanktonfordelingen, og eventuelle effekter av konservering på antall påviste byttedyr (Blom 1986). Undersøkelsen bekreftet helt ut alle resultatene fra undersøkelsene i bassenget fra 1975. Den entydige konklusjonen var at torskelarvepopulasjoner i bassenger er i stand til å overleve ved byttedyrtettheter helt ned mot én pr. liter; overlevingsprosenten avhenger av tettheten når denne er under 5 dyr pr. liter; ved høyere tettheter vil andre forhold trolig spille større rolle. Disse observasjonene synes å ha gyldighet for forsøksbasseng fra 4 400 m³ til 1 600 000 m³; dersom de også har gyldighet for feltsituasjonen, er det naturlig å vurdere andre mekanismer for regulering av årsklassestyrken. En fant det mest nærliggende å se nærmere på effekten av predasjon og kannibalisme.

Tabell 4. Prosent larver innen larvegruppene 1-3 med minste nødvendige daglige vekst, 8 og 9%. (Tørrvekt i parentes).

Date	SGR % below	Cohort 1 %(µg) age	Cohort 2 %(µg) age	Cohort 3 %(µg) age
29 March	8	51(103) 14		
	9	69(112)		
4 April	8	21(166) 20	39(58) 9	
	9	47(193)	66(60)	
14 April	8	0(369) 30	0(129) 19	12(46) 10
	9	0(474)	2(148)	12(49)
23 April	8	0(759) 39	0(264) 28	0(95) 19
	9	6(1066)	0(333)	0(109)
3 May	8	0(1690) 49	0(588) 38	
	9	0(2623)	9(818)	

Tabell 5. Kondisjons-score for 50%-larven i bestanden. Kondisjons-scoret er et uttrykk for realisert vekstpotensiale i tiden fra plommesekken er oppbrukt og der vekstmålene til den største larven i hvert tidsrom er nyttet som sammenlikning. Negative verdier vil angi at larven har avtatt siden tiden for aktivt næringsopptak begynte. Verdier opp mot én viser at larven ligger nokså likt med "ideal-larven". I to av kolonnene er data korrigert for temperatur (10°C-regimet) og en har brukt referansegrupper som viste særlig rask tilvekst, 77-2 og 83-2, som "ideal-larver" (Øiestad 1984).

Cod population	Score value at 50% of the population								
	Internal test without temp.corr.			77-2 as ref. group with temp. correction			83-2 as ref. group with temp. correction		
Age group	1	2	3	1	2	3	1	2	3
1976	0.43	0.56	0.56	0.25	0.35	0.30	0.30	0.32	0.33
1977-1	-0.39	0.48	0.68	-0.20	0.25	0.45	-0.25	0.23	0.41
1977-2	0.63	0.80	0.88	0.64	0.80	0.89	1.02	0.88	0.86
1980	0.52	0.69	0.78				0.63	0.73	0.74
1981	0.78	0.68	0.80				0.60	0.57	0.68
1983-1	0.70	0.80	0.87				0.78	0.78	0.78
1983-2	0.33	0.79	0.86				0.33	0.80	0.86

2.2.4.2 Sult på yngelstadiet

Eksperimentell sulting av yngel var mulig å gjennomføre etter at en i 1977 hadde lært seg å fange inn nylig metamorfosert yngel fra bassenget. I disse og senere forsøk viste en at yngelen er meget robust mot utsulting og at den tar seg opp igjen når den på nytt tilbys mat. Den massive dødeligheten på yngelstadiet måtte således trolig ha andre årsaker enn sult.

2.2.4.3 Predasjon på larvestadiet

Bassengforsøket i 1976 inkluderte også larver av tre andre arter enn torsk (tabell 2). Noen av disse larvegruppene ble satt ut omtrent samtidig med torsken, mens noen ble satt ut kort tid før torsken metamorfoserte. Ernæringsforholdene hadde da endret seg. De sistnevnte larvene forsvant raskt da torsken metamorfoserte (tabell 6), mens de

eldre larvene klarte seg bra (tabell 2). Denne utsettingsstrategien ble senere fulgt opp i en rekke forsøk og alle med samme resultat: når torsken metamorfoserte forsvant andre larver selv når disse var i god vekst. Effekten var ofte uventet stor og i 1977 påvirket de 3% som overlevde til metamorfose fra første utsetting (Cod(1)) forsøket med andre utsettingsgruppe (Cod(2), tabell 6). I forsøket i Hyltro i 1983 ble ialt fem larvegrupper av torsk satt ut med 10 dagers mellomrom og gruppe 4 og 5 forsvant umiddelbart, mens første gruppe hadde en tetthet på $10/m^3$ ved metamorfose (fig. 15, tabell 6) (Øiestad et al. 1985a).

Tabell 6. Predator og byttedyr-data fra basseng og polleksperimenter i 1976-83.

Year	Predator			Prey						
	Population	Density (N/m ³)	Size (mm)	Age (days)	Population	Density (N/m ³)	Period* (days)	Size (mm SL)	Survival (days)	%
1976	Cod	5.4	>12	>50	Herring	0.7	5-8	10	5	0.0
					Plaice (2)	0.8	5-8	6	10	0.0
					Hybrid (2)	0.7	5-8	6	10	0.0
1977	Cod (1)	0.5	>12	>50	Cod (2)	~4	5-15	5-7	>35	6.0 ^b
					Herring	11.6	5-15	9-14	20	0.0
					Capelin	9.1	5-15	6-12	20	0.0
1978	Herring	2.0	>25	>40	Capelin	0.7	5-10	6	14	0.0
1979	Herring	3.2	>25	>40	Capelin (1)	0.7	25-30	6-17	25	0.0
					Capelin (2)	11.4	5-10	6-10	10	0.0
1980	Hydromedusae	~200	2-15	—	Cod	10.0	5-25	5-7	>35	2.0 ^b
1981	Hydromedusae	~800	2-15	—	Cod	12.2	5-25	5-7	>35	3.0 ^b
1982	Hydromedusae	~180	2-15	—	Cod	1.2	5-25	5-7	>35	15.0 ^b
1983	Hydromedusae	~10	2-15	—	Cod (2)	~5	25-50	8-20	>35	30.0 ^b
	Cod (1)	~10	>10	>35	Cod (3-5)	~2-4	5-30	5-10	<30	0.0

* Posthatching period of main predation.

^b Survival to metamorphosis.

Høye tettheter av maneter vil også raskt kunne desimere en torskebestand; fig. 16 (Øiestad 1985). Små manetarter vil bare ha en effekt inntil larven er 8-10 mm. Gjennombruddet i arbeidet med torsk i Hyltro fra 1983 henger nettopp sammen med at en satte ut larvene så lang tid i forveien for den vanlige manetoppblomstringen at larvene hadde nådd unnvikingsstørrelse da manetene ble tallrike (fig. 16), (Øiestad 1985).

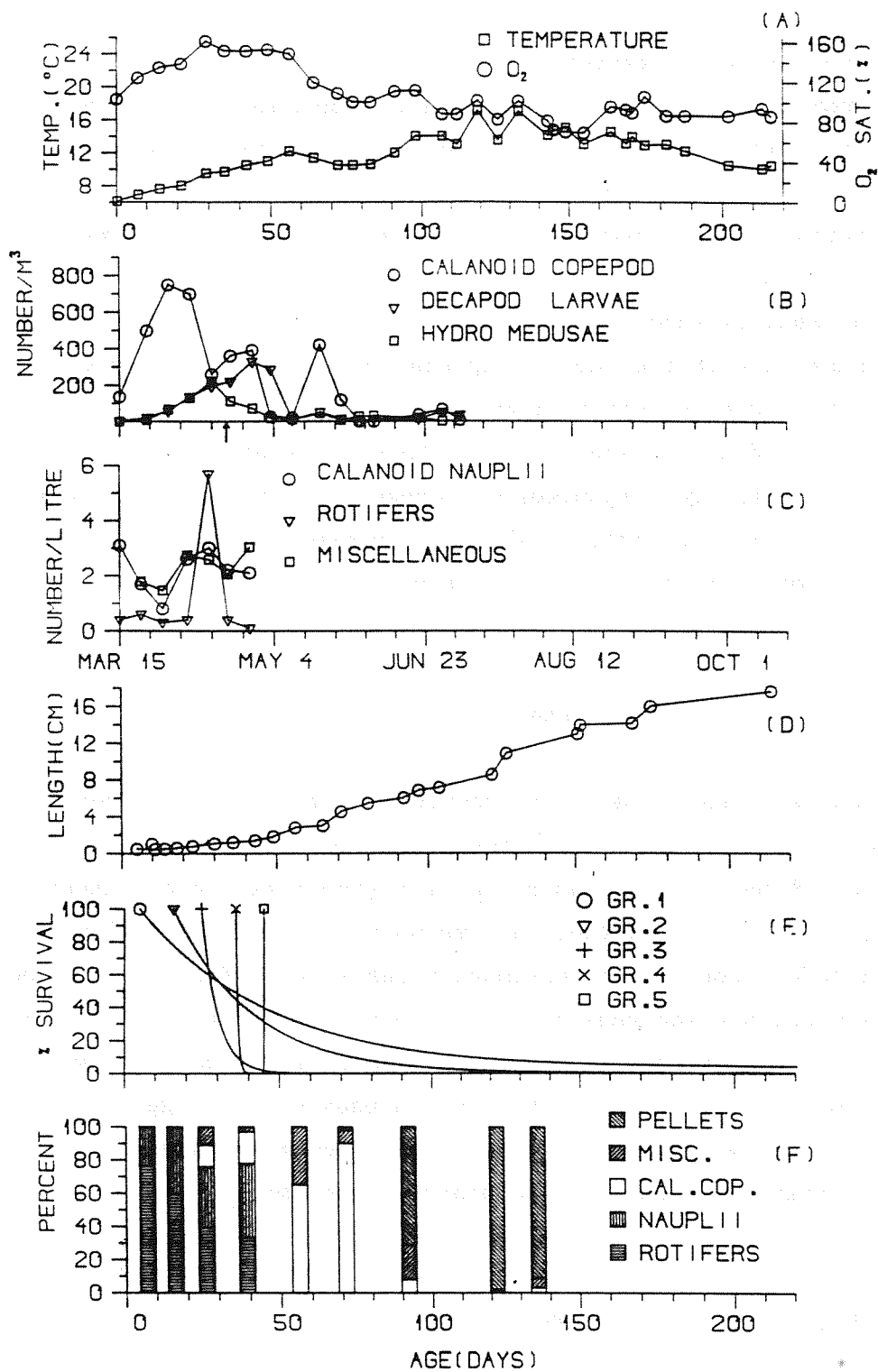


Fig. 15. Forholdene i pollen og biologien til de utsatte torske-larvene, 1983. Den første gruppen klekket 15. mars, og den første utsettingen ble foretatt 20. mars (dag 5).

Figurtekst forts. neste side

- A: Temperatur og oksygenmetning.
- B: Gjennomsnittlig konsentrasjon av kalanoide kopepoder, dekapod-larver og hydromeduser. Pilen ved dag 35 antyder metamorfose til den første gruppen av torskelarver.
- C: Gjennomsnittlig konsentrasjon av matorganismer for torskelarver i første næringsopptak.
- D: Gjennomsnittslengde hos torskelarvene.
- E: Prosent overleving hos fem grupper torskelarver; hver gruppe ble satt ut fem dager etter klekking.
- F: Mageinnhold hos torskelarver. De første 80 dagene ble frekvensen av de forskjellige organismene beregnet. Deretter ble volumet av pellets først bestemt; tilslutt ble prosenten av de forskjellige organismene bestemt fra den resterende delen (Øiestad et al.1985b).

2.2.4.4 Predasjon på yngelstadiet

Dødeligheten har vært betydelig i mange torskegrupper etter metamorfose, helt opp i 95% (tabell 3). Det synes klart at dårlig tilgang på mat etter metamorfose, gir sterkt tiltagende kannibalisme. Generelt vil høy tetthet av metamorfosert yngel ($5-10/m^3$) gi et sammenbrudd i zooplanktonbestanden i bassengene (fig. 15). Situasjonen med kannibalisme kan kanskje sies å være et bassengartifakt. Imidlertid vet en at metamorfosert torsk også i felten går i stimer og slør over store områder og at forholdene således skulle ligge til rette for fenomenet. Under alle omstendigheter viser resultatene at yngelen er meget sårbar for predasjon fra større organismer.

2.2.5 Bassengstørrelse og feltsituasjon

Når en skal vurdere verdien av resultatene fra poll- og bassengforsøk med tanke på deres anvendbarhet i felten, er det viktig at fenomenene synes uavhengig av volumet. Alle kjente data peker mot at det en har observert i det minste bassenget på $4\ 400\ m^3$ har samme gyldighet for det største bassenget som er 364 ganger så stort. Mot denne bakgrunn er det desto større grunn til å vektlegge observasjonene og søke å anvende dem i feltsituasjonen.

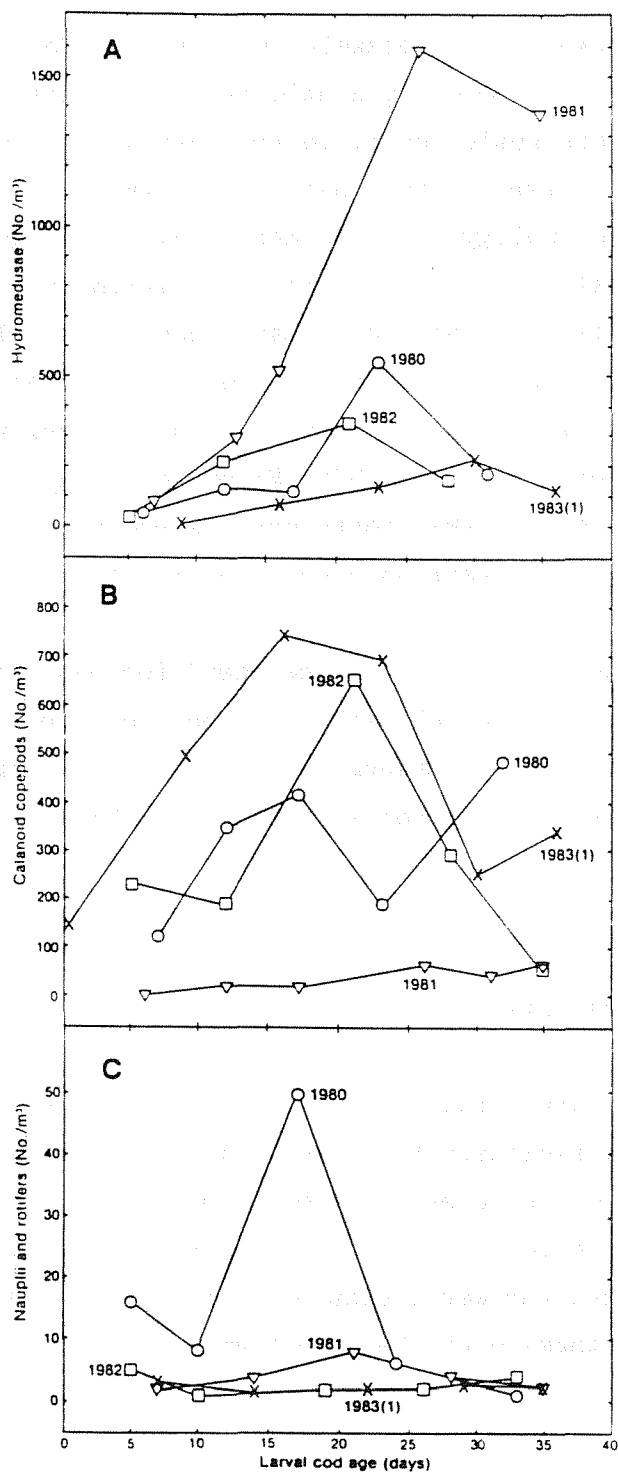


Fig. 16. Beregnete konsentrasjoner av (A) maneter, (B) calanoide kopepoder og (C) nauplier og hjuldyr, i pollforsøkene 1980-83 med torskelarver fram til metamorfose (omkring dag 35 etter klekking) (Øiestad 1985).

2.2.6 Matematisk modellering

De vellykte forsøkene med torskelarver i bassengforsøkene i 1976 og 1977 gav støtet til et forsøk på å utforme en matematisk modell som kunne beskrive hendelsesforløpet. De tre bestandene hadde vært utsatt for store ulikheter særlig når det gjalt mat og temperatur ved startføring. Dette muliggjorde en mer nøyaktig beregning av nøkkelkoeffisienter. Modellen ga en god første tilnærming til observasjonene de to årene og viste bl.a. at andre utsettingsgruppe i 1977 burde hatt langt høyere overleving enn observert, en sterk indikasjon på at kannibalisme forklarer den uventet lave overleving fram til metamorfose og videre (Moksness 1978, Ellertsen et al. 1981a). Dette arbeidet ble desverre ikke videreført. Senere modellarbeid har sett mer på økosystemet og beitepressforhold (Blom 1986).

Utviklingen av den såkalte "pollmetoden" for masseproduksjon av 0-gruppe torsk foregikk parallelt med de ovennevnte basisstudier over torskelarvens biologi i bassenget i Flødevigen. Den mer praktiske utviklingen foregikk i Hyltrollen, Austevoll (Øiestad et al. 1985b, Øiestad et al. 1987).

2.2.7 Kulturbetinget fiske

Når det gjelder utviklingen av kulturbetinget fiske i Norge ble de første utsettingsforsøkene utført med fisk fra bassengforsøkene i Flødevigen (Moksness og Øiestad 1984). Bassenget produserte 4000 og 3900 0-gruppe i henholdsvis 1976 og 1977. De ble merket og satt ut ca. 10 cm lange. Torsken var meget stasjonær; mer enn 93% av gjenfangstene ble tatt på utsettingsstedet. Veksthastigheten hos den utsatte torsken avviker ikke fra vill torsk.

2.3 Feltundersøkelser

Undersøkelsene i felten kan deles i tre typer:

- 2.3.1. Instrumentutvikling
- 2.3.2. Felteksperimenter
- 2.3.3. Surveys

2.3.1 Instrumentutvikling

I forbindelse med studiene av kopepodnauplienes vertikalfordeling og torskelarvenes næringsopptak ble det satt igang et utviklingsarbeid for å få prøver av torskelarver fra bestemte dyp som var brukbar for kvalitative undersøkelser (Solemdal 1982a). Det ble prøvd forskjellige typer pumper (hydrauliske fiskepumper og nedsenkbare elektriske pumper), og avsilingsystemer på dekk, fig. 17, eller *in situ*, fig. 18. Tabell 7 viser endel data for de systemene som ble utprøvd i perioden 1977-83 (Solemdal og Ellertsen 1984).

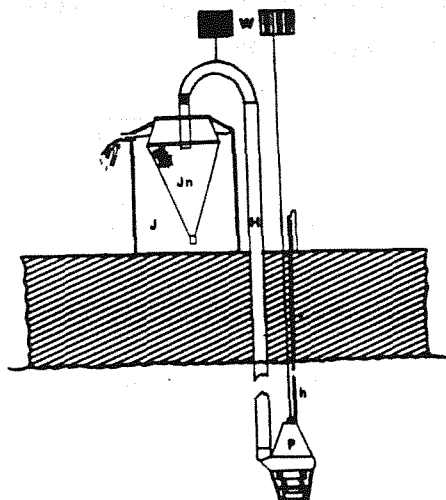


Fig.17. Pumpen (U230/U880/2125) og avsilingsystemet på dekk: P=pumpe, H=slange, Jn=Judayhåv, h=hydraulisk slange, W=winch og J=kar (Solemdal og Ellertsen 1984).

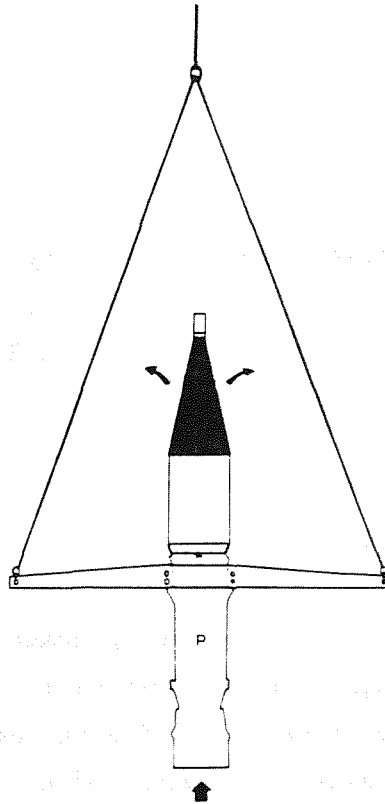


Fig. 18. Pumpen, S181, med in situ avsilingsystem brukt i 1981-82.
P=pumpe (Solemdal og Ellertsen 1984).

Tabell 7. Tekniske spesifikasjoner til de forskjellige pumpesystemene
(Solemdal og Ellertsen 1984).

Year	1977	1979	1980	1981-82	1983
Pump code	U 230	U 880	2125	S 181	4500
Power supply	Hydraulic	Hydraulic	Electric, 8 kW	Electric, 4.4 kW	Electric, 15 kW
Weight	50 kg	460 kg	90 kg	ca 100 kg	450 kg
Type of pump	Submersible, centrifugal	Submersible, centrifugal	Submersible, centrifugal	Submersible, propeller	Submersible, propeller
Rev. pr minute	900	550	2800	2900	360
Max. cap. m ³ /min.*	10	19	3	5.4	60
Max. water vel. m/s	5.0	6.5	2.8	2.9	1.3
Optimum cap. m ³ /min.	2	3	-	2.7	-
Optimum water vel. m/s	1	1	-	1.5	-
Diameter of hose, cm	20	25	15	20	100
Filtering system	On deck	On deck, in situ	On deck	In situ	In situ

* Data given by manufacturer

Også når det gjelder kommersielle redskaper for kvantitativ innsamling av bl.a. fiskelarver har prosjektet vurdert en rekke forskjellige typer, Anon.(1982). På grunnlag av denne vurderingen ble det innkjøpt en 1 m² MOCNESS flerposetrål (Wiebe et al. 1976) i 1982.

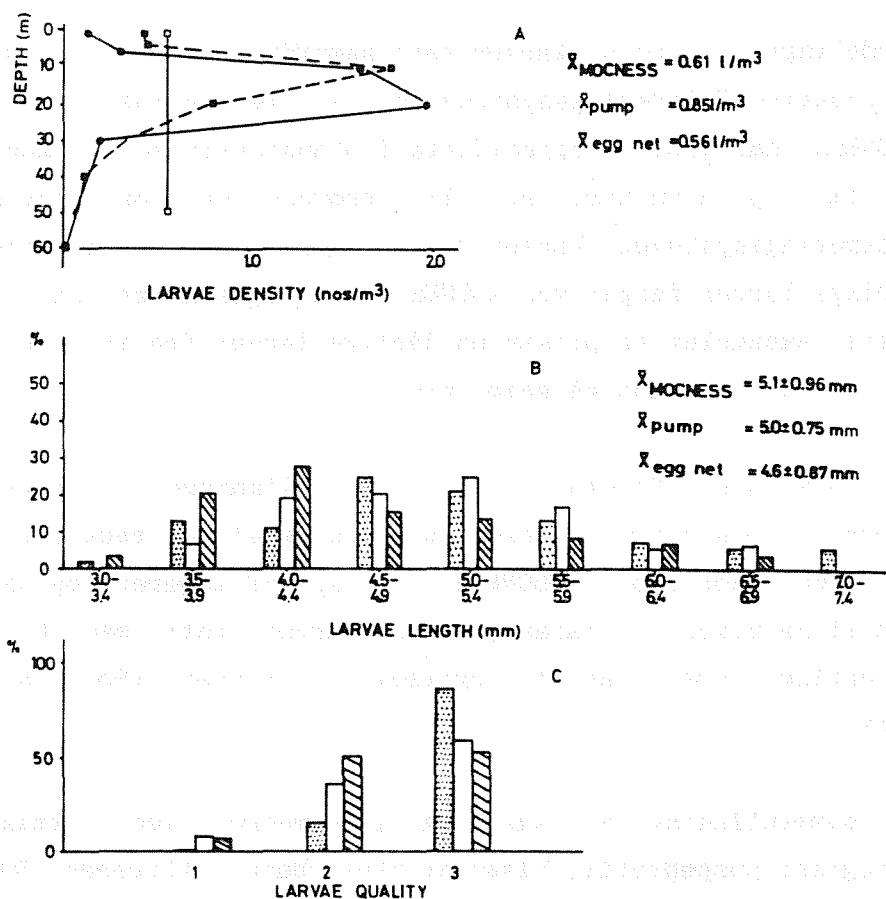


Fig. 19. Sammenlikning mellom 1 m^2 MOCNESS, hastighet 1 m/s, *in situ* aktivt filtrerende planktonredskap, $60 \text{ m}^3/\text{s}$, vannhastighet 1,3 m/s og vertikalhåv, diam. 112cm, hastighet 0,5 m/s.

A. Konsentrasjon av torskelarver pr. m^3 . ■ Pumpe, ● MOCNESS, □ vertikalhåv.

B. Standard lengde av torskelarvene i mm. □ Pumpe (n=80), ▨ MOCNESS (n=58), ▩ vertikalhåv (n=60).

C. Larvekvalitet. □ Pumpe (n=145), ▨ MOCNESS (n=398), ▩ Vertikalhåv (n=110) (Solemdal og Ellertsen 1984).

Det er av vesentlig betydning at de fangete fiskelarvene kan brukes til kvalitative studier (lengde, mageundersøkelser etc.). Det ble utført endel forsøk for å undersøke hva som påvirker larvekvaliteten.

Vannhastigheten gjennom fangstredskapet påvirker larvekvaliteten meget. I området fra 1 til 1,5 m/s øker prosenten dårlige larver fra ca. 20% til ca. 40%. Tidsperioden fra fangst til prøven konserveres betyr også endel for larvekvaliteten. I fig. 19 er vist vertikal-

fordelingen av torskelarver tatt samtidig med MOCNESS, det største in situ-aktive filtreringssystemet og en vertikalhåv. Mens prøvene i MOCNESS har hatt en oppholdstid i planktontrålen før konservering fra 20 til 45 minutter, er alle prøvene med det store in situ-filtreringssystemet konserverert i løpet av 10 minutter. Prosenten dårlige larver fanget med MOCNESS er da også svært høy (fig.19c). I dette eksemplet er prosenten dårlige larver fra in situ-filtrering og vertikalhåv omtrent på samme nivå.

Det ble også foretatt endel sammenlikninger av antall byttedyr i tarmen i torskelarver fanget med forskjellig redskap. Torskelarver tatt med Bongo-60, MOCNESS, in situ-filtrerer og håv hadde samme antall nauplier i tarmen, mens larver tatt med Gulf III hadde vesentlig lavere antall byttedyr i tarmen (Solemdal og Ellertsen 1984).

En sammenlikning av egg- og larvemengde med vertikalhåv og en integrert pumpeprofil, viser at håven bare filtrerer 50-70% av det teoretiske volumet, tabell 8 (Solemdal og Ellertsen 1984).

Det ble også utviklet innsamlingsutstyr for kopepodnauplier. Dette systemet er basert på små, nedsenkbare, elektriske pumper, med kapasitet 200-300 l/min. Fra de forskjellige dyp pumper vannet på dekk. Et bestemt volum, vanligvis ca 24 liter, fylles i en plastbeholder og filtreres gjennom 90 µm duk.

Tabell 8. Gjennomsnittskonsentrasjoner av torskeegg og larver inn-samlet med vertikalhåv og forskjellige pumpe-systemer (Solemdal og Ellertsen 1984).

Mean densities, org. per m ³									
Year	Pump type	Vert. net	No. of parallels	Pump		Vert. net.		Vert. net as a % of pump	
				Larvae	Eggs	Larvae	Eggs	Larvae	Eggs
1977	U 230	Juday 80	4	5.40	9.74	2.70	6.68	50	69
1979	U 880	"	8	4.80	9.50	2.70	5.30	56	57
1982	S 181 P	"	13	0.34	0.86	0.20	0.44	59	51
1983	Flygt 4500	Egg net	3	0.85	2.21	0.56	1.52	66	69

Telling av kopepodnauplier er svært arbeidskrevende, og det ble tidlig innledet samarbeid med SINTEF for utvikling av en partikkelteller basert på lysblokkeringsprinsippet (Mohus 1981). En prinsippskisse er vist i fig. 20 (Tilseth og Ellertsen, 1984b).

Parallelle undersøkelser av nauplier/partikler basert på manuell telling og partikkeltelleren viste svært god overensstemmelse, fig. 21 (Tilseth og Ellertsen, 1984b). Partikkeltelleren ble brukt med suksess i 1981. Tekniske problemer senere viste at konstruksjonen manglet endel for å være et fullgodt feltinstrument.

