

Vertikalfordeling og døgnvandring
hos *Periphylla periphylla* i Lurefjorden
i forhold til fysiske faktorer,
fødefordeling og predasjonsfare

Linda Norvard



Masteroppgave

Biologisk institutt

UNIVERSITETET I OSLO

01.06.2008



Forord

Først vil jeg takke Stein Kaartvedt, min veileder (og kritiker) gjennom hele denne ferden. Takk for muligheten til å tilbringe to uker på vakre Vestlandet i selskap med dyktige og hyggelige mennesker, og takk for all visdom på veien, og for fantastisk god oppfølging! Du skal vite at jeg aldri har tvilt på mitt valg av oppgave (eller veileder), selv ikke når jeg har stresset som verst. Tusen takk, Stein!

En stor takk går til Thor Klevjer og Anders Røstad for all hjelp under innsamling av data. Maken til deres stå-på-vilje skal man lete lenge etter. Og ikke minst takk for godt selskap! En ekstra takk går til Thor for at du alltid stilte opp for Mathilde og meg hver gang vi banket på døren din med spørsmålstejn i blikket.

Vil også gi en stor takk til Rita Amundsen, for kunnskap og uunnværlig hjelp både under innsamling og behandling av biologisk data.

Takk til Mathilde Juel Lind og Anette Åkerström, for godt samarbeid, god rytme og rullering under måling, veiing og telling av maneter. Vi begynte alle tre denne ferden sammen, og én og én kommer vi i mål. Jeg må si, Mathilde, at statistikken virker mindre skremmende når du er i nærheten. Du har virkelig en ”dette-kommer-til-å-gå-bare-jeg-prøver-litt-mer”-vilje, og det er en fantastisk god egenskap. Du har vært en god støttespiller og en evig optimist, og jeg takker deg dypt og inderlig for samarbeidet. Masse lykke til med din egen innspurt!

Takk til mannskapet om bord på ”Trygve Braarud”, uten dere hadde vi ikke kommet langt.

Takk til Kyrre Kausrud, for fantastisk starthjelp i statistikk, da R var gresk for oss masterstudenter.

Takk til mamma og pappa for at natur og kjærlighet til naturen aldri har vært fremmedord for meg. Jeg er glad for de mange turer til skogs, til fjells og til sjøs. En tradisjon knyttet til sommeren ble innført i en veldig ung alder, hvor vi marsjerte ned i Lakseviken med bøtter og håv klare for å studere dyrelivet som skjulte seg under steiner og innimellom tang og tare. Jeg stiller gjerne opp med samme utstyr alle de kommende somrene.

Takk til min bror, Espen, for at du alltid har gått foran som et godt forbilde, og for at du tilbød deg å lese igjennom oppgaven, selv om lillesøster var for stresset til å gi oppgaven fra seg.

Takk til Nina og alle de to- og firbente som har gitt meg ”alternative” innslag når det var behov for det. Ellers takk til alle medstudenter, venner og bekjente som har bidratt til å gjøre denne opplevelsen enda bedre!

Takk til Cecilia min, for at vi kunne gå deler av denne veien sammen (riktignok du til lands og jeg til vanns). Du har lyttet til min frustrasjon, hjulpet meg og tatt vare på meg, selv når du hadde nok med din egen oppgave. Vi er nå ved toppet av dette fjellet, la oss nye utsikten mens vi venter på at neste fjelltopp skal dukke opp.

Det er alltid mer å lære. Det er alltid mer tid igjen å lære på.

Universitetet i Oslo, 1. juni 2008.

Linda Norvard



Sammendrag

Denne studien tok for seg den mesopelagiske maneten *Periphylla periphylla*, med hovedfokus på vertikalfordeling og døgnvandringsatferd, sett i forhold til fysiske faktorer, fordeling av potensielle fødeorganismer og predasjonsfare. Manetens størrelsesfordeling ble også undersøkt. Studien baserer seg på biologiske og akustiske data samlet fra hele vannsøylen, men med hovedvekt på øvre- og midtre vannlag i en ~ 440 m dyp fjord. Data ble samlet inn mellom 7. og 13. oktober 2006 i Lurefjorden på vestkysten av Norge, om bord på ”Trygve Braarud”.

Periphylla ble samlet inn ved bruk av en lukkbar trål (en ”multisampler” med tre nett). Dette gjorde det mulig å kontrollere den vertikale dybdeoppløsningen i prøvetakingen, samt å hente ut prøver fra dypet uten at trålen sto i fare for å sprenge av store manetfangster. Fra trålfangstene ble totalt antall fra hvert tråltrekk bestemt (i liter), og et subsampel ble undersøkt nærmere der individvekt og coronal diameter (CD) ble bestemt. Manetene ble også sjekket for skader på klokke og tentakler.

For å kartlegge fødefordelingen til *Periphylla* ble mesozooplankton fanget med WP-2 håv i utvalgte dybdeintervall. Krill (*Meganyctiphanes norvegica*) ble hovedsakelig studert akustisk, men enkelte tråldata er også tilgjengelig.

Det er ikke kjent i hvilken grad *Periphylla* i Lurefjorden er utsatt for predasjon, men tidligere studier har sett at maneter predateres av fisk (Purcell & Arai 2001; Houghton *et al.* 2006). Det er også avdekket skader på klokke og tentakler hos individer av *Periphylla* som kunne tyde på at dette er tilfellet. Hvitting (*Merlangius merlangus*) er den mest aktuelle predatoren, da denne fiskearten er vanligst i Lurefjorden. Fisk ble fanget med fiskestang, og deres magesekker ble undersøkt. Videre ble vertikalfordelingen til fisk i forhold til *Periphylla* og andre potensielle byttedyr (krill) undersøkt akustisk.

De akustiske dataene ble samlet inn ved bruk av skogmonterte svingere koblet opp mot et ekkolodd om bord, samt ved bruk av et nedsenkbart og bunnmontert ekkolodd. De skogmonterte svingerne (38 kHz og 120 kHz) logget data kontinuerlig i hele studieperioden, mens det nedsenkbare ekkoloddet (200 kHz) ble holdt ved overflaten, 25, 50, 75, 100 og 150

m i løpet av ettermiddagen og kvelden den 12. oktober 2006. Ved å benytte et nedsenkbart ekkolodd kommer man tettere inn på de ulike lagene, og får bedre oppløsning av enkeltindivider. Det bunnmonterte ekkoloddet (38 kHz) var lokalisert på 270 m. Data fra det bunnmonterte ekkoloddet presenteres hovedsakelig i en annen masteroppgave, men noen resultater vil også bli presentert her. I tillegg presenteres enkelte data fra januar 2007, hvor et bunnmontert ekkolodd (38 kHz) var lokalisert på 290 m. Target tracking (TT) ble utført for å måle target strength (TS; et mål for størrelse) og svømmehastigheter.

Hydrografiske data (temperatur og saltholdighet fra 0-400 m) ble samlet inn med en CTD.

Resultatene viste til tre lag med *Periphylla* om dagen, ved henholdsvis ~ 50 m, 150-200 m og fra 200 m og ned til bunnen. Både TS- og trålfangstbaserte størrelsesmålinger viser at individene mellom 150-200 m er større enn individene fra 200-290 m. Dataene motsier hverandre med hensyn på det grunne manetlaget (50 m), hvor TS-registreringer tilsvarte store individer, og tråldata små. Under 290 m (hvor data mangler fra akustikken) er individene store ifølge trålfangstene.

Alle de tre manetlagene ser ut til å delta i den vertikale døgnvandringen i Lurefjorden, og vandrer opp i øvre lag etter solnedgang. Det grunne manetlaget snudde ved 10 meters dyp, og begynte å svømme ned igjen. Noen timer senere (kl. 21), ble en puls med maneter observert på vei nedover, og så ut til å legge seg i dypet (under 200 m).

Det ble fanget flest mesozooplankton ved 100-200 m, hvor *Calanus* spp. dominerte, ellers var organismene spredt i hele vannsøylen. Ostracoder stod hovedsakelig fra 100 m og ned, mens *Pareuchaeta norvegica* og chaetognather forekom i mindre antall, med flest individer rundt 300-400 m (samt mellom 50 og 100 m for førstnevnte). Krillen stod fra 70-140 m om dagen, mellom de to øvre manetlagene, og vandret opp til overflaten om natten.

