

Strategisk Program ved Universitetet i Bergen

Teori- og eksperimentbasert studie av rekruttering hos marin fisk - del II

Sluttrapport for NFR prosjekt 114646/140, 1997-2001

Administrativt ansvarlig: førsteamanuensis Arne Johannessen (styrer IFM)¹

Prosjektleder: førsteamanuensis dr. scient. Arild Folkvord

Begrunnelse

En sentral problemstilling innen fiskeriforskningen de siste 100 årene har vært å forstå hvorfor bestandsstørrelsen av kommersielle fiskearter, som sild og torsk viser enorme fluktuasjoner. Slike fluktuasjoner har gjennom århundrer vekselvis gitt perioder med gode og dårlige økonomiske kår for Norges kystbefolkning. Det var nettopp dette som dannet grunnlaget for at fiskeriforskningen startet i Norge. En fant tidlig ut at år-til-år variasjonene i rekrutteringen til fiskebestandene var en av hovedårsakene til svingende bestandsstørrelser. En har derimot ikke kommet fram til entydige konklusjoner om *hvorfor* og *hvordan* dette skjer, ettersom sammensatte prosessorienterte studier tidligere ikke har vært gjennomført. Dette skyldes:

- tidligere mangel på egnede teknikker for estimering av alder, vekst og ernæringsstatus
- biologisk teori for økologisk modellering har blitt utviklet de siste ti år

Programmet vil med kontrollerte eksperimentelle studier legge til rette for etterprøving av spesifikke rekrutteringsmekanismer i felt ved å etablere nødvendige kunnskap for karakterisering av larvers tilstand, utvikling og dødelighetsrisiko.

Målbeskrivelse

Hovedmål

Øke forståelsen av rekrutteringsmekanismer hos marin fisk.

¹ Tidligere styrer, førsteamanuensis Heidrun Wergeland var administrativt ansvarlig frem til 31.12.1998

Delmål

- A. Etablere temperatur- og størrelsessavhengige vekstkurver i tidlige livsstadier av sild og torsk fôret i overskudd med naturlig plankton (referanse-vekstkurver).
- B. Videreutvikle metoder for påvisning av fôringsunderskudd (sult) hos marine fiskelarver (RNA/DNA, fettsyre, enzym, otolitt, histologi).
- C. Etablere sammenhengen mellom ernæringsstatus og størrelsesavhengig sårbarhet for predasjon.
- D. Klarlegge utviklingen av sanseorgan og nervesystem i relasjon til stadie- og størrelsesavhengig sårbarhet for predasjon.
- E. Utvikle individbaserte modeller for stadie- og størrelsesavhengig sårbarhet for sult og predasjon.

Faglig organisering

Disse fem delmålene representerer ulike delprosjekt som er knyttet opp til fem vitenskapelige stillinger i programperioden (se tabell nedenfor). Prosjektleder for det strategiske programmet har vært førsteamanuensis dr. scient. Arild Folkvord ved Institutt for fiskeri- og marinbiologi (IFM).

Delprosjekt		Delprosjektledere Prosjektansatte	
A	Temperatur- og størrelsesavhengig vekst i tidlige stadier hos sild og torsk	1995-1997	Sigurd Stefansson Erling Otterlei
B	Karakterisering av vekst- og ernæringsstatus hos larver og yngel	1995-1997	Arne Johannessen Geir Blom
C	Predasjonsrisiko hos fiskelarver relatert til ernæringsstatus	1997-2001	Anders Fernö Katrine Skajaa
D	Utvikling av sanseorgan og nervesystem i relasjon til stadie- og størrelsesavhengig sårbarhet til predasjon	1995-1997	Jon Vidar Helvik Bo I. Holmqvist
E	Modellering av larveutvikling	1997-2000	Dag Aksnes Øyvind Fiksen

Første del av programmet består av delene A, B, og D, og er tidligere rapportert under prosjektnummer 1089207/120. De to gjenværende delprosjektene, C og E, utgjør del II av det strategiske programmet, og resultatene fra disse delprogrammene danner grunnlaget for denne rapporten.

Status og vurdering av resultater

Et stort arbeid er lagt ned i alle delprosjektene, og delmålene i de respektive delprosjekt er i store trekk innfridd. Det foreligger i dag unike data på larver dyrket opp under kontrollerte betingelser der deres veksthistorie, ernæringsstatus, utvikling og sårbarhet til predasjon er

beskrevet i detalj. Det er oppnådd vekstrater og overlevelsesrater i forsøkene som overgår det som tidligere er oppnådd på sild og torsk, noe som er blitt lagt merke til både nasjonalt og internasjonalt. Omfattende modelleringsstudier har knyttet store deler av den eksperimentelle virksomheten sammen i en helhetlig ramme.

Den prosjektansatte stipendiaten i delprosjekt C (Skajaa) er for tiden sin andre morspermisjon, og har ikke blitt ferdig innenfor prosjektperioden. Hun vil etter planen disputere i løpet av 2002. Fiksen (del E) arbeider for tiden på et NFR-finansiert prosjekt ved IFM på faglige tema i forlengelsen av det strategiske programmet. En utfyllende rapportering fra hvert av deres delprosjekter følger senere i denne rapporten.

De prosjektansatte medarbeiderne fra de øvrige delprosjektene fra del I av det strategiske programmet arbeider videre i tilnyttede virksomheter. Otterlei (del A) avla tok sin dr. scient. grad i 2000 basert på materiale samlet inn fra programmet, og sammen med Blom (del B) vil han i løpet av høsten gå over i nystartet privat virksomhet for å arbeide med torskeyngelproduksjon. Deres erfaringer fra programmet er av stor relevans for deres nye arbeidsoppgaver. Holmqvist (del D) gikk over til en vitenskapelig stilling ved Lund Universitet i Sverige. Flere medarbeidere har hatt stort utbytte av den kunnskap og de metodikker Holmqvist gjorde tilgjengelig i den tiden han arbeidet ved UiB, og en av hans studenter som mottok larvemateriale fra programmet (Forsell) avla dr. graden i 2000.

Prosjektleder (Folkvord) har i løpet av programperioden blitt rekruttert til en fast vitenskapelig stilling innen eksperimentell rekrutteringsbiologi ved IFM, UiB. Han har etablert et nytt 3-vektalls hovedfagskurs BFM 337 "Utvalgte emner i rekrutteringsbiologi hos fisk" der ny kunnskap fra programmet er integrert i undervisningen. Man kan derfor uten tvil hevde at programmet har spilt en vesentlig rolle i å bidra til rekruttering av høyt kvalifiserte medarbeidere til universiteter samt privat virksomhet. Det foreligger i tillegg en rekke direkte bidrag i form av publikasjoner og foredrag, samt indirekte bidrag til undervisning og kandidateutdanning gjennom kurs og hovedfags- og dr. oppgaver.

Videre arbeid

Samlet sett har det strategiske prosjektet dannet grunnlaget for en omfattende eksperimentell aktivitet ved Univeristetet i Bergen. Resultatene fra de ulike delprosjektene er i stor grad knyttet sammen gjennom teoretiske modelleringsarbeider, og har ledet til nye prosjekter og søknader innen fagområdet. Det blir fortsatt arbeidet med å ferdigstille artikler fra de alle delprosjektene. Noen av disse arbeidene vil bli presentert på Larval Fish Conference symposiet som vil bli arrangert i Bergen neste år. Et annet viktig arbeid som må gjøres i tiden fremover, er å ta resultatene i bruk under realistiske forhold og sammenhenger. Det strategiske programmet har som langsiktig hovedmål å bidra til økt forståelse av rekrutteringsmekanismene i naturlige fiskepopulasjoner. Gjennom innsatsen som er gjort i det strategiske programmet ligger forholdene etterhvert godt til rette for at den kunnskap som er tilegnet i laboratoriet prøves ut for studier av naturlige fiskepopulasjoner i felt. I tillegg er hoveddelen av resultatene fra programmet relevant for videre arbeid innen marin yngelproduksjon. Det ligger derfor til rette for at den store innsatsen som er gjort ikke blir en relativt kortvarig akademisk øvelse, men en langsiktig strategisk satsing.

Andre momenter

Det strategiske programmet har hatt en meget positiv effekt på fagmiljøet knyttet opp mot programmet. Aktiviteten knyttet til det strategiske programmet har hatt en nøktern ressursbruk, men har vært helt avgjørende for oppbygging av fagmiljø og fasiliteter knyttet til eksperimentelle rekrutteringsstudier. Bl.a. har det blitt opprettet en førsteamanuensis stilling ved IFM knyttet til fagområdet i løpet av prosjektperioden, og dessuten har IFM fått innfridd en prioritert teknisk stilling knyttet til våre eksperimentelle fasiliteter. I tillegg har det strategiske programmet indirekte bidratt til at andre prosjekter har latt seg finansiere og gjennomføre (NFR, LSF, EU-FAIR).

Kontakten med Forskningsrådet har vært god gjennom prosjektperioden, og dette skyldes delvis at det har vært en fast person å henvende seg til gjennom hele pogramperioden. Samlet sett er vi meget fornøyd med NFR's bidrag og fleksibilitet i forbindelse med gjennomføringen av det strategiske programmet, bl.a. gjennom diverse overføring grunnet omsorgspermisjoner og søknad om tilleggsmidler.

Vi vil hevde at strategiske program er et godt og egnet virkemiddel for å styrke kompetansesentra ved forsknings- og undervisningsinstitusjonene. Et kritisk punkt i forhold til den strategiske satsingen er videreføring og bruk av den kompetansen som er opparbeidet i løpet av prosjektperioden. UiB har i 2000 gjennom interne midler støttet opprettelsen av et forskningslocus innen "Early life history of marine fish" der tre av medarbeiderne fra det strategiske programmet er blant initiativtakerne (Folkvord, Helvik og Johannessen). I tillegg til programmedarbeiderne fra det strategiske programmet er det knyttet kontakter til ansatte ved andre institutter ved UiB. Tre av medarbeiderne fra det strategiske programmet (Aksnes, Folkvord og Stefansson) har også i år deltatt i søknader til NFR om Center of Excellence innen deres fagområder. Det ligger derfor godt til rette for en videre satsing innen fagfeltet ved UiB.