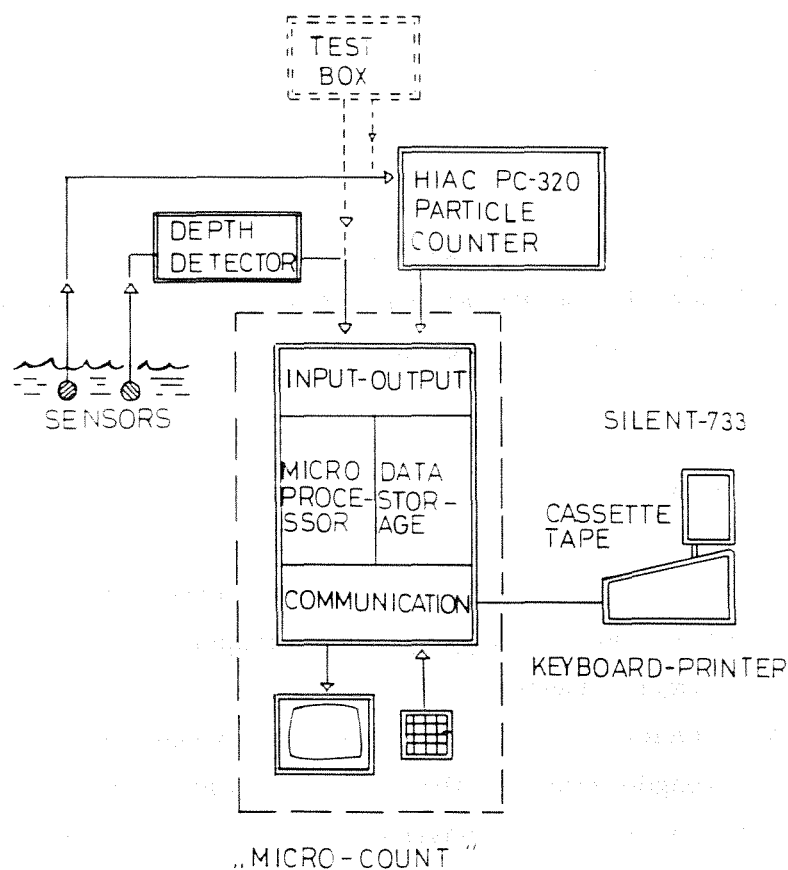


Fig. 20. Partikkeltelleren (Tilseth og Ellertsen 1984b).

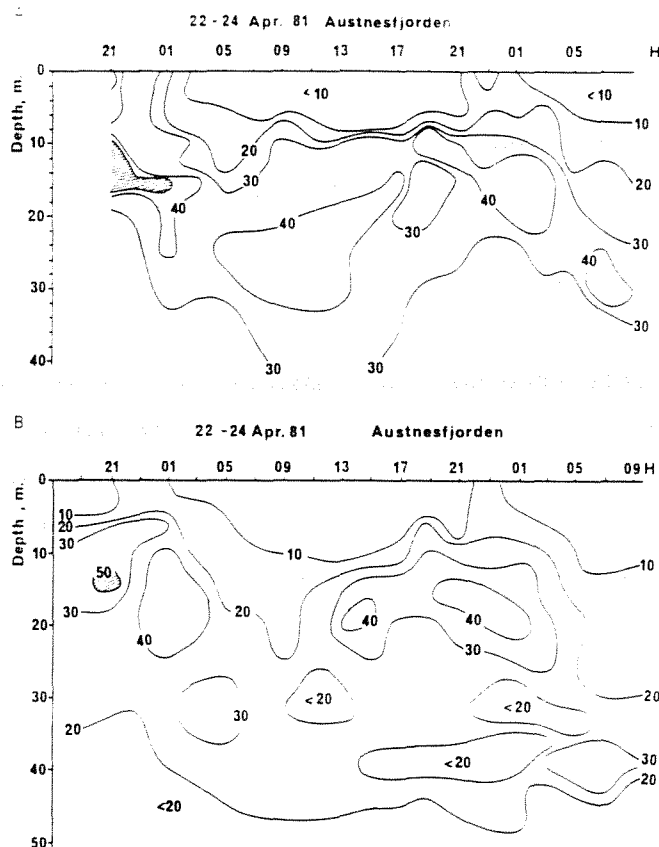


Fig. 21. Isopletdiagram av partikkelkonsentrasjoner (per liter)(A), og nauplier (per liter)(B), midtstasjonen på snitt 5 i Austnesfjorden, 22-24 april 1981 (Tilseth og Ellertsen 1984b).

2.3.2 Felteksperimenter

Undersøkelser av mageinnholdet hos torskelarver fra Lofotenområdet viser at nauplier av rauåte (*Calanus finmarchicus*) er det dominerende byttedyret og utgjør nesten 100 % (Ellertsen et al. 1984). Når det gjelder antall nauplier i magen hos torskelarver i første næringsopptak, lengdeområde 4,0-5,5 mm, er dette vist i fig. 22 for torskelarver fra laboratoriet, bassengforsøk og fra Lofoten (Ellertsen et al. 1980).

En fiskelarvebioassay utviklet av Lasker (1975) ble testet i Lofoten 1977. Resultatene viste at torskelarvene tar nauplier i tettheter ned til 20 pr. liter, men vesentlig mer når tettheten økes til 320 pr. liter. Torskelarvene i bioassayforsøkene ble også observert med

"faecal-pellets" (avføring) fra rauåte i magen.

Fiskelarver, også torskelarver, har vært rapportert med grønne matrester i tarmen (Lebour 1919, Wiborg 1948). Nordeng og Bratland (1971) har identifisert fyttoplanktonartene Peridinium pellucidum og Coscinodiscus sp. i tarmen hos torskelarven.

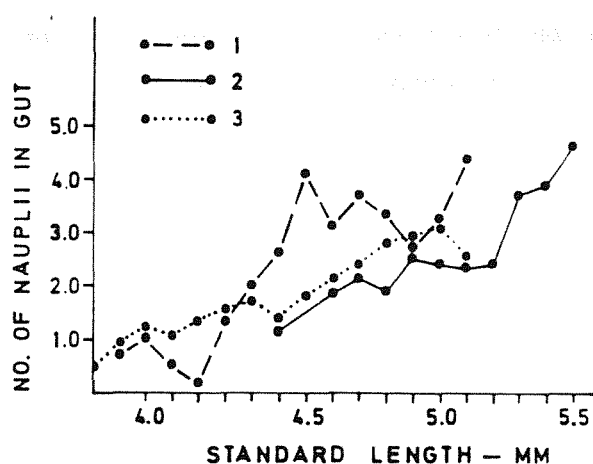


Fig. 22. Gjennomsnittlig antall nauplier i tarmen hos torskelarver i første næringsopptak. 1: fra bassengforsøk i Flødevigen (n=290), 2: fra laboratorieforsøk (n=123) og 3: larver samlet i Lofoten (n=323) (Ellertsen et al. 1980).

En analyse av de flerumettete fettsyrer i torskelarver fra Lofoten viser tilstedeværelse av spesifikke fettsyrer fra fyttoplankton (Tilseth et al. 1987). Den ernæringsmessige betydningen av disse resultatene er foreløpig ikke klarlagt.

Når det gjelder valget av byttedyrstørrelse hos torskelarven i første næringsopptak, viser fig. 23 at torskelarvene spiser nauplier med ryggskjoldlengde fra 120-360 μm , mens størrelsen på naupliene i sjøen varierer i størrelse fra 50-450 μm .

Det ser ut til at torskelarvene i første næringsopptak, i lengdeområdet 4,0-5,5 mm, spiser omtrent like store byttedyr, fig. 24 (Ellertsen et al. 1979).

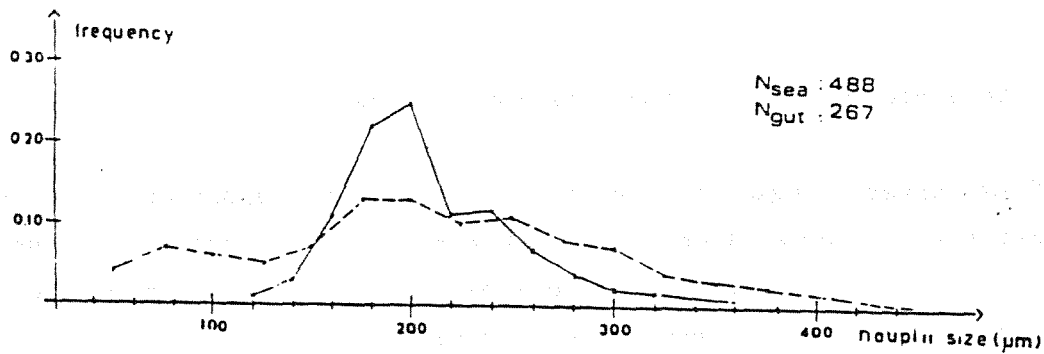


Fig. 23. Lengden av ryggskjold (carapax) hos nauplier observert i sjøen (---) og i tarmen hos torskelarver (—), på en døgnstasjon i Lofoten 18-19 mai 1977 (Ellertsen *et al.* 1979).

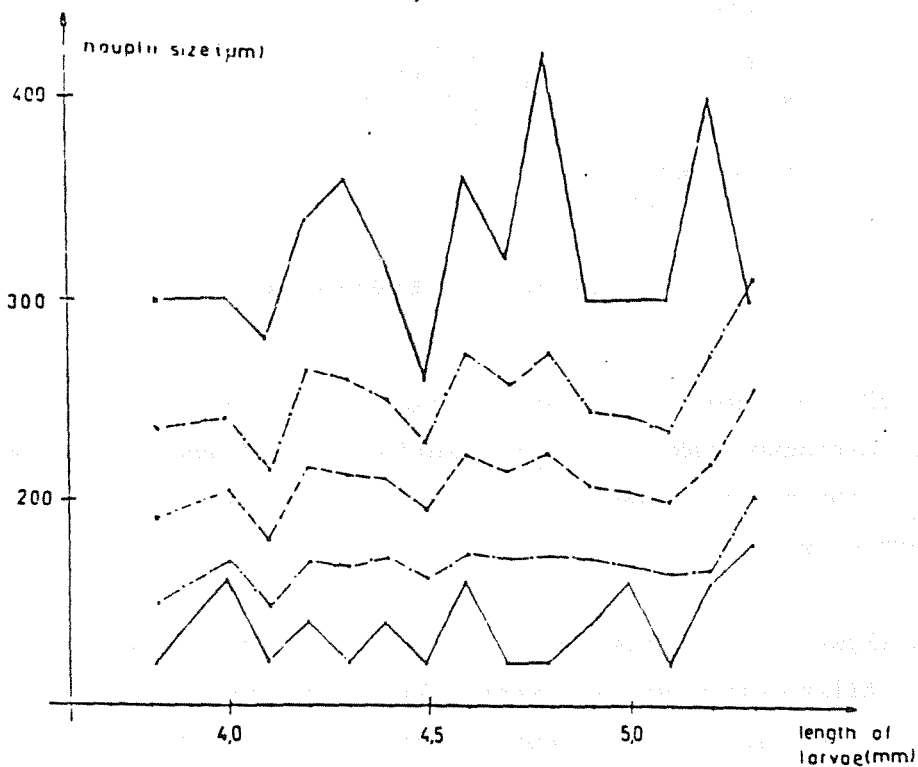


Fig. 24. Størrelse på ryggskjold (carapax) av nauplier i magen på torskelarver fra døgnstasjon i Lofoten 10-11 mai 1977, fra 15 meters dyp. Gjennomsnittsstørrelse (---), øvre og nedre standardavvik (-.-) og minste og største nauplie (—) (Ellertsen *et al.* 1979).

Byttedyropptaket gjennom døgnet er undersøkt, både i basseng og under feltforhold, fig. 25 og fig. 26 (Ellertsen *et al.* 1976). Torskelarvene i bassenget, har et tydelig maksimum m.h.t. nyspiste og halvfordøyete

næringsorganismer tidlig på kvelden, og et minimum omkring klokken tre om natten. I Lofoten er det også en klar nedgang i andelen larver med byttedyr i magen i perioden kl. 2000-0200. En oversikt over larveundersøkelsene er gitt av Tilseth (1984).

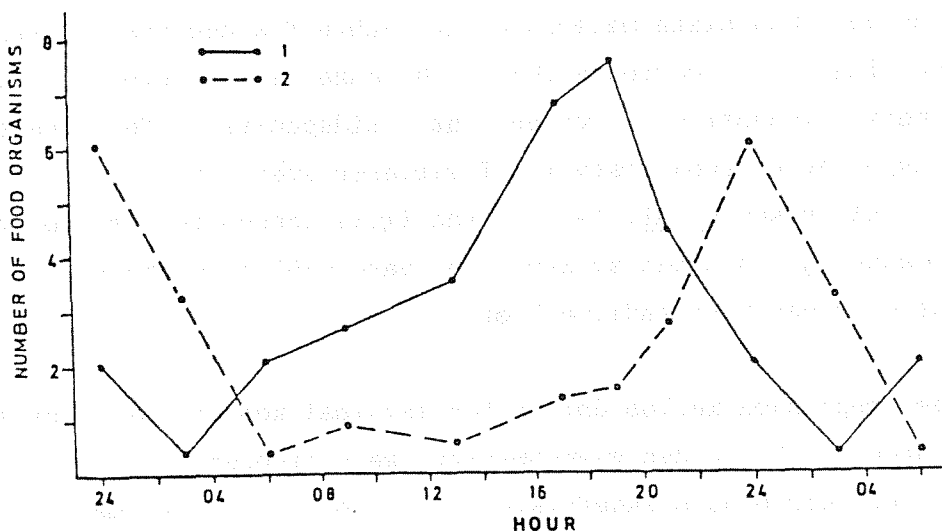


Fig. 25. Gjennomsnittlig antall byttedyr i magen på torskelarver på døgnstasjon i bassenget i flødevigen 5-6 april. Figuren viser antall nypiste og halvfordøyete organismer (1) og helt fordøyete organismer (2) (Ellertsen et al. 1976).

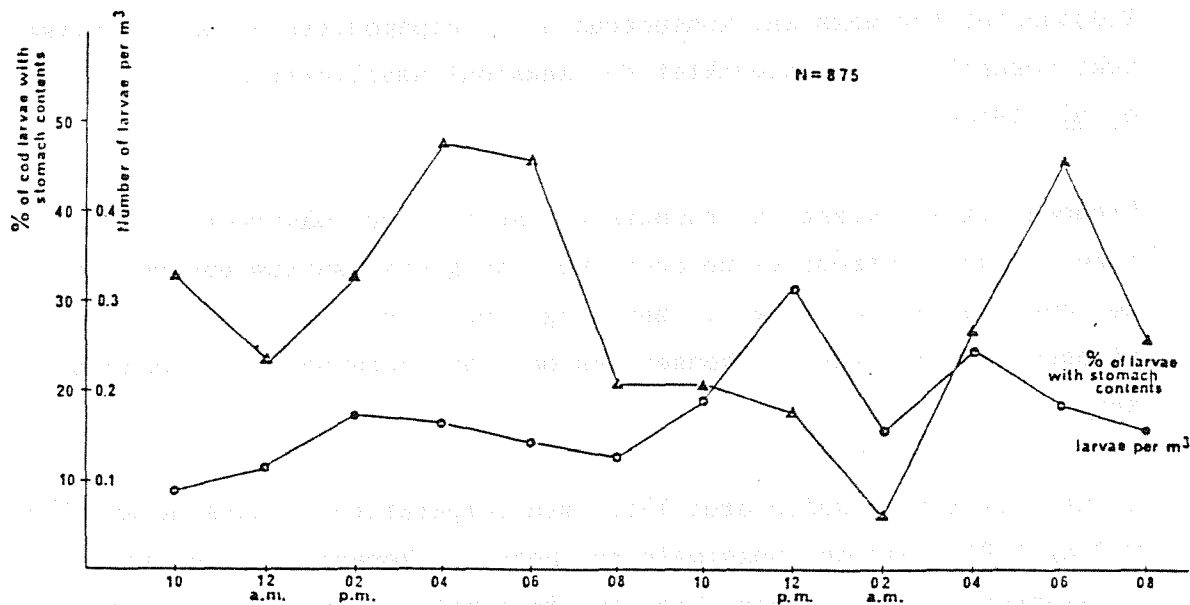


Fig. 26. Prosent torskelarver med byttedyr i magen og konsentrasjon av torskelarver (larver pr.m³) fra tre døgnstasjoner i Lofoten i 1976 (Ellertsen et al. 1976).

2.3.2.1 Temperatureffekt på gyting og eggutvikling

Rauåte

Analyse av det innsamlete materialet av rauåte fra den faste stasjonen på Skrova, fig. 27, i perioden 1960 - 84 (endel år er utelatt p.g.a. ufullstendig innsamling) viser at tidspunktet for maksimal konsentrasjon av kopepodittstadium I varierer svært fra år til år, fig. 28 (Ellertsen et al. 1988a). Vanligvis inneholder rauåteprøvene 60-90% voksne oo i slutten av mars, men bare 4-5% oo en måned senere. Da dominerer kopepodittstadiene I og II.

En lineær regresjon mellom datoen for maksimal konsentrasjon av kopepodittstadium I, D, og den gjennomsnittlige sjøtemperaturen, t, fig. 28, gir en korrelasjonskoeffisient, r^2 , på 0,72. Ligningen for den lineære regresjonslinjen er:

$$D = 176,6 - 17,5 t$$

Årsaken til at kopepodittstadium I brukes, skyldes at håven ikke samler nauplier representativt p.g.a. for stor maskevidde, 180 μm . Tidspunktet for maksimal konsentrasjon av kopepodittstadium I avviker ikke vesentlig fra tidspunktet for maksimal nauplietetthet (Ellertsen et al. 1988a).

Figuren viser klart at rauåtas gyting er svært påvirket av temperaturen. I det ekstremt varme året 1960, da gjennomsnittstemperaturen i de øverste 30 metre i mars og april var 3,5 og 4,7°C, var tidspunktet for maksimal konsentrasjon av kopepoditt I omkring 1. april.

I det ekstremt kalde året 1981, med temperaturer i mars og april på 0,7 og 1,9°C, var den maksimale tettheten av kopepoditt I så sent som i slutten av mai. Tidspunktet for maksimal konsentrasjon av nauplier varierer altså med ca 1 1/2 måned mellom ekstremt kalde og ekstremt varme år.

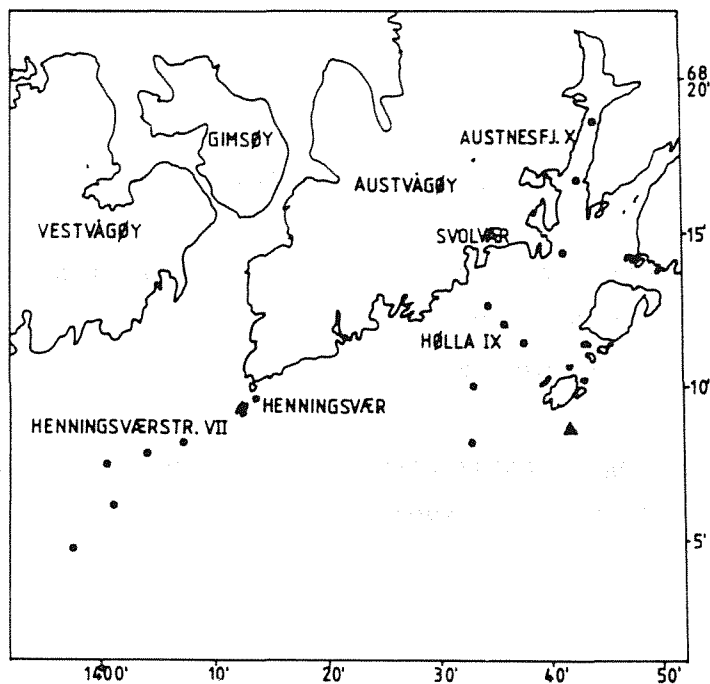


Fig. 27. Hovedgytefeltet for norsk-arktisk torsk i Lofoten. Figuren viser posisjoner for vertikale håvtrekk (●) og den faste stasjonen på Skrova (▲), (Sundby og Bratland 1987).

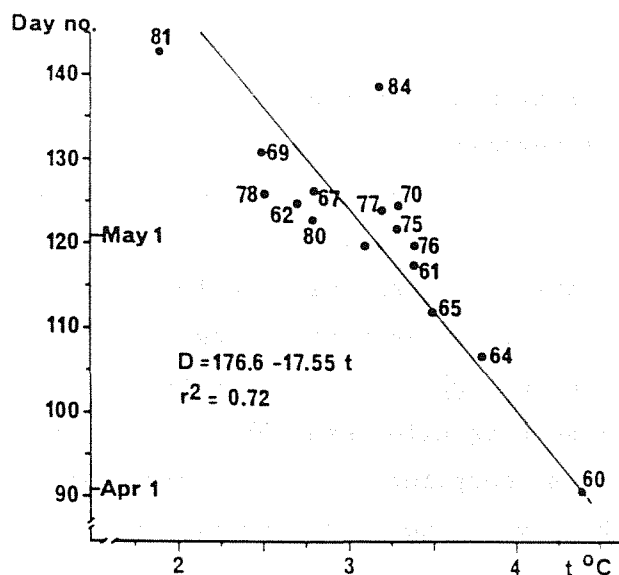


Fig. 28. Tidspunkt for maksimal forekomst av kopepodittstadium I av rauåte (*Calanus finmarchicus*) og apriltemperaturen ved den faste stasjonen på Skrova (Ellertsen *et al.* 1988a).

2.3.2.2 Vertikalfordeling og vertikalvandring

Temperaturvariasjoner påvirker først og fremst tidspunktet for den maksimale konsentrasjon av rauåtenauplier, og i mindre grad tidspunktet for hovedklekkingen av torskelarver.

Vertikalvandring og vertikalfordeling er prosesser som fører til konsentrering av disse organismene enten p.g.a. egenvekt eller som en aktiv prosess.

Nauplier

Forekomsten av vertikale gradienter og "patches" av nauplier vil påvirke torskelarvens muligheter for næringsopptak. Slike strukturer blir "utvisket" når en bruker vertikal håv. Undersøkelsene av vertikalfordelingen av kopepodenauplier er derfor foretatt med forskjellige typer punktprøvesamlere, og partikkelteller (se under instrumentutvikling).

De høyeste konsentrasjoner av nauplier forekommer i dypet mellom 5 og 15 meter. Enkelte ganger forekommer tettheter i overflaten på opptil 600 nauplier pr. liter. Dette skjer om kvelden under svært rolige værforhold (Ellertsen et al. 1979, Tilseth og Ellertsen, 1984b). Døgnvandring av kopepodnauplier er vist på forskjellige typer av lokaliteter, men klarest på lite eksponerte områder som f. eks. Austnesfjorden (Ellertsen et al. 1977, Ellertsen et al. 1979, Ellertsen et al. 1984, Tilseth og Ellertsen 1984b, unpubl. data). Noen eksempler på døgnvandring av nauplier i Austnesfjorden er vist i fig. 29 (Ellertsen et al. 1988b), med tydelig oppvandring om natten.

Fig. 29 A demonstrerer også at det bare er de største naupliene som foretar de vertikale døgnvandringene, de med ryggskjold større enn ca. 120 μm .

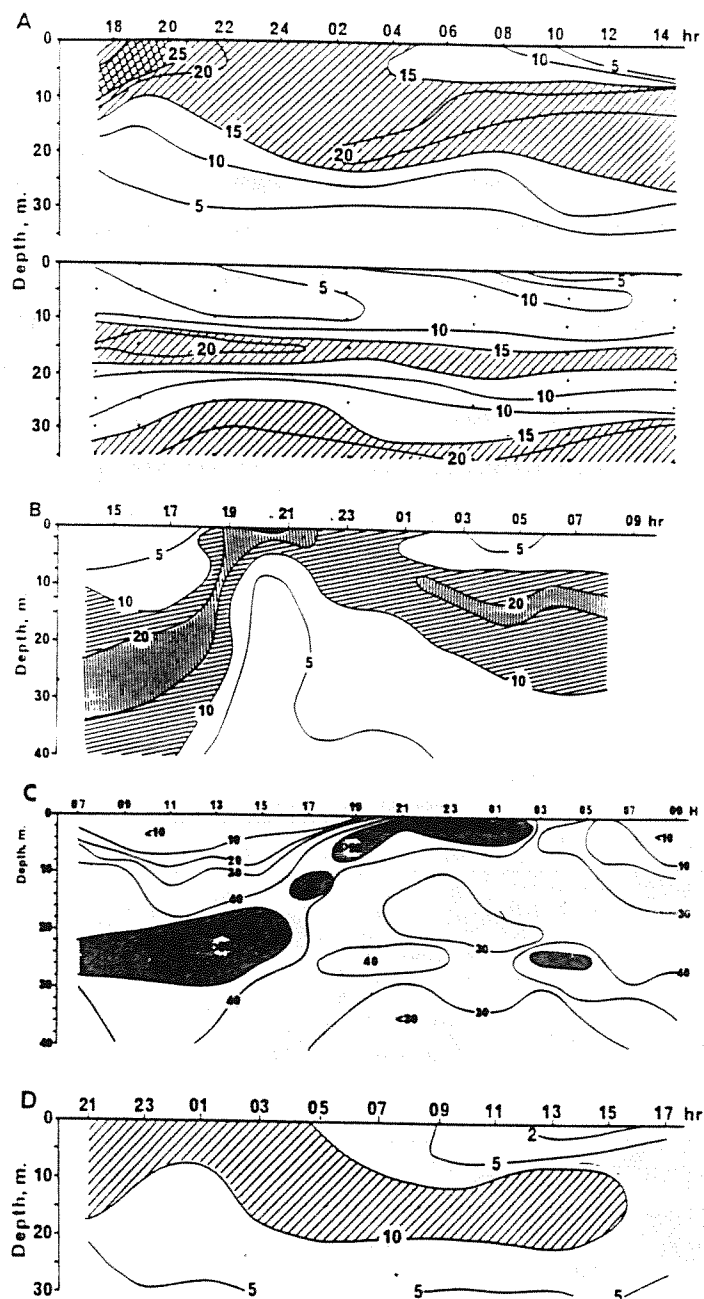


Fig. 29. A) Vertikal fordeling av kopepodenauplier, Austnesfjorden mai 1977. Forekomsten angitt i prosent som summerer til 100 for de 8 prøvedypene i vannkolonnen (0-35 meter). Øverst: Kopepodenauplier med ryggskjold større enn $120\mu\text{m}$. Nederst: Nauplier med ryggskjold mindre enn $120\mu\text{m}$. (Omtegnet fra Ellertsen et al. 1979).

B) Vertikalfordeling av nauplier, Austnesfjorden 1980. Forekomstene er angitt som prosent som summerer til 100 for de 10 prøvedypene (0-40 m).

C) Vertikalfordeling av nauplier, Austnesfjorden mai 1981. Konsentrasjonen angitt i antall nauplier pr. liter (Tilseth og Ellertsen 1984b).

D) Vertikalfordeling av nauplier, Austnesfjorden, mai 1982. Konsentrasjonen angitt i antall nauplier pr. liter (Ellertsen et al. 1988b).

En sammenlikning av naupliedfordelingen under forskjellig vindpåvirkning i Austnesfjorden, viser at de turbulente kreftene ved vindstyrker omkring 5-8 m/s er tilstrekkelige til å hindre nauplienes vertikale døgnvandring, fig. 30 (Ellertsen et al. 1984). Når det gjelder nauplienes og torskelarvenes evne til å vertikalt vandre på eksponerte områder, som f.eks. i Vesterålsfjorden, er dette mulig under svært rolige værforhold, fig. 31 (Ellertsen et al. 1984).

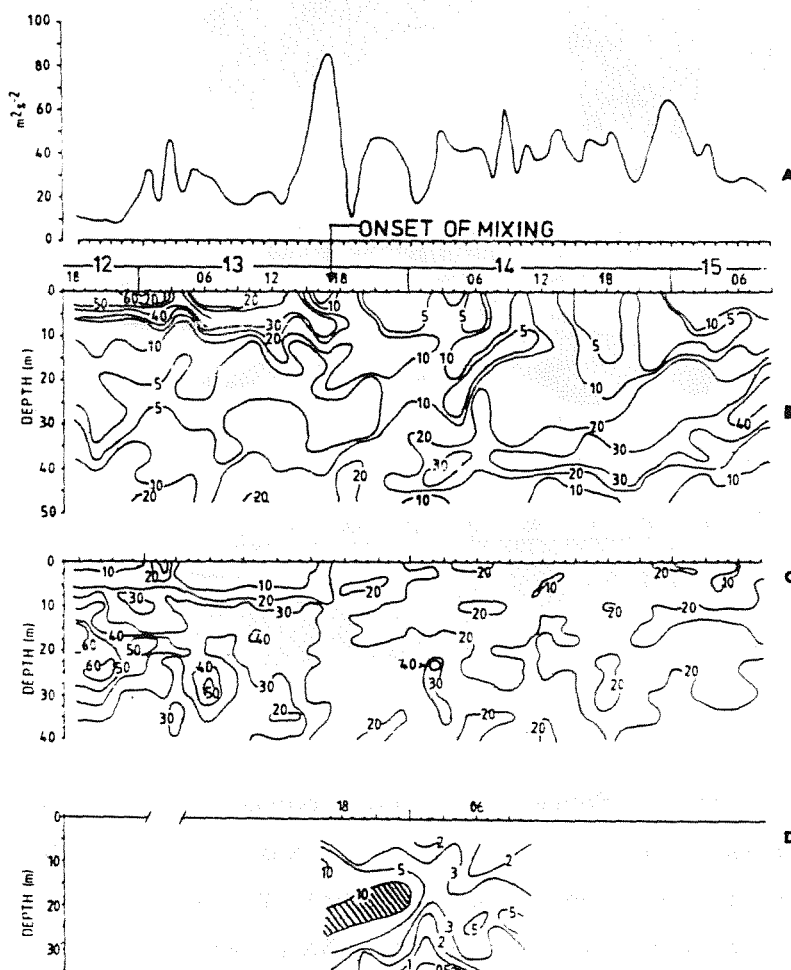


Fig. 30. Døgnstasjon i Austnesfjorden 12-15 mai 1980

A: Kvadrert vindhastighet.