De akustiske studiene viste at fisk (hvitting) i hovedsak var fordelt sammen med krill både dag og natt. Hvitting fanget på stang i øvre lag om kvelden hadde krill i magen. Det ble ikke funnet skader på maneter som synes å kunne tilskrives angrep fra predatorer.

Temperaturen og saltholdigheten var tilnærmet konstant fra 50 m og ned med verdier på henholdsvis ~ 6 °C og 33 ‰, men endret seg til henholdsvis 13 °C og 30 ‰ over 50 m.

Studien viser at manetenes fordeling i vannsøylen ser ut til å overlape godt med fødeorganismenes fordeling. Om dagen overlapper mesozooplanktonet sterkest med manetene, mens dette er tilfellet for krill om natten. Den vertikale døgnvandringen til *Periphylla* antas å skyldes krillens forflytning opp i øvre lag etter solnedgang, da dette er den største forflytningen av et potensielt byttedyr for *Periphylla*. Manetene som ankommer dypet i løpet av natten overlapper godt med overvintrende *Calanus* spp. Det ble ikke funnet noe som tyder på at *Periphylla* er utsatt for predasjon i Lurefjorden, da hvitting kun hadde krill i magen, og skadene funnet på individer av *Periphylla* tilskrives fangstmetoden benyttet, og ikke predasjon. Men fordi bare et fåtall fiskemager ble undersøkt, er det nødvendig med et større tallmateriale for å si hvorvidt *Periphylla* i Lurefjorden er utsatt for predasjon fra fisk eller ikke.

At temperaturen steg i de øvre 50 m, ser ikke ut til å ha hatt noen negativ innvirkning på *Periphylla*, da de døgnvandrende individene svømmer opp i øvre (og varmere) lag om kvelden. Metabolismen er tidligere vist å øke med temperatur, så den økte temperaturen grunnere i vannsøylen kan være en mulig forklaring på hvorfor manetene vandrer opp i øvre lag om kvelden. Fordi *Periphylla* tidligere er vist å unngå brakkvann i øvre lag, antas det at saltholdigheten i overflaten definerer en øvre grense for *Periphylla periphylla* i Lurefjorden. Det er likevel ikke kjent om en endring på 3 ‰ (som var tilfellet i denne studien) vil ha noen innvirkning på den vertikale fordelingen. Overflateløst og adveksjonsfare er også forventet å ha en innvirkning på *Periphylla* sin fordeling i vannsøylen.



Innholdsfortegnelse

Forord	3
Sammendrag	5
Innholdsfortegnelse	9
1. Innledning	11
2. Materialer og metoder	15
2.1 Forskningslokaliteten	15
2.2 Generelt om innsamling av data.....	17
2.3 Fysiske forhold.....	18
2.4 Biologisk materiale	18
2.4.1 Tråling etter maneter.....	18
2.4.2 Innsamling av mesozooplankton	20
2.4.3 Innsamling av potensielle predatorer.....	21
2.5 Akustiske målinger.....	22
2.5.1 Skrogmonterte svingere.....	22
2.5.2 Nedsenkbart ekkolodd	22
2.5.3 Bunnmontert ekkolodd	23
2.5.4 Akustisk analyse.....	23
3. Resultater	27
3.1 Hydrografiske målinger – CTD.....	27
3.2 Mesozooplankton	28
3.3 Vertikalfordeling av <i>Periphylla periphylla</i>	29
3.4 Størrelsesfordeling med dypet.....	30

3.5 Krill og fisk – fangstdata	31
3.6 Akustiske resultater	32
3.6.1 Vertikalfordeling til <i>Periphylla periphylla</i> og <i>Meganyctiphanes norvegica</i>	32
3.6.2 Fiskedata	43
4. Diskusjon.....	45
4.1 Fødefordeling til <i>Periphylla periphylla</i>	46
4.1.1 Mesozooplankton og krill	46
4.2 Tetthetsfordeling	50
4.3 Størrelsesfordeling	52
4.3.1 TS-baserte størrelsesmålinger.....	52
4.3.2 Andelen små og store maneter.....	53
4.4 Fysiske parametre og vertikalfordeling.....	53
4.4.1 Temperatur og saltholdighet	53
4.4.2 Lys	54
4.4.3 Adveksjon.....	55
4.5 Predasjonsfare og vertikalfordeling	55
Referanser	57
Appendiks	61

1. Innledning

Familien Periphyllidae tilhørende orden Coronatae, består utelukkende av dypvannsarter (Jarms *et al.* 2002) og er av den grunn vanskelig å studere. En av artene – *Periphylla periphylla* – har imidlertid etablert seg i noen fjorder langs vestkysten av Norge (Fosså 1992). Lurefjorden, som er lokalisert 40 km nord for Bergen, er et eksempel på en slik fjord.

Periphylla periphylla har en kosmopolitisk utbredelse (Youngbluth & Båmstedt 2001), og lever mesopelagisk (200 til 1000 meter) (Sørnes *et al.* 2007) i alle verdenshav utenom Arktis (Fosså 1992). Det er sett at konsentrasjonen av meduser i Lurefjorden er to til tre størrelsesordener høyere enn tidligere estimert av Fosså (1992) (Youngbluth & Båmstedt 2001) og to til tre størrelsesordener høyere enn i havet (Sørnes *et al.* 2007).

Registreringer av *Periphylla periphylla* i Lurefjorden går så langt tilbake som til 1940-årene, med en betraktelig økning i populasjonen rundt 1973 (Fosså 1992). Dette baseres blant annet på klager fra lokale fiskere om at garna deres ble fylt opp med maneter (Fosså 1992; Youngbluth & Båmstedt 2001). Fra tidligere studier vet man at masseforekomster av en gelatinøs art kan ha store konsekvenser for et økosystem. I Østersjøen har den lokale sildebestanden blitt hindret i å ta seg opp grunnet predasjonspress fra store mengder av *Aurelia aurita* (Eiane *et al.* 1999). Rundt 1987 ble ribbemaneten *Mnemiopsis leidyi* introdusert via ballastvann til Svartehavet, og den senere kollapsen av fiskeriindustrien i dette området er linket direkte opp mot denne maneten (Youngbluth & Båmstedt 2001).

Det høye antallet maneter i Lurefjorden forklares ut i fra både fysiske og biologiske faktorer, men det er ennå ikke sikkert hvilke faktorer som spiller størst rolle. Følgende mulige forklaringer på hvorfor Lurefjorden er blitt en ”manetfjord” har vært foreslått:

1. Bassengvannet i Lurefjorden består av norsk kystvann (som følge av den grunne terskelen), og har høyere lysabsorpsjon enn andre fjorder langs vestkysten av Norge (Eiane *et al.* 1999). Dette gir maneten et større habitat, da større deler av vannsøylen er mørkelagt (Aksnes *et al.* 2004).

2. Temperaturen og saltholdigheten i fjordbassenget er stabile året igjennom, og dette er foreslått å forklare hvorfor *P. periphylla* gyter kontinuerlig i løpet av året (Jarms *et al.* 1999; Youngbluth & Båmstedt 2001).
3. Det er trolig ikke mange maneter som skylles ut av fjorden, dette fordi vannutskiftingen er begrenset til de øvre 20 m som terskeldypet utgjør (Sørnes *et al.* 2007). Ved å holde seg under terskeldypet kan manetene unngå å bli skylt ut.
4. *P. periphylla* har ingen tydelige konkurrenter i Lurefjorden da de mesopelagiske fiskene *Benthosema glaciale* og *Maurolicus muelleri* er fraværende (Fosså 1992). I tillegg finnes det heller ingen andre gelatinøse zooplankton i denne fjorden (Youngbluth & Båmstedt 2001).
5. *P. periphylla* sin forventede levetid på 10 til 30 år, og dens lave dødelighet (Jarms *et al.* 1999; Youngbluth & Båmstedt 2001) er med på å opprettholde et høyt populasjonsantall.

Retensjonen av *Periphylla periphylla* i en hvilken som helst fjord bestemmes av kombinasjonen av terskeldyp, bassengets dyp og lysabsorpsjon (Sørnes *et al.* 2007), hvor førstnevnte bestemmer hvor langt ned det utskiftende laget strekker seg, mens de andre to bestemmer hvor mørkt det er i fjordbassenget.