Delprosjekt C: Predasjonsrisiko hos fiskelarver relatert til ernæringsstatus

Prosjektansatte

Stipendiat Katrine Skajaa har vært ansatt på prosjektet fra 1.6.97 til 21.03.01. Fra 19.1.98 til 12.10.98 har hun vært i fødselspermisjon, og fra 12.10.98 til 15.01.99 i 50% stilling. Fra 07.05.01 til 20.08.01 har hun vært i fødselspermisjon, og hun grunnet omsorgspermisjoner i stipendiattiden har Skajaa fått forlenget tilsettingsperiode ved Universitetet i Bergen (deltid) frem til 12.04.2002.

Faglig beskrivelse

Bakgrunn

Tidlige livsstadier hos fisk er forbundet med høy mortalitet, og særlig gjelder dette larvestadiet (Bailey & Houde 1989). Diskusjonen om det er sult eller predasjon som er den viktigste dødelighetsårsak var særlig aktiv i 1970-årene. Det ble lenge hevdet at sult, ved "critical period" og "match-mismatch" hypotesene kunne forklare variasjon i rekruttering (Legget & Deblois 1994), men flere argumenterte for at predasjon er vel så viktig eller viktigere enn sult som direkte årsak til mortalitet (Bailey & Houde 1989). En larve med dårlig ernæringsstilstand vil kunne ha endret predasjonsrisiko grunnet endring i atferd før og etter påtreff med predator, endring i energiallokering (til matsøk, metabolisme, utvikling, unnvikelse) og endring i tiden larven tilbringer innen et visst størrelsestadium. Dette kan gi ulike utslag i mortalitetsrisikon avhengig av predatorregime larven utsettes for. En rekke arbeid har undersøkt effekten av sult eller predasjon på mortalitet ved larvestadiet (Purcell & Grover 1990, Cowan & Houde 1992, Cushing & Horwood 1994, Gotceitas *et al.* 1996, Duffy *et al.* 1997). Det er kun noen få som har vist en direkte kopling mellom de to. Yin & Blaxter (1987) viste nedgang i responsrate til taktile stimuli for ikke-førede larver av sild, torsk og flyndre. Booman *et al.* (1991) viste at responsen hos ansjoslarver sank med økt grad av sult. Jonas & Wahl (1998) så på de direkte (total kroppsenergi og mortalitet) og indirekte (fødeeffektivitet og predatorvulnerabilitet) effektene av sult, og konkluderte med at de direkte effektene er viktigere enn de indirekte for overlevelse.

Antipredatoratferd hos dyr virker på flere nivå i predasjonsprosessen (Godin 1997). I første omgang vil atferden dreie seg om det å unngå å bli oppdaget, deretter vil byttet hvis det er oppdaget forsøke å unngå å bli angrepet, og tilsist vil det forsøke å flykte dersom det blir angrepet. Antipredatoratferden har en kostnad for dyret, og særlig atferden i de tidlige fasene vil ha høy kostnad med hensyn på "lost opportunities" (Ydenberg & Dill 1986). Det kan forventes at byttet endrer atferd avhengig av endringer i denne kostnaden. For en larve i tidlige faser av utviklingen vil antipredatoratferden være relativt enkel (Fuiman & Magurran 1994). Larven har begrenset mulighet til å se predator og det å forsøke å unngå å bli oppdaget er sannsynligvis ikke relatert til om larven sanser predatoren, men ved at den reagerer med inaktivitet i forhold til lysnivåer ol. Etterhvert som den vokser vil det å være inaktiv ha en høy kostnad, men nå vil også larven etterhvert bli bedre i stand til å vurdere predatortrusselen slik at fødeatferden, både aktivitet og plassering, kan justeres til denne. Dersom en larve har

dårlig ernæringsstatus vil en tidlig antipredatoratferd (unngå å bli oppdaget) ha høyere kostnad for larven, og en kan forvente at denne tar høyere risiko for å finne føde.

Atferden som en larve utfører til enhver tid er påvirket av morfologisk og neurologisk utvikling (hva som er mulig), energiallokering og habituering (Pitcher 1993). En fiskelarve har både rask og sen muskulatur og denne brukes til forskjellig atferd. Hva som skjer under en sultperiode med de to muskeltypene er usikkert, og vil kunne fortelle noe om når en kan forvente endringer i søke og antipredator atferd relatert til larvens morfologi.

En økt forståelse av mortalitetsprosessene som foregår på fiskens tidlige stadier vil på sikt kunne gi tidligere prognoser for rekruttering til den fiskbare delen av bestanden ved bruk av IBM modeller (individuelle baserte modeller). Det er blitt pekt på at det er en mangel på inputdata for IBM modellene fra forsøk som også undersøker den individuelle variasjonen hos fiskelarver (Chambers 1993).

Målsetting

Hovedmålet med delprosjekt C har vært å øke forståelsen av koplingen mellom sult og predasjon som mortalitetsårsak for marine fiskelarver. Særlig er det lagt vekt på endring i atferd og/eller utvikling med larvens ernæringstilstand som kan gi utslag på predasjonsrisikoen. Det har blitt arbeidet med torske- og sildelarver, hvor atferden mot ulike predatorer har blitt undersøkt. Arbeidet skal lede opp mot en doktorgrad. Det er sett nærmere på følgende aspekter ved predasjonsforløpet:

- Endring i atferd før oppdagelse fra predator
- Endring i atferd i forbindelse med angrep
- Forskjell i morfologi som kan ha betydning for atferden.

Forsøksgjennomføring

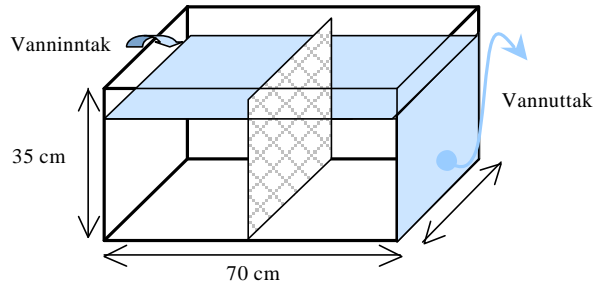
Det er blitt gjennomført 5 forsøk som er planlagt å bruke i avhandlingen.

Reaksjon hos sildelarver med ulik ernæringstilstand etter gjentatte angrep med en modellpredator – effekt av utvikling eller kondisjon.

Formålet med forsøket var å undersøke forskjeller i reaksjonsatferden hos larver med ulik ernæringstilstand. En eventuell forskjell kan skyldes forskjell i utvikling/morfologi siden sultede larver er mindre enn de fôrede ved en gitt alder, eller det kan skyldes forskjell i energiallokering mellom de to gruppene. Reaksjon og reaksjonsdistanse til individuelle sildelarver sultet i 0 og 5 dager etter berøring gjentatte ganger med en glasstav ble notert. For å skille effekten av størrelse fra effekten av at larven har mindre energi tilgjengelig ble det gjennomført 2 forsøk hvor henholdsvis alder og størrelse ble holdt likt mellom kondisjonsgruppene. I det første forsøket hadde larvene i de to gruppene lik alder, men de sultede var da mindre enn de fôrede. I det andre forsøket var den sultede gruppen 5 dager eldre enn den fôrede slik at gjennomsnittsstørrelsen på larvene i de to kondisjonsgruppene var lik. Ved at det kjøres gjentatte angrep på hvert individ øker man sannsynligheten for at en eventuell forskjell blir synliggjort. Etter maks 4 min eksponering ble larvene lengdemålt (bedøvet med metacain) og lagt direkte på flytende nitrogen. Målinger av tørrvekt, DNA og RNA for individuelle larver ble tatt i ettertid for å få et mål på larvens kondisjon.

Aktivitet og fordeling hos torskelarver med ulik ernæringstilstand, og med og uten predator tilstede.

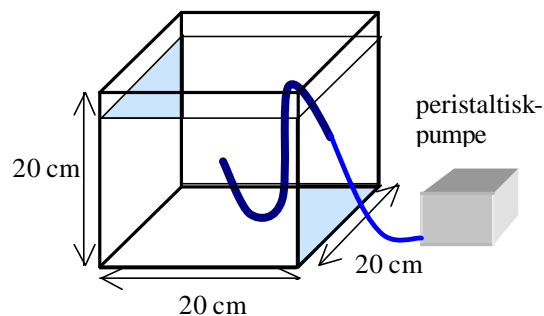
Formålet med forsøket var å undersøke forskjeller i antipredator atferd for larver med ulik ernæringstilstand før et eventuelt angrep fra en predator. Dette ble gjort ved å se på aktivitet, fødeatferd og fordeling til 20 larver som var plassert i hvert av 8 akvarier hvor 4 akvarier hadde predator tilstede (sild, 70-100 mm TL). Akvariene var delt i to med et vertikalt gitter med åpninger som er store nok til at larvene kunne passere, men ikke predatorene (fig. 1). Naturlig zooplankton ble benyttet som byttedyr til larvene. De ulike kondisjonsgruppene var sultet i 0, 3 og 5 dager før de ble testet. Forsøket ble gjennomført med 4 ulike aldersgrupper av larver hvor yngste og eldste gruppe var henholdsvis 12 og 48 dager (etter klekking). Tyve larver fra hver av sultgruppene ble hver forsøksdag tatt ut for måling av SL, tørrvekt, RNA og DNA.



Figur 1. Viser forsøksakvariet.

Fluktrespons hos torskelarver med ulik ernæringstilstand initiert ved pipettesug og filmet med siluett-bilde filming.