B: Kvadrerte Brünt-Vaisälä frekvenser.

C: Konsentrasjon av mikrozooplankton, antall nauplier pr. liter.

D: Konsentrasjon av torskelarver, antall pr. m^3 (Ellertsen et al. 1984).

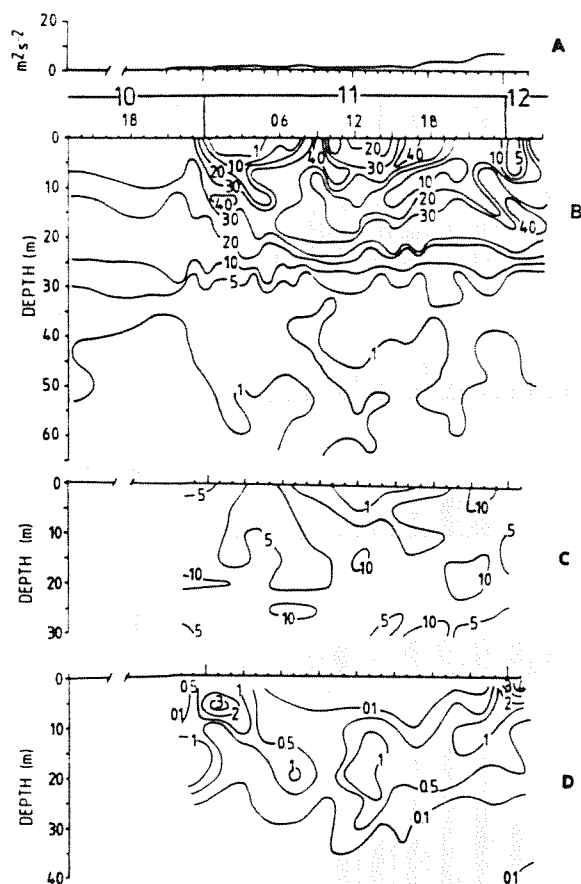


Fig. 31. Døgnstasjon i Vesterålsfjorden 10-12 mai 1982.

A: Kvadrert vindhastighet.

B: Kvadrerte Brünt-Vaisälä frekvenser.

C: Konsentrasjon av mikrozooplankton, antall nauplier pr. liter.

D: Konsentrasjon av torskelarver, antall pr. m^3 (Ellertsen et al. 1984).

Egg

Diameter på torskeegget er 1,2-1,6 mm, fig. 32 (Solemdal og Sundby 1981). Figuren viser også tendensen til mindre egg mot slutten av sesongen. Dette er et resultat av at store fisk gyter større egg (Kjesbu 1988) og at eggstørrelsen går ned med antall gyttede porsjoner, fig. 33 (Anon. 1978), og fig. 34 (Kjesbu 1988). Figuren viser også hvordan størrelsen på porsjonene varierer under gytingen. Større egg har større larver ved klekking (Solemdal 1970, Knutsen og Tilseth 1985).

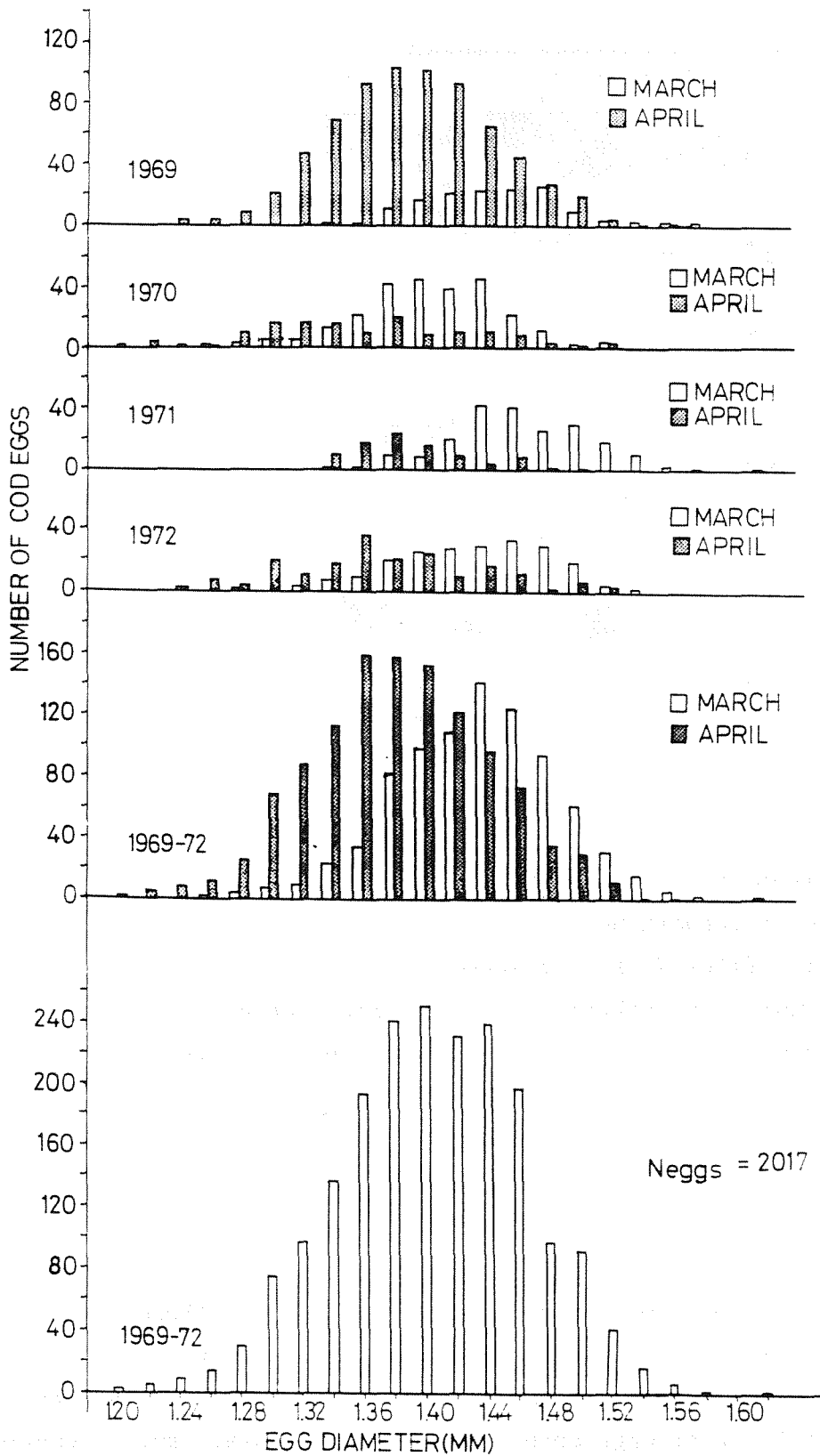


Fig. 32. Eggdiameter, torskeegg, innsamlet i Lofoten 1969-72 (Solemdal og Sundby 1981).

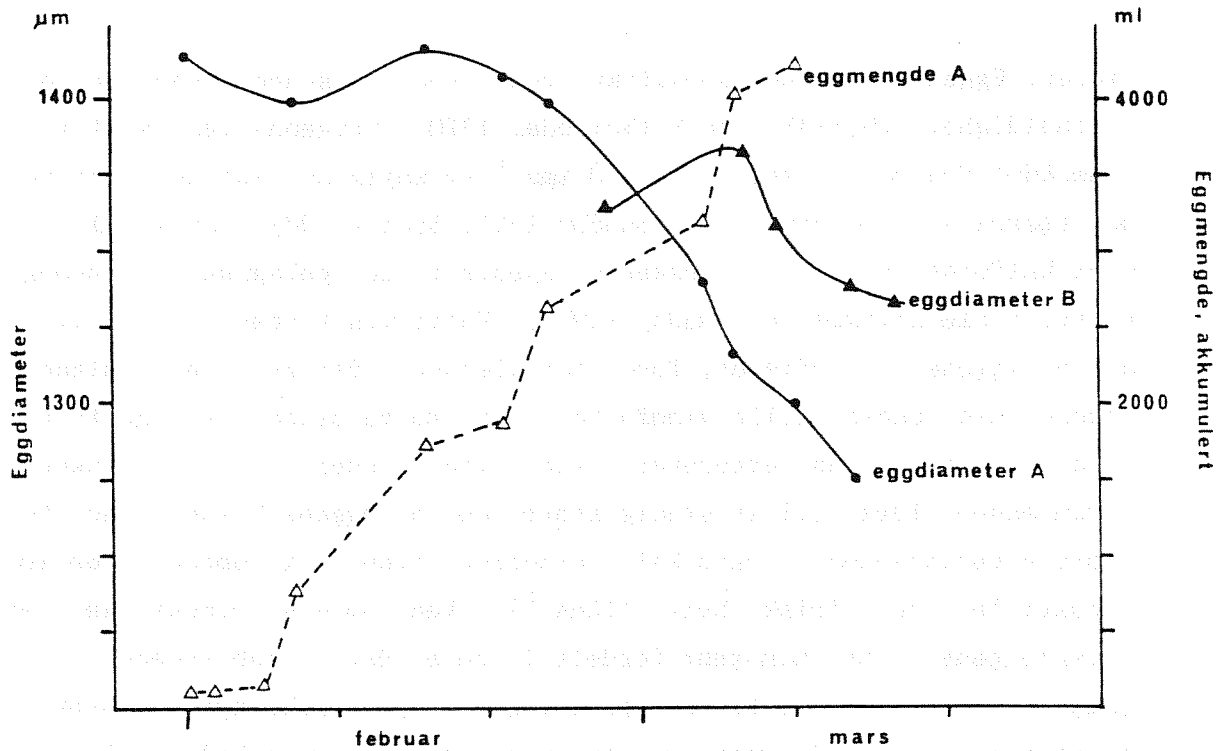


Fig. 33. Eggstørrelser gjennom gytesesongen hos to hunn-fisk og akkumulert eggmengde for fisk A (Anon. 1978).

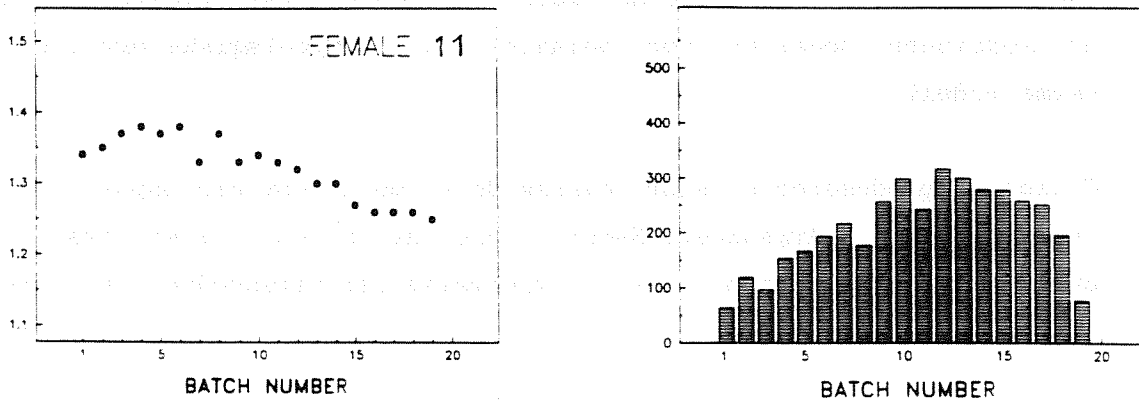


Fig. 34. Eggdiameter, μm . (til venstre) og størrelsen på de forskjellige gyteporsjoner (i tusen) (til høyre) hos kysttorsk som gyter i fangenskap (Kjesbu 1988).

Oppdrettstorsk gyter opptil 20 porsjoner over en periode på 50-60 døgn. Det er usikkert om resultatene kan overføres til norsk-arktisk torsk.

Torskeegget er lettere enn sjøvann og vil stige langsomt mot over-

flaten. Eggene har en spesifikk vekt som tilsvarer sjøvann med saltholdighet 29,5-33 o/oo S (Solemdal 1970). Stigehastigheten ligger i området fra ca $0,2 \text{ mms}^{-1}$ til $1,8 \text{ mms}^{-1}$ avhengig av eggenes tetthet og størrelse (Solemdal og Sundby 1981, Sundby 1983). En modell for vertikalfordelingen av torskeegg spesielt og pelagiske fiskeegg generelt ble utviklet av Sundby (1983): Vanligvis finnes bare en liten del av eggene i overflaten, fordi turbulensen i det øvre laget blander eggene ned. Under stille vindforhold kan større mengder av egg finnes i overflaten, mens etterhvert som vinden øker vil den økende turbulensen føre til at stadig større del av eggene blandes ned. Den største variasjonen i vertikal fordeling finnes i området mellom vindstille og frisk bris (12 ms^{-1}). Ved høyere vindstyrker er torskeeggene nesten homogent fordelt i hele det vindblandede laget (fig. 35). Mens den vertikale spredningen av pelagiske egg hovedsaklig er bestemt av den vindgenererte turbulensen, vil vertikalfordelingen av bathypelagiske egg, som er fordelt i pyknoklinen, være hovedsaklig bestemt av eggenes tetthetsfordeling (Sundby 1988). Westgård (1988a og b) videreutviklet den analytiske modellen fra Sundby (1983) i en numerisk versjon som gjorde det mulig å studere også tidsvariasjonen og kombinere modeller for pelagiske og bathypelagiske egg i en og samme modell.

Gytingen produserer et stort overskudd av melke som gir opphav til en stor mikrobiell virksomhet. Nedbrytningen av melken fører også til økning av næringsforholdene tilgjengelig for algeproduksjon (Dundas 1986).

Torskelarver

De yngste torskelarvene kan under særlig rolige værforhold og med stabile vannmasser foreta vertikale døgnvandring og kan da nå helt opp i overflaten (Ellertsen et al. 1984). Vanligvis holder torskelarvene seg i dyp mellom 10 og 20 meter (Ellertsen et al. 1979), med vertikale forflytninger på noen få meter gjennom døgnet, fig. 36 (Ellertsen et al. 1977).

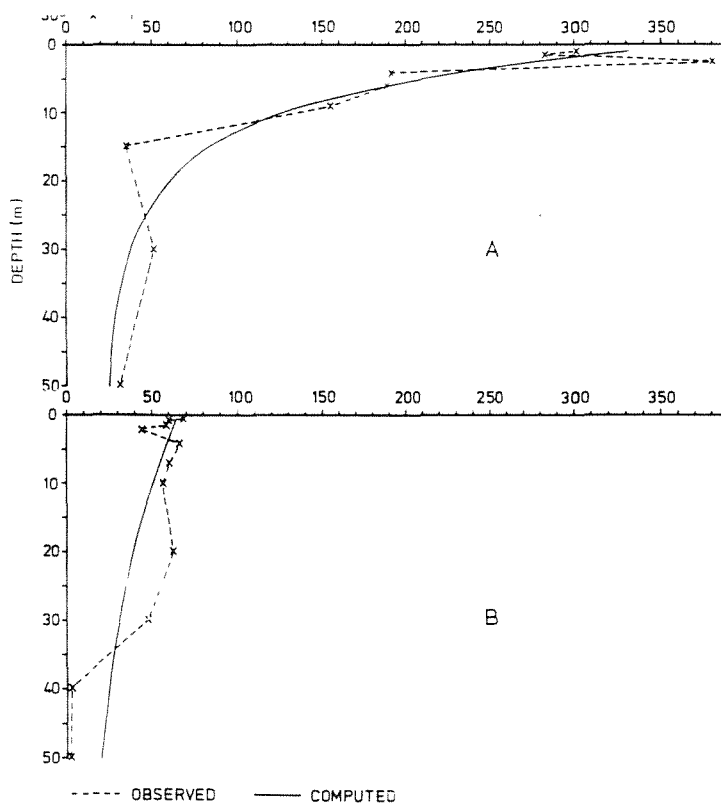


Fig. 35. Vertikalfordelingen av torskeegg under rolige værforhold (A) og under dårlige værforhold (B), --- observert, — beregnet (Sundby 1983).

2.3.3 Surveys

2.3.3.1 Gytefelt og gyting

Den norsk-arktiske torsken gyter på bestemte områder i kyststrømmen fra Midt-Norge (Borgundfjorden) til Nord-Norge (Breivikbotn), en strekning på 1200 km. Gyteområdene er de samme fra år til år, men varierer i innbyrdes betydning (Sundby og Bratland 1987, Ellertsen et al. 1988 a og b).

Hovedgytingen foregår i et område i Lofoten og Vesterålen mellom $67^{\circ} 30'$ og $68^{\circ} 30'$. I perioden 1983-85 ble 60-70% av eggene gytt her, og eggproduksjonen varierte mellom $3,1 \times 10^{13}$ og $4,7 \times 10^{13}$ egg (Sundby og Bratland 1987).

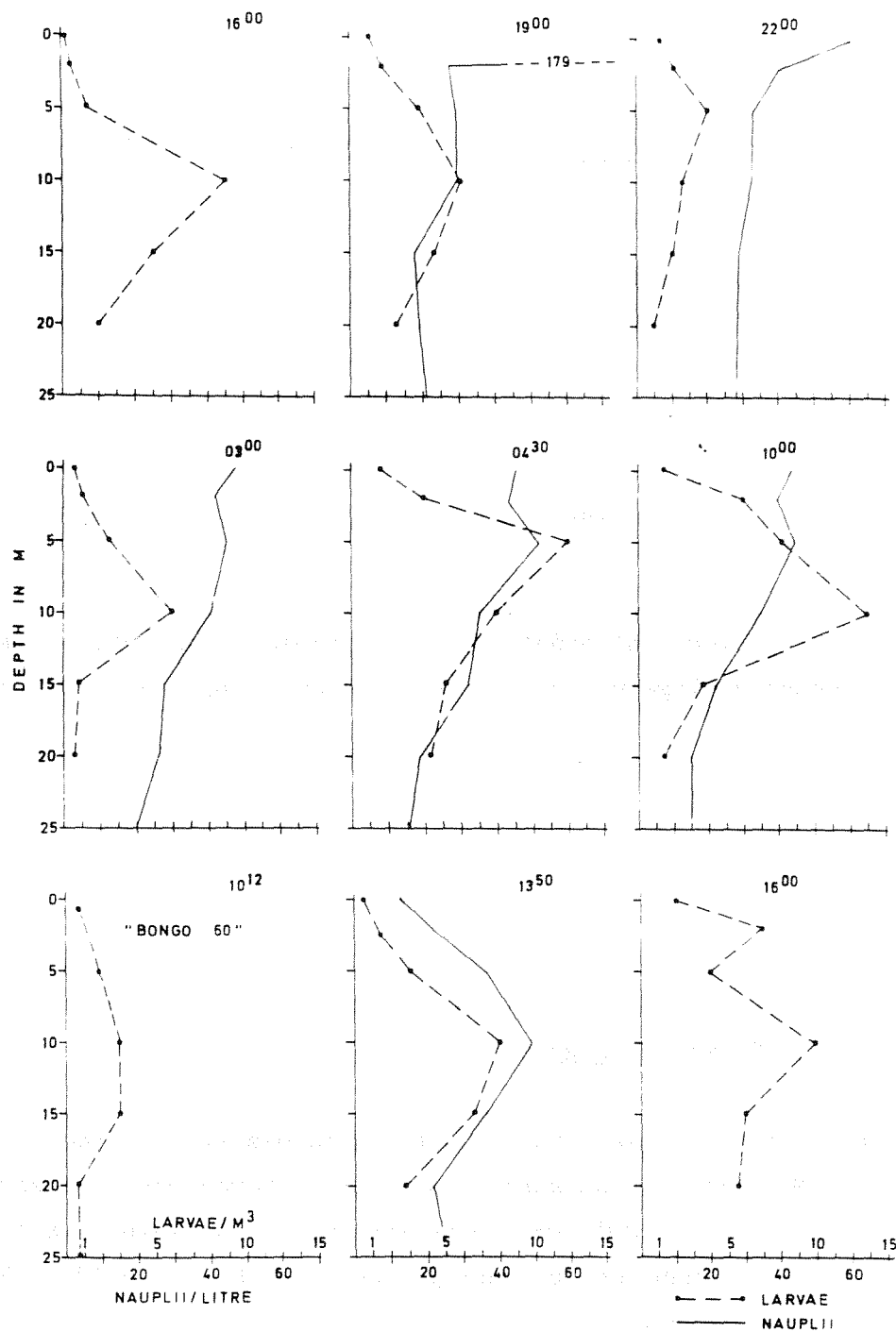


Fig. 36. Vertikalfordeling av kopepodenauplier og torskelarver, Austnesfjorden 18-19 mai 1977. Materialet er samlet med en kommersiell fiskepumpe. --- torskelarver, — nauplier (Ellertsen *et al.* 1977).

Når det gjelder den totale eggproduksjonen i Lofoten-Vesterålen viser det seg at bare 40% av eggene er gytt i Vestfjorden, tabell 9, (Sundby og Bratland 1987).

Tabell 9. Beregnet totalmengde torskeegg gytt i løpet av 1985 i området mellom Røst og Sørøya fordelt på 14 underområder (se fig.1 og 2) og 5 regioner. Enhet er 10^{12} egg. Beregningene er basert på at eggåven har 100% filtreringsevne (Sundby og Bratland 1987).

UNDEROMRÅDE	EGGPRODUKSJON			
	10^{12} egg		Prosent	
1	0,15		0,7	
2	0,94		4,4	
3 Vestfjorden	5,97	7,68	27,9	35,9
4	0,62		2,9	
5	0,00		0,0	
6 Røst	0,66	0,66	3,1	3,1
7	0,28		1,3	
8 Moskenesgrunnen-Andenes	3,83	7,68	17,9	35,9
9	3,57		16,7	
10	0,00		0,0	
11	1,71		8,0	
12 Andenes-Torsvåg	2,50	4,81	11,7	22,5
13	0,60		2,8	
14* Sørøya	0,56	0,56	2,6	2,6
SUM	21,39		100,0	

Særlig i Lofoten er gytestimene svært tette, med eggtettheter som kan være høyere enn 10 000 pr m^2 overflate (Wiborg 1950, Sundby 1980). Så høye konsentrasjoner skyldes ikke bare konsentrert gyting, men også større tilbakeholdelse (retensjon) på gytefeltet i Lofoten enn på andre gytefelt.

En karakteristisk egenskap ved de fleste store og mellomstore gytefelt er at de finnes enten i bukter nær kysten (Lofoten-gytefeltet), eller at de ligger på banker utenfor kysten hvor bunntopografien fører til en vannbevegelse med klokken, fig. 37 og 38 (Sundby 1984). Både i buktene og på bankene der gyting finner sted, forlenges oppholdstiden

for vannmassene og eggene utvikles i disse områdene, som kan kalles retensjonsområder ifølge terminologien til Iles og Sinclair (1982).

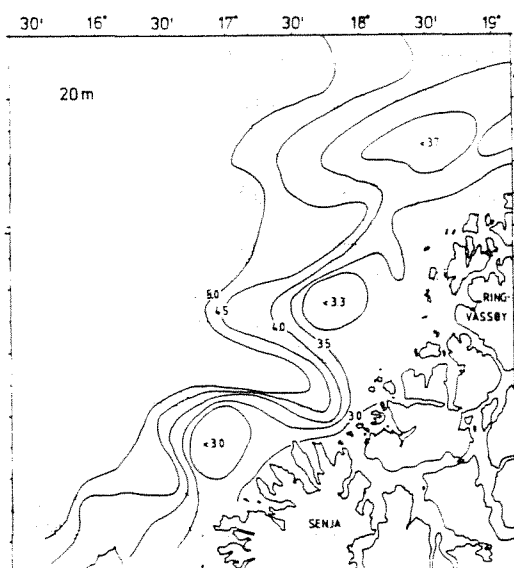


Fig. 37. Temperaturfordeling i 20 meters dyp, 17-20 april 1982. (Sundby 1984).

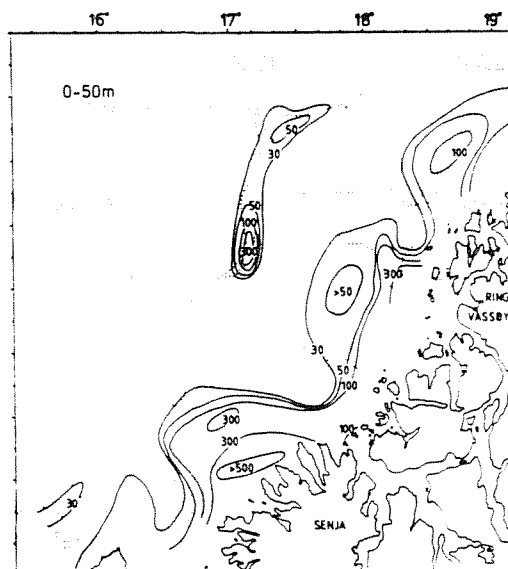


Fig. 38. Fordeling av torsk og hyseegg i det øvre vannlaget, 0-50 meters dyp, 15-17 april 1982. Tallene angir antall egg pr. m² overflate (Sundby 1984).

Det er imidlertid ikke alle hovedgytefeltene som er lokaliserte til områder med lang oppholdstid. Spesielt gjelder det for gytefeltene utenfor Vesterålen. Vi regner at 20-30% av totalt antall egg gytes i slike områder mellom kystvann og Atlantisk vann, der vannmassene beveger seg raskt nordover langs eggakanten (Sundby og Bratland 1987).

Skreien gyter i vanntemperaturer fra 3-6°C. I Lofoten vil det si at den gyter i overgangslaget mellom det kalde kystvannet over og det varmere atlantiske vannet under. Sund (1927) viste hvordan overgangslaget kunne bevege seg i løpet av fiskesesongen og dermed påvirke hvor gytingen ville foregå, som også vist av Ellertsen et al. (1981b). Ellertsen et al. (1981c) og Furnes og Sundby (1981) viste hvordan vindsituasjonen i Vestfjorden påvirker overgangslaget og dermed hvor fisken gyter. Dette er illustrert i Sundby og Solemdal (1984), fig.39.

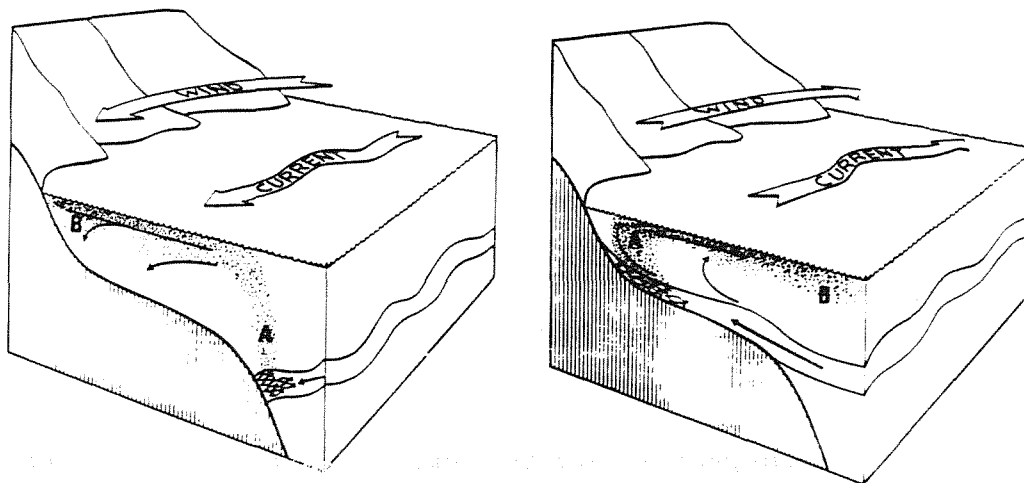


Fig. 39. To typiske situasjoner under skreigytingen i Lofoten.

Til venstre: Vind og strøm går ut Vestfjorden. Resultat: Overgangslaget ligger dypt, downwelling.

Til høyre: Vind og strøm går innover Vestfjorden. Resultat: Overgangslaget "vipper" opp, upwelling (Sundby og Solemdal 1984).

Ved nordøstlige vinder i Vestfjorden vil overgangslaget presses ned og fisken gyter på store dyp lenger fra land, mens tverrsirkulasjonen under slike forhold bevirker at de eldre eggene transpoteres inn mot land. Under sørvestlige vinder løftes overgangslaget opp og fisken gyter grunt og nær land. Under slike forhold vil tverrsirkulasjonen føre de eldre eggene ut fra land.

Torsken gyter hovedsakelig om natten. Dette er vist både i feltsituasjonen i Austnesfjorden, fig. 40 (Solemdal 1988) og under eksperimentelle forhold (Kjesbu 1988).

Antall rognkorn i like lange skrei og kysttorsk viser høyere tall for kysttorsk, fig. 41, (Kjesbu 1988).