Bruken av akustikk er blitt mer og mer vanlig i studier på marine organismer, og selv om mye av det tidligere arbeidet har vært fokusert på fisk, er det nå ingen tvil om at også planktoniske organismer som krill (Onsrud & Kaartvedt 1998; Klevjer & Kaartvedt 2003, Brierley *et al.* 2006) og maneter (Mutlu 1996; Brierley *et al.* 2001; Båmstedt *et al.* 2003) kan studeres på denne måten. *Periphylla periphylla* registreres akustisk (Båmstedt *et al.* 2003), og akustiske studier av denne arten i Lurefjorden gir muligheten for gode data, da mesopelagiske fisk ikke er tilstede og forstyrrer ekkosignalene (Kaartvedt *et al.* 2007). Selv om antallet maneter i fjorden er betraktelig høyere enn i det åpne hav, er det lavt nok til å tillate studier ned på individnivå (Kaartvedt *et al.* 2007).

Kaartvedt *et al.* (2007) er en av de nyere studiene på den vertikale døgnavdringen til *Periphylla periphylla*. Det ble da observert at et lag (SL; scattering layer) maneter oppholder seg mellom 150-200 m om dagen. Dette er i underkant av et SL som utgjøres av krill, som om dagen ble registrert ved 90-120 m. Om natten vandrer både krill og maneter opp til øvre lag, med krillen helt opp i overflaten og maneten i de øvre 50 m. En del maneter holder seg under

250 m både dag og natt, med tilsynelatende kun mindre vandringer innad i laget. Videre er det observert at enkelte individer vandrer ned fra de øvre lag kun få timer etter solnedgang. Hva dette skyldes er ennå ukjent, men det er foreslått at de individene som vandrer ned etter noen timers mørke, gjør dette fordi de har spist (Pearre 2003). Svømmehastigheter under opp- og nedvandring er målt til $\sim 2 \text{ cm s}^{-1}$ (Kaartvedt *et al.* 2007).

Størrelsen til *Periphylla periphylla* i Lurefjorden er i en rekke tidligere studier (bl.a. Fosså 1992; Youngbluth & Båmstedt 2001; Sørnes *et al.* 2007) vist å variere med dypet. I sin studie observerte Fosså (1992) at små individer forekom i størst antall i dypet, og dette stemmer godt overens med Sørnes *et al.* (2007), som fant at gjennomsnittlig dyp for små individer var ca 200 m om dagen. Youngbluth og Båmstedt (2001) observerte større individer av *P. periphylla* nesten helt opp i overflaten om natten (i perioden oktober til mars), med unntak av dager med dårlige værforhold. Dette stemmer overens med Sørnes *et al.* (2007) og Sötje *et al.* (2007) sine observasjoner, hvor kun store ($>4 \text{ cm CD}$ ifølge Sørnes *et al.* 2007) individer oppholdt seg i de øvre vannmasser. Individstørrelse hos maneter kan også studeres akustisk (Mutlu 1996; Brierley *et al.* 2001), og ekkolodd er et mulig hjelpemiddel for å undersøke vertikalfordeling av ulike størrelsesgrupper av *P. periphylla* i Lurefjorden (Klevjer 2006, Kaartvedt *et al.* 2007).

Mageundersøkelser viser at *Periphylla* i Lurefjorden lever av organismer som copepoder, ostracoder, chaetognather og krill (Fosså 1992; Youngbluth & Båmstedt 2001; Sötje *et al.* 2007; Sørnes *et al.* 2008). Maneten har lav metabolsk aktivitet og følgelig begrenset fødebehov (Youngbluth og Båmstedt 2001).

Om høsten er de fleste mesozooplanktonartene jevnt fordelt i vannsøylen (Kaartvedt *et al.* 2007), mens overvintrende *Calanus* hovedsakelig står i midtre dyp (Bagøien *et al.* 2001). Krill (*Meganyctiphanes norvegica*), på den annen side, utfører vertikale døgnvandring slik som *P. periphylla* (Kaartvedt *et al.* 2007), og det kan derfor tenkes at de manetene som utfører vertikal døgnvandring spiser krill i øvre lag om natten (Kaartvedt *et al.* 2007), og både krill og mesozooplankton i dypere lag om dagen. Dette er foreløpig ikke kartlagt godt nok.

Det er kjent fra tidligere at maneter predateres av fisk (Purcell & Arai 2001; Houghton *et al.* 2006), men det foreligger ingen konkrete studier på predasjonsfare hos *Periphylla periphylla*. Tidligere undersøkelser av individer av *Periphylla* har vist skader og bitemerker på klokke og

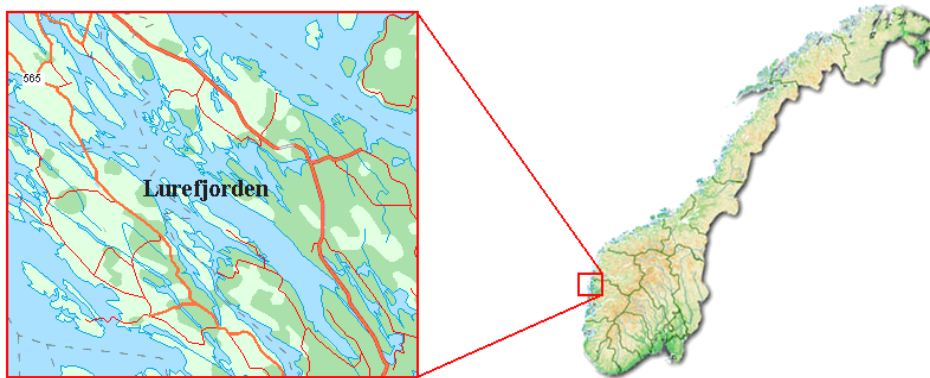
tentakler (Youngbluth & Båmstedt 2001). I Lurefjorden er hvitting (*Merlangius merlangus*) den potensielle predatoren, da det tidligere er vist at det er denne fiskearten som dominerer (Fosså 1992). Ved en tidligere anledning ble en *P. periphylla*-tentakkel funnet i magesekken til et individ av denne arten (Kaartvedt; ikke publisert), men samspillet mellom *Periphylla periphylla* og potensielle predatorer i Lurefjorden er ikke undersøkt.

Formålet med denne studien er å kartlegge vertikalfordeling og døgnvandring til *Periphylla periphylla* i Lurefjorden i forhold til fysiske faktorer, fødefordeling og potensiell predasjonsfare. Manetenes størrelsesfordeling vil også bli undersøkt. Studien baseres på innsamlete biologiske data og akustiske data (samlet inn ved bruk av ekkolodd). Akustiske data er samlet både fra skrogmonterte og nedsenkbare ekkolodd, der de sistnevnte ga mulighet til å komme tett inn på organismene dypere i vannsøylen, og dermed ga mer detaljert informasjon for de nedre delene av vannsøylen.

2. Materialer og metoder

2.1 Forskningslokaliteten

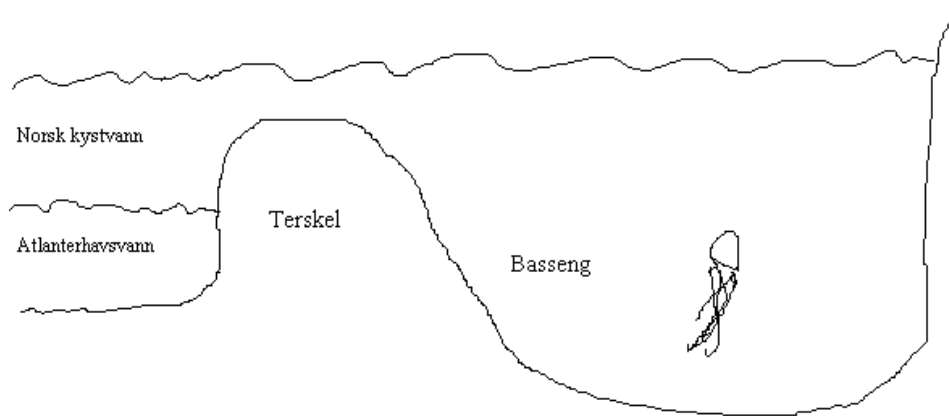
Materialet til denne oppgaven ble samlet inn 7. til 13. oktober 2006, i Lurefjorden (Fig. 1). Lurefjorden ligger i Lindås kommune, ca 40 km nord for Bergen ($60^{\circ}41.7'N$, $5^{\circ}08.5'Ø$), og ble valgt som forskningslokalitet på grunn av det høye antallet *Periphylla periphylla* (Scyphozoa, Coronatae) som finnes der (bl.a. Fosså 1992; Jarms *et al.* 2002; Båmstedt *et al.* 2003). Lurefjorden er ca 20 km lang, 2 km bred og har et maksimum dyp på 440 m (Fosså 1992).