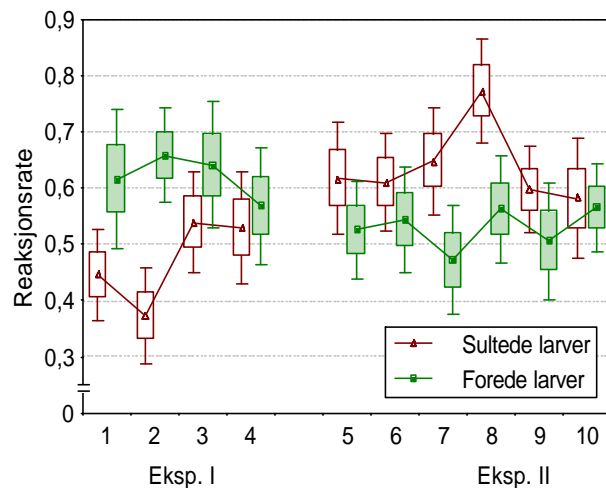
Formålet med forsøket var å undersøke forskjeller for larver med ulik ernæringstilstand i antipredasjonsatferd etter initiert angrep fra en modellpredator. Femti til 100 larver som var sultet i 0 eller 3 dager ble plassert i et akvarium (fig. 2) og atferden ble filmet ved hjelp av skyggefilming fra 2 vinkler for å gi en 3-dimensjonal posisjon på larven. Modellpredatoren var et glassrør som ved hjelp av en peristaltisk pumpe og en kran forsøkte å "fange" larver ved å trekke de inn med vannstrømmen hver gang kranen ble åpnet. Modellpredatoren var plassert slik at den angrep larven på skrå nedenfra. Dette er en ikke ukjent taktikk for fangst av byttedyr fra "sit and wait" predatorer. Pipettesuget ble initiert hver gang det var en eller flere larver i nærheten av åpningen til glassrøret. Flukthastighet, reaksjonsvinkler og fluktdistanse i en 3-dimensjonal virkelighet ble undersøkt, samt om det var forskjell mellom sultgruppene i tidspunktet for reaksjonen i forhold til når angrepet ble initiert. Forsøket ble gjentatt for 3 ulike aldersgrupper. Larver fra hver gruppe ble tatt ut for lengdemåling, tørrvekt og RNA/DNA analyse.



Figur 2. Viser forsøksakvariet.

Svømme- og fødeatferd hos sildelarver med ulik ernæringstilstand med og uten predator lukt tilstede.

Formålet med forsøket var å teste forskjeller i svømme- og unnvikelsesatferd hos sildelarver med forskjellig ernæringsstilstand, og med og uten predatorlukt tilstede. Et visst antall sildelarver 150-180 ble overført til 8 sirkulære tanker (44 cm i diam.). I 2 av tankene ble larvene fôret med artemia mens larvene i de andre tankene ble sultet. Larvene ble videofilmet etter henholdsvis 3 og 5 dager etter overføring ved hjelp av infrarødt lys. Normalt var det en lav gjennomstrømning av vanlig saltvann i tankene, men under forsøkene ble det istedet i en periode tilsatt vann fra en tank hvor det hadde gått 2 torsk (predatorer på sildelarver). Atferden, med hensyn på svømmeaktivitet, svømme-hastighet og fødeaktivitet ble registrert på video. Etter en viss tid med filming ble en modellpredator (gummifisk) ført gjennom vannet gjentatte ganger ved hjelp av en liten el-motor. Reaksjonen til larvene ble filmet. Det ble tatt ut larver for lengdemåling og RNA/DNA analyse. Forsøket ble gjennomført for 3 ulike aldersgrupper.



Figur 3. Gjennomsnittlig reaksjonsrate (+/- se og 1,96 se) for henholdsvis sultede og fôrede larver i de to forsøkene.

Utvikling av rask og sen muskel hos sultede silde-, torske- og piggvar larver.

Formålet med forsøket var å undersøke om muskel degenereres i et sultforløp, og en eventuelt prioritering av hvilken muskeltype som degenereres. Rask og sen muskulatur har forskjellige funksjoner hos fisk og ulik degenereringsrate i forhold til sult-grad kan ha konsekvenser for atferden til larven. Sen muskulatur ligger i et tynt cellelag ytterst mot epidermis og senere i en fortykning lateralt. Det er hovedsaklig denne som brukes i normal bevegelse. I en flukt- (og angreps-) situasjon vil larven bruke relativt mer av den raske muskulaturen. Denne utgjør mesteparten av muskelmassen hos fisk og strekker seg fra notocorden og ut til laget med sen muskel. For både silde, piggvar og torsk ble det tatt ut larvemateriale for senere å kunne teste disse med antistoff og Western blot for å kvantifisere de ulike musklene.

Faglige resultat

Sildelarver

Sildelarver med dårlig ernæringsstatus viste lavere reaksjonsrate mot angrep fra en modellpredator en fôrede larver, men forskjellen er ikke så stor som man kunne forventet. Dersom sildelarvene hadde et forsprang i alder eller utvikling på bare noen dager var forskjellen snudd slik at de med dårlig ernæringsstatus hadde høyere reaksjonsrate (fig. 3).

Forskjellen i reaksjonsrate mellom sultede og fôrede larver hvor disse var av samme alder og av samme størrelse var på henholdsvis 0,15 og 0,1. Dersom vi forutsetter at larvene er av

samme alder vil en sultet larve i naturen ha 15 % lavere sannsynlighet for å reagere mot et angrep enn en full-fôret larve. I hvilken grad en reaksjon leder til vellykket flukt vil variere med predator. Dette var ikke undersøkt her, men det er sannsynlig at ikke alle reaksjoner fører til vellykket flukt og forskjellen mellom sultede og fôrede larver vil dermed ligge under 15 %. Tabell 1 viser hvor mange larver som overlever av henholdsvis sultede og fôrede larver dersom man tar utgangspunkt i 100 larver. Jeg har latt sannsynligheten for at predator bommer når larven ikke reagerer være 0,2 og sannsynligheten for å unnsnippe når den reagerer være på 0,9 og 0,6. Sannsynligheten både for å unnsnippe ved reaksjon og for at predator bommer når larven ikke reagerer er avhengig av størrelsesforholdet mellom larve og predator. Forskjellen mellom sultede og fôrede larver er påvirket av hvor mange angrep larven blir utsatt for i løpet av en definert tid (dag) og hvor stor sannsynligheten er for at predator bommer når larven ikke reagerer. Dersom sannsynligheten for at predator bommer er lavere enn 0,2 vil den prosentvise forskjellen mellom sult og fôret larve være større enn vist i tabellen.

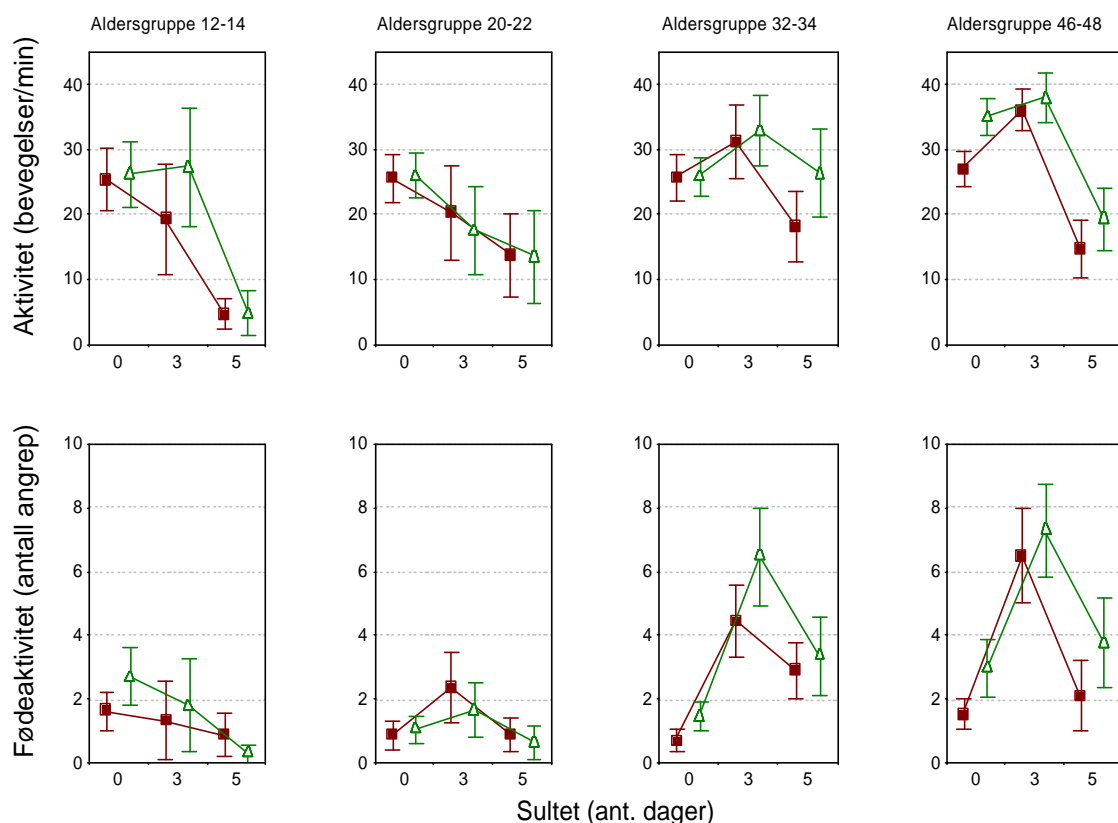
Tabell 1. Antall larver av sultede og fôrede som er i live etter at 100 larver blir utsatt for angrep gjentatte ganger. p = sannsynlighet for å unnsnippe angrepet gitt at larven reagerer, og sannsynlighetene for at larven reagerer er tatt fra figur 3 (Eksp. 1) med 0,61 for fôrede larver og 0,46 for sultede larver. Sannsynligheten for at larven unnslipper dersom den ikke reagerer er satt til 0,2. Prosent forskjell viser den prosentvise reduksjonen i antall overlevende hos sultede i forhold til fôrede larver.

	p	Antall angrep					
		0	1	2	3	4	5
Fôret	0,9	100	63	40	25	16	10
Sultet	0,9	100	53	28	15	8	4
Prosent forskjell		0	17	30	42	52	60
Fôret	0,6	100	45	20	9	4	2
Sultet	0,6	100	39	15	6	2	1
Prosent forskjell		0	13	25	35	44	51

Torskelarver

Både ernæringsstilstand og tilstedeværelse av predator ble vist å påvirke svømmeraten (aktivitet) og fødeaktiviteten (antall angrep på zooplankton) til torskelarver (fig. 4). For alle aldersgruppene var svømmeaktiviteten lavere etter 5 dagers sult relativt til fôret gruppe. Larvene sultet i 3 dager viste lavere aktivitet relativt til fôret gruppe for en aldersgruppe (20-22) men ikke for de andre. For de to eldste aldersgruppene var aktiviteten noe høyere etter 3 dager sult men det var ikke signifikant forskjell. Tilstedeværelsen av predator medførte at larvene (både sultede og fôrede) i den eldste aldersgruppen hadde lavere aktivitet.