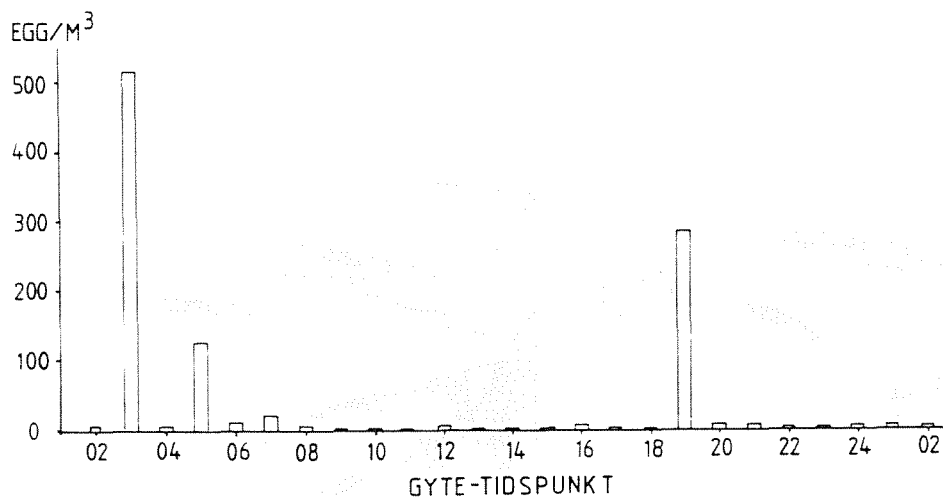


Fig. 40. Konsentrasjonen av nygytte egg, antall pr. m^3 , i fiskefloa, 60-40 meters dyp, gjennom et døgn i Austnesfjorden, 13. mars 1977 (Solemdal 1988).

1986 OG 1987

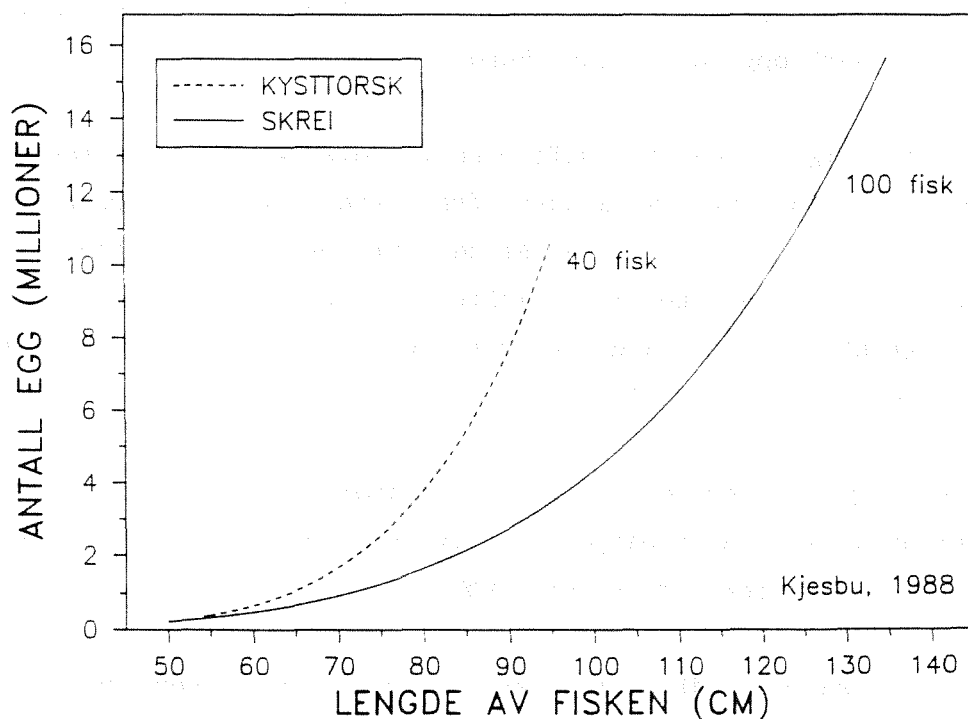


Fig. 41. Antall egg (millioner) fra kysttorsk og skrei av forskjellig lengde (Kjesbu 1988).

2.3.3.2 Gyteforløp

Gytingen foregår i mars-april og har blitt undersøkt på 9 stasjoner i Austnesfjorden, Hølla og Henningsværstraumen siden 1976, fig. 27 (Ellertsen et al. 1987). Fig. 42 viser antall egg i stadium I, 0-3 dager gamle, gjennom gytesesongen for årene 1976-1983 (Solemdal 1982b, Ellertsen et al. 1984, Pedersen 1984, unpubl. data). Materialet er for spinkelt til at egg tettheter mellom år kan sammenliknes direkte. Men det kan se ut som om det er en reell nedgang i den maksimale egg tetthet fra over 1000 i perioden 1976-83 og ned til 200-600 i de siste årene. Når det gjelder tidspunktet for 50% gyting, tabell 10, har det ligget svært stabilt fram til 1987 med middeldato omkring 2. april, varierende fra 28. mars til 4. april. I de siste 2 årene har det vært en tendens mot senere gyting. Dette kan skyldes et større innslag av hyseegg i Vestfjorden. Hysen har maksimal gyting i slutten av april (Solemdal 1987, Solemdal et al. 1988), og eggene fra torsk og hyse er ikke skilt i det foreliggende materialet. Den senere gytingen kan også skyldes et større innslag av kysttorsk (Kjesbu 1988).

Tabell 10. Dato for 50% gyting i Vestfjorden (Solemdal 1988).

År	1976	-77	-78	-79	-80	-81	-82	-83	-84	-85	-86	-87	-88
Dato	29/3	4/4	2/4	3/4	5/4	1/4	30/3	29/3	6/4	3/4	5/4	11/4	12/4

Eggene fra torsk og hyse kan ikke skilles visuelt på de tidligste stadiene, men v.h.a. isoelektrisk fokusering kan samtlige stadier identifiseres (Mork et al. 1983).

Gyteintensiteten er også undersøkt på flere andre hovedgytefelt, bl.a. Senja og Breivikbotn på Sørøya (Anon. 1983). Det er opp til 14 dager senere gyting på disse feltene (Sundby og Bratland 1987).

Fig.43 viser konsentrasjonen av eldre eggstadier i gyteperiodeprøvene. Figuren viser at eggene blir holdt igjen på gytefeltet, men det er store variasjoner mellom år (Solemdal 1982a, 1983, 1988).

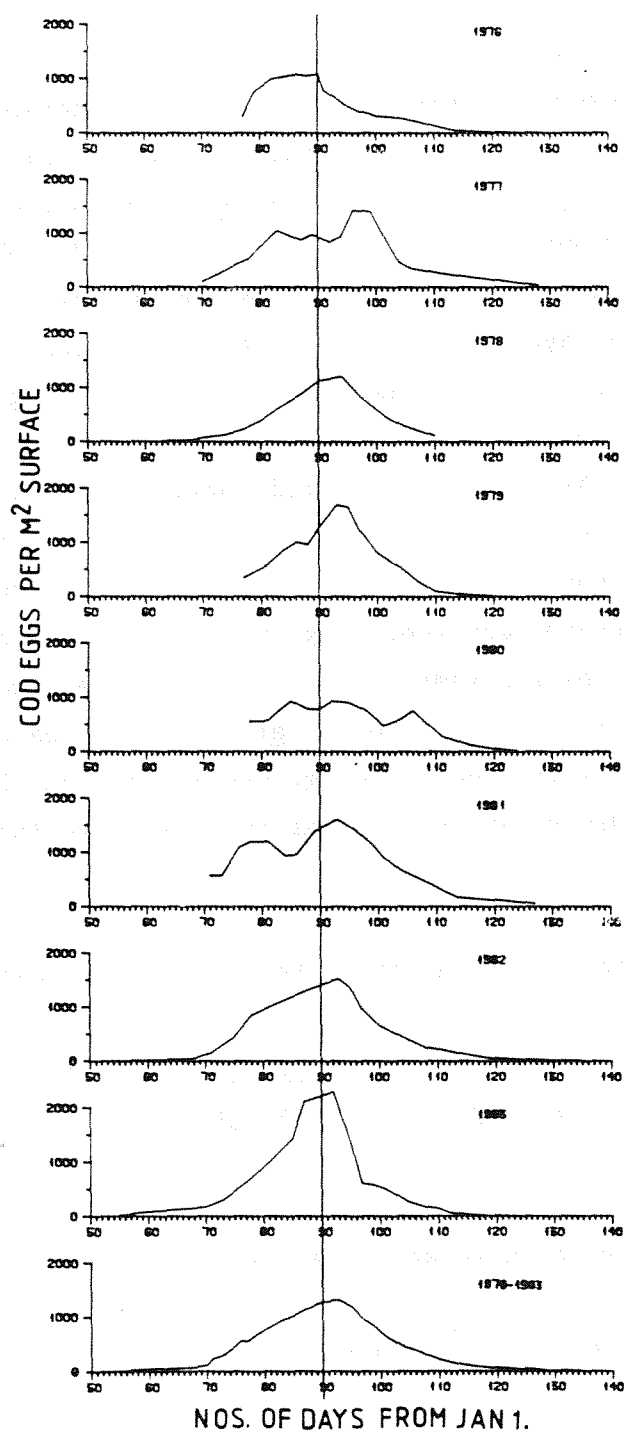


Fig. 42. Konsentrasjoner av nygytte torskeegg, antall pr. m^2 overflate, for årene 1976-83. Den nederste kurven er et gjennomsnitt for hele perioden. Den vertikale linjen som markerer 1. april er den gjennomsnittlige dato for 50% gyttede egg for alle årene (Pedersen 1984).

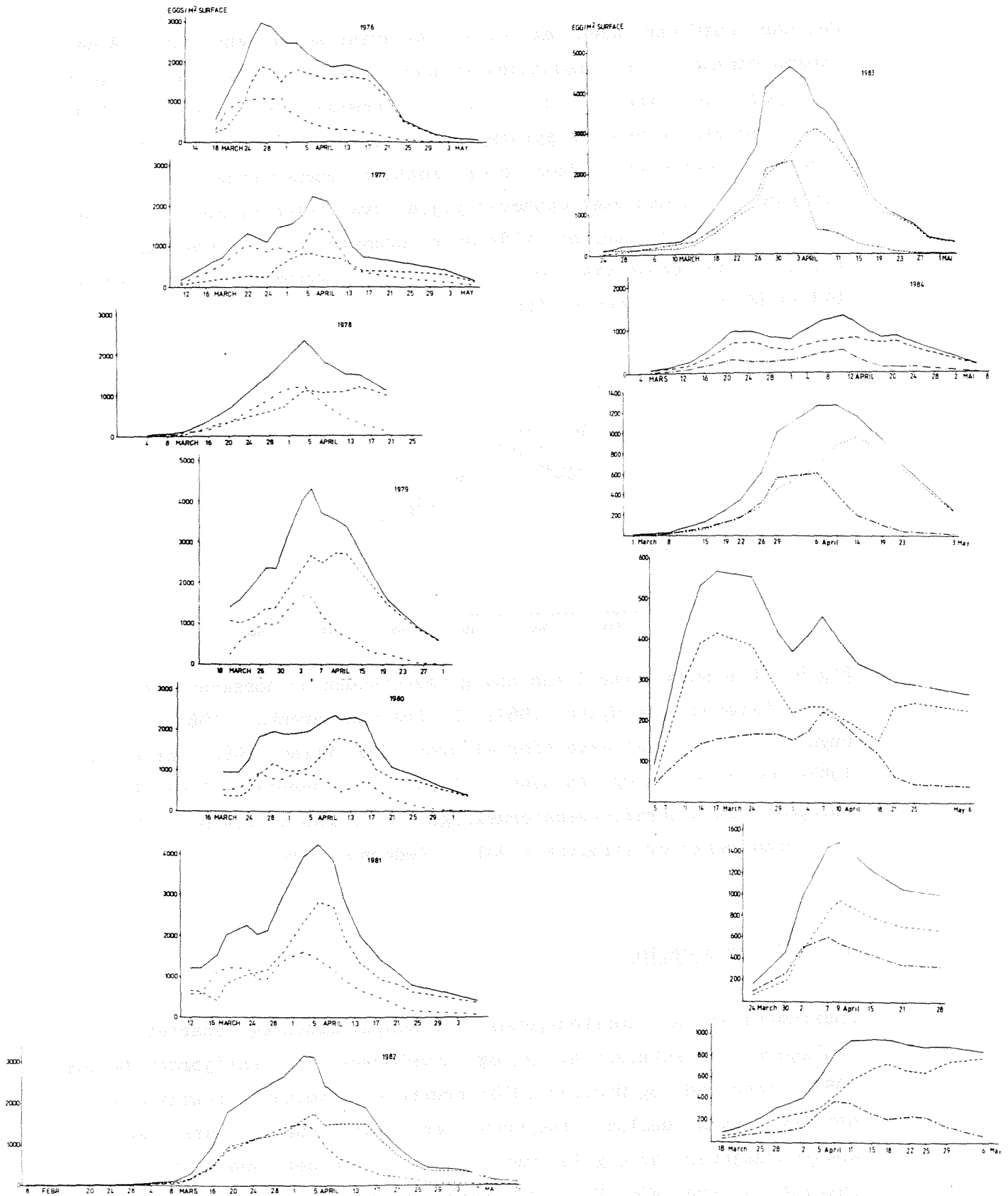


Fig. 43. Antall nygytte egg pr. m^2 overflate (· · · · ·), eldre stadier (---) og totalt antall egg (—) (Solemdal 1988).

Det har lenge vært kjent at yngre fisk gyter senere enn eldre. Alderssammensetningen i gytebestanden av norsk-arktisk torsk har i lengre tid gått mot yngre fisk, fig. 44 (Pedersen 1984). Pedersen (1984, 1985) undersøkte hvordan gytemaksimum forandret seg over tid. Han brukte fiskeristatistikken over mottatt rognkvantum i Lofoten, og tidspunktet da mottaket opphører p.g.a. kvaliteten og kunne på dette grunnlaget danne seg et bilde av tidspunktet for gytemaksimum fra år til år. Resultatene viste en forsinkelse i gytemaksimum i perioden 1930-1980 på ca 14 dager, fig. 45.

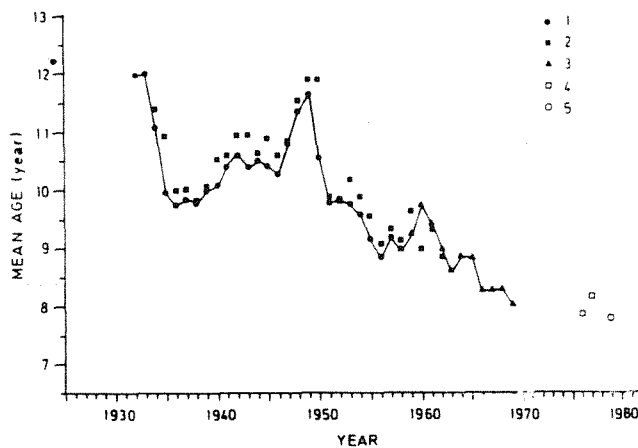


Fig. 44. Gjennomsnittsalderen hos gytebestanden av norsk-arktisk torsk. 1) Fra Sætersdal og Hysten (1964), 2) fra Ponomarenko (1967), 3) beregnet fra aldersfrekvensfordelingen fra Hysten (1962) for perioden 1958-1962 og Hysten og Dragesund (1973) for perioden 1963-1969, 4) beregnet fra aldersfrekvensfordelingen fra Jakobsen (1978a, 1978b), 5) fra Ponomarenko og Yaragina (1981). (Pedersen 1984).

2.3.3.3 Eggfordeling

Undersøkelsen av torskeeggenes horisontalfordeling startet i 1976. Tidligere undersøkelser av egg og larvefordeling i Vestfjorden (Wiborg 1957, Smedstad og Øiestad 1974) brukte et tradisjonelt stasjonsnett, der avstanden mellom stasjonene er stor. Det viste seg at konsentrasjoner av egg lå svært nær land, som det tydelig går fram av resultatene fra 1976, fig. 46, (Anon. 1976b). Stasjonsnettets for hele prosjektets undersøkelsesområde er vist i fig. 47 med de tre tradisjonelle snittene inntegnet. Samtlige posisjoner er gitt i Anon.(1984a).

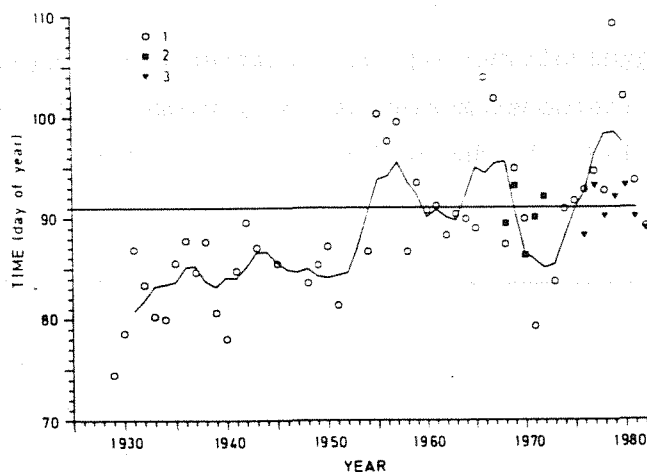


Fig. 45. Tidspunkt for 50% gyting, 1) basert på fiskestatistikk, o, 2) basert på gytekurver for årene 1968-72, (Smedstad og Øiestad (1974) og 3) basert på eggdata fra årene 1976-82. Den horisontale linjen angir dag 91 (1. april). (Fra Pedersen 1984).

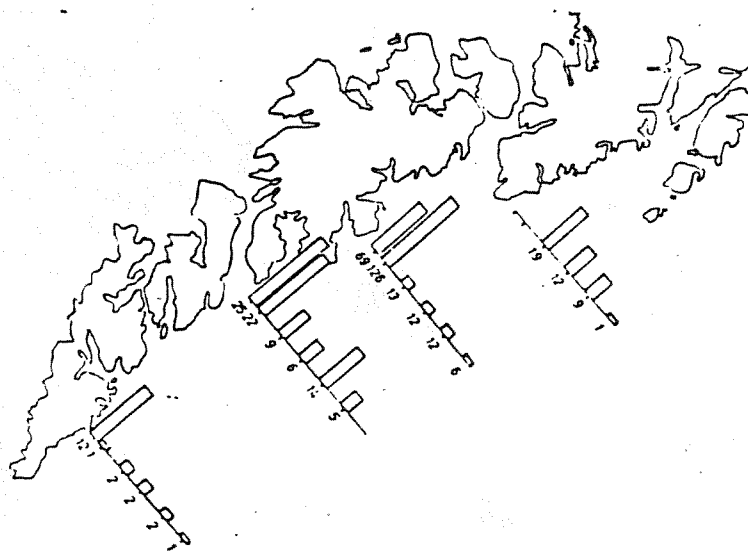


Fig. 46. Middelantall torskeegg i prøvene. Verdiene angir sum av håvtrekk 30-0 og 100-30 m. eller fra bunn hvis grunnere. Middelverdier utregnet på grunnlag av fire håvtrekk på forskjellige tidspunkt.

Den horisontale fordelingen av eggene i Vestfjorden påvirkes av vindretningen (Ellertsen *et al.* 1981b, Ellertsen *et al.* 1981c, Furnes og Sundby 1981). Nordøstlig vind øker eggtransporten ut fjorden, mens sydvestlige vinder øker spredningen av egg i fjorden, fig. 48 og fig. 49. Rolige vindforhold fører til lav hastighet både i transport og spredning av eggene.

Undersøkelsene av eggdødelighet og total eggproduksjon bygger på flere surveys, pålitelig aldersbestemmelse og opplysninger om gyteforløpet (Sundby og Solemdal 1984, Sundby og Bratland 1987, Fossum 1988b).

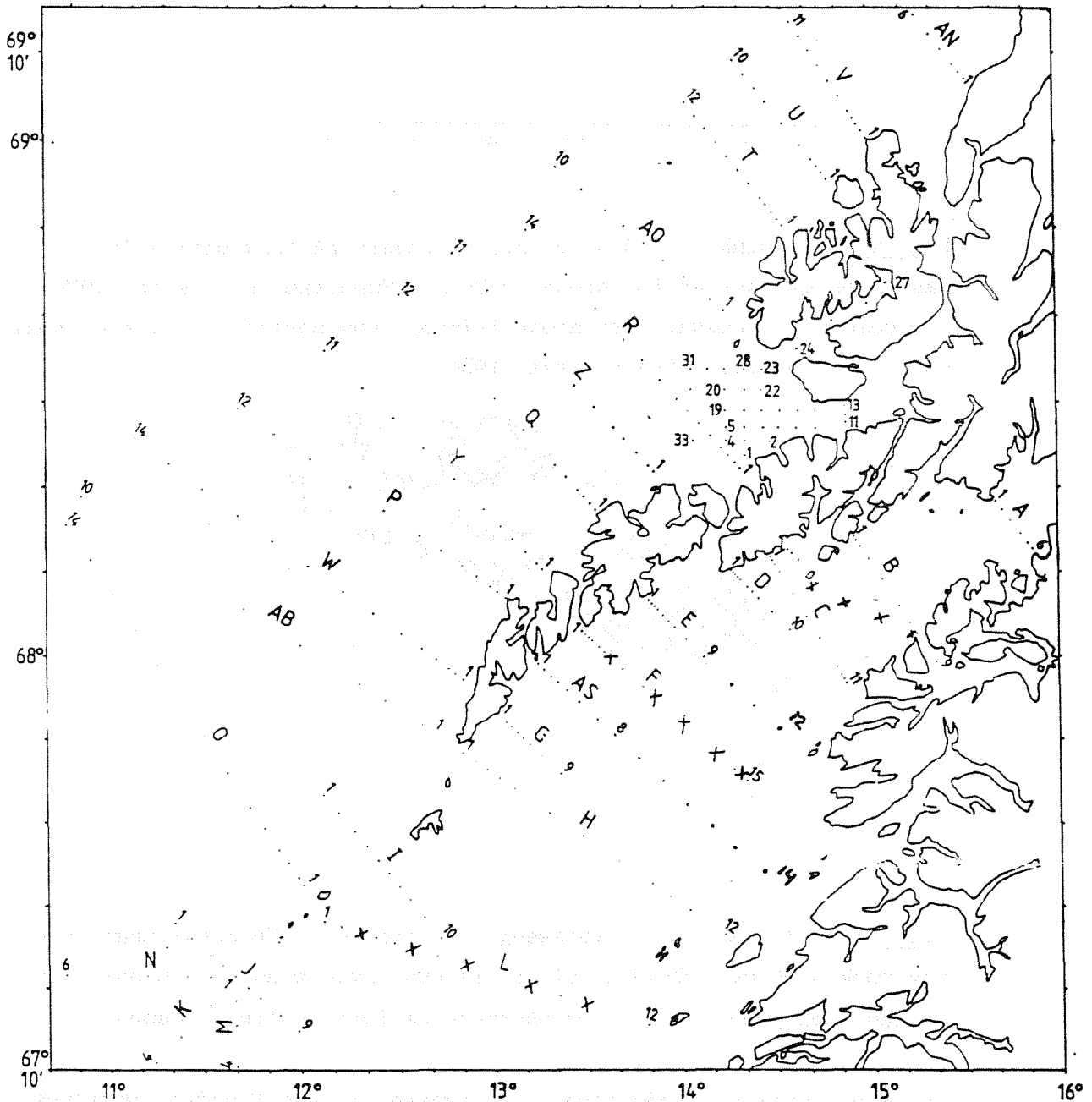


Fig 47. Stasjonsnett for torskelarveprosjektet pr. 1984, med inntegnede stasjoner for snittene til Avd. Fysisk Oseanografi (x).

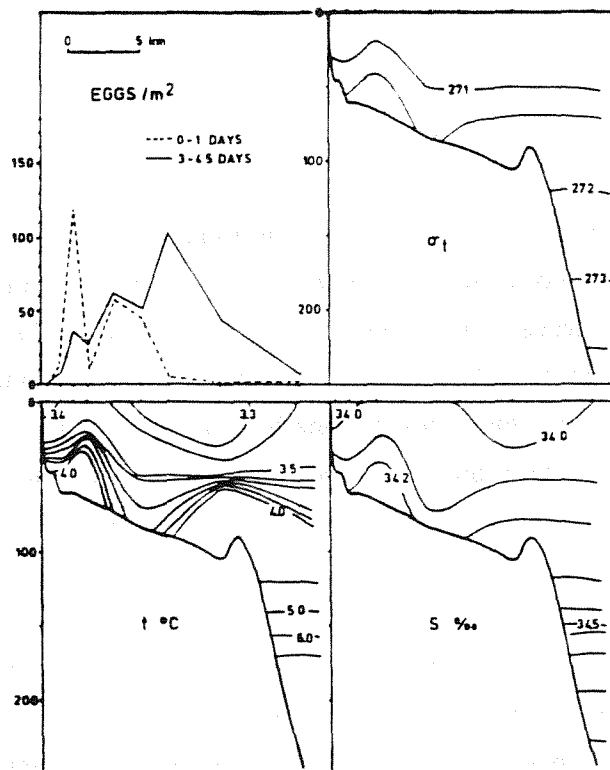


Fig. 48. Hydrografisnitt Stamsund-sydøst. Antall egg pr. m^2 overflate, 100-0 meter, temperatur, saltholdighet og σ_t , 24-25 mars 1977 (Ellertsen et al. 1981b).

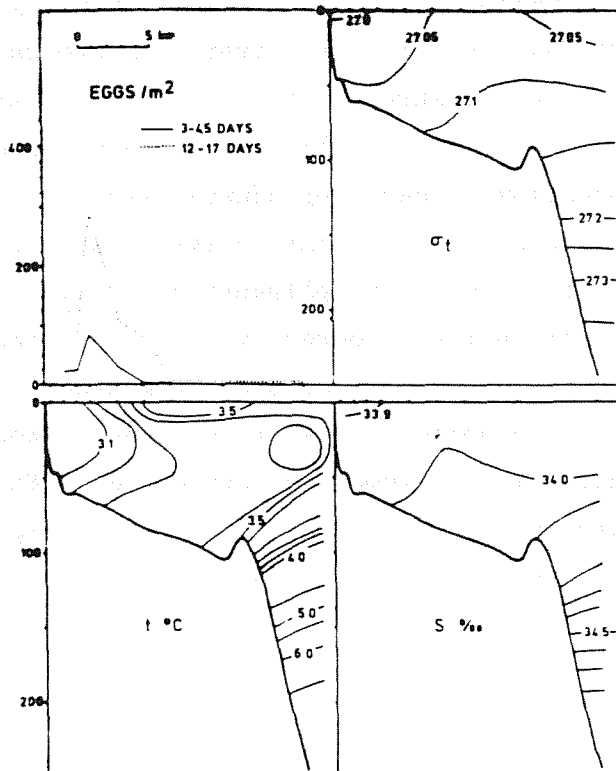


Fig. 49. Hydrografisnitt Stamsund-sydøst. Antall egg pr. m^2 overflate, 100-0 meter, temperatur, saltholdighet og σ_t , 27. april 1977. (Ellertsen et al. 1981b).

2.3.3.4 Nauplier

Fig. 50 viser tettheten av nauplier, i antall pr. liter, i begynnelsen av mai for årene 1980-85. Antall nauplier er gjennomsnittet i de 30 øverste metrene, samlet enten med håv eller pumpe. For årene 1980 og 1981 mangler data fra Vestfjorden. Tidspunktet for innsamling er valgt ut fra kunnskap om når hovedmengden av larvene var i første næringsopptak, som er bestemt av skreiens gyteforløp og temperaturen. Det viste seg at nauplietettheten i denne perioden var på retur, bortsett fra det kalde året 1981.

I spesielt varme år, som 1983, eller kalde, som 1981, ble undersøkelsen utført i en periode som ligger utenfor "normalen". Ettersom tokttiden ble avgjort om høsten var det praktisk umulig å justere for de årlige variasjoner m.h.t. hovedklekking av torskelarver.

Denne svakheten kommer særlig tydelig fram i 1983, et år med høy temperatur, tidlig klekking og enda tidligere rauåtegyting. Naupliekartet viser svært lave verdier dette året. Som produksjonskurvene av nauplier senere viser er maisurveyet for de fleste år foretatt på nedadgående tettheter, særlig i 1983. På den annen side representerer naupliekartet et maksimum på nauplieproduksjonskurven i 1981. På denne bakgrunn er det umulig å vurdere kvantitative forskjeller mellom år ut fra kartene i fig. 50. Naupliekartene viser at Lofoten-Vesterålsområdet er et variabelt område m.h.t. fordeling av naupliene. Generelt er det høyere tettheter i de små, innelukkete fjordene, som f.eks. den meget undersøkte Austnesfjorden, mens de laveste nauplieverdiene vanligvis forekommer på utsiden av Lofoten. Deler en Lofoten-Vesterålsområdet inn i 6 områder som vist i fig. 51 (Ellertsen et al. 1987), opptrer de mest stabile nauplietettheter i område 2 og 3.