Figur 1. Forskningslokaliteten for toktet 7. til 13. oktober 2006. Lurefjorden ligger ca 40 km nord for Bergen, på vestkysten av Norge.

Vannutskiftingen i fjorden er hovedsakelig drevet av tidevannet (Jarms *et al.* 2002), men som en følge av fjordens topografi er det begrenset kontakt med havvannet på utsiden av fjorden (Fosså 1992). Fjorden er nesten omringet av land, og den dypeste kontakten til havet er 20 m (Bagøien *et al.* 2001). Langs kysten av Norge finnes det norsk kystvann og atlantehavsvann, og i motsetning til nærliggende fjorder er det norsk kystvann som finnes i Lurefjordens basseng (Jarms *et al.* 2002). Atlantehavsvannet ligger for dypt til å kunne passere den grunne terskelen (Fig. 2). Fordi kystvannet inneholder en større mengde lysabsorberende stoff og partikler enn atlantehavsvannet, er lysabsorbansen under 100 meters dyp to til tre ganger høyere i Lurefjorden enn i andre fjorder (Eiane *et al.* 1999).

Temperaturen i de øvre lag varierer mellom årstidene (Jarms *et al.* 2002), mens den under 200 m (Fosså 1992) er tilnærmet konstant $\sim 6.5^{\circ}\text{C}$ (Eiane *et al.* 1999). Fjorden har ingen store elveutløp (Jarms *et al.* 1999), men på grunn av skiftende værforhold vil også saltholdigheten variere litt i overflaten, mens den under 100 meters dyp ligger på ca 33.1 ‰ (Eiane *et al.* 1999).



Figur 2. En enkel illustrasjon av terskelens innvirkning på vannutskifting mellom Lurefjorden og vannmassene utenfor. Den grunne terskelen inn til Lurefjorden (20 m) hindrer inntrenging av atlantehavsvann, og bassengvannet i Lurefjorden består av kystvann helt ned til bunnen.

Det finnes et høyt antall mesozooplankton i Lurefjorden, hvor studier har vist at copepoder (*Calanus* spp. og *Paraeuchaeta norvegica*), ostracoder (*Conchoecia* spp.) og chaetognather (*Eukrohnia hamata*) er blant de vanligste (Youngbluth & Båmstedt 2001). Sammenliknet med Masfjorden er mesozooplanktonbestanden i Lurefjorden større både i total biomasse og individstørrelse (Eiane *et al.* 1999). Antallet store copepoder alene (som *Calanus* spp. og *Paraeuchaeta norvegica*) er beregnet å være fire til åtte ganger høyere i Lurefjorden enn i den nærliggende Masfjorden (Eiane *et al.* 1999). Det er også et høyere antall chaetognather – hovedsakelig *Eukrohnia hamata* – i Lurefjorden enn i nærliggende fjorder (Bagøien *et al.* 2001). *Calanus glacialis* er vist å være den vanligste *Calanus*-arten i Lurefjorden (Bagøien *et al.* 2001), men *C. finmarchicus* og *C. helgolandicus* er også tilstede (Fosså 1992; Bagøien *et al.* 2001).

Krillen *Meganyctiphanes norvegica* er tallrik i Lurefjorden (Kaartvedt *et al.* 2007), og dens vertikale døgnvandring er godt kjent.

Andre krepsdyr funnet i Lurefjorden er reken *Pasiphaea multidentata* (Fosså 1992) og mysiden *Hemimysis abyssicola* som har vist seg vanligere i Lurefjorden enn i Mas-, Sør- og Sognefjorden (Bagøien *et al.* 2001).

Når det gjelder fisk avviker faunasammensetningen i Lurefjorden sterkt fra nærliggende fjorder som huser et stort antall av de mesopelagiske fiskene *Maurolicus muelleri* og *Benthoosema glaciale*. Disse fiskene er tilnærmet fraværende i Lurefjorden (Fosså 1992; Eiane *et al.* 1999). Hvitting (*Merlangius merlangus*), som har blitt knyttet mye opp mot maneter (Lynam & Brierley 2007), dominerer som pelagisk fisk i Lurefjorden (Fosså 1992), mens planktonspisende mesopelagiske fisk trolig er erstattet av et stort antall *Periphylla periphylla* (Eiane *et al.* 1999).

2.2 Generelt om innsamling av data

UiOs forskningsfartøy R/V ”Trygve Braarud” ble benyttet under innsamling av data. To av dagene ble benyttet til å samle inn biologisk materiale ved bruk av trål. Ekkolodd med skrogmonterte 38 og 120 kHz svingere logget under all innsamling. En ettermiddag og kveld ble brukt til å samle akustikkdata med et nedsenkbart 200 kHz ekkolodd mens båten lå i ro. I tillegg var det satt ut et bunnmontert 38 kHz ekkolodd som logget data gjennom hele perioden. Potensielle byttedyr og predatorer ble studert (ved prøvetaking og akustikk), og målinger av ulike miljøparametere ble utført.

Både tråltrekk, WP2-håvtrekk og akustikkdata ble hentet ut fra hele vannsøylen (0-440 m), men fokus i oppgaven vil i det vesentlige være rettet mot øvre og midtre deler av vannsøylen.

En vanlig arbeidsdag i denne perioden varte fra klokken 10 til midnatt. Det meste av akustikken benyttet ble samlet inn mellom 11 og midnatt 12. oktober 2006.

2.3 Fysiske forhold

Temperatur- og saltholdighetsprofiler fra hele vannsøylen (0-425 m) ble samlet inn ved bruk av en CTD Falmouth Scientific Inc.

2.4 Biologisk materiale

2.4.1 Tråling etter maneter

Tråling har i praksis ikke vært mulig i Lurefjorden tidligere, grunnet stor fare for å sprengne trålen med maneter, men høsten 2006 ble en trål med en såkalt Scanmar Multisampler cod end benyttet (se Engås *et al.* 1997, Fig. 3), og dette åpnet opp for nye muligheter. Trålen som ble benyttet har en åpning på 100 m², med maskevidde fra 20 cm nær åpningen til 1 cm ved enden av trålnettet. Multisampleren er festet til bakre del av trålen og består av tre nett som kan åpnes og lukkes fra fartøyet (Scanmar HCL – hydroakustisk toveis kommunikasjonslink, se Engås *et al.* 1997). Dette gjorde det mulig å hente materiale fra flere dyp under ett trekk, og enklere hente ut prøver fra dypet da trålposen var åpen mellom innsamlingsdypene slik at individer som entret trålen passerte ut igjen via den åpne trålenden. Under trålingen kjørte båten med en hastighet på 2 knop.



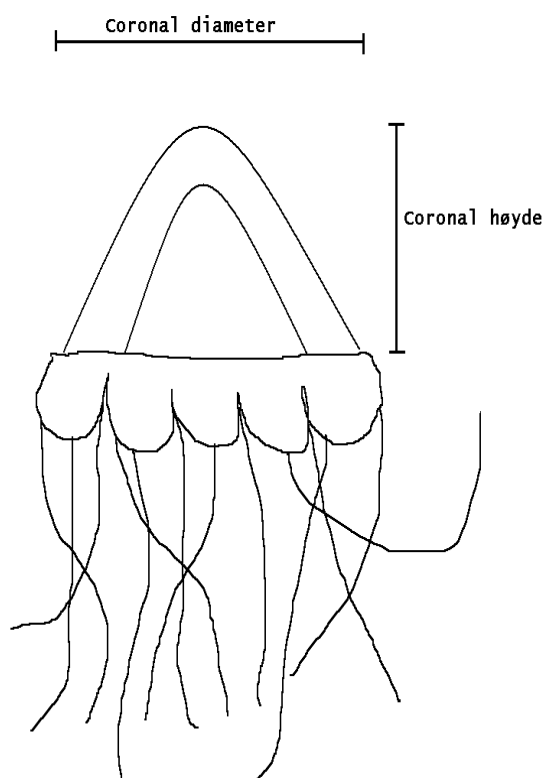
Figur 3. To av nettene til multisampleren med fangst av *Periphylla periphylla*.

Hvert trålnett ble holdt åpent i 1-2 minutter, da innledende forsøk viste at dette ville gi tilstrekkelige mengder maneter.