Fødeaktiviteten for den yngste aldersgruppen gikk ned med økende antall dager sult, men var ikke signifikant lavere før etter 5 dagers sult. For de 3 andre aldersgruppene gikk fødeaktiviteten først opp etter 3 dagers sult, men sank deretter for 5-dagers sultgruppen. For de to eldste aldersgruppene førte tilstedeværelsen av predator til at larvene reduserte fødeaktiviteten.



Figur 4. Gjennomsnittlig svømmeaktivitet (antall bevegelser/min \pm 1,96 se) og fødeaktivitet (antall angrep på byttedyr \pm 1,96 se) for larver med predator (■) og uten predator (▲) tilstede.

Økningen i svømme- og fødeaktivitet etter 3 dagers sult vil øke larvens fødeinntak, men kan medføre at larven blir mere iøynefallende for predator og dette vil derfor være en økt risikoatferd med hensyn på predasjon. Etter 5 dagers sult har sannsynligvis larvene lavere aktivitet for å spare energi. Den lavere aktiviteten hos de eldre aldersgruppene når predator var tilstede vil sannsynligvis redusere predasjonsrisikoen ved at larvene unngår å tillrekke oppmerksomhet fra predator. Det var bare i de eldre aldersgruppene dette var tydelig og dette kan skyldes at de små larvene ikke oppfatter predatorerne pga at de sensoriske systemene ikke er fullstendig utviklet, eller det kan skyldes at den ikke vurderer predatorer som en trussel.

Referanser

- Bailey, K. M. and Houde, E. D. 1989. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Advances in Marine Biology*. 25:1-83.
- Booman, C. I., Folkvord, A., and Hunter, J. R. 1991. Responsiveness of starved northern anchovy *Engraulis mordax* larvae to predatory attacks by adult anchovy. *Fishery Bulletin U.S.* 89(4):707-711.
- Chambers, R. C. 1993. Phenotypic variability in fish populations and its representation in individual-based models. *Transactions of the American Fisheries Society*. 122:404-414.

- Cowan, J. H. and Houde, E. D. 1992. Size-dependent predation on marine fish larvae by Ctenophores, Scyphomedusae, and planktivorous fish. *Fisheries Oceanography*. 1(2):113-126.
- Cushing, D. H. and Horwood, J. W. 1994. The growth and death of fish larvae. *Journal of Plankton Research*. 16(3):291-300.
- Duffy, J. T., Epifanio, C. E., and Fuiman, L. A. 1997. Mortality rates imposed by three scyphozoans on red drum (*Sciaenops ocellatus* Linnaeus) larvae in field enclosures. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 212:123-131.
- Fuiman, L. A. and Magurran, A. E. 1994. Development of predator defences in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 4(2):145-183.
- Godin, J. J. (ed.) 1997. Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford University Press. pp.384.
- Gotceitas, V., Puvanendran, V., Leader, L. L., and Brown, J. A. 1996. An experimental investigation of the 'match/mismatch' hypothesis using larval Atlantic cod. *Marine Ecology Progress Series*. 130:29-37.
- Jonas, J. L. and Wahl, D. H. 1998. Relative importance of direct and indirect effects of starvation for young walleyes. *Transactions of the American Fisheries Society*. 127:192-205.
- Leggett, W. C. and Deblois, E. 1994. Recruitment in marine fishes: Is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? *Netherlands Journal of Sea Research*. 32(2):119-134.
- Pitcher, T. J. (ed.) 1993. Behaviour of teleost fishes. Second edition. Chapman & Hall. pp. 714.
- Purcell, J. E. and Grover, J. J. 1990. Predation and food limitation as causes of mortality in larval herring at a spawning ground in British-Columbia. *Marine Ecology Progress Series*. 59(1-2):55-61.
- Yin, M. C. and Blaxter, J. H. S. 1987. Escape speeds of marine fish larvae during early development and starvation. *Marine Biology*. 96(4):459-468.
- Ydenberg, R. C. and Dill, L. M. 1986. The economics of fleeing from predators. *Advances in the study of behaviour*, 16:229-249.

Presentasjon av resultater

Poster

Skajaa, K., Fernö, A. and Folkvord, A. 1999. Who gets tired first, the hungry or the satiated?. Norske havforskeres forenings årsmøte. 3.-5. november 1999.

Følgende artikler er under arbeid:

Skajaa, K., Fernö, A. and Folkvord, A. Escape reactions in herring larvae (*Clupea harengus* L.) with different nutritional status after repeated attacks with a model predator.

Skajaa, K. Activity and distribution in cod larvae (*Gadus morhua* L.) with different nutritional status, and with and without predators present.

Skajaa, K. and Browman, H. Escape reactions in cod larvae (*Gadus morhua* L.) with different nutritional status.

Skajaa, K and Batty, R. S. Swimming- and feeding behaviour in herring larvae (*Clupea harengus* L.) with different nutritional status, and with and without predator smell present.

Skajaa, K. Batty, R. S. and Helvik, J. V. The fate of fast and slow muscle during starvation in herring (*Clupea harengus* L.) and turbot (*Psetta maxima* L.) larvae.

Videre gjennomføring av doktorgraden

Det er gitt støtte fra fakultetet til 4 måneder ekstra stipendiattid med bakgrunn i omsorg for barn i prosjektperioden. Alle ekamensvektallene er avlagt. Det gjenstår 2 vt som må avlegges som en presentasjon, samt 2 vt som er obligatorisk å avlegge som oppgitt emne i forkant av disputasen. Ut fra det gjennstående arbeidet med artiklene antas det at disputas vil kunne gjennomføres i løpet av 2002.

Delprosjekt E: Modellering av fiskelarvar

Prosjektansatte

Forsker Øyvind Fiksen har vore tilsett i prosjektet i perioden 1.10. 1997 til 31.4. 2000. Frå 1/12 1999 til 31/3 2000 var han ute i farspermisjon. Hovudfagsstudenten Magni Flyum er og tilknytta prosjektet.

Fagleg beskrivelse

Bakgrunn

Variasjonen i rekruttering til dei store fiskebestandane har m.a. blitt forklart med hypotesene 'critical period', 'match-mismatch' og 'member-vagrant' (Leggett og Deblois 1994, Cushing 1996). Kjerna i desse hypotesene er at det enten er tilgangen på bytte i bestemte tidsrom eller variasjonen i havstraumane som er styrande for årsklassestyrken. I tillegg vil mange peike på kritiske miljøvariablar som temperatur (Houde 1989, 1997, Otterlei et al. 1999), turbulens (Sundby og Fossum 1990, MacKenzie et al. 1994) og lys (Blaxter 1986, Fortier et al. 1996, Aksnes og Utne 1997) for å forstå overleving hos larvar gjennom den tidlege livsfasen. Med bakgrunn i den eksperimentelle aktiviteten på fiskelarvar som har funne stad ved IFM den seinare tid, er det grunnlag for å utvikle nye, meir pålitelege modellar for vekst hos larvar som funksjon av miljøforholda i oppvekstområdene. Internasjonalt har det blitt utvikla ei rekkje individ-baserte modellar (IBM) for ulike fiskeslag og regionar (Werner et al. 1996, Heath og Gallego 1997). For torsk og sild i norske farvatn er slike modellar ikkje utvikla eller tatt i bruk for å studere ulike faktorars potensielle rolle for variasjonar i rekruttering.

Numeriske modellar har i seg potensialet til å vege forskjellige faktorar og prosessar mot kvarandre. Kvaliteten på modellen er avhengig av den logiske oppbygginga, kor godt modellen er fundert på observasjonar og dens evne til å gjenskape og forutseie mønster i naturen (Mangel et al. 2000). Det er derfor viktig at utviklinga av modellar foregår i samarbeid med eksperimentelle studier.