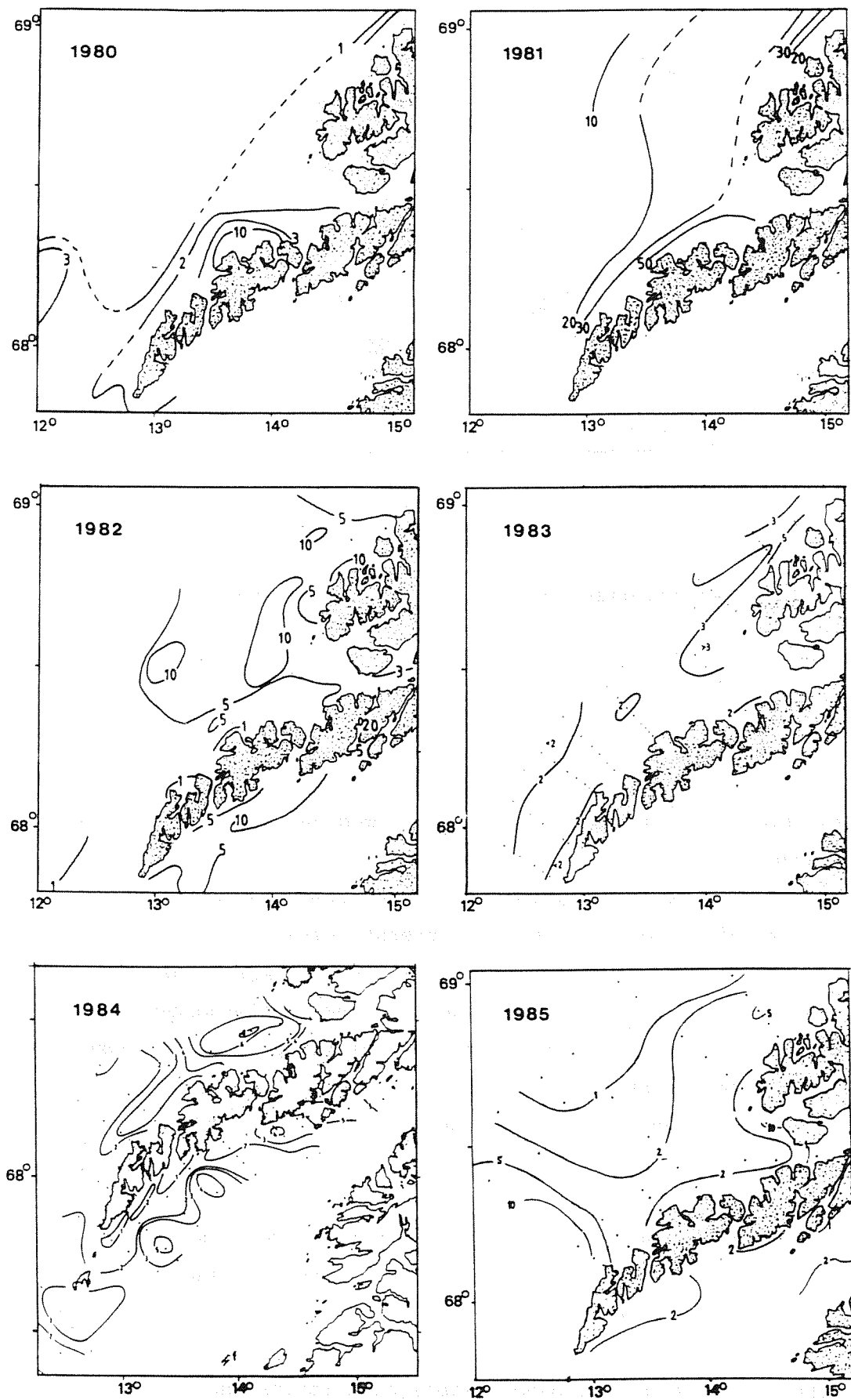


Fig. 50. Fordeling og konsentrasjoner av kopepodenauplier, antall pr. liter, i mai 1980-85 (Ellertsen et al. 1987).

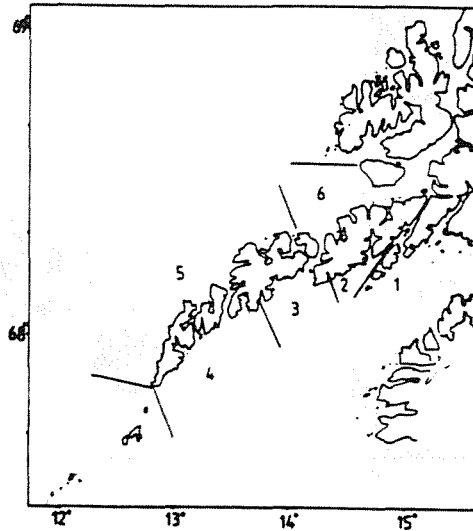


Fig. 51. Lofoten-Yttersidaområdet oppdelt i 6 underområder (Ellertsen et al. 1987).

2.3.3.5 Torskelarver

Torskelarver ble samlet inn parallellt med nauplier i begynnelsen av mai i årene 1979-85, fig. 52. Det mest karakteristiske ved disse fordelingene er at hovedtyngden av larver fremdeles befinner seg over skreiens gytefelt, omkring 40 døgn etterat eggene er gytt. Egg og tidlige larvestadier synes altså å bli holdt igjen i denne delen av Vestfjorden, som også har de beste ernæringsforholdene. Gradvis "lekker" larvene ut og driver rundt Lofotodden og nordover langs land. De larvene som har hatt lengst oppholdstid i Vestfjorden vil ha størst sjanse for å klare seg i de mer næringsfattige områder på utsiden av Lofoten.

Den lange oppholdstiden for vannet i Vestfjorden framgår også av en modell for kyststrømmen fra Stad til Vesterålen, laget av Norges Hydrodynamiske Laboratorium.

Kreftene som er årsak til denne retensjonen (tilbakeholdelsen) kjenner en lite til, og det er uvisst om de varierer fra år til år. Om det er tilfellet kan en snakke om en slags romlig match/mismatch. Som tidligere nevnt er de mest stabile næringsforhold funnet å være

identisk med gytefeltene. Hvis egg og larver i større grad driver ut av dette området, vil larvene oppleve dårligere mattilbud under første næringsopptak. Dette er et viktig og uopklart spørsmål i forbindelse med variasjoner i årsklassestyrke.

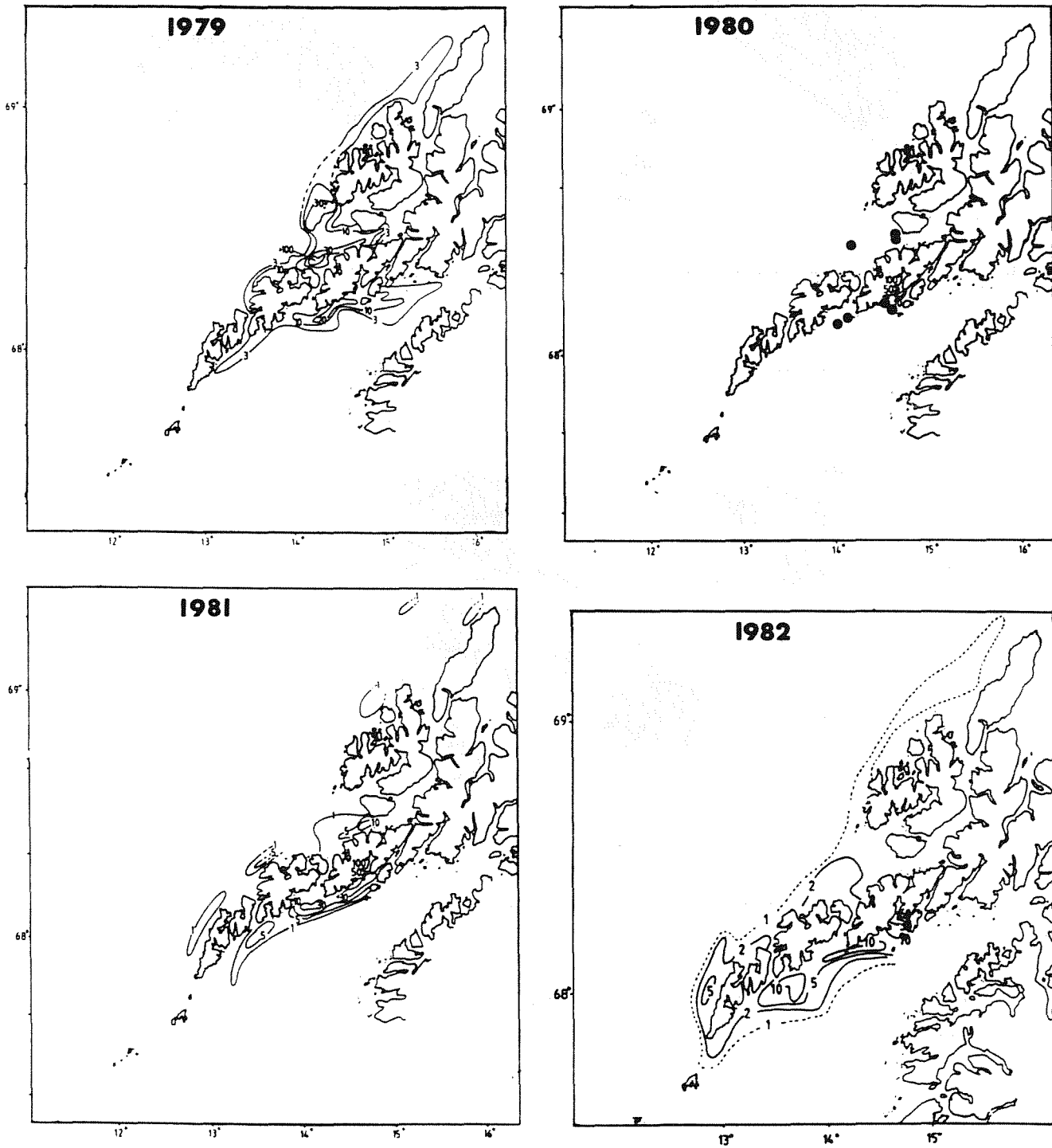


Fig. 52. Fortsettes neste side.

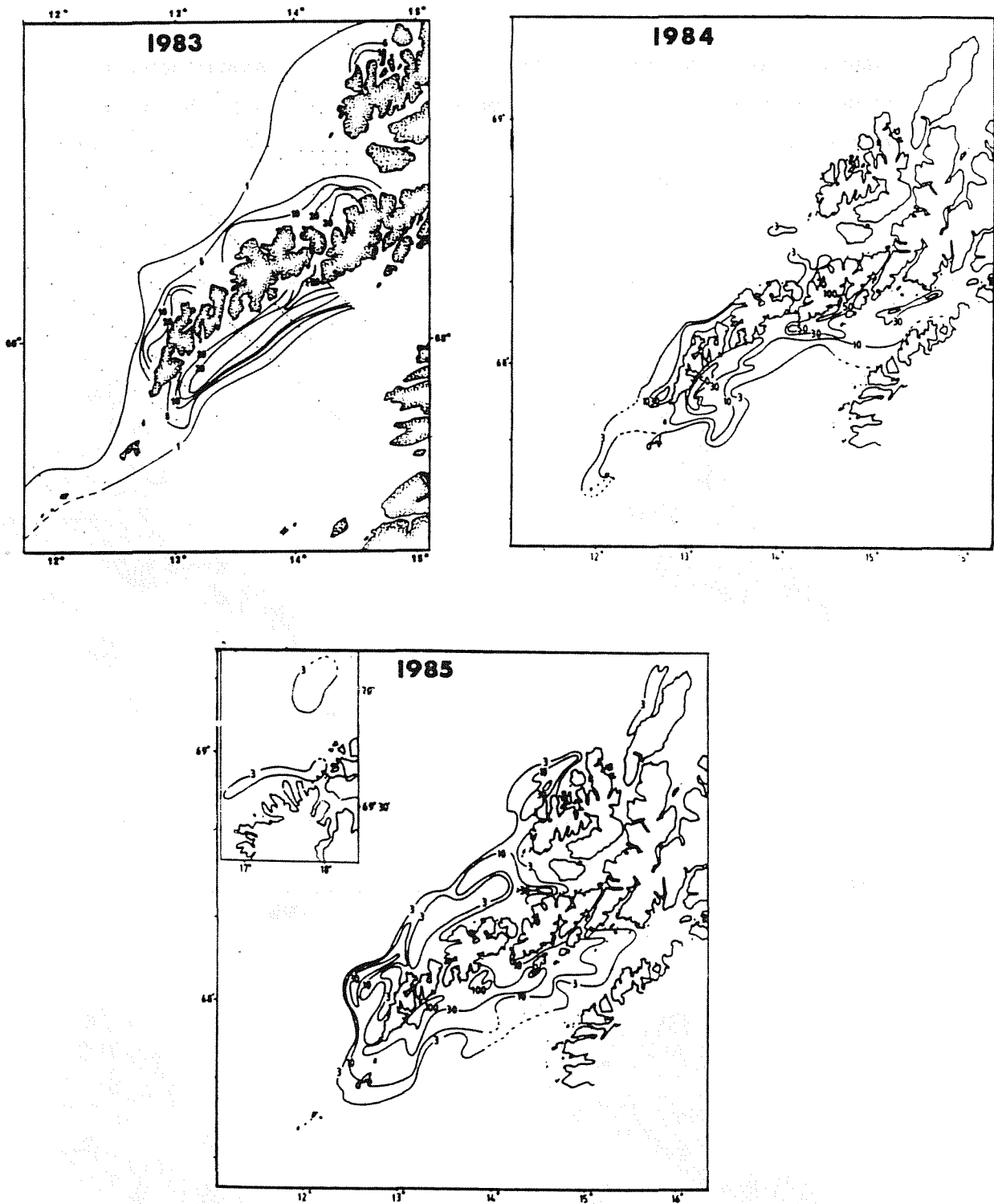


Fig.52. Fordeling og konsentrasjon av torskelarver, antall pr. m² overflate, mai 1979-85 (Ellertsen et al. 1987).

2.3.4 Kvalitative undersøkelser av torskelarver og nauplier

2.3.4.1 Torskelarver

Undersøkelser av mageinnhold og lengde/vekt-forholdet hos torskelarver ble undersøkt i begynnelsen av mai i årene 1982-85.

Analysen av mageinnhold forteller om larvens ernæringsforhold noen timer før fangst. Det er to måter å angi magefylling på, "feeding incidence" (prosent larver med byttedyr i tarmen) og "feeding ratio" (antall byttedyr i tarmen). Den siste metoden er den mest pålitelige når det gjelder å vurdere ernæringsforholdene til torskelarven.

Laboratorieforsøk har definert gode ernæringsforhold slik (Tilseth og Ellertsen 1984a): Feeding incidence større enn 90% og feeding ratio større enn 3,0.

I tabell 11 (Ellertsen *et al.* 1987) er feeding incidence- analysene for årene 1982-85 gitt, fordelt på larvestadier (Fossum 1987) i områdene 1-6, fig. 51. Det mest karakteristiske ved tabellen er økningen i feeding incidence fra stadium 6 mot de eldre stadier. Når det gjelder sammenlikningen mellom år og mellom områder, er det ingen klare tendenser.

Når det gjelder feeding ratio, tabell 12, er tendensen til høyere verdier hos eldre stadier tydelig som ved feeding incidence. Dessuten er det klare indikasjoner på at verdiene er høye for alle stadier av torskelarver fra områdene 2 og 3 i 1983 sammenliknet med de andre årene.

Når det gjelder lengde/tørrvekt-forholdet av torskelarver, for årene 1982-85, fig. 53, er larvene fra 1983 tydelig i best kondisjon. Alle sammenlikninger mellom kurveforløp, bortsett fra 1984 og 1985, er signifikant forskjellige (Ellertsen *et al.* 1987).

Både magefyllingsanalysene og lengde/tørrvekt-relasjonene ser altså ut til å være gunstigst i 1983. Deretter følger 1984, 1982 og 1985.

Tabell 11. Prosent larver med mat i magen (feeding incidence), hos torskelarver i forskjellige stadier og fra forskjellige områder (A.1=område 1, se fig. 51) i årene 1982-85 (Ellertsen et al. 1987).

Stage	6				7				8				9			
Year	82	83	84	85	82	83	84	85	82	83	84	85	82	83	84	85
A.1	-	-	26	-	-	-	66	-	-	-	91	-	-	-	89	-
A.2	34	70	51	22	75	98	83	82	90	100	96	-	100	100	100	-
A.3	15	28	-	63	67	83	-	92	88	95	-	-	100	100	-	-
A.4	11	35	30	37	99	94	86	81	-	100	90	80	-	-	94	100
A.5	29	13	44	67	69	59	82	87	75	77	-	91	100	91	-	-
A.6	36	25	-	-	88	74	-	-	88	87	-	-	100	94	100	-

Tabell 12. Antall byttedyr i magen på torskelarver (feeding ratio) i forskjellige stadier og fra forskjellige områder (se fig. 51), i årene 1982-85 (Ellertsen et al. 1987).

Stage	6				7				8				9			
Year	82	83	84	85	82	83	84	85	82	83	84	85	82	83	84	85
A.1	-	-	0.2	-	-	-	1.2	-	-	-	2.4	-	-	-	3.3	-
A.2	0.6	1.7	1.2	0.3	1.4	3.4	2.4	1.8	2.5	5.1	3.0	-	4.5	7.7	4.4	-
A.3	0.2	0.5	-	1.2	1.6	1.5	-	3.3	2.1	2.5	-	-	2.0	4.5	-	-
A.4	0.2	0.5	0.5	0.5	1.2	2.1	2.3	2.0	-	1.7	3.3	2.4	-	-	5.4	5.8
A.5	0.7	0.1	0.6	0.5	0.9	0.8	1.4	1.3	2.3	1.8	-	2.6	2.2	1.8	-	-
A.6	0.7	0.4	-	-	2.4	1.7	-	-	2.2	3.8	-	-	4.3	6.0	7.4	-

Andre forskningsprogrammer har hatt nytte av disse undersøkelsene. "Forskningsprogram om havforurensning - FOH", 1977-83 hadde som målsetting å øke kunnskapen om effekten av petroleumsaktiviteten på livet i havet.

Undersøkelsene omfattet også studier av oljens effekt på torskeegg og larver, som bygget på erfaringer fra torskelarveprosjektet. En oppsummering og referanser er gitt i Anon. 1984c.

Effektstudier av olje på torskeegg og larver fortsatte i det såkalte "Shell"-prosjektet i perioden 1983-85. Også dette prosjektet hadde stor nytte av de faglige og praktiske erfaringer fra torskelarveprosjektene. Resultatene er gitt i Anon. 1986 og Anon. 1987.

I 1985 startet havforskningsinstituttet et prosjekt for å studere rekrutteringsmekanismene hos sild, HELP. Mye av redskapene og problemstillingene i dette prosjektet er direkte avledet fra torskelarveprosjektet. Eksempler på dette er å bruke håv og Mocness til å samle inn larver, arbeide med døgnstasjoner og studere horisontalutbredelse av larver og nauplier i den "kritiske perioden". Morfologiske parametere har også vært studert for eventuelt å relatere dette til sult (Fossum 1988a).

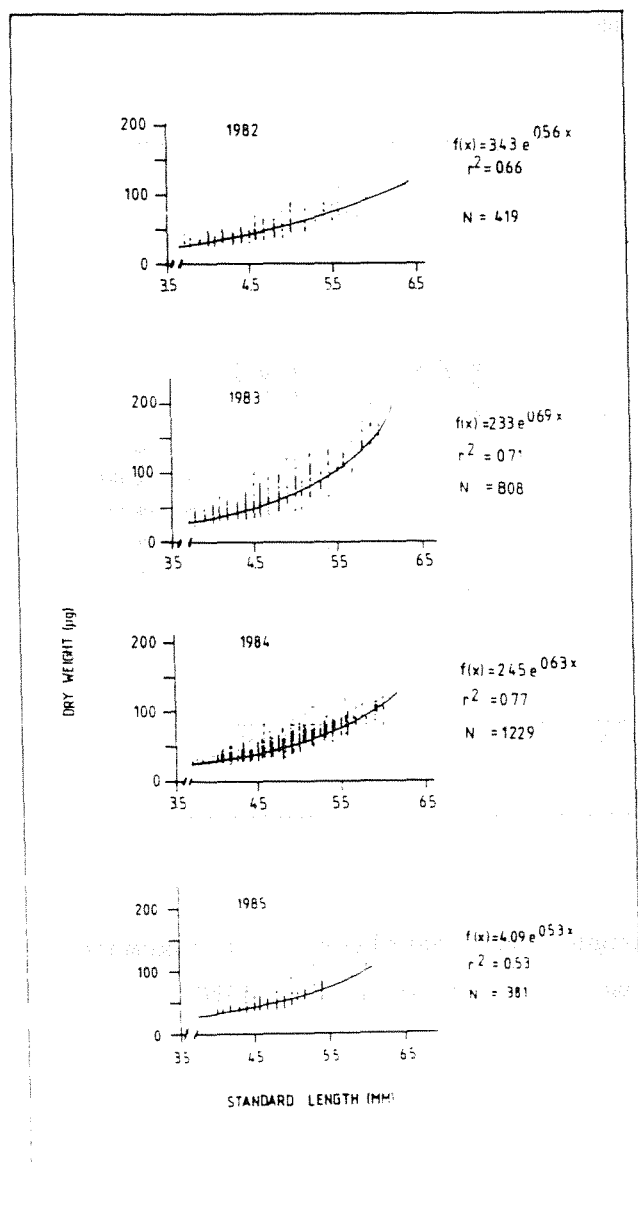


Fig. 53. Forholdet mellom tørrvekt, i μg , og standardlengde, i mm, hos torskelarver fra Lofotenområdet, mai 1982-85 (Eilertsen et al. 1987).

2.3.4.2 Nauplier

Målinger av et stort antall ryggskjold (carapax) av nauplier i torskelarvemager fra de 6 områdene i Lofoten-Vesterålen-området, viser karakteristiske trekk, fig. 54 (Ellertsen *et al.* 1987). For samtlige av årene 1981-85 finnes de minste naupliene i område 2. Område 3 og 4 har større nauplier, og på utsiden av Lofoten, i område 5, forekommer de største naupliene. I dette området er det en tendens til at de yngste larvene bare klarer å spise de minste naupliene. Sammen med en generelt lav nauplietetthet i området betyr det at de yngste larvestadiene på utsiden av Lofoten har større startforingsproblemer enn eldre stadier. Dette er omtalt tidligere i forbindelse med tilbakeholdelsesområdet i Vestfjorden.

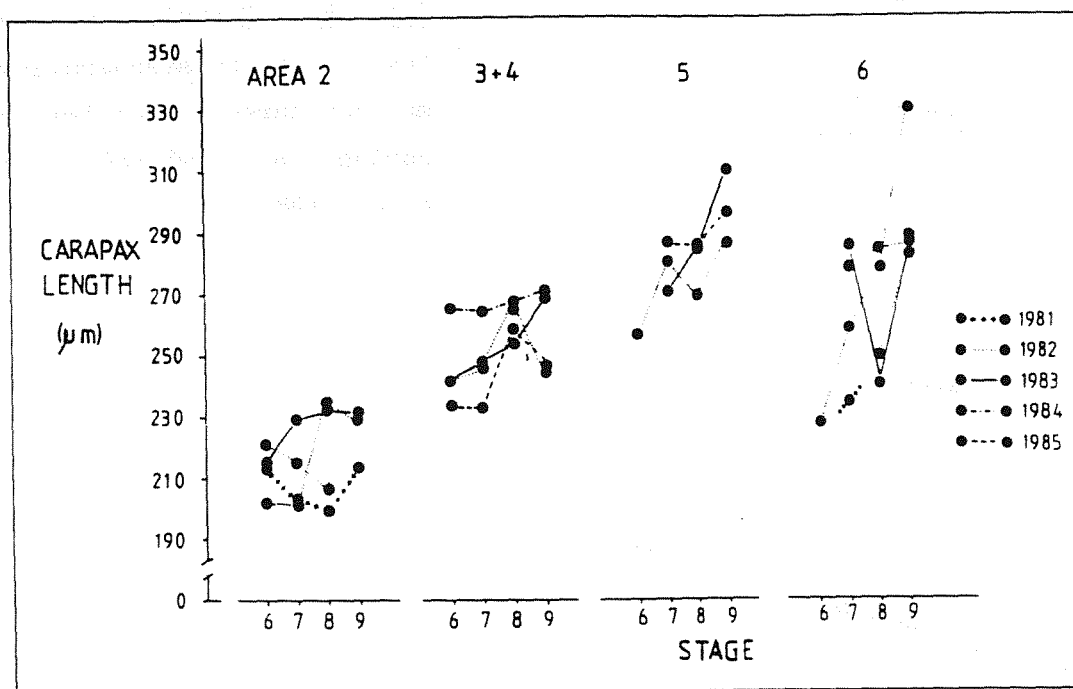


Fig. 54. Ryggskjold (carapax)-lengde hos nauplier i torskemager fordelt på larvestadier og underområder (Ellertsen *et al.* 1987).

3 ÅRSKLASSEVARIASJONER, HOVEDFAKTORER

3.1 Kritisk byttedyrtetthet

Tettheten av byttedyr i sjøen spiller en viktig rolle for torskelarvens evne til å fange dem. Undersøkelser av feeding ratio hos torskelarver i stadium 7 fanget på dagtid, sammenholdt med nauplietettheten i sjøen, fig. 55, viser at den kritiske byttedyrtetthet ligger i området 5-10 nauplier pr.liter (Fossum 1987, Ellertsen et al. 1987). Dette er vesentlig lavere enn fra beregninger basert på metabolisme og adferd hos larver i laboratoriet (Solberg og Tilseth 1984), men noe høyere enn resultatene fra bassengforsøkene (Øiestad 1985). En mulig forklaring på dette forhold kan være de ulike grader av turbulens i de tre systemene. Turbulens øker sjansen for at fiskelarver og byttedyr møtes og fører til at den reelle byttedyrtetthet er større enn den målte.

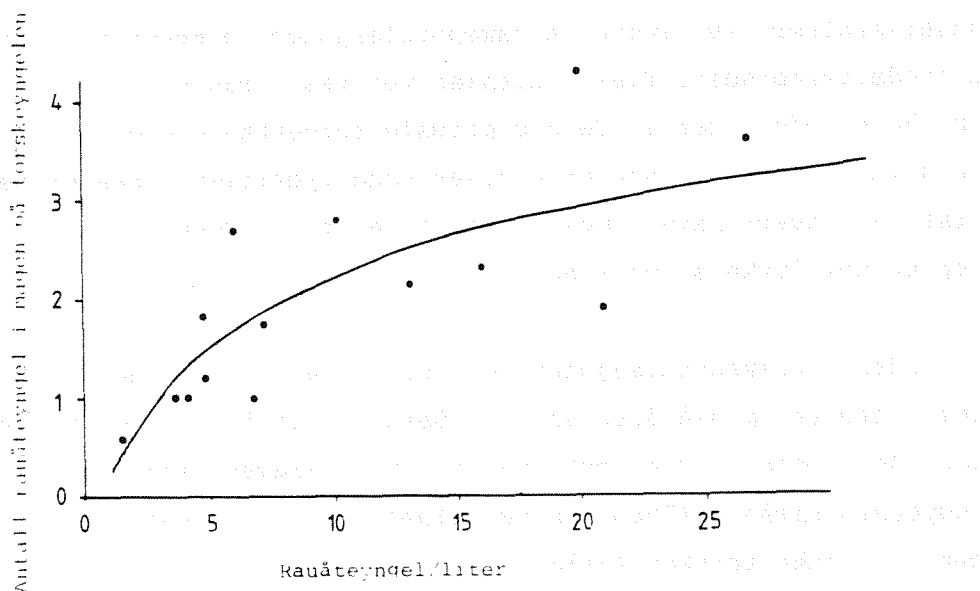


Fig.55. Antall kopepodnauplier i magen på torskelarver, stadium 7, fanget om dagen og konsentrasjonen av nauplier i sjøen, antall pr. liter (Ellertsen et al. 1987).

3.2 Temperatur og årsklassetallrikhet

Sætersdal og Loeng (1987) sammenliknet årsklassestyrken til norsk-arktisk torsk med temperaturforholdene i Barentshavet i perioden 1900-1983, og fant at store årsklasser bare ble dannet i perioder med temperaturer over det normale.

Ellertsen *et al.* (1987) sammenliknet gjennomsnittstemperaturen i de 30 øverste metrene i Vestfjorden i perioden mars-april med antallet treårige torsk fra VPA-analysen over en årrekke, fig. 56 (Anon. 1985). Figuren viser at i år med lav temperatur forekommer det bare svake årsklasser, mens årsklasser av alle størrelser forekommer i år med høyere temperaturer. Høy temperatur på gytefeltet er altså en nødvendig, men ikke tilstrekkelig betingelse for at en stor årsklasse skal dannes. Da temperaturvariasjonene i Norskehavet/Barentshavet er storskalafenomener, finner en den samme periodisiteten m.h.t. kalde og varme perioder i nordnorske kystfarvann, f.eks. i Vestfjorden.

Det er av interesse å sammenlikne resultatene når det gjelder temperatur og årsklassestyrke hos norsk-arktisk torsk, med tilsvarende undersøkelser av andre torskepopulasjoner utbredt i ytterkanten av utbredelsesområdet, f.eks. torsken ved Vest-Grønland, fig. 57 (Hansen og Buch 1986). Her er de suboptimale temperaturene enda mer ekstreme, og sammenhengen med små årsklasser enda tydeligere. Eksperimenter har vist at svært lave temperaturer fører til redusert evne til næringsopptak hos fiskelarver (Paul 1983).

I andre torskepopulasjoner er det ingen sammenheng mellom lave temperaturer og små årsklasser. Dette er tilfellet hos Nordsjøtorsken der den totale temperaturvariasjonen ligger innenfor det optimale temperaturområdet (Thompson og Hilden 1987). Det samme er tilfelle med den islandske torsken (Malmberg, pers komm.).