Innsamlingsprogrammet la opp til å tråle ved 25, 100, 200, 300 og 400 meters dyp, med to replikater for dag og to replikater for natt ved hvert dyp. I praksis avvek innsamlingen noe fra dette, slik at resultatene presenteres som enkeltmålinger for ulike dyp framfor som replikater i gitte dyp. (En oversikt over tråltrekkene er vist i Appendiks.)

Fra hvert enkelt nett ble det totale antall maneter målt i liter, mens et subsamplet på 10 liter ble undersøkt nærmere (se Appendiks). Hver enkel manet i subsamplet ble målt – både coronal høyde og -diameter (etter Youngbluth & Båmstedt 2001, se Fig. 4) – og veid (våtvekt). Var trålfangsten lavere enn 10 liter ble mengden satt til nærmeste hele liter, og hele fangsten målt. Et utvalg maneter ble også sjekket for skader på klokke og tentakler.

Mengden av krill i tråltrekkene ble bestemt i dl/l der denne var målbar.



Figur 4. Skisse av *Periphylla periphylla* som viser hvordan størrelsen (CD og CH) ble målt (etter Youngbluth & Båmstedt 2001)

I etterkant av toktet ble alle dataene ført inn i Excel (Microsoft Office Excel, versjon fra 2003) for videre analyser. Gjennomsnittlig størrelse med standard feil ble beregnet for fangstene i

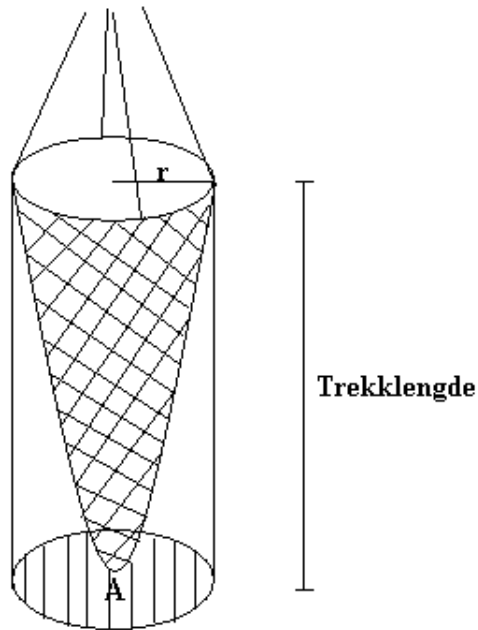
hvert av trekkene. Fordi noen av trekkene varte lenger enn andre (maksimum og minimum tid registrert var henholdsvis 140 og 51 sekunder) ble fangstdataene standardisert til ett minutt tråling hver. I noen av tilfellene ble ikke det nøyaktige antallet sekunder notert, så hvor det er tilfellet har man satt 60 sekunder som ”faktisk tid trålt”. Både størrelses- og antallsfordelingen ble plottet i det statistiske programmet R (Gentleman & Ihaka 1997), versjon R 2.6.2.

2.4.2 Innsamling av mesozooplankton

Mesozooplankton ble samlet inn ved bruk av en WP-2 håv (maskevidde på 200 μm), som ble sendt ned til ønsket dyp, og deretter trukket vertikalt med en hastighet på 50 cm s^{-1} . Håven er utstyrt med en Nansen lukkemekanisme som hindrer at man samler inn organismer fra andre dyp enn ønskelig. Prøvene ble tatt fra dypene 400-300, 300-200, 200-100, 100-50 og 50-0 m. Det ble tatt to serier, begge om dagen. Prøvene ble tilsatt formalin (4 % nøytralisert) for bevaring frem til analyse på laboratoriet ved Universitetet i Oslo, UiO.

På laboratoriet ble de tetteste prøvene splittet i 2 eller 4 ved bruk av et Folsom splittekammer (modifisert av Motoda (1959)). Der prøvene måtte splittes ble det bestemt at et minimum av 500 dyr skulle telles. (Dvs. at om en $\frac{1}{4}$ av en prøve inneholdt < 500 dyr, ble ytterligere $\frac{1}{4}$ av prøven talt.) Til telling av organismer ble et Leica Wild stereomikroskop M8 (ocular Wild 44511, 8-16 x) benyttet. Individene ble ikke bestemt ned til art (unntak *Paraeuchaeta norvegica*), men ble i hovedsak bestemt til slekt.

Fangstene ble standardisert til individer m^{-3} , regnet ut fra splittegrad, håvens areal (πr^2 ; radius (r) 0,285 meter) og trekk lengde (Fig. 5).



Figur 5. WP-2 håv, hvor A er arealet til trållåpningen, r er radius og trekk lengde er lengden til hvert dybdeintervall (i meter).

De tre dypeste og de to grunneste intervallene gav et volum på henholdsvis ca 25,50 ($0,255 * 100$) og 12,75 ($0,255 * 50$). Da begge seriene ble tatt om dagen og i samme dybdeintervall, presenteres dataene som gjennomsnittet av de to seriene.

2.4.3 Innsamling av potensielle predatorer

På grunn av det høye antallet maneter lar det seg ikke gjøre å tråle etter fisk i Lurefjorden (ta tilstrekkelig lange tråltrekk), av risiko for å sprengne trålen. Fisk ble derfor forsøkt samlet v.h.a. fisking med stang siden tidligere undersøkelser har vist at fisk ofte samler seg under båten når den ligger i ro (Røstad *et al.* 2006). Fiskestengene var utstyrt med dybdemålere, og fiskedyp ble valgt ut fra registreringer på ekkoloddet. All fisking ble utført 12. oktober 2006, rundt kl 15:00 (dypet ble ikke registrert) og mellom kl 19:30 og 20:15, ved 25 meters dyp.

Fiskene ble veid og målt (TL – total lengde og SL – standard lengde). Magesekkene ble så fjernet, veid og deres innhold undersøkt (Tab. 1). Fordøyelsesgrad ble satt etter Fotland *et al.* (2000) hvor

1. = ”Fordøyelse ikke begynt. Mageinnholdet virker helt ferskt”.

2. = "Fordøyelse påbegynt. Arten kan fremdeles identifiseres".
3. = "Fordøyelse fremskredet. Arten kan ikke lenger identifiseres, men en kan skille systematiske grupper".
4. = "Fordøyelse langt fremskredet. En kan fremdeles finne øyne og større biter av dyr i mageinnholdet".
5. = "Fordøyelse nesten avsluttet. Mageinnholdet er grøtete".

2.5 Akustiske målinger

Hovedvekten av det akustiske materiale benyttet i denne oppgaven ble samlet inn torsdag 12. oktober 2006 ved bruk av fire ekkolodd, hvorav to med skrogmonterte svingere, ett nedsenkbart og ett bunnmontert.

2.5.1 Skrogmonterte svingere

"Trygve Braarud" er utrustet med SIMRAD EK500 ekkolodd med skrogmonterte 38 kHz (11° ekkonstråle) og 120 kHz (7.1° ekkonstråle) svingere (enheten som sender ut, og registrerer tilbakespredt lyd). Skrogmonterte svingere gir best oppløsning av øvre og midtre vannmasser. Høyere frekvenser (120 kHz) gir bedre oppløsning av små organismer som zooplankton, mens større organismer som fisk også sees ved lave frekvenser (38 kHz). Maneter er relativt svake ekko, men *Periphylla* har en størrelse som gjør at manetene også sees ved 38 kHz.

2.5.2 Nedsenkbart ekkolodd

Én ettermiddag og kveld (12. oktober) ble det benyttet et nedsenkbart SIMRAD EK60 200 kHz ekkolodd. Ekkoloddet (elektronikk-/tranceiverenheten) ble plassert i en trykksikker metallboks, og tranceiveren var forbundet med svingeren med en kort kabel. Strøm ble tilført via en kabel fra dekk som også sendte akustiske data tilbake til en PC om bord. En nedsenkbar svinger kommer nærmere inn på organismene og dette gir bedre oppløsning, og

dermed bedre data på enkeltindivider. Svingeren ble holdt ved overflaten, ved 25, 50, 75, 100 og 150 m i ulike tidsperioder i løpet av denne ettermiddagen og kvelden.