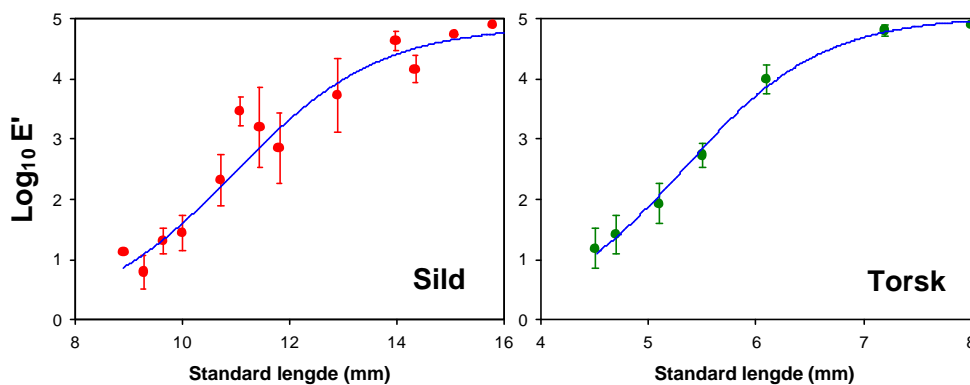
Veksten til fiskelarvar kan grovt sett delast inn i to kategoriar: a) temperaturbegrensa vekst og b) fødebegrensa vekst. Den første kategorien dekkjer dei tilfella der larven veks ved sitt fysiologiske maksimum for ein gitt temperatur og kroppsstorleik. Det betyr at det er rikeleg tilgang på mat. Den andre kategorien omfattar forhold som gjer at larven ikkje får i seg nok mat til å nå dette fysiologiske maksimum. Det første tilfellet kan målast direkte i laboratoriet (Otterlei et al. 1999), medan larvar ikkje ser ut til å oppføra seg normalt med omsyn til fødeinntak i kunstige miljø (MacKenzie et al. 1990). Derfor må fødeinntaksprosessen modellerast mekanistisk, altså ved å rekonstruere dei prosessane ein reknar med må gjelde og formulere dei matematisk.

Målsetjing

Hovudmålet med delprosjekt E har vore å analysere variabilitet i vekst og overleving hos fiskelarvar gjennom utvikling og bruk av ein individ-basert modell (IBM) som med mekanistisk formulering av

- fødeinntak som lys- og kontaktbasert påtreffsprosess
- bioenergetikk (vekst, metabolisme, sulterisiko)
- predasjonsdødelighet i miljøet fra taktile og visuelle predatorer
- funksjonelle modellar for åtferdsvalg.

Sentralt for modelleringsaktiviteten i det strategiske programmet er å utnytte eksperimentelle resultat frå dei andre delprosjekta til å forbetre eksisterande modellar. Det har og vore eit mål at prosjektet skal leggje til rette for kopla biologisk-fysiske simuleringsmodellar.



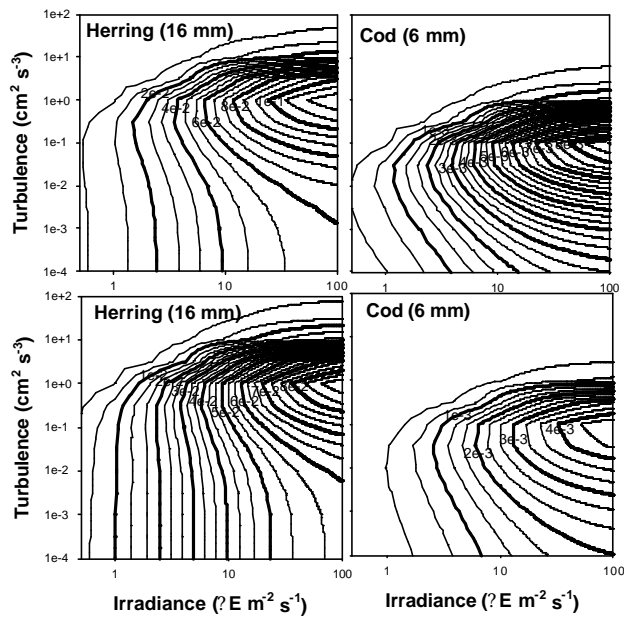
Figur 1. Samanhengen mellom øyesensitivitet og lengde (alder) hos sild og torsk. Modifisert frå Utne og Stenevik (1997).

Modellar

Fødeinntak hos sild- og torskelarvar

Dei første modellane som vart utvikla retta seg mot fødeinntaksprosessane hos sild- og torskelarvar. Den mest sensitive og minst studerte faktoren i eksisterande modellar for fødeinntak hos fiskelarvar er reaksjonsavstanden, altså kor lang avstand larven kan oppdage bytte på. Med bakgrunn i eksperiment på synsutvikling og optomotorisk respons utført i delprosjekt D fekk vi eit grunnlag for å modellere synsutviklinga til larven etter som den vart større (Fig. 1). Dei målingane som vart gjort kunne omformast slik at dei passa inn i ein generell modell for reaksjonsavstand hos fisk (Aksnes og Utne 1997). Dermed fekk vi ein modell som kan berekne reaksjonsavstand og byttepåtreff som funksjon av lys, larven sin lengde og fleire karakteristika ved byttet (kontrast, storleik, form).

Effekten av småskala turbulens på byttepåtreffsraten vart modellert ved bruk av resultat frå litteraturen (MacKenzie et al. 1994). Både den positive (auka påtreff) og den negative (reduert fangstsuksess) verknaden er med i modellen. Vi mottok ein algoritme frå Brian MacKenzie (Danmarks Fiskeriundersøkelser, København) som berekna den negative



Figur 2. Figuren viser fødeinntaksrater (bytte per sekund) for sild og torsk ved nivå av lys og turbulens som fiskelarven vil møte i naturen. Dei to øverste panela viser simuleringar der avstanden mellom bytte er brukt som skala for turbulens, og i dei nedste panela er reaksjonsavstanden brukt som skala. Det er framleis usemje om kva for skala som er rett å bruke i slike modellar, men resultatane av våre simuleringar er lite sensitiv til kva for skala som blir brukt.

effekten, og alle desse delane vart kopla saman, slik at samverknaden av synsutvikling, turbulens og lys kunne studerast.

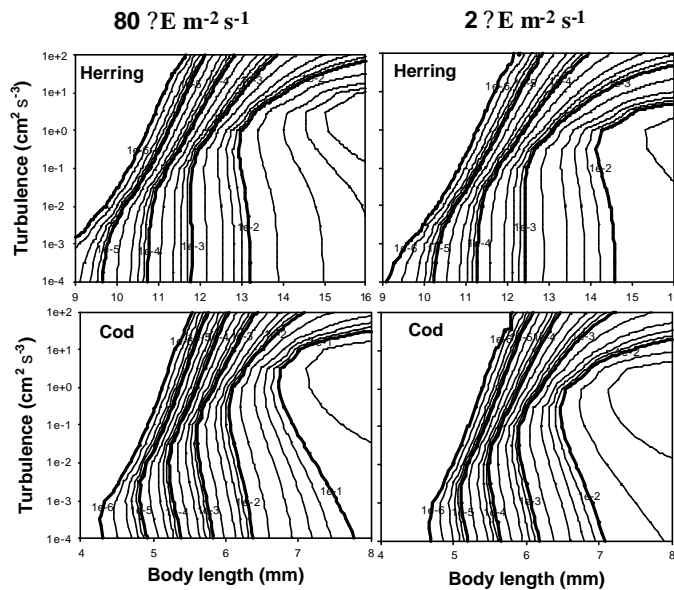
IBM for sildelarvar

Seinare utvikla vi ein individ-basert modell for vekst av sildelarvar. Denne modellen bygde på tidlegare modellar, utvida med nye resultat for temperaturstyrt vekst frå delprosjekt A. Målingar i delprosjekt A var også nyttige når det modellerte individet skulle konstruerast (klekkevekt, plommesekkmasse, lengde-vekt relasjon). IBM'en er og utvida med fleire modular slik som sjansen for åtak mot bytte av ulik storleik og fasong, og sjansen for suksess i ulike situasjonar (Heath 1993). Den nye modellen gav ein indikasjon på kor god fødeinntaksmodulen var, altså om IBM'en gav rimelege vekstratar for naturlege situasjonar. Seinare har algoritmane til larvmodellane blitt optimalisert slik at dei kan køyrast for stort antal individ, og dermed kan koplatt til fysiske sirkulasjonsmodellar.

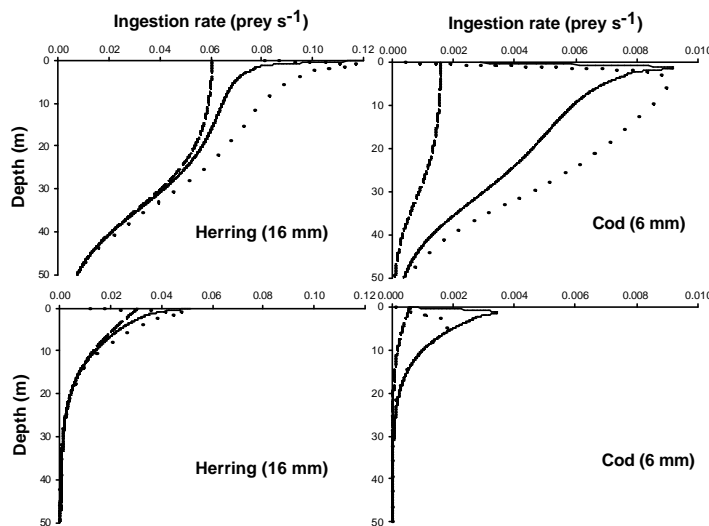
Andre modellar

Modellen for sildelarvar er under vidareutvikling av hovudfagsstudent Magni Flyum. Ho skal utvikle modular for predasjon og åtferd. I den opphavlege versjonen er det brukt ein konstant, lengdeavhengig symjefart, og det er heller ikkje nokon kriterier for vertikalfordeling. Dette kan endrast ved bruk av evolusjonære tilnærmingar.

I perioden vart det og utvikla ein del andre modellar. I samarbeid med Aril Slotte ved HI laga vi ein modell for gytevandringa til norsk vårgytande sild. Silda vandrar opptil 1500 km for å gyte, og bruker derfor mykje energi som også kunne vore brukt til å produsere egg. Vi rekna ut energiforbruket ved vandring og sjansane for at egg og larvar skal overleve ved alle gytefelt langs kysten, gitt at vandringa starta i Vestfjorden. I ein annan modell har vi studert livssyklusen til *Calanus finmarchicus*, med vekt på faktorar som kan påverke tidspunktet og mengden av naupliier tilgjengeleg for fiskelarvar om våren.