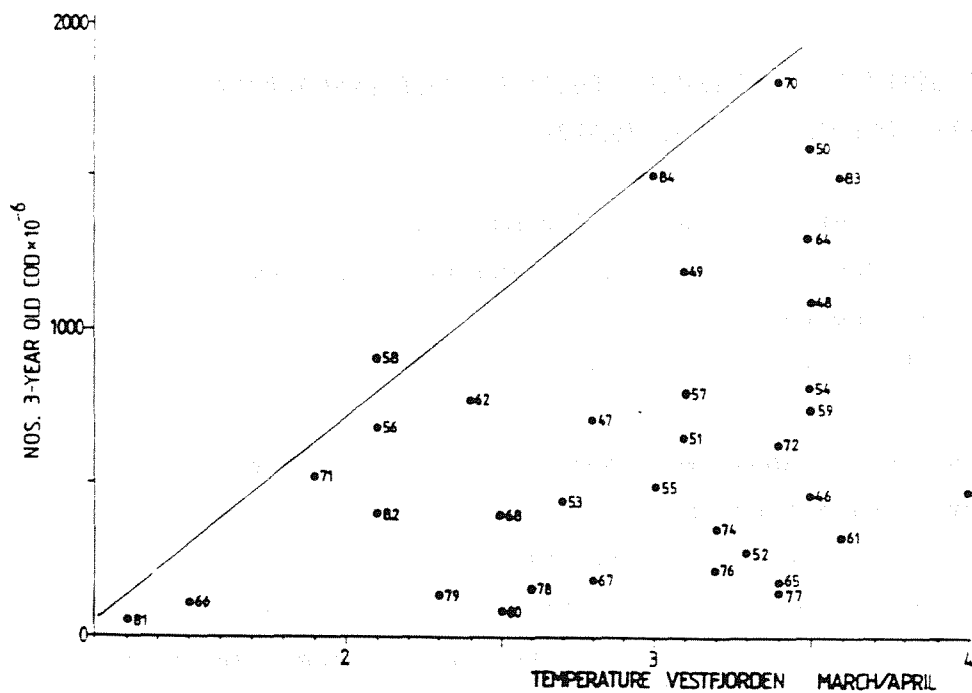


Fig. 56. Forholdet mellom årsklassestyrken hos norsk-arktisk torsk på 3-årsstadiet, i millioner individer, og gjennomsnittstemperaturen i de 30 øverste metrene, mars-april, Skrova (Ellertsen *et al.* 1987).

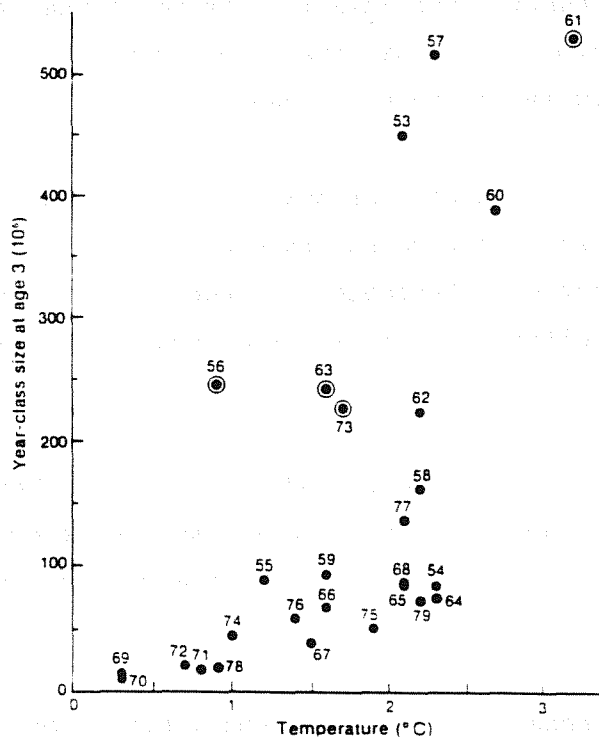


Fig. 57. Forholdet mellom årsklassestyrke hos 3 år gammel torsk og temperaturen utenfor Vest-Grønland. (De fire innsirklete årsklassene er hovedsaklig av østlig opprinnelse), (Hansen og Buch 1986).

3.3 Hvordan temperaturforholdene påvirker naupliekonsentrasjonene og torskelarvepopulasjonen i Vestfjorden

Med grunnlag i gyteforløpskurvene for skrei i Vestfjorden, fig. 42, og temperaturforholdene i fjorden (den gjennomsnittlige temperaturen i de 30 øverste metrene på den faste stasjonen ved Skrova), er det mulig å konstruere en klekkekurve for torskelarver.

Når klekkekurven framskrives med en uke, får vi tidsforløpet for larver i første næringsopptak. I fig. 58 er slike kurver konstruert for en rekke år sammen med naupliekurver (Ellertsen et al. 1988b). Denne enkle måten å beregne tidspunktet når de forskjellige deler av larveproduksjonen må ha mat, har sine begrensninger. Men på bakgrunn av den store grad av retensjon både av egg og larver i Vestfjorden, er sannsynligheten stor for at de tidlige larvestadiene befinner seg i området der eggene er gytt.

Nauplieproduksjonssyklusen er basert på to metoder. For årene fra 1960 og til 1981 er tidspunktet for maksimal tetthet funnet på grunnlag av fig. 28. Kurveforløpet er så trukket på frihånd. Denne metoden gir altså ikke de absolutte tettheter av nauplier.

Generelt kan det sies at nauplieproduksjonen i Vestfjorden starter i den sørligste delen og når de sentrale og nordlige deler omkring 1-2 uker senere. De observerte tettheter av nauplier i nord-sørretningen er derfor et resultat av hvilken fase produksjonssyklusen er i når observasjonene tas (Ellertsen, pers.med.).

Naupliekurvene for årene 1980, 1983, 1984 og 1985 er basert på planktonprøver fra den sentrale delen av Vestfjorden, Hølla - Henningsværområdet, enten integrerte pumpeprofiler eller vertikale håvtrekk.

Høyest temperatur hadde 1960, med et gjennomsnitt for mars-april på 4⁰C. mens året 1981 var meget kaldt med 1,3⁰C som gjennomsnitt for mars-april.

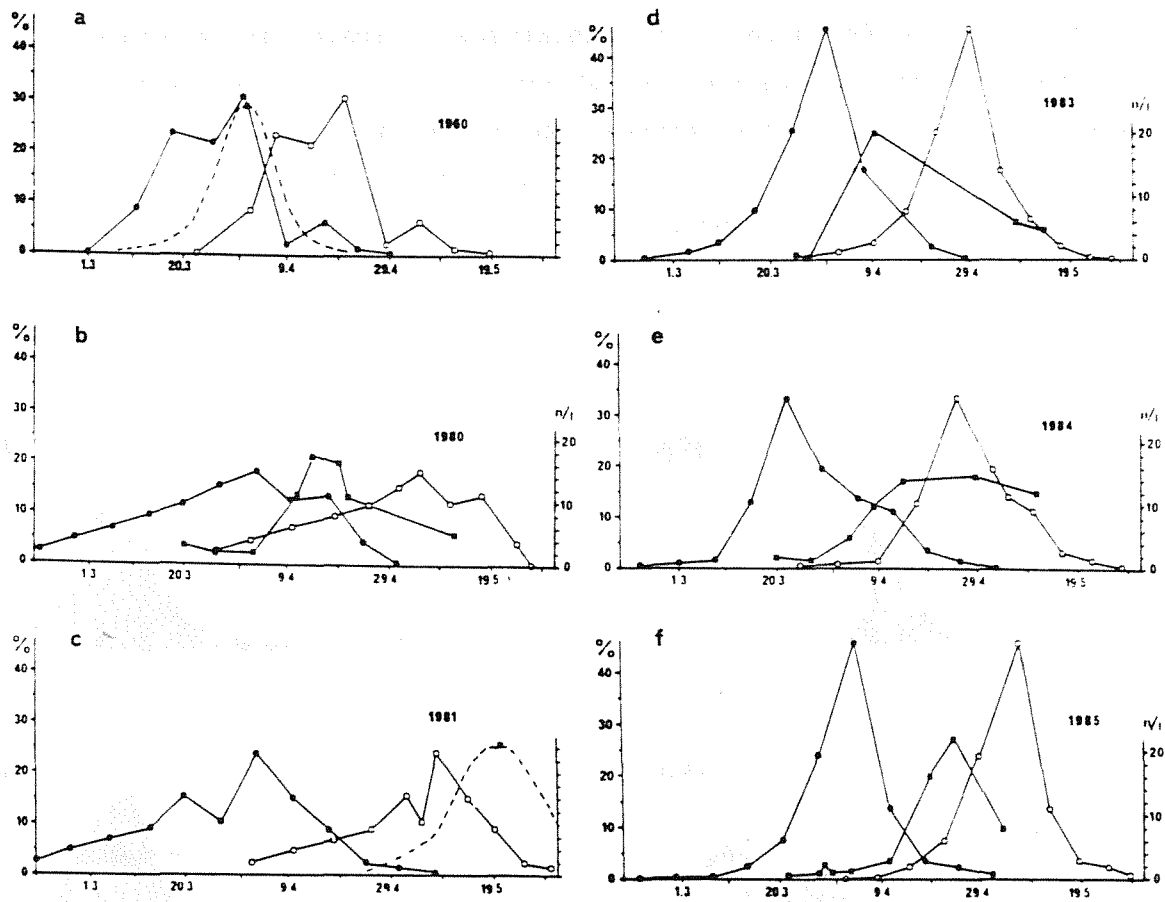


Fig. 58. Grad av sammenfall i tid mellom produksjonen av torskelarver og deres byttedyr. ●—● Frekvenser av nygytte torskeegg, alle datapunkt adderer til 100%, ○—○ den påfølgende produksjon av torskelarver, og ■—■ produksjonen av kopepodnauplier (nauplier pr. liter). I årene 1960 og 1981 er den teoretiske kurven over produksjonssyklusen av nauplier framstilt med basis i datoene for CI maksimum (se teksten).

Fig. 58 indikerer at nauplieproduksjonen i 1960 er på kraftig retur under den første del av kurven for larver i første næringsopptak. I 1981 øker nauplietettheten kraftig mens mengden av larver i første næringsopptak er på retur. I alle de andre årene ligger tidspunktet for maksimum naupliekonsentrasjon foran toppen i larvekurven. Den maksimale konsentrasjone av nauplier i de undersøkte årene ligger på 16-20 pr. liter.

I fig. 59 er den delen av torskelarvene i første næringsopptak som fikk nauplietettheter mellom 5 og 10 og over 10 pr. liter gitt egne skraveringer, mens torskelarvene som har dårligere næringsforhold er uskravert. Figuren viser tydelig hvordan perioden med nauplier i sjøen varierer fra år til år avhengig av temperaturforholdene, som vist i fig. 28.

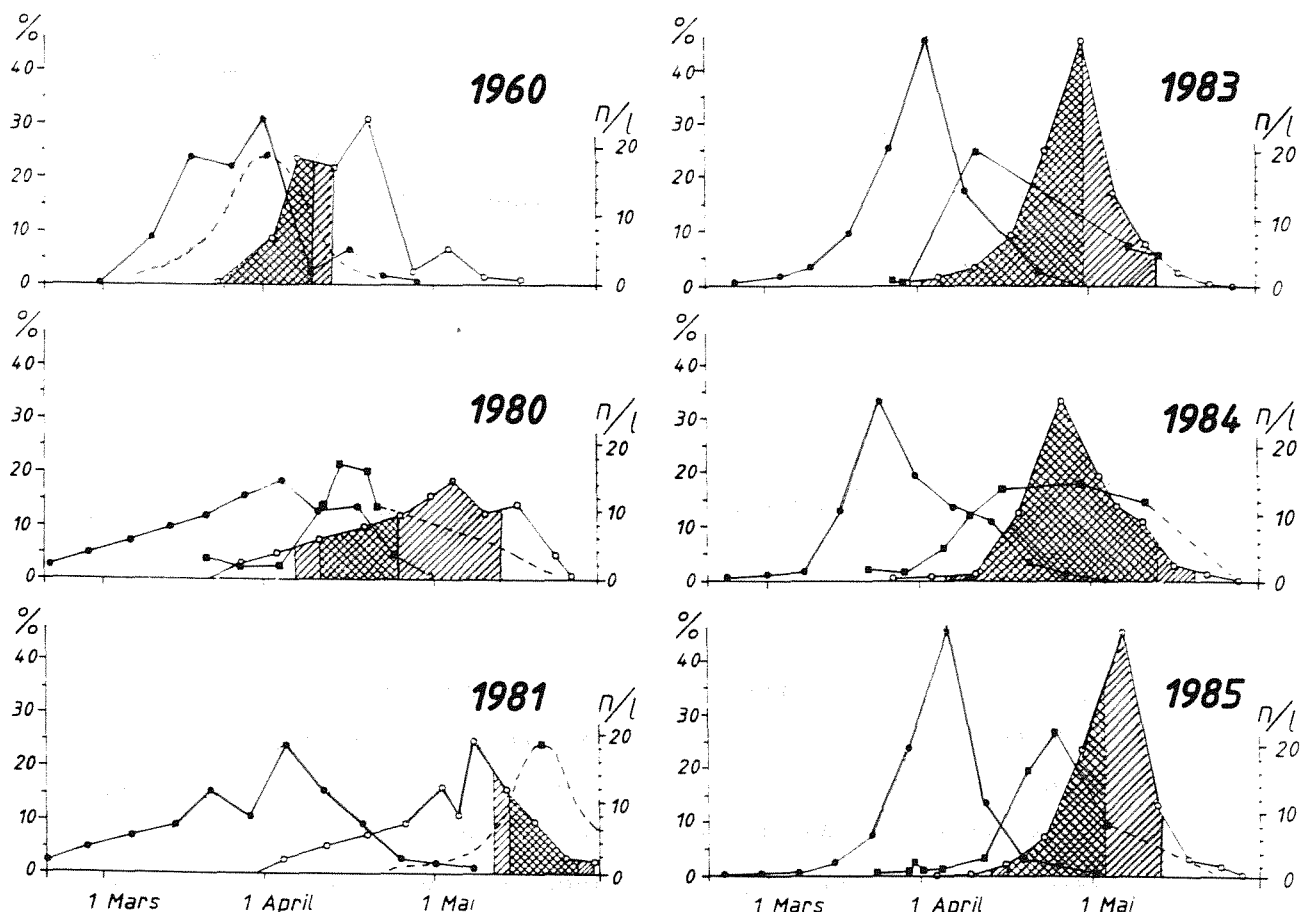




Fig. 59. På grunnlag av fig. 58 er fellesarealet mellom torskelarver i første næringsopptak og nauplietettheter mellom 5 og 10  og over 10  pr. liter, vist for en rekke år (upublisert).

Tabell 13 (upublisert) viser hvordan næringsforholdene er for torskelarvene i første næringsopptak, regnet som % av den totale torskelarvepopulasjonen, i årene 1960, 1980, 1981, 1983, 1984 og 1985. Tabellen er basert på planimetrering av overlappingsområdene i fig. 59.

Tabell 13. Prosent av torskelarver i første næringsopptak med forskjellig mattilbud, bergnet ut fra fig. 59 (upublisert).

Antall nauplier pr. liter	1960	1980	1981	1983	1984	1985
< 5 n/l	60	21	75	2	5	11
5 < n/l < 10	11	53	9	40	9	56
> 10 n/l	29	25	15	59	86	33

De tre svake årsklassene 1960, 1980 og 1981 er karakterisert av en høy andel larver som har hatt mindre enn 5 nauplier pr. liter da de begynte å spise, i motsetning til de tre sterke årsklassene. Den forholdsvis lave andel torskelarver som har byttedyrtetthet mindre enn 5 nauplier pr. liter i 1980, som ga en svak årsklasse, har en stor andel larver som har byttedyrtettheter som ligger i det kritiske området 5-10 nauplier pr. liter. Andelen av torskelarver som hadde nauplietettheter over 10 pr. liter var stor i 1983 og 1984, og disse årene må regnes som de gunstigste når det gjelder overleving av de tidligste stadiene.

3.4 Predasjonsundersøkelser i Lofoten 1983 og 1984

I løpet av torskens gyteperiode og den påfølgende oppvekstperioden for larvene ble det i årene 1983 og 1984 gjennomført undersøkelser av predasjon som mulig årsak til dødelighet på egg- og larvestadiet (Melle og Ellertsen 1984, Melle 1985). Forekomstene av potensielle predatorer ble kartlagt i tid og rom. Mageundersøkelser ble benyttet for å avgjøre om predatoren kunne ha innvirkning på overlevingen hos egg og larver. Følgende konklusjoner kunne trekkes:

Maneter syntes å utvikle seg for sent på året til å ha innvirkning på egg- og larvebestanden. De hadde også en svært begrenset utbredelse så tidlig som i mars-mai.

Kam-maneter hadde i 1983 en tidlig vekst (dyrene var store sammenlignet med i mai 1984) og fantes i hele larvenes utbredelsesområde, fig. 60. Mageundersøkelser antydte at de var mer effektive som predatorer på egg enn på larver. Deres økning i mengde kom imidlertid for sent til at de kunne ha stor betydning for overlevingen gjennom eggstadiet totalt sett.

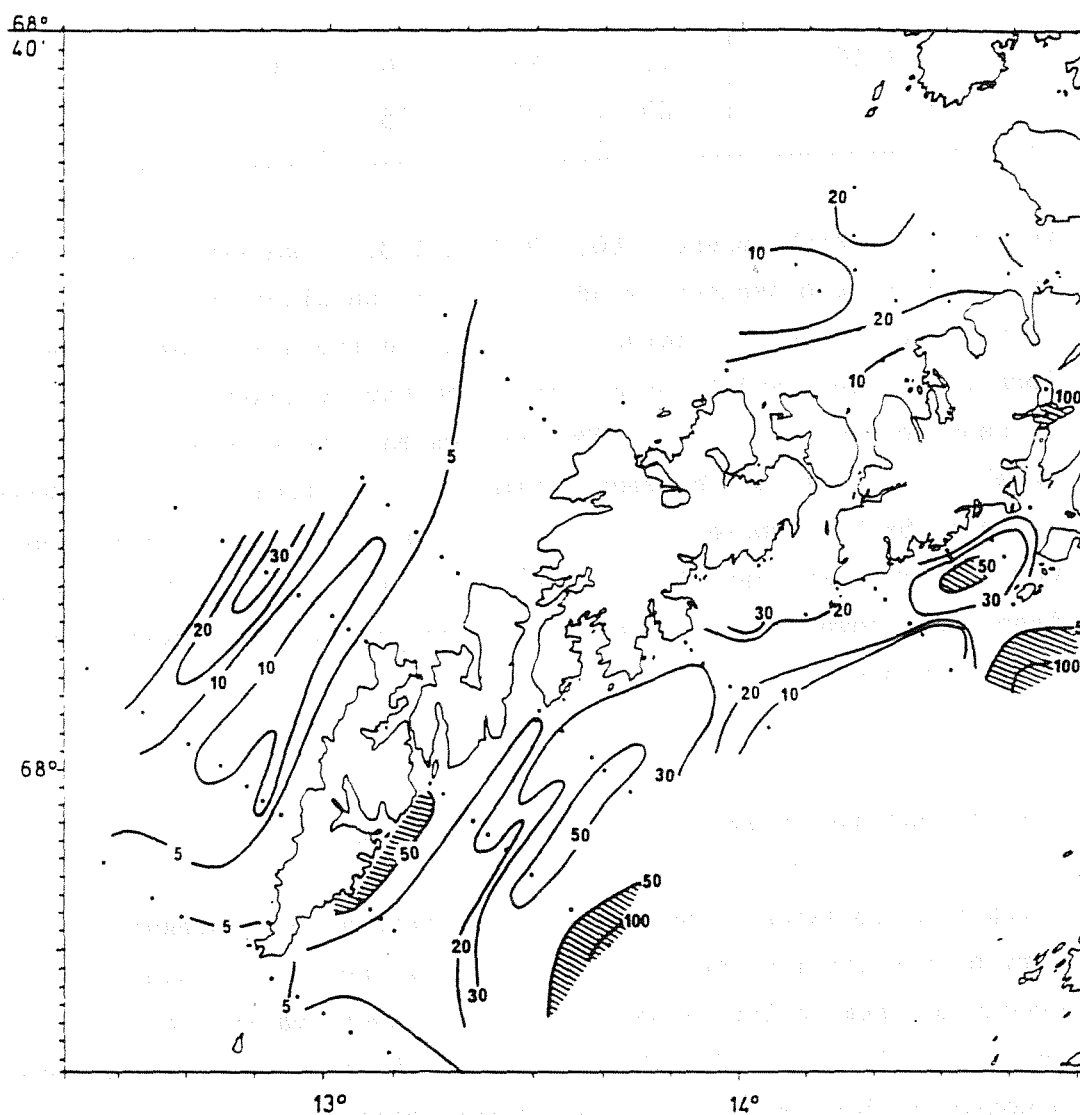


Fig. 60. Horisontalfordeling av *Bolinopsis infundibulum* i Lofoten 15.-19. mai 1983. Antall pr. m² overflate (Melle 1985).

I 1984 var forekomstene av kam-maneter mye mindre og de enkelte dyrene var også mindre, fig. 61. De hadde trolig mindre betydning for overlevingen på larvestadiet dette året.

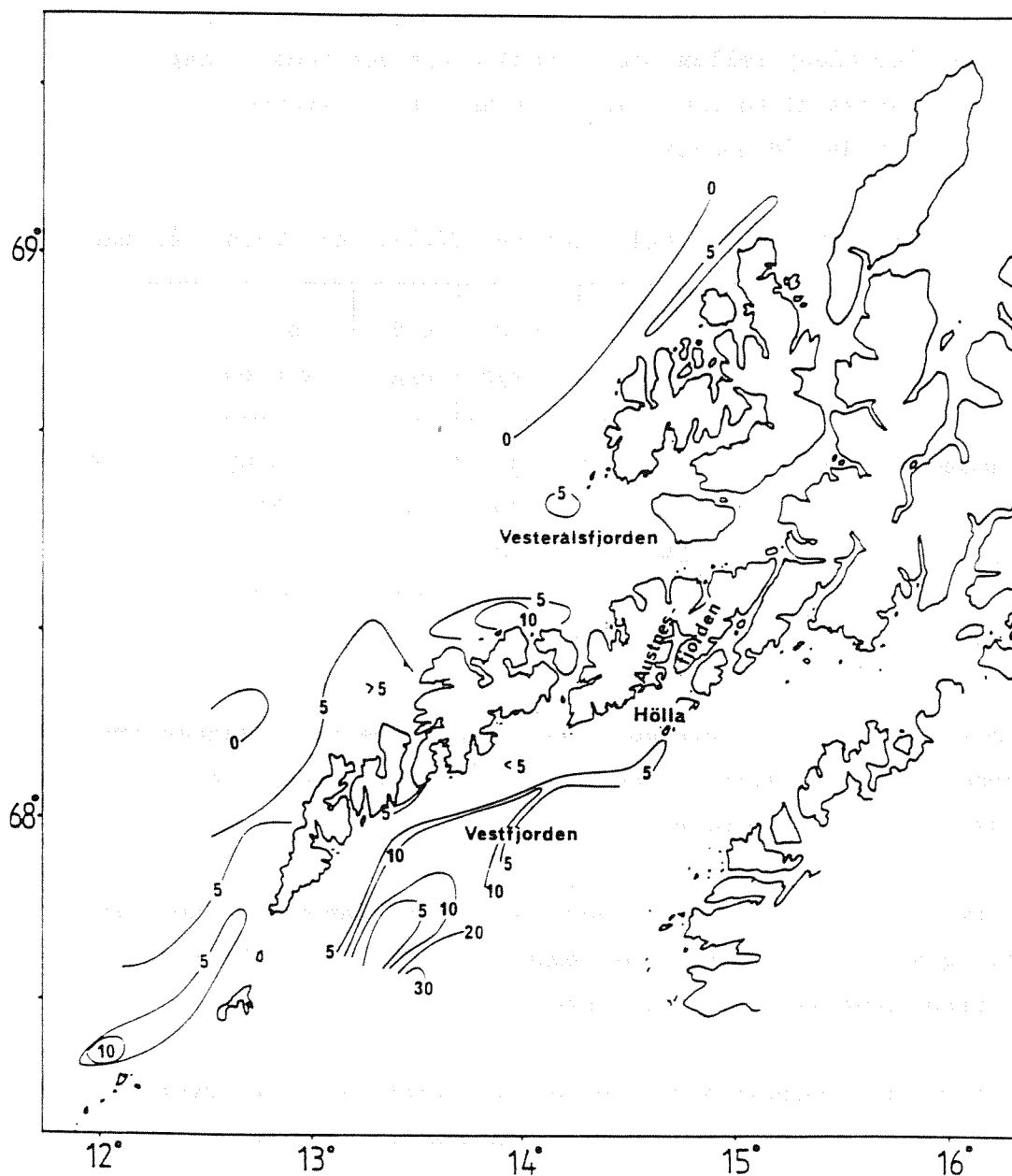


Fig.61. Horisontalfordeling av *Bolinopsis infundibulum* i Lofoten 1.-18. mai 1984. Antall pr. m² overflate (Melle 1985).

I 1984 ble forekomstene av krill i Lofoten i larveperioden undersøkt med GULF og pelagisk trål. Det viste seg at krill ikke overlappet med larvens utbredelse dette året og således ikke kunne være en viktig predator.

Sild viste seg å beite i de høye eggkonsentrasjonene på innsiden av Lofoten i 1983. Sammen med rauåte var torskeegg den viktigste føden, tabell 14. Forholdet mellom egg og rauåte var det samme i magene som i sjøen. Det syntes altså ikke som silda aktivt selekterte hverken egg eller rauåte under fødeopptak.

Tabell 14. Mageinnhold av sild i Lofoten 27.03.1983 (Totalt 81 mager).

	Torske-egg	Andre egg	Uid. egg	Calanoide kopepoder	Andre org.
Gjennomsn.pr.mage	1850	31	24	9197	254
Standard avvik	1147	39	42	4570	264
Minimum	240	0	0	356	0
Maximum	5600	192	208	20736	1200

Det ble beregnet at eggdødelighet som følge av beitingen fra sild utgjorde 17% av den totale dødeligheten hos eggene i den perioden undersøkelsen ble gjennomført.

Også øyepål beitet på torskeegg og denne arten ble med sin dype fordeling antatt å kun beite på eggene i gytefloa. Betydningen av denne predatoren kan ikke tallfestes.

Den store betydningen som en enkelt predator kan ha på overlevingen, antyder at samlet kan predasjon ha innvirkning på rekruttering til eldre stadier. Den dårlige overlappingen i tid og rom mellom enkelte predatorer og egg og larver må sees i sammenheng med at både 1983 og 1984 ga stor overleving gjennom egg- og larvestadiene hos torsk.

3.5 Dødelighet på de yngste stadiene

For årene 1983 og 1984 ble eggdødeligheten i Vestfjorden beregnet, et område med lang oppholdstid (retensjon) (Ellertsen *et al.* 1987, Fossum 1988b). Beregningene er basert på total eggproduksjon etter en metode utviklet av Sundby og Solemdal (1984) og Sundby og Bratland (1987),

som kombinerer eggsurveys med gyteintensitetsundersøkelser og det tallmessige forholdet mellom de første utviklingsstadier, fra 0 til 7 døgn. I begge årene var eggdødeligheten 90% , fig. 62 (Fossum 1988b). Metoden for bestemmelse av total eggproduksjon ser ut til å ha høy presisjon, da forholdet mellom beregnet eggmengde og gytebestandens biomasse beregnet fra akustiske målinger, er svært lik de to årene beregningene er foretatt, fig. 63 (Sundby og Bratland 1987, Godø et al. 1984, Godø et al. 1985).

Både i 1983 og 1984 overlevde 2-3% de første larvestadiene fram til en alder på 20 dager etter klekking (Ellertsen et al. 1987).

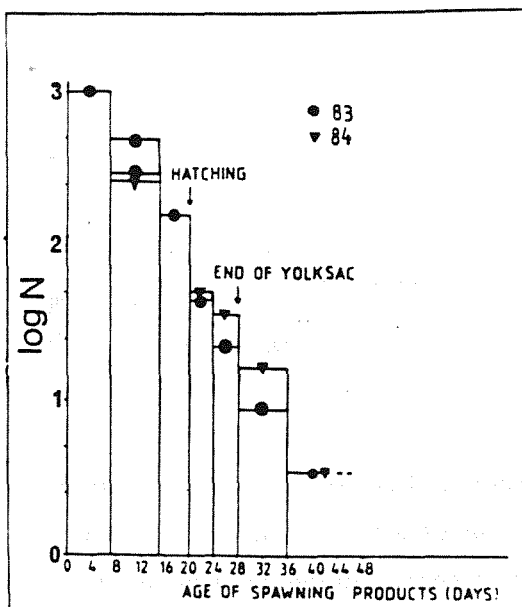


Fig. 62. Dødelighet hos torskkeegg og larver, 0-50 dager etter gyting, fra Vestfjorden (Fossum 1988b).