2.5.3 Bunnmontert ekkolodd

Et EK 60 38 kHz ekkolodd (7.1° ekkonstråle) ble utplassert på bunnen av fjorden ved toktets start. Dataene fra dette ekkoloddet blir i det vesentlige benyttet i forbindelse med en annen masteroppgave, men noen resultater presenteres også her. Ekkoloddet stod ute fra 7. til 13. oktober 2006, først ved 390 og deretter ved 270 meters dyp (flyttet til 270 meters dyp 8. oktober grunnet støy fra bratte fjellsider), og logget nesten kontinuerlig under hele perioden. Tranceiveren – elektronikkenheten – var plassert i en glasskule som tåler trykk ned til 1500 m. Ved siden av tranceiveren ble svingeren festet til en stålramme som var ment å holde seg vannrett, slik at svingerens ekkonstråle ble vinklet rett oppover i vannsøylen over (se Onsrud *et al.* 2005). Ca 800 m kabel for strømtilførsel og overføring av data ble ført inn til et lite båthus på Hundvinskaien i Lindås kommune. Alle rådata ble lagret for senere analyse.

I tillegg til dataene samlet inn høsten 2006 vil noe data fra 23. januar 2007 bli benyttet i oppgaven. Dette skyldes at utplasseringen av den bunnmonterte svingeren i 2006 var et førsteforsøk, og at det var mye elektrisk støy som ikke lot seg filtrere ut. I perioden januar – april 2007 var det bunnmonterte ekkoloddet utplassert i Lurefjorden i forbindelsen med et annet forskningsprosjekt. Disse dataene er i langt mindre grad preget av støy, og derfor kommer manetenes og krillens vandringsmønstre tydeligere frem.

2.5.4 Akustisk analyse

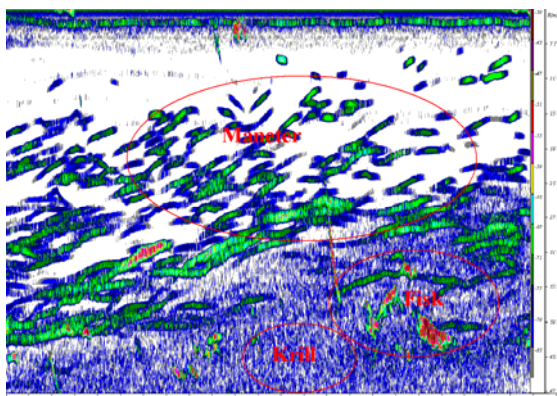
Analyser av akustiske data ble utført i programvaren Sonar5_pro, versjon 5.9.7 (Balk & Lindem 2007). Ved å sette sammen ("merge") filer, kan man få ett kontinuerlig ekkogram av en ønsket tidsperiode. Manuell eller automatisk target tracking (TT) ble benyttet ved måling av target strength (gitt i dB, videre kalt TS) og svømmehastigheter (gitt i cm s^{-1}). TS representerer styrken på individuelle ekko (Didrikas & Hansson 2004) og er et mål (proxy) for størrelse (Brierley *et al.* 2004). TS-verdier ble målt ved 38 kHz (Fig. 22) og 200 kHz, og

individer registrert (ved 38 kHz) med TS mellom -80 og -50 dB ble godtatt som *Periphylla periphylla* (etter Kaartvedt *et al.* 2007). Her overlapper lave verdier med krill, og høye med fisk. TS-verdier registrert ved 200 kHz var forventet å ligge noe lavere (ca -5 dB lavere ifølge Brierley *et al.* 2004).

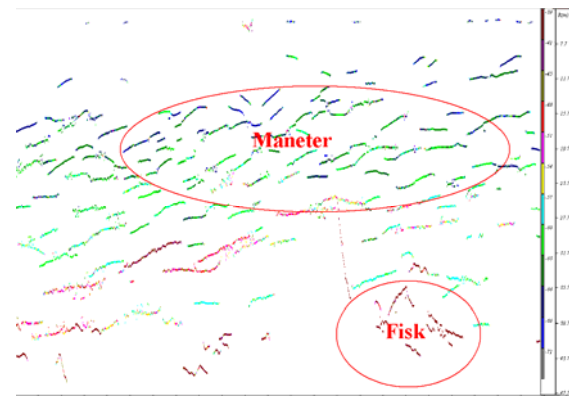
At maneter generelt har lavere TS-verdi enn fisk (Mutlu 1996), skyldes det høye vanninnholdet til maneten, og at maneter ikke har svømmeblære, som er ansvarlig for ca 90 % av ekkoene fra fisk (Båmstedt *et al.* 2003; Didrikas & Hansson 2004).

Det er også mulig å skille akustiske registreringer av maneter, krill og fisk fra hverandre visuelt. Ved god oppløsning vil manetene komme frem som enkeltstreker (i blått og grønt) (Fig. 6a og b), mens det tette krillaget (Fig. 6a) ikke løses opp i enkeltindivider (Fig. 6b). Jo lenger vekk fra svingeren individene står, jo dårligere oppløsning får man, og krill og maneter vil ikke være like enkle å skille fra hverandre. Fisk har sterke registreringer i ekkostrålen, og vil sees som (røde) enkeltregistreringer (Fig 6a og b). Disse vil ofte være relativt korte siden fisk svømmer raskere, og derfor tilbringer kortere tid i ekkostrålen enn maneter.

a)



b)



Figur 6. Hvordan man skiller maneter, krill og fisk fra hverandre visuelt i akustikken (her 38 kHz frekvens). a) Amp-ekkoagram. b) SED-ekkoagram, hvor krill faller utenom kriteriene for enkeltregistreringer (se forklaring på Amp- og SED-ekkoagram nedenfor). Ekkogrammenes horisontale akse er gitt som tidsskala (tid på døgnet), hvor EK 60 dataene og dataene fra januar 2007 er gitt som GMT (lokaltid minus ca 1 time). Den vertikale akse er gitt som både dybde- (m) og fargeskala (mål på ekkostyrke).

Svømmehastigheten til *Periphylla* under opp- og nedvandring ble beregnet ut i fra de akustiske dataene fra 23. januar 2007 (Fig. 25). Ekkoregistreringer som ikke viste noen

vertikal forflytning eller som svømte motsatt vei enn den svømmeretningen som ble analysert i de enkelte tilfellene, ble ikke inkludert i disse målingene.

Automatisk target tracking

Automatisk TT ("simple automatic tracking") ble utført både for å kartlegge TS-fordeling og svømmehastighet hos individer av *Periphylla*. Under den automatiske TT ble maksimal ping gap, minimal tracklengde og gating range definert ved henholdsvis 2 ping, 10 ping og 0,1 m. Ping gap-funksjonen forteller systemet når et track skal ansees som kaldt. Ved å sette maks. ping gap som 2 ping (tilbakeregistreringer til svinger), vil to ekko kunne mangle før tracket avsluttes (defineres som "kaldt"; Balk & Lindem 2006). Kalde track vurderes opp mot min. tracklengde, for å evaluere om en registrering skal slettes som støy eller aksepteres for videre evaluering, og en min. tracklengde på 10 betyr at en ekkoregistrering på mindre enn 10 ping ekskluderes fra trackingen (Balk & Lindem 2006). Posisjonen til hvert ekko predikeres fortløpende, og det søkes etter ekko innad en bestemt avstand ("gate range") fra den predikerte posisjonen. Valg av gating vil påvirke utfallet av automatisk tracking. Ved definerte lave avstander vil ekko kunne brytes opp i flere fragmenter, mens en høy definert avstand vil kunne kombinere uavhengige track til ett track (Balk & Lindem 2006).

SED og Amp

Betegnelsene SED og Amp viser til to versjoner av et ekkogram (Fig. 6), hvor SED (Single Echo Detection) har strengere kriterier for hva som godkjennes som ekkoregistreringer. Kun det som tolkes som enkeltindividers ekkoregistreringer ut fra forutsatte kriterier definert i software blir inkludert, og som en følge av dette vil det være færre registreringer i et SED- enn i et Amp-ekkgogram. En del av støyen som vises ved en Amp-setting vises ikke ved SED, men man kan samtidig miste ekte registreringer som faller utenfor kriteriene satt for SED (Balk & Lindem 2000). I SED-ekkgogrammer detekteres TS (i dB), altså tilbakespredningen fra ett individ, mens Sv – den totale tilbakespredningen fra en gruppe individer/et volum – detekteres i Amp-ekkgogrammer (Røstad 2000; Klevjer 2006).