Figur 3. Her er fødeinntakshastigheten (bytte per sekund) til ein silde- og ein torskelarve vist for to ulike lysnivå og kombinasjonar av larvelengde og turbulens.

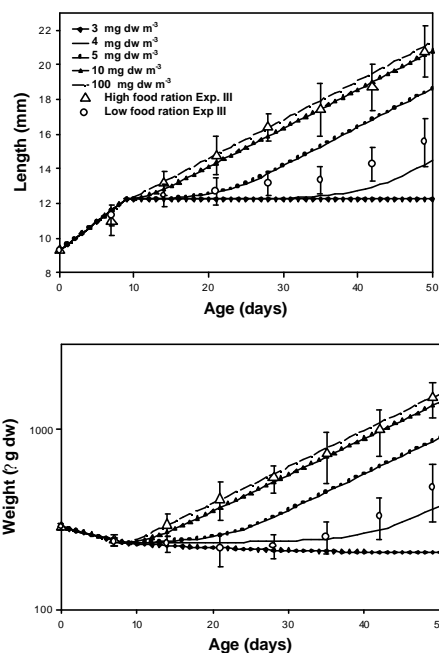


Figur 4. Typiske vertikale fødeinntaksprofilar ved sterkt (øvre panel) og svakt (nedre panel) overflatebelysning og ved tre vindstyrkar (0, 10 og 20 m/s). Det er tydeleg at effekten av vind vil variere gjennom døgnet og med djup.

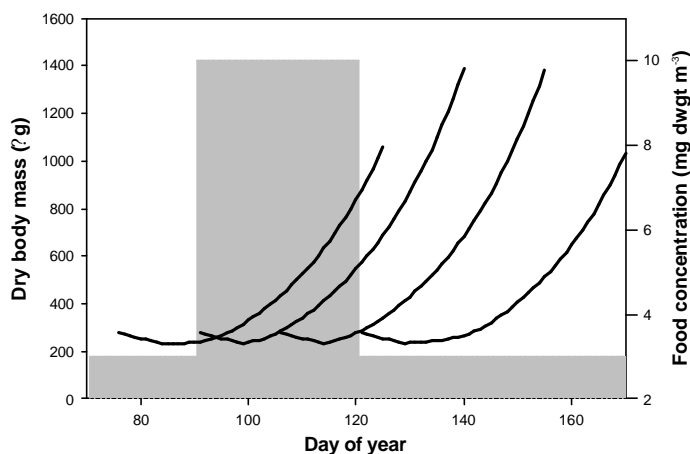
Faglege resultat

Vi har utvikla ein samanheng mellom lys, turbulens og fødeinntak hos torske- og sildelarvar (Fig. 2). Det framgår at både lys og turbulens er viktig for fødeinntakshastigheten til fiskelarvar, og at det er spesielle område i lys-turbulensdiagrammet som er spesielt sensitive for endringar i lys og/eller turbulens. Når ein legg til effekten av utvikling av synssansen ettersom larven veks kjem det fram spesielt interessante mønster (Fig. 3). Tidlegare har ein gått ut ifrå at turbulens har ein positiv effekt ved moderate nivåer – men modellen viser at dette ikkje gjeld for små larvar med lite utvikla syn eller ved svært låge lysintensitetar. For desse tilfella vil turbulens ha ein negativ verknad over så og seie heile det relevante spekteret. For større larvar i godt lys er det ein god effekt av turbulens, og denne varer ved til symjefarten dominerer påtreffsraten. Relevansen av desse mekanismene blir tydelege når ein ser på fødeinntakshastigheten i ei typisk vannsøyle (Fig. 4). Matinntaket vil endre seg kontinuerleg med tid, djup, vind og larvestorleik.

Den individbaserte sildelarvemodellen viser kva som er det beste byttet for larvar av ulik storleik når påtreff og sjanse for suksess i fangstprosessane er tatt omsyn til. Ein interessant prediksjon frå modellen er at det synest å vere ein 'kritisk periode' som larven må gjennom i den tidlege fasen. Dersom larven greier søg gjennom denne fasen og synsutviklinga går normalt, vil den bli ganske robust mot låge byttekonsentrasjonar og vanskelege miljøforhold (Fig. 5). Dette er og noko som viser seg i vekstforsøka frå delprosjekt A: larvar på låg forrasjon blir ståande og 'sture' i tidleg fase, men veks omlag like bra som dei med mykje for når dei først har kome over ein viss storleik. Sildelarvemodellen kan brukast til å studere verknaden av ulike klekkespunkt (Fig. 6) 'match-mismatch' hypotesen og lysendingar over sesongen). Simuleringa viser kor avgjerande det er å ha god tilgang på mat i perioden kring første fødeopptak, og at betydningen av mat avtar når larven blir større. I tillegg har vi demonstrert at denne modellen kan effektiviserast med tanke på store simuleringar, til dømes i ein koplare fysisk-biologisk sirkulasjonsmodell.

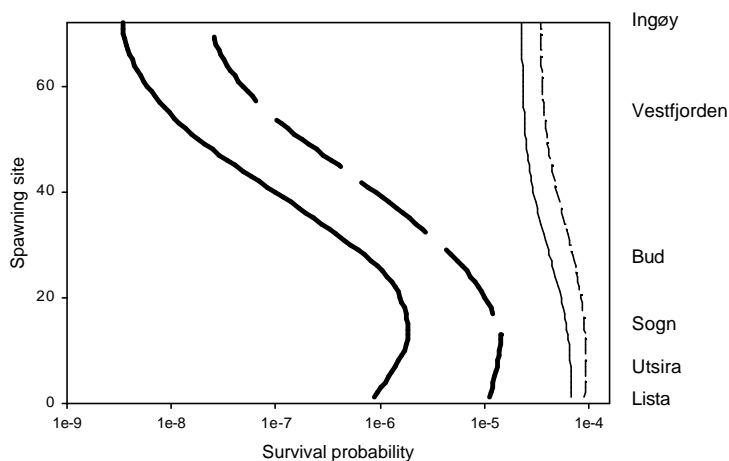


Figur 5. Modellert og observert vekst (lengde og vekt) hos sildelarvar ved forskjellige byttekonsentrasjonar.



Figur 6. Eit døme på korleis 'match-mismatch hypotesen' kan simulast ved hjelp av IBM'en. Her er det fire larvar som klekker med 15 dagars mellomrom og det er ein solid auke i byttedyrskonsentrasjonen frå dag 90 til 120. Dei larvane som har mykje mat i den kritiske fasen gjer det betre enn dei to andre.

Frå dei andre publikasjonane skal her berre nemnast at vi ved hjelp av forsøka frå delprosjekt A har laga eit estimat over vekst og overleving hos larvar gytt på ulike gytefelt langs norskekysten (Fig. 7). Ved å kombinere den geografiske overlevingssjansen til larvane med den lengdespesifikke kostnaden vaksen sild har med å vandre frå overvintringshabitat til gyteområde (Slotte 1999) fann vi og fitnessfordelinga ved å gyte langs kysten for kvar lengdegruppe. Eit funn var at større sild har fitnessfordelar ved å vandre lenger enn mindre sild (Fig. 8). Sild i god kondisjon bør vandre lenger enn sild i dårleg kondisjon. Vi kunne beregne fitnesskostnaden ved å vandre til same gytefelt uavhengig av lengde og kondisjon ('homing'). Modellen er eit argument mot at sild skal vandre til same gytefelt kvart år – vi



Figur 7. Overlevingssjansar for larvar som klekker på ulike gytefelt langs kysten. Prediksjonar med to ulike klekkesidspunkt og to ulike mortalitetsfunksjonar (storleik og temperatur-avhengig) er vist.

trur heller at gytevandringa varierer mellom år. Modellen tek ikkje omsyn til total sildemengde, slik at tettleiksavhengige element er utelukka. Vi arbeider vidare med å få dette inn i neste versjon.

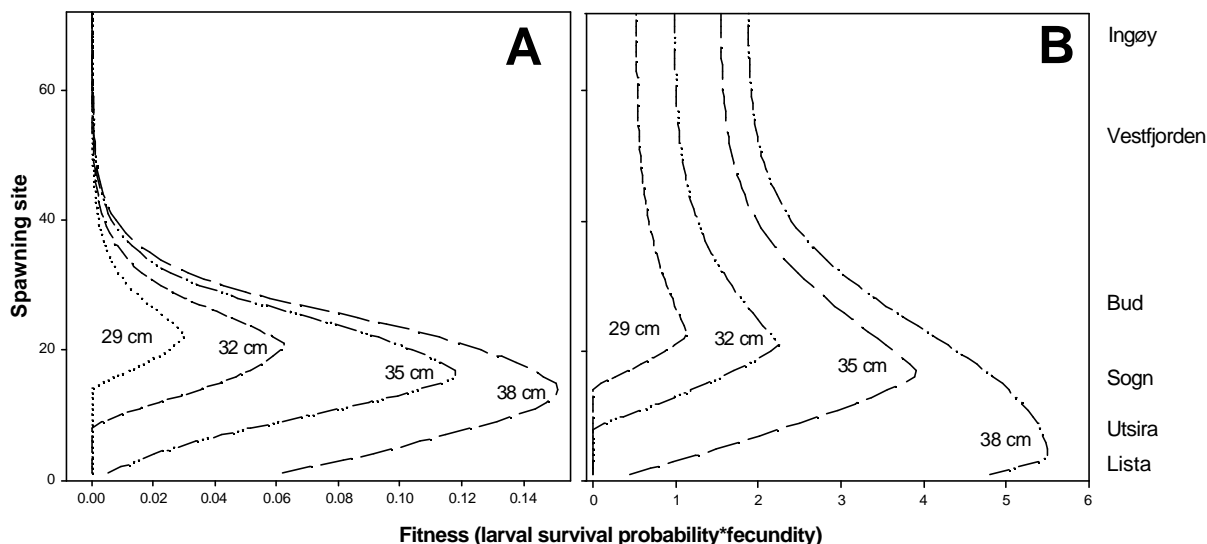


Figure 8. Fitness (overlevande avkom pr år) til sild av ulik storleik ved gyting på alternative gytefelt langs kysten. A) Storleiksavhengig mortalitetsrisiko. B) temperaturavhengig mortalitetsrisiko. Det framgår at optimalt gytehabitat er lenger sør for større sild.