Da en ikke har kunnet finne den dramatiske dødelighet i de tidlige stadiene som foreslått av Hjort, har flere forskergrupper begynt å undersøke senere stadier, f.eks. det såkalte postlarvestadiet (2-3 måneder gammel yngel) (Anon. 1984b). Men heller ikke på disse stadiene fant man dødelighet av en slik art at den kunne være hovedregulatoren for årsklassestyrken. I øyeblikket arbeides det for å kartlegge dødelighetsforløpet fra egg til 0-gruppestadiet, en "livstabell" (Anon. 1987). Slike kvantitative data har det vært vanskelig å skaffe, særlig p.g.a. to forhold:

1) Det er vanskelig å måle de raske forandringer i produksjon og dødelighet i egg/larvebestanden

2) Hittil har fangsteffektiviteten for de forskjellige typer tråler som har vært brukt for fangst av postlarver, 0-gruppe og eldre ungfisk, vært dårlig kjent

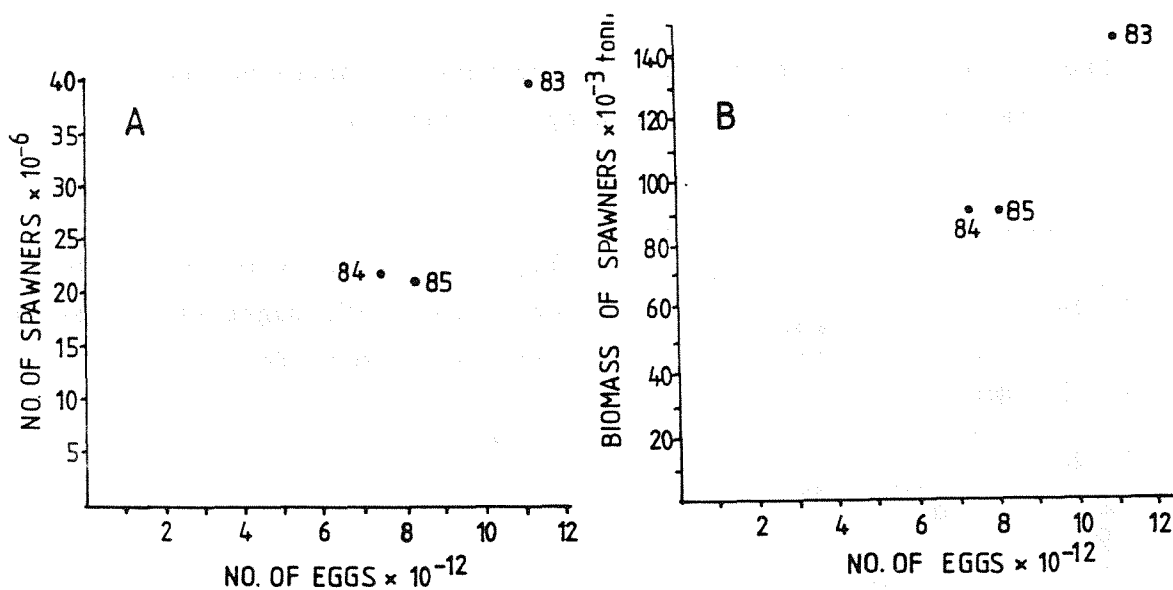


Fig. 63. Eggproduksjonen i Vestfjorden inkludert Røst (underområde 1-6) sammenlignet med A) antall gytere beregnet for akustiske metoder, og B) beregnet mengde biomasse av gytebestanden basert på akustiske metoder og fiskeprøver (Sundby og Bratland 1987).

Sundby et al. (1988) har på grunnlag av eksisterende data fra eggstadiet til 3-årige fisk av den norsk-arktiske torskestammen, og på grunnlag av grundige vurderinger av fangsteffektiviteten av redskapene, beskrevet dødeligheten gjennom følgende perioder:

- 1) Eggstadiet - klekking
- 2) Klekkestadiet - postlarvestadiet
- 3) Postlarvestadiet - 0-gruppestadiet
- 4) 0-gruppestadiet 3-årige

Hovedresultatene i denne undersøkelsen kan summeres opp i følgende punkter:

- 1) Dødelighetsraten synker kraftig fra perioden egg/klekte larver - postlarver til perioden postlarver - 0-gruppe, fig. 64.
- 2) De største årlige variasjonene i dødelighet foregår også i den tidligste perioden, tabell 15.

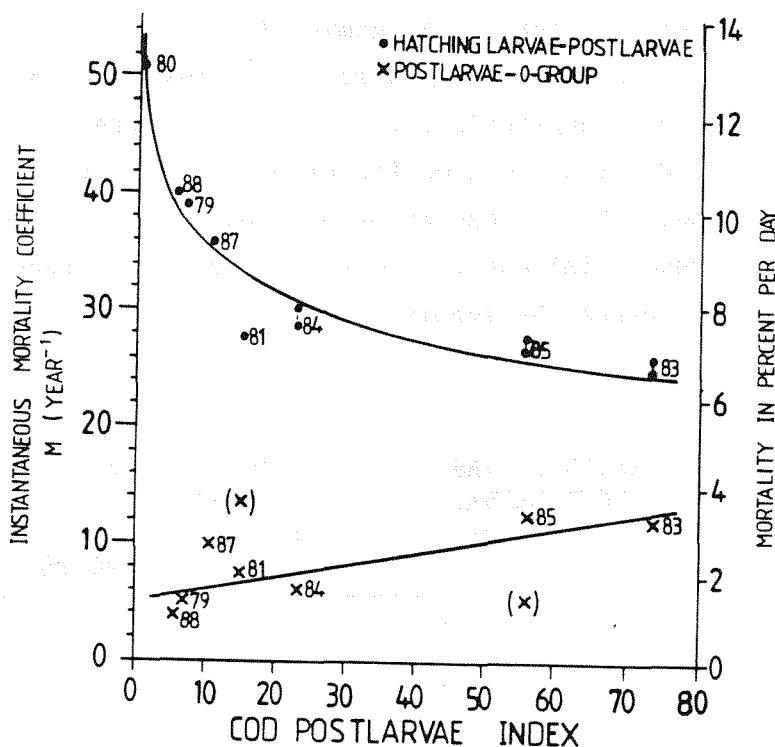


Fig. 64. Naturlig dødelighet, m (år^{-1}) for de to periodene nyklekte larver - postlarver (øvre linje) og postlarver-0-gruppefisk (nedre linje). Det er forutsatt lik fangsteffektivitet for postlarve og 0-gruppe. De to kryssene i parentes er ukorrigerede tall for 1981 og 1985.

Variasjonene i tallrikhet mellom et godt og et dårlig år på dette stadiet er 1:70, mens tilsvarende variasjon mellom postlarve og 0-gruppe er 1:3. Denne siste variasjonen er tetthetsavhengig og vil bare redusere forskjellen i årsklassetallrikhet, fig. 64.

Sundby *et al.* 1988 konkluderer med at årsklassetallrikheten er fastlagt før postlarvestadiet.

Tabell 15. Koeffisient for naturlig dødelighet, m , (år^{-1})

$$m = - \frac{1}{t_1 - t_0} \ln \left(\frac{N_{t_1}}{N_{t_0}} \right)$$

hvor N_{t_0} er bestandsstørrelsen ved tidspunktet t_0 og N_{t_1} er bestandsstørrelsen ved tidspunktet t_1 .

Dødelighetskoeffisienten er gitt for de fire periodene:

Nygytte egg - Nyklekte larver

Nyklekte larver - Postlarver

Postlarver - 0-gruppe fisk

0-gruppe fisk - 3 år gammel fisk

Bestandstørrelsene for postlarver og 0-gruppe er regnet ut på grunnlag av 2 ulike verdier for fangsteffektivitet, q , på trålen. Følgelig viser tabellen også 2 ulike verdier for naturlig dødelighet, m .

Verdiene merket med (*) er basert på ukorrekte verdier. Korrigerte verdier er understreket. Tallene i parentes er bestandsstørrelse for egg basert på gytebiomasse. De øvrige tallene for 1983-85 er basert på eggssurvey.

YEAR	EGG-HATCH LARVAE	HATCH LARVAE-POST LARVAE		POST LARVAE-O-GROUP FISH		O-GROUP-AGE THREE	
		qp=0.1	qp=0.25	qp=q ₀	qp=0.1 q ₀ =0.25	q ₀ =0.1	q ₀ =0.25
1979	-	(39.1)	(44.2)	4.5	9.8	1.0	0.6
1980	-	(51.1)	(55.9)	*	*	1.0	0.6
1981	-	(27.7)	(32.0)	*13.7 <u>6.7</u>	*20.5 <u>13.5</u>	0.8	0.4
1983	42.0	25.1 (25.5)	29.7 (30.1)	12.1	18.2	0.5	0.1
1984	42.0	28.6 (30.2)	33.2 (34.7)	6.0	12.9	-	-
1985	42.0	26.4 (27.8)	31.2 (32.6)	* 5.3 <u>12.4</u>	*11.5 <u>19.3</u>	-	-
1987	-	(36.0)	(40.7)	10.3	16.9	-	-
1988	-	(40.0)	(44.5)	4.9	11.7	-	-

Når det gjelder den innbyrdes betydning av matmangel og predasjon, henviser forfatterne til Legget (1986) som konkluderer med at det fremdeles mangler dokumentasjon for hva som er den mest betydningsfulle faktoren.

4 OPPSUMMERING

4.1 Biologi og miljøeffekter på de tidligste stadiene hos torsk under laboratorie-, basseng- og feltforhold

Studiene i laboratoriet og bassenget la grunnlaget for en dypere forståelse av dynamikken i egg og larvepopulasjonene i felten. De viktigste av disse resultatene kan summeres slik:

- A. Studier av eggutviklingen i forskjellige temperaturer, og inndelingen i 6 lett identifiserbare stadier. Dette har vært av vesentlig betydning i senere feltundersøkelser som gyteforløpsstudiene, eggfordelingsundersøkelser og undersøkelser av eggdødelighet.
- B. Undersøkelser i laboratoriet av eggdiameter og spesifikk vekt under utviklingen, sammen med vertikalfordelingen av egg i felten under forskjellige værforhold, har gitt grunnlag for beregning av de vertikale turbulenskreftene under forskjellige værforhold. Disse resultatene har klart vist at ideen om at årsklassevariasjonene skyldtes varierende frekvens av sydvestkuling i Vestfjorden mellom år ikke er riktig (Rollefsen 1929). Eggene som i stille vær konsentreres i overflatelaget vil raskt "sette seg" når det blåser opp og ikke ødelegges av skavlsjøen.
- C. Forsøk med gyttende torsk i bassenger viste at eggene ble gytt i porsjoner og at eggdiameteren ble mindre for hver porsjon. Mer detaljerte undersøkelser av torskens gyting har også vist at eggstørrelsen er positivt korrelert med størrelsen av hunnfisken når egg fra samme porsjon sammenliknes.

Det har lenge vært kjent at den største torsken kommer først til Lofoten, og at eggene er størst tidlig i sesongen. Dette skyldes altså stor fisk som er i starten av gytingen. Under de temperaturforhold torskens gyter tar det lang tid, kanskje 50-60 døgn, før fisken har gytt ferdig sine 15-20 porsjoner. Larvene fra

de tidlig gyttede, store eggene, er større enn de som klekker senere i sesongen, lever lenger på egne reserver og tar større byttedyr. At kvaliteten av torskelarver i første næringsopptak blir dårligere gjennom sesongen må vurderes i forbindelse med match-mismatch-diskusjonen.

- D. Johan Hjort antok at tidsforløpet av gytingen varierte fra år til år. For å undersøke dette ble gyteundersøkelser satt igang fra 1976. Datoen for 50% gyting varierte med en uke fra det tidligste til det seneste året. Variasjonene i gyteperiode har ikke sammenheng med de relativt små endringer i alderssammensetning av gytebestanden i denne relativt korte perioden.

Endringer i gytemaksimum over en lengre periode, f.eks. på grunn av den store reduksjon i gjennomsnittsalder hos skrei som har funnet sted p.g.a. endret beskatningsmønster ble studert på grunnlag av statistikken for rognmottaket i Lofoten. Undersøkelsene viste en forsinkelse av gytemaksimum fra 1930 til idag på ca. 14 dager, vesentlig for 1950-årene. Betydningen av denne effekten, vil bli tatt opp i forbindelse med match/mismatch-diskusjonen.

Ut fra punktene C og D er det klart at gyteperioden påvirkes av alderssammensetningen, slik at gytemaksimum blir tidligere når gytebestanden består av vesentlig eldre fisk, senere når den består av yngre fisk.

- E. Studier av torskelarvenes utvikling (plommesekkens resorpsjon, tidspunkt for funksjonell kjeve, svømmeblære etc.), og inndeling i lett identifiserbare stadier. Dette arbeidet har vært avgjørende for de komparative studier av næringsssituasjonen hos torskelarver fra forskjellige områder, og dødelighetsstudiene på de tidlige larvestadiene.

- F. Laboratorieundersøkelser viste at kopepodnauplier ble fordøyet i løpet av en halv time.

Den tredelte skalaen av nauplienes fordøyelsesgrad, utviklet i laboratoriet, ble bl.a. brukt til å påvise døgnvariasjon i

torskelarvens næringsopptak.

G. På grunnlag av laboratorieundersøkelser ble følgende kriterier m.h.t. mageinnhold brukt for å angi gode ernæringsforhold hos torskelarver:

a) Feeding incidence > 90%

b) Feeding ratio > 3,0

Disse kriteriene angir ernærings situasjonen en kort periode før larven fanges, mens lengde/tørrvekt forholdet er en mer konservativ karakter som forteller om larvens ernæringsstilstand over en lengre periode.

H. Når det gjelder kritiske byttedyrtettheter som er nødvendig for overleving hos torskelarver har resultatene fra laboratoriet, basseng og felt vært nødvendig for å løse dette problemet.

Utviklingen har foregått gjennom følgende studier:

1) Resultater fra forsøk ved andre laboratorier viste at fiskelarver trengte svært høye byttedyrtettheter for å overleve, i størrelsesorden flere hundre pr. liter.

Våre første felteksperimenterte viste at så høye tettheter bare forekommer sporadisk, i innelukkete fjordområder, i stille vær og i forbindelse med oppvandring av nauplier om natten.

En av grunnene til at vertikalvandring hos kopepodnauplier og torskelarver ble så grundig undersøkt var nettopp "letingen" etter områder og situasjoner med byttedyrtettheter på nivå med laboratorieeksperimentene.

2) Studier av torskelarver i predatorfritt basseng viste allerede i 1976-77 at en forbausende stor del overlevde på byttedyrtettheter på 1-10 pr. liter. Resultatene ble i første omgang tilskrevet de spesielle forholdene i bassenget, og at de derfor ikke kunne overføres til feltforhold.

3) Omfattende laboratorieundersøkelser av torskelarvens energi-behov, søkvolum, "feeding success" (prosent vellykkete angrep på byttedyr) og energiinnholdet i byttedyret, ga som resultat at en middels torskelarve i første næringsopptak trengte i størrelsesorden 50 nauplier pr. liter for å overleve. Feltstudier viste at det fantes områder med disse nauplietetthetene, særlig i de tidligere omtalte innelukkete fjordene og spesielt ved den konsentrering av nauplier som finner sted i forbindelse med oppvandring om natten. Høye tettheter av nauplier forekom også på mer eksponerte områder, men i mer begrenset omfang.

4) Studier av næringsopptak hos laboratorieklekkete torskelarver som fikk "beite" i vann tatt fra forskjellige dyp i Lofoten, viste at larvene klarer å fange tilstrekkelig antall kopepodnauplier når tettheten var så lav som 20 pr. liter.

5) Analyser av antall byttedyr i tarmen hos torskelarver og samtidige prøver av byttedyrtettheten i sjøen viste en kritisk tetthet på 5-10 nauplier pr. liter. Også i denne undersøkelsen kom laboratorieundersøkelser til nytte. Torskelarven fanger sitt bytte v.h.a. synet. Det ble funnet en nedre grense på 0,1 lux for torskelarvens mulighet til å fange byttedyr. Lysforholdene i Lofoten i mai er høyere enn denne terskelverdien for størsteparten av døgnet, men for å være sikre på at lyset ikke begrenset næringsopptaket ble analysene bare utført på prøver tatt om dagen.

6) Årsaken til den store forskjellen i nødvendig byttedyrtetthet for overleving i laboratorieforsøk på den ene siden og basseng og feltsituasjon på den andre, kan være effekten av turbulens, som øker kontaktraten mellom fiskelarver og byttedyr. Dette er et aktuelt forskningsfelt, som benytter data fra torskelarveprosjektene supplert med eksperimentelle undersøkelser.

I. Bassengforsøk med og uten predatorer har vist betydningen av predasjon på larvedødeligheten, mens feltundersøkelsene hittil ikke har gitt kvantitative resultater.

J. Studiet av dødelighet og vekst er avhengig av pålitelig alders-

bestemmelse. Eksperimentelt arbeid av dannelsen av otholitten i torskembryoet har vist at ved normale lysforhold, dannes den første dagsonen i løpet av 24 timer etter klekking. Det blir ikke dannet ringer hverken i konstant lys eller i konstant mørke. Undersøkelser av dagsoner på torske- og sildelarver av kjent alder i bassengforsøk har vist at metoden er en pålitelig måte å bestemme alderen på. Dessuten gir metoden gode opplysninger om vekstforløpet underveis.

Det er nå undersøkelser igang på postlarver av torsk for å undersøke vekst i forskjellige områder. Studier av aldersfordelingen av postlarver sammenliknet med gytekurven for skrei kan gi verdifulle opplysninger om perioden for best overleving.

Tilsvarende undersøkelser ble utført i Islandske farvann som en norsk hovedoppgave og er delvis publisert (Thorrisson, 1988).

Undersøkelser av eldre torskelarver, postlarver, ble startet i 1975 (Anon 1975b). I området Hjelmøy-Porsangerfjorden ble det tatt store mengder postlarver på 20-30 meters dyp.

I forbindelse med torskeoppdrett har det vært foretatt undersøkelser av "vill-yngel" som utgangspunkt for slikt oppdrett. I juli 1986 ble fjordene på utsiden av Sørøya undersøkt. Konsentrasjoner av postlarver, 3-4 cm, ble fanget på grunt vann, 15-20 meter (Haug og Solemdal 1986). En oversikt over disse første resultatene, sett i global sammenheng ble gitt på Norske Havforskeres Forening (Solemdal 1986).

Mer omfattende undersøkelser i 1987 og 1988 har vist at fangst på konsentrasjoner av postlarver nær land kan gi grunnlag for en oppdrettsnæring (Olsen og Soldal 1988).

4.2 Når er dødeligheten størst?

Hjort mente at årsklassens tallrikhet ble bestemt av den dramatiske, og årlig variable, dødelighet som foregår i perioden da majoriteten av fiskelarvene begynner selvstendig næringsopptak. Hovedårsaken til

denne dødeligheten skulle være matmangel som følge av årlige variasjoner i tidspunkt for torskens gyting og produksjonssyklusen i sjøen.

Undersøkelser av dødeligheten hos norsk-arktisk torsk fra eggstadiet til 0-gruppe har vist at hoveddødeligheten skjer i løpet av de 2 første månedene. Det er også i denne perioden variansen i dødelighet mellom år er størst. Selv om denne undersøkelsen ikke har beregnet dødeligheten spesielt i perioden omkring plommesekkresorbsjonen, viser resultatene at denne perioden ligger innenfor perioden med den desidert største dødeligheten.

Liknende resultater er vist fra utsettingsforsøkene med torskelarver av kjent alder i bassenget i Flødevigen. Fra laboratorieundersøkelsene er det tydelig demonstrert at larver som spiser for første gang bommer på byttet i langt større grad enn larver med mer erfaring.

På denne bakgrunn må det være rimelig å konkludere med at Hjortes idé om det kritiske stadium ligger innenfor perioden med den høyeste dødeligheten, og at match/mismatch-idéen, hvis den kan dokumenteres, kan ha betydning for årsklassens styrke.

4.3 Effekten av varierende næringsforhold og predasjon på årsklasse-tallrikheten

A. Skreiens gyteperiode, stabil eller varierende?

Tidspunktet for 50% gyting i Vestfjorden i perioden 1976-86 varierte mellom 28. mars og 4. april, med 2. april som et middel for perioden. Disse variasjonene i gytetopp mellom år kunne være 1) et resultat av årlige temperaturvariasjoner, 2) varierende alderssammensetning eller 3) tilfeldigheter.

Den overveiende del av skreien gyter i overgangslaget, i en temperaturgradient. Her velger skreien den samme temperaturen hvert år, og de årlige temperaturvariasjonene på gytetfeltet må derfor være svært små.

Selve modningsprosessen av rogn kan være påvirket av temperaturvariasjonene i Barentshavet og de langs vandringsrutene, men det ser ikke ut som disse temperaturvariasjonene har påvirket gyteperioden, iallfall ikke i perioden 1976-86.

Det er påvist en klar sammenheng mellom tidspunktet for 50% gyting og alderssammensetningen i gytebestanden; yngre fisk gyter senere enn stor fisk. Variasjonen i alderssammensetningen i gytepopulasjonen i undersøkelsesperioden 1976-86 er imidlertid små og passer ikke med variasjonene i 50% gyting. På denne bakgrunn er det rimelig å anta at gyteperioden for skrei i Vestfjorden er stabil i perioden 1976-86, og de årlige svingningene i tidspunktet for 50% gyting må skyldes tilfeldigheter. Men når gytebestandens alderssammensetning forandres vesentlig, enten over lengre perioder, eller p.g.a. store årsklasser som blir kjønnsmodne, vil tidspunktet for 50% gyting endres. I perioden fra 1930 til idag har det foregått en meget stor reduksjon i gytealderen, og tidspunktet for 50% gyting er forsinket 10-14 dager. Om dette har hatt betydning for årsklassevariasjonene, blir vurdert senere.

B. Temperaturavhengige prosesser; torskeeggets utvikling og rauåtas gyting

Skreiens egg og larver og rauåta og dens yngel, naupliene, utvikles i kystvannet, som har store årlige temperaturvariasjoner, som svinger i takt med temperaturforholdene i et stort område som bl.a. inkluderer Barentshavet. Disse temperaturvariasjonene har en klar effekt på årsklassens styrke, som fig. 56 viste. Det er tydelig at ved de laveste temperaturene dannes det bare små årsklasser, mens årsklasser av alle størrelser dannes i år med høyere temperatur. Høy temperatur er altså en nødvendig, men ikke tilstrekkelig betingelse for at store årsklasser skal dannes. Temperaturen påvirker samtlige biologiske prosesser, bl.a:

- 1) Inkubasjonstid for torskeegg
- 2) Gytesyklus, rauåte
- 3) Næringsopptak, torskelarver,

Forskjellen i utviklingstiden av torskeegget kan være opptil 14 dager i ekstremt varme og kalde år.

Temperaturforholdene de andre årene har ligget mellom de to ekstreme årene og toppene på kurven for første næringsopptak ligger derfor også mellom de to ekstreme temperaturårene.

Når det gjelder temperatureffekten på rauåtas gyting er den mye større enn effekten på torskeeggets utvikling, fig. 28. I motsetning til torsken gyter rauåta i det temperaturvariable kystvannet, og hele modningsperioden påvirkes derfor av temperaturforholdene i denne vannmassen. Forskjellen i tid for maksimal konsentrasjon av nauplier mellom et kaldt og et varmt år er ca 1 1/2 måned. Resultatene i fig. 55 viste at kritisk byttedyrtetthet for overleving ligger mellom 5 og 10 nauplier pr. liter.

Fig. 59 og tabell 13 viste tydelig at overlappingen i tid mellom brukbare nauplieforhold og torskelarver i første næringsopptak var vesentlig større i år som ga store årsklasser, særlig årene 1983 og 1984.

Det er tidligere nevnt at eggene gytt tidlig i sesongen gir opphav til større larver, som lever lengre på egne reserver og sannsynligvis er mere levedyktige.

Sammenliknes fig. 59 og tabell 13, vil året 1983 ha en stor grad av overlapping som også dekker de tidligst klekte og dermed største, larvene. Denne kombinasjonen ser ut til å påvirke årsklassetallrikheten positivt. Denne kombinasjonen fører også til at kondisjonen hos larvene er vesentlig bedre enn i andre år og at larvene er lengre. Det har vært hevdet at slike larver i neste omgang er mindre utsatt for predatorer. 1960-årsklassen ble liten, selv om temperaturen var svært høy. Dette kan tyde på at ikke bare suboptimale, men også supraoptimale temperaturer kan være ugunstig m.h.t. årsklassestyrke. I de kalde årene, som 1981, dekker perioden med brukbare nauplietettheter ikke de tidligst klekte larvene. Det er også en annen negativ faktor for larvene i første næringsopptak fra år med lave

temperaturer; eksperimenter har vist at ved lave temperaturer har fiskelarver store problemer med å fange byttedyr (Paul 1983).

C. Betydningen av gytebestandens alderssammensetning

Et interessant trekk med kurvene i fig. 59 er at for samtlige år, bortsett fra 1981, ligger toppen på naupliekurven foran toppen på kurven for larver i første næringsopptak.

Innledningsvis ble det vist at gytekurven for norsk-arktisk torsk er forsinket 10-14 dager siden 1930. Årsaken til dette har vært reduksjonen i gytealder som hovedsakelig skyldes beskatningsmønsteret. En gradvis temperaturstigning i perioden bakover mot 1930 ville nøytralisert forandringene i skreiens gyteperiode fordi rauåta da ville gyte tidligere. En slik temperaturstigning i Vestfjorden bakover i tiden ser ut til å ha funnet sted, fig. 65 (Leinebø 1988). Temperaturstigningen over hele perioden utgjør omkring $0,5^{\circ}\text{C}$. Ifølge fig. 28 utgjør dette ca. 14 dager når det gjelder rauåtas gyteperiode. Det kan derfor se ut som om forsinkelsen i skreiens gyting på 10-14 dager fra 1930 til idag, som skyldes endring i alderssammensetningen p.g.a. øket beskatning, faller sammen med en tilsvarende temperaturindusert forsinkelse i rauåtas gyting i den samme perioden.

Hvis alderssammensetningen av gytebestanden idag var vesentlig eldre, ville samtlige larvekurver for første næringsopptak, fig. 59, være forskjøvet bakover, bortsett fra det kalde året 1981. Ut fra sannsynlighetsbetraktninger burde høyere alder i gytebestanden påvirke årsklassestyrken positivt, bortsett fra i kalde perioder.

Dette er en side av match/mismatch-diskusjonen som har forvaltningsmessig betydning. Men det foreliggende materialet har en rekke svakheter; for endel år mangler nauplieproduksjonskurve og i enkelte år er det samlet inn for få prøver. Men materialet viser tydelig at næringstilbudet på de tidlige larvestadier har betydning for årsklassetallrikheten.

Erfaringene fra torskelarveprosjektene vil være meget nyttige om det skulle være ønskelig å utvikle en enkel overvåkingsrutine for

gyteperiode hos skrei og nauplieproduksjonen i Vestfjorden og andre viktige gyteområder.

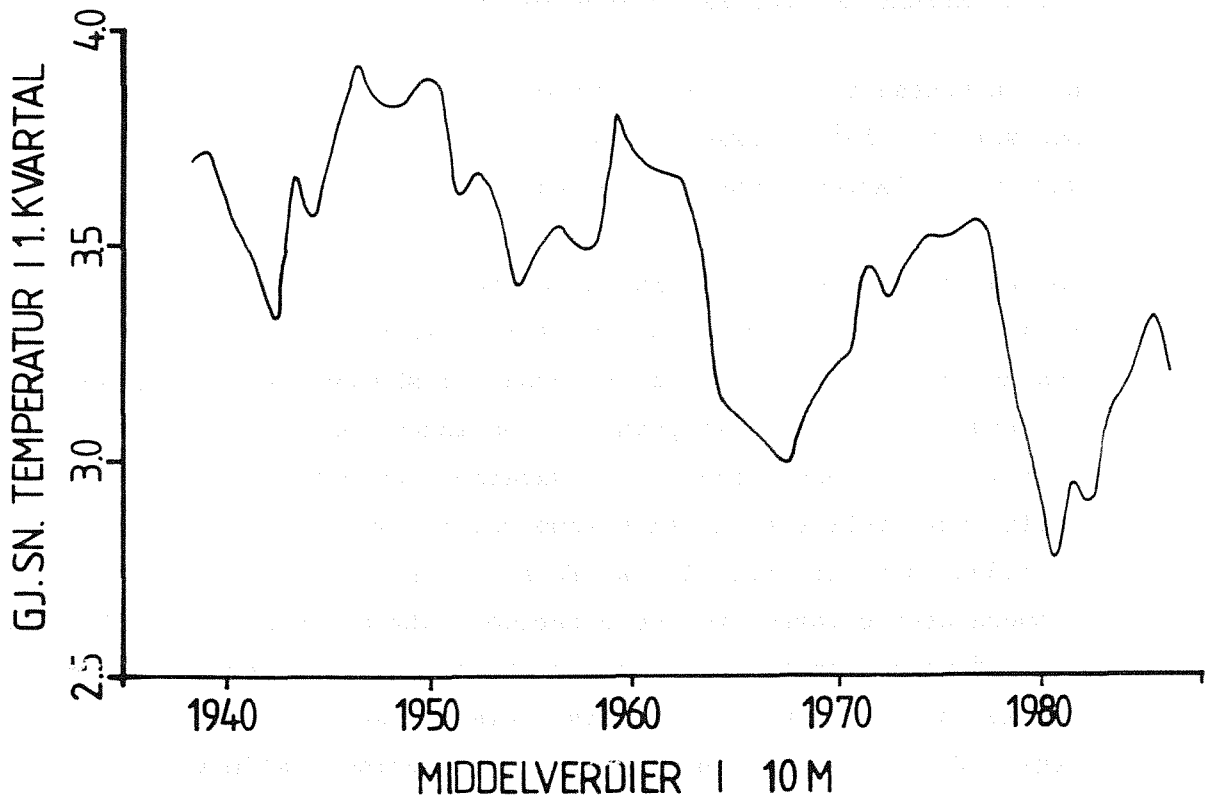


Fig. 65. Temperaturen i 10 meters dyp, første kvartal, fra den faste stasjonen på Skrova (Leinebø 1988).