Kryssfilterdetektering

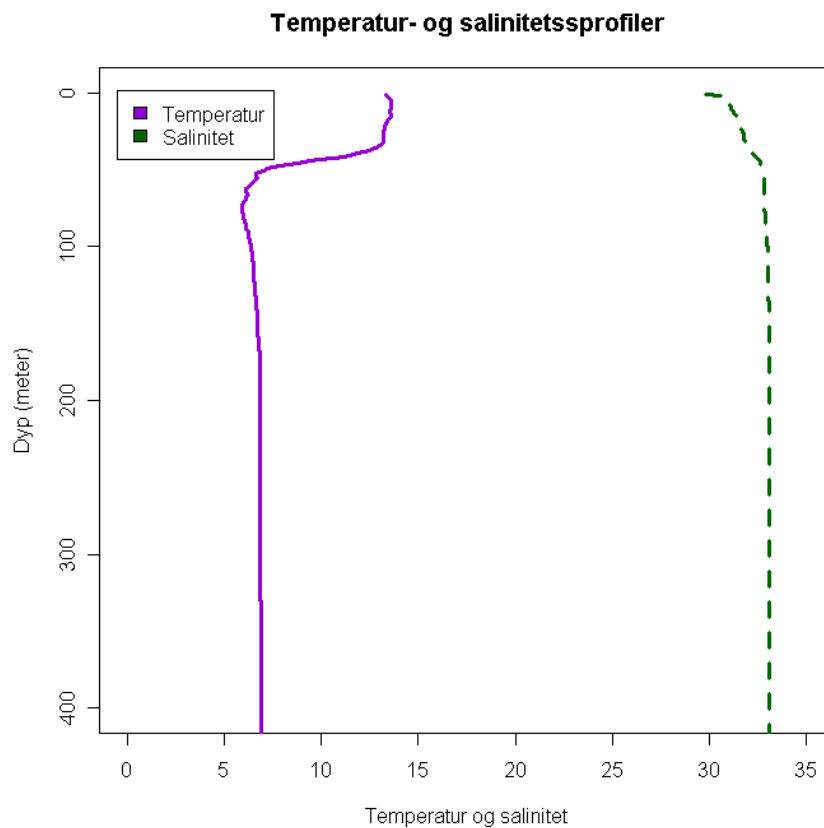
Kryssfilterdetektering ble utført på henholdsvis 38 (skrogmontert svinger, samt bunnmonterte fra 2007) og 200 kHz dataene. Det denne detekteringen gjør er å lokalisere targets i Amp-ekkgogrammet v.h.a. en billedbehandlingsalgoritme, og så inkludere alle underliggende data – også slike som opprinnelig kan være forkastet i SED-ekkgogrammet. Prosedyren kan også

fjerne uønskede targets og forbedre utfiltreringen av støy. Amp-ekkgrogrammene vil ikke endres av denne prosedyren, men bruk av kryssfilterdetektering vil øke datagrunnlaget for den type registreringer man ønsker å se på (i SED-ekkgrogrammene) (Balk & Lindem 2006).

3. Resultater

3.1 Hydrografiske målinger – CTD

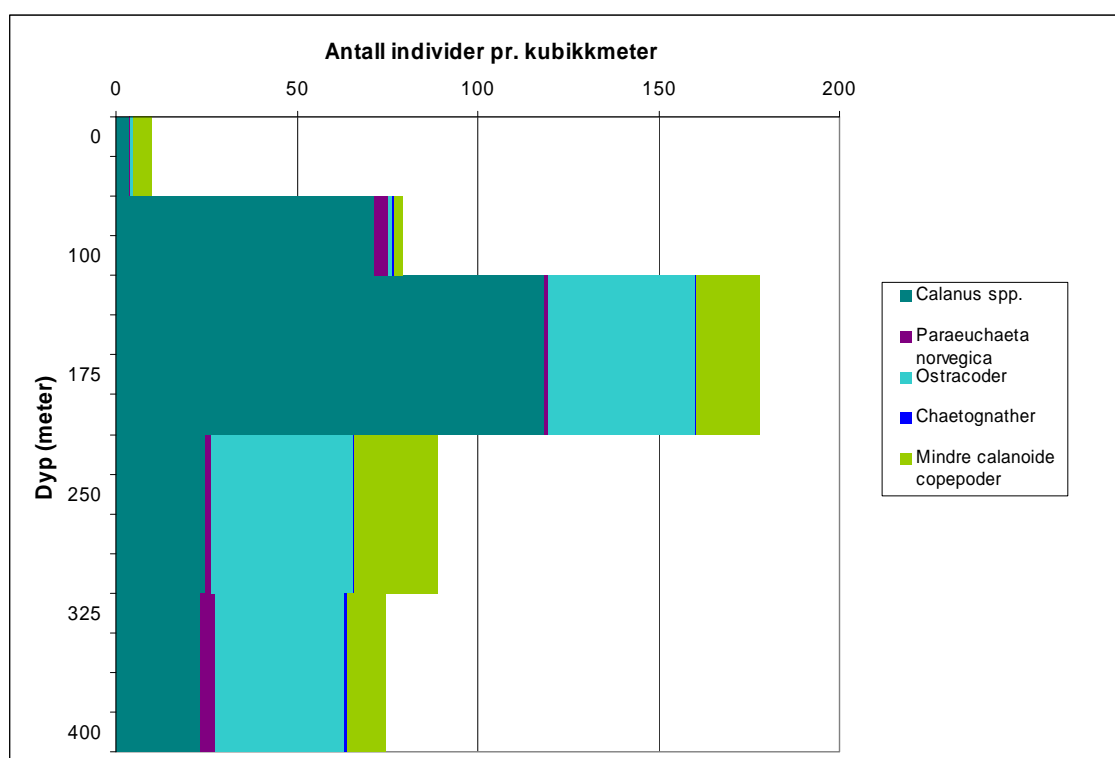
CTD-målingene viser at temperaturen (Fig. 7) lå rundt 13 °C i de øverste 35 m av vannsøylen. Derfra og ned til ca 50 m falt temperaturen betraktelig, mens den videre nedover i dypet var tilnærmet konstant mellom 6 og 7 °C. Saltholdigheten lå på ca 30 ‰ over 10 m (Fig. 7), og økte gradvis til ca 33 ‰ ved 50 m. Derfra og nedover i dypet lå saltholdigheten konstant på 33 ‰.



Figur 7. Temperatur (—) og saltholdighets (---) profilene fra Lurefjorden oktober 2006 som en funksjon av dypet.

3.2 Mesozooplankton

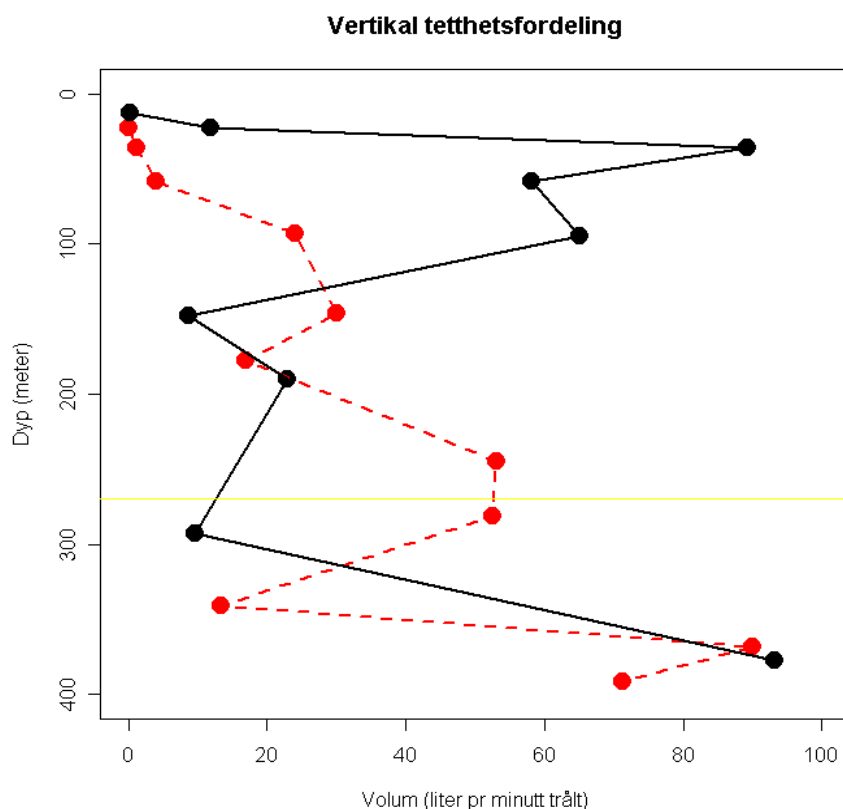
Antallet mesozooplankton var høyest mellom 100 og 200 meters dyp om dagen (Fig. 8), hvor *Calanus* spp. var den mest tallrike slekten, med ca 120 individer m^{-3} . Antallet *Calanus* fra 50-100 m lå på ca 70 individer m^{-3} . Ellers var det mindre av denne hoppekrepsen i overflatelaget og i de dypere lagene. Ostracoder (*Conchoecia* spp.) var jevnt fordelt fra 100 m og ned, og var den mest tallrike gruppen i de to dypeste lagene, med ca 40 individer m^{-3} . Mindre calanoide copepoder som *Para-* og *Pseudocalanus* var mest tallrike dypere enn 100 m, med høyest antall mellom 200 og 300 m (23 individer m^{-3}). *Paraeuchaeta norvegica* og chaetognather forekom i mindre antall, hvor flest individer ble fanget mellom 300-400 m (men også mellom 50 og 100 m for førstnevnte). Det ble i tillegg registrert 4 stk. mysider, alle fra dybdeintervallet 300-400 meter.