Samandrag

Med utgangspunkt i eksperimentelle studier på vekst og utvikling av fiskelarvar utført innan det same strategiske programmet har det blitt utvikla individ-baserte modellar for fødeinntak og vekst hos viktige marine fiskeartar (sild og torsk). Modellane representerer state-of-the-art for effekten av miljøvariablar som temperatur, lystilhøve, byttedyr (mengde og type), turbulens og faktorar som har med utvikling og vekst hos fiskelarven (reaksjonsavstand, augesensitivitet). Modellane viser at det er ein 'kritisk periode' kring første næringsopptak, og

har ein realistisk oppførsel i simulert naturleg miljø og ved byttedyrtettleikar som er rimelege. Dette er oppnådd utan bruk av 'tuning', altså ved å benytte dei målte verdiane direkte i alle prosessar. Vi har vist kor viktig det er å ha informasjon om reaksjonsavstand for å vurdere betydningen av turbulens. I tillegg foreslår vi at gytevandringa til NVG-sild er motivert av overlevingspotensialet til larvar som klekker lenger 'oppstraums', avvegd mot symjekostnadene dette medfører. Dette er i strid med 'homing-hypotesen', og vi trur vandringa til sild er tilstandsavhengig. I lys av 'match-mismatch' hypotesa har vi modellert livsyklusen (oppvåkning, gyting, generasjonssyklus og tidspunkt for diapause) til det viktigaste byttedyret til fiskelarvar, *Calanus finmarchicus*. Arbeid med predasjonsrisiko og åtferd (aktivitetsnivå, vertikalvandring) pågår og vil bli følgt opp.

Presentasjon av resultat

Internasjonale bøker/tidsskrift med referee

Aksnes, D.L., A.C.W. Utne 1997. A revised model of visual range in fish. *Sarsia* 82: 137-147.

Giske, J., G. Huse and Ø. Fiksen. 1998. Modelling spatial distribution of fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 8: 57-91.

Ø. Fiksen, A. C. W. Utne, D. L. Aksnes, K. Eiane, J. V. Helvik and S. Sundby 1998. Modelling the influence of light, turbulence and development on foraging in larval cod and herring. *Fisheries Oceanography* 7:354-363.

Fiksen Ø, Folkvord A 1999. Modelling growth and ingestion processes in herring *Clupea harengus* larvae. *Marine Ecology Progress Series* 184:273-289.

Slotte A, Fiksen Ø 2000. State-dependent spawning migration in Norwegian spring spawning herring. *J. Fish Biol.* 56:138-162.

Fiksen Ø (2000) The adaptive timing of diapause – a search for evolutionarily robust strategies in *C. finmarchicus*. *ICES J mar Sci* 87: 1825-1833.

Mangel M, Fiksen Ø, Giske J. (2001). Logical, statistical and theoretical models in natural resource management and research. In: Schenk T, Franklin A (eds) *Modeling in natural resource management: Development, interpretation and application*. Island Press, Bolder, Colo., pp. 57-72.

Kirby DS, Fiksen Ø, Hart PJB (2000). An optimal foraging model for tunas. *Fisheries Oceanography* 9(4): 328-342.

Fiksen, Ø, D. L. Aksnes, M. Flyum & J. Giske. (subm). The influence of enhanced phytoplankton concentration on growth and survival of fish larvae – a numerical analysis. *Hydrobiologia*

Seminar og symposium med innlegg

Fiksen, Ø. 1997. Norske Havforskeres Forenings 48. årsmøte, Bergen, 31.10 – 2.11 1997. “Tilstandsavhengig gytevandring hos NVG-sild?”.

Fiksen, Ø. 1998. Ocean Science Meeting 1998, San Diego, USA, 9-13. februar 1998. “The spawning migration of Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* L.): a state-dependent trade off?”

Fiksen, Ø. 1998. Årsmøte Maricult og Mare Cognitum, Solstrand, 2.- 3. mars 1998. “Ein modell for fødeinntak hos fiskelarvar”.

Fiksen, Ø. 1998. GLOBEC First Open Science Meeting, Paris, France, 17.-20. mars 1998. “Modelling the influence of light, turbulence and ontogeny on larval feeding rates.”

Slotte, A. and Fiksen Ø. 1998. The spawning migration of Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* L.): a state-dependent trade off? Eos, Transactions, American Geophysical Union (Supplement). 79: OS420-6.

Fiksen, Ø. 1999. ‘TASC Annual Meeting 1999’, Nice, Frankrike, februar 1999.

Fiksen, Ø. 1999. The adaptive timing of life history events in *Calanus finmarchicus* – a genetic algorithm. ICES Symposium TASC, Tromsø, 24-27. August 1999.

Fiksen Ø., Folkvord A. 1999. Maternal effects and the benefit of yolk supply in cod larvae in different environments – a simulation model. ICES, CM 1999/Y:21

Fiksen Ø. 2000. Facilitating the implementation of environmental detail in computer-intensive individual based models. Workshop on marine spatial modelling, in Bergen 6-8 March 2000.

Fiksen Ø., Otterlei E. and Folkvord A. 2000. Experiments and models as reciprocal tools to understand environmental links in recruitment dynamics. ICES CM 2000/R:02

Fiksen Ø., Slotte A. 2000. Recruitment variability in Norwegian spring-spawning herring: the effects of temperature in larval drift trajectories. ICES CM 2000/N:08

Hovudfagsoppgåver i prosjektperioden

- 1) Jani Sassi (1998-99). *Life history and diel vertical migration in Meganyctiphanes norvegica in Clyde Sea.* (Marinbiologi).
- 2) Magni Flyum (1999-). *Optimal swimming speed, activity level and vertical distribution in herring larvae.* (Fiskeribiologi).
- 3) Erik Gilje (1999- 2000). *Evolutionary stable diapause strategies in Daphnids – a genetic algorithm.* (Limnologi).

Referanser

Aksnes DL, Utne ACW (1997) A revised model of the visual range in fish. Sarsia 82:137-147

- Blaxter JHS (1986) Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Trans Am Fish Soc* 115:98-114
- Cushing DH (1996) Towards a science of recruitment in fish populations. In: Kinne, O (ed) *Excellence in ecology*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe.
- Fortier L, Gilbert M, Ponton D, Ingram RG, Robineau B, Legendre L (1996) Impact of freshwater on a subarctic coastal ecosystem under seasonal ice (southeastern Hudson Bay, Canada). III. Feeding success of marine fish larvae. *J Mar Sys* 7:251-265
- Mangel M, Fiksen Ø, Giske J. (2000) Logical, statistical and theoretical models in natural resource management and research. In: Schenk T, Franklin A (eds) *Modeling in natural resource management: Development, interpretation and application*. Island Press, Bolder, Colo.
- Heath MR, Gallego A (1997) From the biology of the individual to the dynamics of the population: bridging the gap in fish early life studies. *J Fish Biol* 51(Supplement A):1-29
- Houde ED (1989) Comparative growth, mortality and energetics of marine fish larvae: temperature and implied latitudinal effects. *Fish Bull US* 87:471-495
- Houde ED (1997) Patterns and consequences of selective processes in teleost early life histories. In: Chambers RC, Trippel EA (eds) *Early life history and recruitment in fish populations*. Fish and Fisheries Series 21, Chapman & Hall, London, p. 171-196
- Leggett WC, Deblois E (1994) Recruitment in marine fishes: Is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? *Neth J Sea Res* 32:119-134
- MacKenzie BR, Leggett WC, Peters RH (1990) Estimating larval fish ingestion rates: can laboratory derived values be reliably extrapolated to the wild? *Mar Ecol Prog Ser* 67:209-225
- MacKenzie BR, Miller TJ, Cyr S, Leggett WC (1994) Evidence for a dome-shaped relationship between turbulence and larval fish ingestion rate. *Limnol Oceanogr* 39:1790-1799
- Otterlei E, Nyhammer G, Folkvord A, Stefansson SO 1999. Temperature- and size-dependent growth of larval and early juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*): a comparative study of Norwegian coastal cod and northeast Arctic cod. *Can J Fish Aquat Sci* 56:2099-2111.
- Werner FE, Perry RI, Lough RG, Naimie CE (1996) Trophodynamic and advective influences on Georges Bank larval cod and haddock. *Deep-Sea Res II* 43:1793-1822
- Slotte, A (1999) Effects of fish length and condition on spawning migration in Norwegian spring spawning herring (*Clupea harengus* L). *Sarsia* 84:111-127.
- Sundby S, Fossum P (1990) Feeding conditions of Arcto-Norwegian cod larvae compared to the Rothschild-Osborn theory on small-scale turbulence and plankton contact rates. *J Plankton Res* 12:1153-1162
- Utne ACW, Stenevik EK (1997) A study of visual acuity in cod- and herring larvae during the first weeks after hatching measured by optomotoric response (in Norwegian). IFM Rapport 1/97, Dept. of Fisheries and Marine Biology, University of Bergen.

Samandrag av sentrale arbeid

Ø. Fiksen, A. C. W. Utne, D. L. Aksnes, K. Eiane, J. V. Helvik and S. Sundby 1998. Modelling the influence of light, turbulence and development on foraging in larval cod and herring. *Fisheries Oceanography* 7:354-363.