D. Predasjon

Undersøkelsene i bassenget i Flødevigen viste hvor stort overlevingspotensiale fiskelarver har i et predasjonsfritt miljø. Disse forsøkene viste også at yngelen etter metamorfose var sårbar for predasjon. Når det gjelder utsulting viste bassengforsøkene at yngelen tåler mye mer enn de tidligere larvestadiene.

Under feltforhold er sild en betydelig predator på torskeegg og larver. Andre predatorer ble også identifisert, men kvantitative undersøkelser har ikke inngått i feltdelen av torskelarveprosjektene. Det er derfor ikke mulig å vurdere den innbyrdes betydningen av predasjon og sult. Men det kan se ut som om sult er en årsklasse-

regulator som virker over en forholdsvis kort periode i motsetning til predasjon fordi:

- 1) torskelarven har problemer når den starter selvstendig næringsopptak
- 2) de tidlige stadiene kommer fort i negativ energibalanse
- 3) byttedyrtettheten forandrer seg raskt i perioden når torskelarvene begynner å spise

Det er blant annet vist at høy temperatur er en nødvendig, men ikke tilstrekkelig, betingelse for dannelse av en stor årsklasse. Det er også vist hvordan temperaturen er koblet til produksjonen av byttedyr, mens det ikke er kjent hvordan temperaturen påvirker predatorenes forhold til torskelarver. Generelt ser det ut til at predasjon foregår over en mye lengre periode, og at det er mange arter som er predatorer.

5 SLUTTORD

Som nevnt innledningsvis, er studiet av rekrutteringsmekanismer et stort forskningsfelt idag. I de fleste tilfeller er undersøkelsen primært konsentrert om én faktor, slik som den foreliggende. Problemet er uhyre komplekst og burde derfor angripes på bred front. Allerede Johan Hjort mente denne type forskning var et typisk multidisiplinært forskningsfelt. Alle som har arbeidet lenge med disse problemene vil være enige med han.

Men det dukker stadig opp nye ideer når det gjelder rekrutteringsmekanismer, og talsmennene for disse vil ofte mene at de har hele løsningen.

Forskningen hittil tyder altså på at mange faktorer er involvert. Det er også meget som tyder på at betydningen av den enkelte faktor varierer fra år til år. For å komme videre i denne forskningen er det derfor nødvendig å undersøke samtlige aktuelle faktorer samtidig. Dette krever stor innsats.

Biologi og dødelighetsrater hos egg og tidlige stadier er godt undersøkt hos norsk-arktisk torsk, og denne torskestammen ville derfor egne seg godt for en slik samlet undersøkelse.

Rapporten ble innledet med et Hjort-sitat, og for de videre studier av rekrutteringsmekanismer kan det være verdt å avslutte med et annet sitat:

"I virkeligheten vil saadanne undersøkelser aldrig helt naa sit maal, de vil stadig føre videre og videre til nye spørsmaal, fordi fordringerne til en stadig klarere forstaaelse vil vokse med de oppnaadde resultater, og fordi der altid vil kunne vindes videre og dypere forstaaelse av organismernes livsbetingelser. Studiet av de store vekslinger i dyrenes, fiskenes samfund og dermed i havets produktion er derfor det bedste program som nogensinde kan opstilles saavel for en teoretisk som for en praktisk interessert havforskning. Og der er neppe noget spørsmaal, som i den grad kan samle interessen hos forskere av forskjellige fagomraader, saaledes som dette nødvendigvis maa være tilfældet, hvor flere forskere arbeider ombord i det samme skib".

Arbeid og Fiske, s.243 (Hjort 1914)

Bergen, 13. juni 1989.

Per Solemdal

REFERENCES.

- Anon. 1975a. Report of a colloquium on larval fish mortality studies and their relation to fishery research, January 1975. Hunter, J.R. (ed.) Circ. U.S. Dep. Commer., Natl., Oceanic and Atmos., Adm., Natl. Mar. Fish. Serv., (395):1-5.
- Anon. 1975b. Rapport fra tokt med M/K "Åshild" fra Havøysund. Havforskningsinstituttet.
- Anon. 1976a. Norges Fiskeriforskningsråds Årsmelding 1975. Trondheim, 48pp.
- Anon. 1976b. Årsrapport til NFFR "Torskelarvens første næringsopptak".
- Anon. 1978. Prosjekt Torskelarvens første næringsopptak. Helårsrapport til NFFR 1977. Havforskningsinstituttet.
- Anon. 1982. Vurdering av eksisterende planktonredskap til bruk for innsamling av fiskelarver. Notat, Havforskningsinstituttet.
- Anon. 1983. "Torskelarvens oppvekstvilkår i kyststrømmen". Årsrapport til NFFR 1982.
- Anon. 1984a. Faste måleposisjoner i området Lofoten-Finnmark. (upaginert).
- Anon. 1984b. Report on the Working Group on Larval Fish Ecology, Hirtshals, Denmark 25-27 June 1984. ICES C.M./L:37.
- Anon. 1984c. The fate and significance of oil in the sea. Final Report from the Norwegian Marine Pollution Research and Monitoring Programme (FOH) 1976-84. Cooperating Marine Scientists a.s. Bygdøy, Oslo:75 pp.
- Anon. 1985. Report of the Arctic Fisheries Working Group, Copenhagen 25 Sep.-2 Oct.1985. ICES C.M./G:4.
- Anon. 1986. Fish Larval Physiology and Anatomy. Basic Research and Effects of Oil. Final Report 1983-1985. Fyhn, H.J.(ed.) Zool.Lab. Univ. of Bergen, Norway:328 pp.
- Anon. 1987. Report on the Working Group on Larval Fish Ecology, Hirtshals, Denmark 17-19 June 1987. ICES C.M./L:28. 81 pp.
- Arnfinnsson, J. 1984. Functional morphology of the alimentary canal of cod larvae (Gadus morhua L.). Hovedfagsoppgave, Univ. i Bergen, 34 pp
- Blom, G. 1986. Mikrofordeling og tetthet av zooplankton og dets betydning for overlevelse og vekst av torskelarver (Gadus morhua L.) i en poll. Hovedfagsoppgave, Univ. i Bergen, 151pp.

- Chambers R.C., Leggett, W.C. and Brown, J.A. 1988. Egg size, maternal effects, and the correlation between early life history traits of capelin Mallotus villosus (Pisces:Osmeridae): an appraisal at the individual level. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 1989.
- Cushing, D. 1972. The production cycle and numbers of marine fish. Symp.Zool.Soc.Lond., 29:213-232.
- Dale, T. 1984. Embryogenesis and growth of otoliths in the cod (Gadus morhua L). In: E. Dahl, D.S. Danielssen, E. Moksness and P. Solemdal (Eds.), The Propagation of Cod Gadus morhua L. Flødevigen rapportser., 1, :231-250.
- Dundas, I.E.D. 1986. Fate and possible effects of excessive sperm released during spawning. Mar.Ecol.Prog.Ser.30:287-290.
- 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 and fry. ICES C.M./E:44.
- Ellertsen, B., Moksness, E., Solemdal, P., Tilseth, S. and Øiestad, V. 1976. The influence of light and food densities on the feeding success in larvae of cod (Gadus morhua L), field and laboratory observations. ICES C.M./F34:1-31
- Ellertsen, B., Moksness, E., Solemdal, P., Strømme, T., Tilseth, S., Westgård, T. and Øiestad, V. 1977. Vertical distribution and feeding of cod larvae in relation to occurrence and size of prey organisms. ICES C.M./F34:1-22
- Ellertsen, B., Solemdal, P., Sundby, S., Tilseth, S., Westgård, T. og Øiestad, V. 1978. Torskelarvens første næringsopptak. Et tverrfaglig prosjekt over et sentralt fiskeribiologisk tema. Havforskningsinstituttets Årsmelding:5-18.
- Ellertsen, B., Solemdal, P., Sundby, S., Tilseth, S., Westgård, T. and Øiestad, V. 1979. Feeding and vertical distribution of cod larvae in relation to availability of prey organisms. ICES/ELH Symp./FM:Poster 1, 31 pp+25 figs.
- Ellertsen, B., Solemdal, P., Strømme, T., Tilseth, S., Moksness, E., Westgård, T. and Øiestad, V. 1980. Some biological aspects of cod larvae (Gadus morhua L.). Fisk.Dir.Skr.Ser.HavUnders., 17:29-47.
- Ellertsen, B., Moksness, E., Solemdal, P., Tilseth, S., Westgård, T. and Øiestad, V. 1981a. Growth and survival of three larval populations of cod (Gadus morhua L.) in an enclosure. Experiments and a mathematical model. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 178:45-57.

- Ellertsen, B., Solemdal, P., Strømme, T., Sundby, S., Tilseth, S., Westgård, T. and Øiestad, V. 1981b. Spawning period, transport and dispersal of eggs from the spawning area of Arcto-Norwegian cod (Gadus morhua L.). Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 178: 260-267.
- Ellertsen, B., Furnes, G.K., Solemdal, P. and Sundby, S. 1981c. Influence of wind induced currents on the distribution of cod eggs and zooplankton in Vestfjorden. In R. Sætre and Mork, M.(eds.) Proc. from Norwegian Coastal Current Symposium, Geilo, Norway, 9-12 September 1980. University of Bergen, 1981: 604-628.
- Ellertsen, B., Fossum, P., Solemdal, P., Sundby, S. and Tilseth, S. 1984. A case study on the distribution of cod larvae and availability of prey organisms in relation to physical processes in Lofoten. In E. Dahl, D.S. Danielssen, E. Moksness and P. Solemdal (eds.), The Propagation of Cod Gadus morhua L. Flødevigen rapportser., 1:453-478.
- Ellertsen, B., Fossum, P., Solemdal, P. and Sundby, S. 1987. The effect of biological and physical factors on the survival of Arcto-Norwegian cod and the influence on recruitment variability. In Loeng, H.(ed.) "The effect of oceanographic conditions on distribution, and population dynamics of commercial fish stocks in the Barents Sea." Proceedings of the third Soviet-Norwegian Symposium, Murmansk, 26-28 May 1986: 101-126.
- Ellertsen, B., Fossum, P., Solemdal, P., Sundby, S. and Tilseth, S. 1988a. Environmental influence on recruitment and biomass yields in the Norwegian Sea ecosystem. Seminar on "Frontiers in Marine Ecosystems", AAAS, Annual Meeting, Boston, 12-14 February 1988.: 1-35.
- Ellertsen, B., Fossum, P., Solemdal, P. og Sundby, S. 1988b. Relations between temperature and survival of eggs and first feeding larvae of the Arcto-Norwegian cod (Gadus morhua L.). ICES ELH Symp./Paper no.26:1-29.
- Fossum, P. 1986. A staging system for larval cod (Gadus morhua L.). FiskDir.Skr.Ser.HavUnders.,18:69-76.
- Fossum, P. 1987. Sult under larvestadiet - en viktig rekrutteringsmekanisme? HELP (Havforskningsinstituttets Egg- og Larveprogram) Rapport nr. 6:1-19.
- Fossum, P. 1988a (in press). The condition of herring larvae off western Norway in the period 1985-1987. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 1989.
- Fossum, P. 1988b. A tentative method to estimate mortality in the egg and early first larval stage with special reference to cod (Gadus morhua L.) Fisk.Dir.Skr.Ser.HavUnders., 18:329-345.

- Furnes, G.K. and Sundby, S. 1981. Upwelling and wind induced circulation in Vestfjorden. In R.Sætre and Mork, M. (eds.). Proc. from Norwegian Coastal Current Symposium, Geilo, Norway, 9-12 September 1980. University of Bergen 1981: 152-178
- Gjøsæter, H. and Tilseth, S. 1982. Primary growth increments in otoliths of cod larvae (Gadus morhua L.) of the Arcto-Norwegian cod stock. Fisk.Dir.Skr.Ser.HavUnders. 17:287-295.
- Godø, O. R., Nakken, O. and Raknes, A. 1984. Acoustic estimates of cod off Lofoten and Møre in 1984. ICES C.M./G:47. 10 pp.
- Godø, O. R., Raknes, A. and Sunnanå, K. 1985. Acoustic estimates of cod off Lofoten and Møre in 1985. ICES C.M./G:66. 14 pp.
- Hansen, H. and Buch, E. 1986. Prediction of year-class strength of Atlantic cod (Gadus morhua) off West Greenland. NAFO Sci. Coun. Studies. 10: 7-11.
- Haug, T. and Solemdal, P. 1986. Rapport fra tokt med F/F "Johan Ruud" i Vest-Finnmark 14.-26. juli 1986. Cruise report, University of Tromsø and Institute of Marine Research, Bergen, 10 pp. (Mimeo.).
- Heincke, F. 1898. Naturgeschichte des Herings I. Die Lokalformen und die Wanderungen des Herings in den europäischen Meeren. Abh.d.Seef.Ver.2, S.CXXXVI u. 128 pp.
- Hjort, J. 1914. Vekslingerne i de store fiskerier. H. Aschehoug & Co., Kristiania 1914: 1-267.
- Houde, E.D. and Schekter, R.C. 1983. Oxygen uptake and comparative energetics among eggs and larvae of three subtropical marine fishes. Mar.Biol. 72:283-293.
- Iles, T. D. and Sinclair, M. 1982. Atlantic herring: Stock discreteness and abundance. Science, 215:627-633
- Kjesbu, O.S. 1988. Aspects of the reproduction in cod (Gadus morhua L.): oogenesis, fecundity, spawning in captivity and stage of spawning. Dr.Scient thesis, Univ. of Bergen, 147pp.
- Knutsen, G.M. and Tilseth, S. 1985. Growth, development and feeding success of Atlantic cod Larvae (Gadus morhua L.) related to egg size. Trans. Am. Fish. Soc. 114: 507-511
- Lasker, R. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: The relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. Fish. Bull. U.S. 73(3): 453-462.
- Lebour, M. V. 1919. The food of post-larval fish. J.mar. biol. Ass. U.K. 12:22-47

- Leggett, W.C. 1986. The dependence of fish larval survival on food and predator densities. In: The role of freshwater outflow in coastal marine ecosystems. (Ed. S. Skreslet) NATO ASI Series G:Ecological Sciences, Vol 7:107-117.
- Leinebø, R. 1988. Havmiljø ved Skrova i Vestfjorden. Norske Havforskeres Forening, Foredrag Tromsø.
- Melle, W. 1985. Predasjon på torskens egg og larver i Lofoten. Thesis in Fisheries Biology, University of Bergen, Norway : 142 s. (in Norwegian)
- Melle, W. and Ellertsen, B. 1984. Predation on cod eggs and larvae; potential predators in the spawning ground of the north east Arctic cod. ICES Larval Fish Ecology Working Group, Hirtshals, Denmark June 25-27: 19 pp.
- Mork, J., Solemdal, P. and Sundnes, G. 1983. Identification of marine fish eggs: a biochemical genetics approach. Can.J.Fish. Aquat.Sci. 40(3):361-369.
- Mohus, I. 1981. "Micro-count" Particle Datalogger. Equipment Manual. Sintef rep.STF 48 F 81018, 90 p.
- Moksness, E. 1978. Bassengstudier av torskelarvens næringsvalg, vekst og overleving, fra klekking til metamorfose. Hovedoppgave i fiskeribiologi. Univ. i Bergen 73 pp. + tabeller og figurer.
- Moksness, E. and Øiestad, V. 1984. Tagging and release experiments on 0-group cod (Gadus morhua L.) reared in an outdoor basin. In: E. Dahl, D.S. Danielssen, E. Moksness and P. Solemdal (eds.), The Propagation of Cod Gadus morhua L. Flødevigen rapportser., 1:787-794.
- Nordeng, H. and Bratland, P. 1971. Feeding of plaice (Pleuronectes platessa L.) and cod (Gadus morhua L.) larvae. J.Cons.int.Explor.Mer., 34:51-57.
- Olsen, S. and Soldal, A.V. (in press). Observations on inshore distribution and behaviour of 0-group NE-Arctic cod. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 1989
- Paul, A.J. 1983. Light, temperature, nauplii concentrations, and prey capture by first feeding pollock larvae Theragra chalcogramma. Mar.Ecol.Prog. Ser., 13: 175-179.
- Pedersen, T. 1984. Variation of peak spawning of Arcto-Norwegian cod (Gadus morhua L.) during the period 1929-1982 based on indices estimated from fishery statistics. In: E. Dahl, D.S. Danielssen, E. Moksness and P. Solemdal (eds.), The Propagation of Cod Gadus morhua L. Flødevigen rapportser., 1: 301-316.
- Pedersen, T. 1985. Variasjon i tidspunkt for maksimal gyteintensitet hos torsk (Gadus morhua L.) i Lofoten 1929-1983. Hovedfagsoppgave (Cand.scient.) Univ. i Bergen. 122 pp.

- Rognerud, C. 1887. Hatching cod in Norway. Bull.U.S.Fish.Comm. 7:113-116.
- Rollefsen, G. 1929. Torskeegg med deformerte fostre. Årsberetning Norges Fiskerier (2):1-12.
- Rollefsen, G. 1946. Kunstig oppdrett av flyndreyngel. Forskning og framsteg. (Red. C.L.Godske):91-112.
- Rothschild, B. J. and Osborn, T. R. 1986. Biodynamics of the Sea: Preliminary observations on high dimensionality and effect of physics on predator-prey interrelationships. ICES C.M./:25:22 pp.
- Sinclair, M., Tremblay, M.J. and Bernal, P. 1985. El Niño events and variability in a Pacific mackerel (Scomber japonicus) survival index: Support for Hjort's second hypothesis. Can.J.Fish-Aquat.Sci. 42:602-608.
- Sinclair, M. og Solemdal, P. 1988. The Development of "Population thinking" in Fisheries Biology Between 1878 and 1930. Aquat.Living Resour. 1:189-213.
- Skjoldal, H.R. and Melle, W. 1988. Necton and plankton: Some comparative aspects of larval ecology and recruitment processes. Early Life History Symposium, nr. 13, ICES. 39 pp.
- Smedstad, O.M. and Øiestad, V. 1974. Preliminary report of investigations of cod-eggs and larvae in the Lofoten area in the years 1968-1972. ICES C.M.(F:37) 19 pp.
- Solberg, T. 1980. Energiforbruket hos larver av norsk kysttorsk (Gadus morhua L.). Thesis, Univ. i Bergen, 87 s.
- Solberg, T. and Tilseth, S. 1984. Growth, energy, consumption and prey density requirements in first feeding larvae of cod (Gadus morhua L.). In: E. Dahl, D.S. Danielssen, E. Moksness and P. Solemdal (eds.), The Propagation of Cod Gadus morhua L. Flødevigen rapportser.,1:145-166.
- Solemdal, P. 1970. Intraspecific variation in size, buoyancy and growth of eggs and early larvae of Arcto-Norwegian cod, Gadus morhua L., due to parental and environmental effects. ICES C.M./F:28. 11pp.
- Solemdal P. 1981. Enclosure studies. Overview. Rapp. P.-v. Réun.Cons. int. Explor.Mer, 178:117-120.
- Solemdal, P. 1982a. Sampling fish larvae with large pumps. Report on the working group on larval fish ecology, Lowestoft, England, 3-6 July 1981. ICES C.M./L:3, 1-6.
- Solemdal, P. 1982b. The spawning period of Arcto-Norwegian cod during the years 1976-1981. Report on the working group on larval fish ecology, Lowestoft, England, 3-6 July 1981. ICES C.M./L:3. 21 pp.

- Solemdal, P. 1983. Formeiring hos fisk - ein kritisk periode i livsløpet. Syn og Segn nr. 1.
- Solemdal, P. 1986. Innsamling av torskeyngel - et supplement til de planlagte utsetningsforsøk med "kunstig" yngel. Lecture held at the Annual meeting of the Association of Norwegian Marine Scientists 1986:9 pp. (Mimeo.).
- Solemdal, P. 1987. Gytefelt og gyteperiode hos norsk-arktisk torsk. Havforskningsinstituttets egg og larveprogram, HELP, nr.10:21s.
- Solemdal, P. 1988. Gyting og livsbetingelser i Vestfjorden. Notat, Havforskningsinstituttet.
- Solemdal, P. and Sundby, S. 1981. Vertical distribution of pelagic fish eggs in relation to species, spawning behaviour and wind conditions. ICES C.M./G:77. 26 pp.
- Solemdal, P. and Ellertsen, B. 1984. Sampling fish larvae with large pumps, quantitative and qualitative comparisons with traditional gear. In: E. Dahl, D.S. Danielssen, E. Moksness and P. Solemdal (eds.), The Propagation of Cod Gadus morhua L. Flødevigen rapportser., 1:335-363.
- Solemdal, P., Dahl, E., Danielssen, D.S. og Moksness, E. 1984. The cod hatchery in Flødevigen-background and realities. In: E. Dahl, D.S. Danielssen, E. Moksness and P. Solemdal (eds.), The Propagation of Cod Gadus morhua L. Flødevigen rapportser., 1:17-45.
- Solemdal, P., Knutsen, T. and Bjørke, H., 1988. Spawning areas and spawning period of the Arcto-Norwegian haddock (Melanogrammus aeglefinus). Rapport nr. 23, Havforskningsinstituttets egg og larveprogram (HELP).
- Solemdal, P. og Sinclair, M. 1988. Johan Hjort - Founder of the modern Norwegian fishery research and the pioneer in recruitment thinking. ICES ELH Symp.Paper No.103:1-58.
- Solemdal, P. og Sinclair, M. (in press). Johan Hjort - Founder of the modern Norwegian fishery research and the pioneer in recruitment thinking. Rapp.P.-v.Réun.Cons.perm.int.Explor.Mer.
- Strømme, T. 1977. Torskelarvens lengde ved klekking, og virkning av utsulting på larvens egenvekt og kondisjon. En eksperimentell undersøkelse på norsk-arktisk torsk (Gadus morhua). Hovedoppgave i fiskeribiologi. Univ. i Bergen 95 s.
- Sund, O. 1927. The Arcto-Norwegian Cod Stock. Journ. du Conseil, II, 2, Copenhagen.
- Sundby, S. 1980. Utviklingen innen oseanografisk forskning i Vestfjorden. Fisken Hav.,1980(1) : 11-25.

- Sundby, S. 1983. A one-dimensional model for the vertical distribution of pelagic fish eggs in the mixed layer. Deep-Sea Research, 30 (6A): 645-661.
- Sundby, S. 1984. Influence of bottom topography on the circulation at the continental shelf of northern Norway. Fisk.Dir.Skr.ser. HavUnders. 17: 501- 519.
- Sundby, S. 1988. Vertical distribution of bathypelagic eggs. Havforskningsinstituttets egg- og larveprogram. Rapport 1988.
- Sundby, S. and Solemdal, P. 1984. Egg production of the Arcto-Norwegian Cod in the Lofoten area estimated by egg surveys. In Godø, O.R. and Tilseth, S. (eds.): Proceedings of the Soviet-Norwegian symposium on Reproduction and recruitment of Arctic cod, Leningrad 25-30 September 1983:113-135.
- Sundby, S. og Bratland, P. 1987. Kartlegging av gytefeltene for norsk-arktisk torsk i Nord-Norge og beregning av eggproduksjonen i årene 1983-1985 (Spatial distribution and production of eggs from Northeast-Arctic cod at the coast of Northern Norway 1983-1985). Fisken Hav., 1987(1):1-58.
- Sundby, S., Bjørke, H., Soldal, A.V. and Olsen, S. 1988 (in press). Mortality rates during the early life stages and year class strength of the Arcto-Norwegian cod (Gadus morhua L.). Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 1989:23 pp.
- Sætersdal, G. and Loeng, H. 1987. Ecological adaptation of reproduction in Northeast Arctic cod. Fisheries Research, 5: 253-270
- Thompson, A.B. and Hilden, M. 1987. Relationship between March sea temperature and year-class strength for selected North Sea and west of Scotland fish stocks, 1960-84. ICES C.M./G:49: 1-11
- Thorisson, K. 1988 (in press). The food of larvae and pelagic juveniles of cod Gadus morhua in the coastal waters of Iceland. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 1989.
- Tilseth, S. 1984. The distribution of cod larvae and prey organisms in the Lofoten area related to critical prey concentrations. In Godø, O.R. and Tilseth, S.(eds.): Proceedings of the Soviet-Norwegian symposium on Reproduction and recruitment of Arctic cod, Leningrad 25-30 September 1983:36-71
- Tilseth, S., and Strømme, T. 1976. Changes in buoyancy and activity during starvation of cod larvae (Gadus morhua L.). ICES C.M./F:33:1-12
- Tilseth, S. and Ellertsen, B. 1984a. Food consumption rate and gut evacuation processes of first feeding cod larvae (Gadus morhua L.). In: E. Dahl, D.S. Danielssen, E. Moksness and P. Solemdal (eds.), The Propagation of Cod Gadus morhua L. Flødevigen rapportser., 1:167-182.

- Tilseth, S. and Ellertsen, B. 1984b. The detection and distribution of larval Arcto-Norwegian cod, Gadus morhua, food organisms by an in situ particle counter. Fish.Bull.U.S. 82(1):141-156.
- Tilseth, S., Klungsøyr, J., Falk-Petersen, S. and Sargent, J.R. 1987. Fatty acid composition as indicator of food intake in cod larvae (Gadus morhua L.) from Lofoten, northern Norway. ICES C.M. 1987/L:31 13 pp.
- Westernhagen, H. von 1970. Rearing the eggs of cod (Gadus morhua L.), flounder (Pleuronectes flesus), and plaice (Pleuronectes platessa) under combined temperature and salinity conditions. Helgol.wiss.Meeresunters. 21(1-2):21-102.
- Westgård, T. 1988a. A model of the vertical distribution of pelagic eggs. A computer realization. HELP, nr. 17, 1988, 25 pp.
- Westgård T. 1988b. A model of the vertical distribution of pelagic fish eggs in the turbulent upper layers of the ocean. Early Life History Symposium 1988, paper no.6, 17 pp.
- Wiborg, K. F. 1948. Investigations on cod larvae in the coastal waters of northern Norway. Fisk.Dir. Skr. Ser. HavUnders. 9(3): 1-27
- Wiborg, K.F., 1950. Utbredelse og forekomst av fiskeegg og fiskeyngel på kystbankene i Nordnorge våren 1948 og våren 1949. Fiskeridirektoratets Småskrifter, 1:1-20.
- Wiborg, K. F. 1957. Factors influencing the size of the year classes in the Arcto-Norwegian tribe of cod. Fisk.Dir.Skr.Ser. HavUnders. Vol. 11 Nr. 8.
- Wiebe, P.H., Burt, K.H., Boyd, S.H. and Morton, A.W. 1976. A multiple opening/closing net and environmental sensing system for sampling zooplankton. J.Mar.Res. 34:313-326.
- Øiestad, V. 1982. Application of enclosures to studies on early life history of fishes. In: Grice, G.D. and Reeve, M.R., (eds.) Marine mesocosms. Springer Verlag, Berlin :49-64.
- Øiestad, V. 1984. Criteria for condition evolved from enclosure experiments with cod larvae populations. In: E. Dahl, D.S. Danielssen, E. Moksness and P. Solemdal (eds.), The Propagation of Cod Gadus morhua L. Flødevigen rapportser., 1: 213-229.
- Øiestad, V. 1985. Predation on fish larvae as a regulatory force, illustrated in mesocosm studies with large groups of larvae. NAFO Sci.Coun.Studies, 8:25-32.
- Øiestad, V., Ellertsen, B., Solemdal, P. and Tilseth, S. 1976. Rearing of different species of marine fish fry in a constructed basin. In: Persoone, G. and Jaspers, E. (eds.): Proc. 10th Eur.Mar.biol Symp. Vol. 1, Universa Press, Wetteren, Belgium.

- Øiestad, V., Folkvord, A. and Kvenseth, P.G. 1985a. Growth pattern of Atlantic cod larvae (Gadus morhua L.) from first feeding to metamorphosis studied in a mesocosms. Coun.Meet.int.Coun. Explor.Sea, (Mini-symp., no.9:1-10. (Mimeo).
- Øiestad, V., Kvenseth, P.G. and Folkvord, A. 1985b. Mass production of Atlantic cod juveniles Gadus morhua in a Norwegian saltwater pond. Trans.Am.Fish.Soc., 114:590-595.
- Øiestad, V., Pedersen, T., Folkvord, A, Bjordal, Å. and Kvenseth, P.G. 1987. Automatic feeding and handling of juvenile Atlantic cod (Gadus morhua L.) in a pond. Modelling, Identification and Control, vol. 8(1):39-40.