ABSTRACT: Based on models of fish vision and turbulence-mediated encounter rates, we develop a model that combines several physical properties of the environment (e.g. turbulence, irradiance, light attenuation, depth) and the visual characteristics of predators and

prey (visual abilities of the predator, contrast and size of the prey) within the same model framework. The model was calibrated to fit observed estimates of visual range in larval herring (*Clupea harengus*) and cod (*Gadus morhua*). The improved visual resolution as the larvae grow and develop is predicted to be the most sensitive parameter of the model. Both turbulence and light were predicted to have strong impacts on the ingestion rate of larval fish. The optimal level of turbulence increase as larvae grow, and while larger larvae benefit from turbulence except at very high levels, smaller larvae may have reduced feeding rates in all turbulent environments. Also, due to the exponential decay of light with depth, larvae will have higher feeding rates near surface, even at very high wind velocities. We suggest that bio-physical models of larval growth and survival in field situations should include these factors to account for environmental impact on growth, survival and recruitment processes in early life stages.

Fiksen Ø, Folkvord A. 1999. Modelling growth and ingestion processes in herring *Clupea harengus* larvae. *Marine Ecology Progress Series* 184:273-289.

ABSTRACT: We present an individual-based model of growth processes (encounter rates, ingestion, assimilation and metabolism) in herring larvae. The model consolidates existing models on single processes and new experimental results on how temperature and food supply influence growth and survival (starvation) in this species. Environmental forces like wind (small-scale turbulence), light, turbidity, temperature, prey-density and -size structure, and intrinsic biological variables like larval size, ontogeny (prey capture- and visual capabilities) and starvation (point of no return) are all included in the model. A period just after yolk absorption is recognised when the larvae are particularly vulnerable to reduced food concentrations. Lack of food during this period may limit the development of the visual system and thereby the ability to detect and catch prey. Both experimental results and the simulations demonstrate the integrated effects of prey density, larval development and seasonal progression on growth processes. The growth difference between spring- and autumn- spawned larvae is suggested to be a result of seasonal variations in irradiance. Sensitivity analyses of parameters and submodels are performed.

Slotte A, Fiksen Ø 2000. State-dependent spawning migration in Norwegian spring spawning herring. *J. Fish Biol.* 56:138-162.

ABSTRACT: It is a general consensus that herring maintain population integrity and persistence by repeatedly returning to spawn with high precision at specific spawning grounds. The present study suggests that homing is not a successful strategy in Norwegian spring spawning herring *Clupea harengus* L. Apparently this stock has adapted a strategy where the optimal spawning ground depends on individual internal state (length, condition), the cost of migration and the probability of larval survival. Presently, the spawning occurs at various locations along the coast with a main bulk off the southwestern coast. The distance of the southward spawning migration tends to increase with the length and condition of the fish. We modelled the costs and benefits of the southward migration in terms of fitness (number of surviving offspring). The model assumes that larvae have increasing growth and survival rates further south as they pass through warmer water during the northward drift in the coastal current. In agreement with the observed spawning distribution, optimal spawning grounds were predicted off the southwestern coast and farther south with increasing fish length and condition.

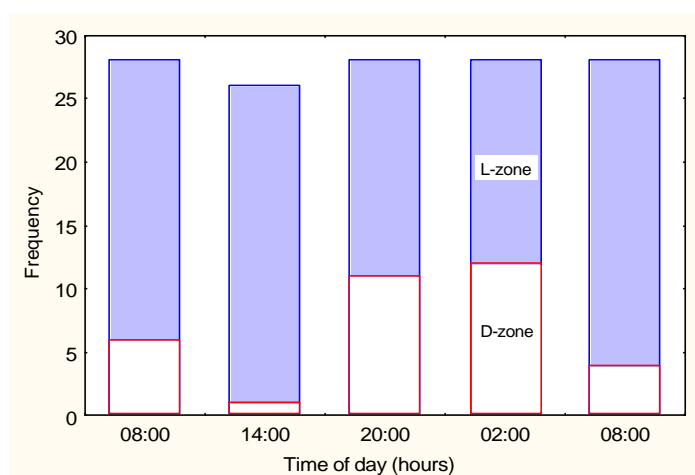
Fiksen Ø. (2000) The adaptive timing of diapause – a search for evolutionarily robust strategies in *C. finmarchicus*. *ICES J mar Sci* 87: 1825-1833.

ABSTRACT: In environments with strong and variable seasonal fluctuations, organisms are selected on the basis of their phenology, such as the timing of diapause, reproduction or assembling of storage products. I present a simulation model of the dynamic balance of various phenologies within a population facing density dependence and varying annual, environmentally determined growth opportunities. The main assumption is that the timing of phenological events is heritable and cued by a single signal (daylength). Then, the balance between alternative strategies is regulated by natural selection and reproductive success. The model is developed for the marine copepod *Calanus finmarchicus*, which must decide when to start preparing for diapause by allocating to storage rather than somatic growth, how much storage (lipids) to bring with it during wintering and when to ‘wake up’ to complete development and reproduce. The results show that 1) density dependence may lead to frequency-dependent resting and emergence strategies, 2) environmental stochasticity causes delayed arousal, 3) the selection procedure creates well adapted individuals which out-compete individuals with fixed probabilities of maturing or entering diapause, and 4) that the use of daylength as cue to phenological decisions may be beneficial when growth conditions are persistent within years (e.g. warm/cold years).

Vedlegg

Øvrige deler av prosjektet

I forbindelse med ekstratildelingen for inneværende år er hoveddelen av et omfattende materiale fra et EU prosjekt blitt opparbeidet mht otolitt mikrostruktur og RNA:DNA analyser. Et av datasettene som er blitt opparbeidet omfatter et døgnsample av sildelarver for å studere dynamikken i sonedannelsen mht tidspunkt for dannelse av L og D soner (marginal increment analysis). Figuren nedenfor viser at forekomsten av proteinrike D soner er vanligere ved slutten av dagen og om natten, mens kalsiumkarbonatrike L soner dannes fra morgenen av og i løpet av dagen. Et større materiale er også opparbeidet mht til døgnvariasjoner av RNA:DNA forholdet hos sildelarver dyrket ved ulike temperaturer, og hvordan forholdet endrer seg hos sultede larver etter gjenopptatt fôring. Dataene er av betydning for tolkningen av den tidsmessige dynamikken av RNA:DNA som et vekst- og kondisjonsmål.



Figur 1. Frekvens av sildelarver med L- og D-soner i ytterste sone i løpet et døgn.

Nedenfor nevnes nyere resultater og bidrag fra del I av det strategiske programmet (108920/120) som ble avsluttet 01.06.1998 og sluttrapportert tidligere.

Vitenskapelige utgivelser og annen publisering fra del I:

Artikler

- Folkvord A, Blom G, Johannessen A, Moksness E (2000) Growth dependent age estimation in herring (*Clupea harengus* L.) larvae. Fisheries Research 46:91-103
- Forsell J. (2000) Development of photoreceptor organs in teleosts. Molecular and immunocytochemical studies. (Doctoral thesis) Reproenheten SLU, Alnarp, Sverige.
- Forsell, J., Ekström, P., Flamarique, I.N. and Holmqvist, B., (2001). Expression of pineal ultraviolet- and green-like opsins in the pineal organ and retina of teleosts. Journal of Experimental Biology, 204: 2517-2525.

- Forsell J, Holmqvist B., DeGrip, W., Helvik, J.V and Ekström P. (submitted). Early development of the photosensory pineal organ in two marine teleosts, the Atlantic cod (*Gadus morhua*) and herring (*Clupea harengus*). *J. Comp. Neurol.*
- Johannessen, A., Blom, G. and Folkvord, A., (2000). Differences in otolith and somatic growth between spring and autumn spawned herring (*Clupea harengus* L.) larvae. *Sarsia*, 85: 461-466.
- Otterlei, E. 2000. Temperature and size-dependent growth of larval and early juvenile cod (*Gadus morhua* L.) . Dr. scient. thesis , University of Bergen, 117 pp.
- Otterlei, E., Folkvord, A. and Nyhammer, G., submitted. Temperature dependent otolith growth of larval and early juvenile cod (*Gadus morhua*). *ICES Journal of Marine Science*.
- Otterlei E, Nyhammer G, Folkvord A, Stefansson SO (1999) Temperature and size dependent growth of larval and juvenile cod (*Gadus morhua* L.) - a comparative study between Norwegian coastal cod and Northeast Arctic cod. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56:2099-2111
- Tytler, P., Fox, C.J. and Folkvord, A., (in press). Glycoconjugates in the otolithic membranes of the larvae of herring; a framework for encoding the life history recorder in fish? *Journal of Fish Biology*.
- Wright, P. J., Panfili, J., Folkvord, A., Mosegaard, H. and Meunier, J., (in press). Manual of fish sclerochronology. Ch. IV. Validation methods. A. Direct validation. In: Panfili, J., Troadec, H., Pontual, H. de and Wright, P. J. (editors), 27 pp.

Presentasjon

- Folkvord, A. "Review of the progress in the development of reference growth curves" i ICES WG in Recruitment Processes, Bergen 8-10 mars, 2000.

Deltakelse

- Folkvord, A. Deltakelse i RNA:DNA workshop i Larval Fish Conference i New Jersey, USA, 8 aug., 2001.
- Folkvord, A. & A. Johannessen. Deltakelse i European Fish Ageing Network (EFAN), Diverse møter fra 1997-2000.
- Folkvord, A. Deltaker og medlem av lokale arrangementskomiteen for "2nd international symposium on fish otolith research & application", Bergen 20-25 juni 1998.

Annen forskningsformidling

- Blom, G. Presentasjon av resultater fra programmet til "Torskenettverket", juni, 1999.