Figur 8. Vertikalfordeling av mesozooplankton om dagen i Lurefjorden, i oktober 2006 (gjennomsnitt av to serier med WP-2 nett).

3.3 Vertikalfordeling av *Periphylla periphylla*

Det ble fanget *P. periphylla* gjennom hele vannsøylen både dag og natt (Fig. 9). Om dagen stod de største mengdene maneter rundt 250 m og ned mot 400 meters dyp, mens mengden var lavest i de øvre 50 meter. Etter solnedgang endret fordelingen seg betraktelig, da særlig i de øvre ~100 m. Også om natten var det høye fangster i det dypeste intervallet (~380 m). Mengden maneter i midtre lag var høyest om dagen.

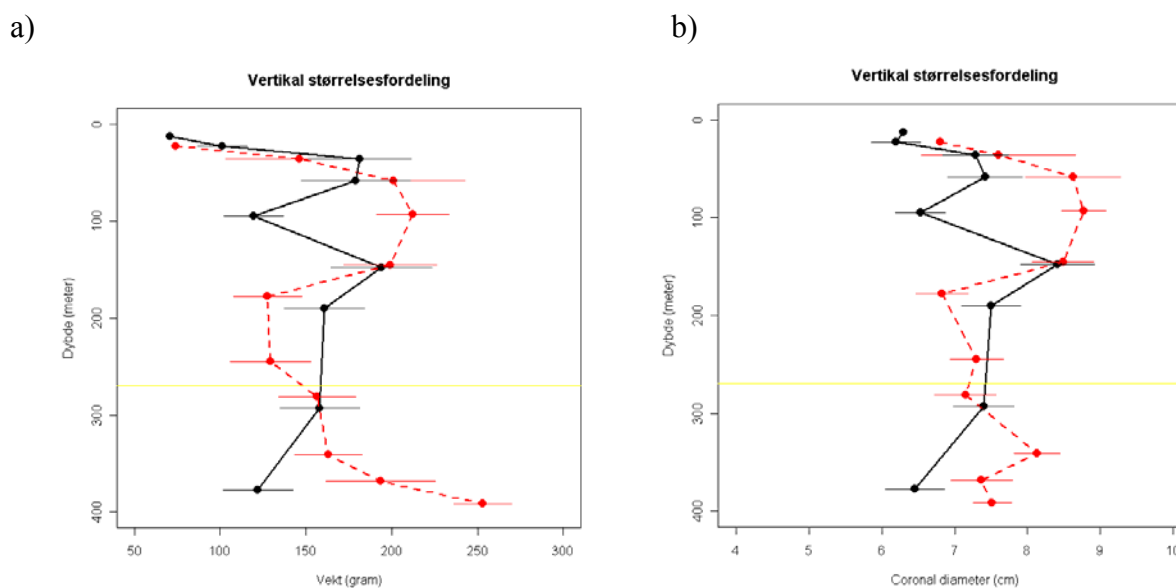


Figur 9. Vertikalfordeling av *Periphylla periphylla* dag (●) og natt (●) i Lurefjorden, oktober 2006. Den gule, horisontale linjen indikerer det dypet hvor det bunnmonterte ekkoloddet var plassert (270 m).

Av det totale antallet maneter undersøkt, ble tentaklene talt hos 28 % av individene, og av disse var det 10 % som hadde færre enn 12 tentakler. De fleste individene som manglet tentakler ble observert fra 100 m og ned om dagen, men 13 % av de som ble talt fra det grunneste trekket om natten hadde mindre enn 12 tentakler. Ellers hadde én manet fanget ved 150 m om dagen ødelagt klokke.

3.4 Størrelsesfordeling med dypet

Ved å se på størrelsesfordelingen i vekt kommer det frem at individene i det øverste laget om dagen var små (vekt 71 gram) (Fig. 10a), mens størrelsen steg videre nedover til 150 meters dyp, for så å avta igjen mellom 175 og 250 m. Maksimal størrelse ble registrert ved ~400 meter, på ca 250 gram. Om natten var det også små individer som befant seg i de øvre lag. Gjennomsnittlig størrelse ved 400 m om natten var på ca 125 gram, mens maksimal størrelse om natten ble registrert ved 150 m, og var på ca 200 gram. Ved 100 og 375 meters dyp var individene mindre om natten enn om dagen. Størrelsesfordeling basert på CD gir stort sett samme bilde (med et uforklarlig avvik ved 350 m), men med mindre utslag (som er naturlig siden vekt går på volum). Ved 100 m og under 300 m er størrelse lavere om natten. Gjennomsnittlig CD strekker seg mellom 6,2 og 8,8 cm, mens vekten strekker seg fra 71 til 253 gram.



Figur 10. Vertikal størrelsesfordeling dag (●) og natt (●) for *Periphylla periphylla* i Lurefjorden, oktober 2006. Størrelsen er gitt i henholdsvis gram (våtvekt) (a) og coronal diameter (b). Den gule, horisontale linjen indikerer det dypet hvor den bunnmonterte svingeren var plassert (270 m). Verdiene er gitt som gjennomsnitt \pm standard feil.

3.5 Krill og fisk – fangstdata

Mengden krill i hvert tråltrekk ble bestemt til liter/dl, vekt eller antall. Tråltrekk 4.3 ble tatt ved ca 15 meters dyp klokken 22:30 den 10. oktober (se Appendiks), og her ble det registrert 1,8 liter krill. Tråltrekket varte 75 sekunder. En annen registrering var på 0,45 liter krill ved 100 meters dyp klokken 14:30 samme dag. Dette var tråltrekk 1.2, og varte i ca 120 sekunder.

Fisking ved ca 25 m om kvelden 12. oktober mellom kl. 19:30 og 20:15 resulterte i at 9 hvitting ble tatt på kroken (Tab. 1). Fire mager var vrengt og 3 var tomme. I de to siste magene ble det funnet til sammen 11 stk. krill og 1 stk. amfipode, alle relativt godt fordøyde (se materialer og metoder for forklaring). For fangstdata, se tabell 1. Tidligere samme dag (ca kl. 15) ble i tillegg 1 stk. sei og 1 stk. makrell tatt på kroken, hvor førstnevnte hadde rester av 3 stk. krill i magen. Verken seien eller makrellen ble tatt vare på for videre undersøkelser.

Tabell 1. Hvittingdata samlet inn torsdag 12. oktober 2006, mellom klokken 19:30 og 20:15, ved 25 meters dyp.

Nr.	Tot. lengde (cm)	St. lengde (cm)	Vekt (g)	Magevekt (g)	Mageinnhold	Fordøyelsesgrad
1	44,0	40,6	676,5	-	Vrengt	-
2	43,5	40,3	385,5	5,5	Tom	-
3	39,0	36,3	465,6	5,3	5 krill, 1 amfipode	3, 4, 5
4	51,5	47,6	1226,0	13,6	6 krill	5
5	47,7	44,3	843,0	22,0	Vrengt	-
6	39,1	36,7	490,2	4,7	Oppsvulmet, men tom	-
7	36,5	34,3	406,8	3,4	Vrengt	-
8	48,2	45,0	901,5	7,2	Oppsvulmet, men tom	-
9	45,1	42,2	703,5	-	Vrengt	-

I trålfangstene ble det fanget 4 stk. *Maurolicus muelleri* (laksesild), hvorav 3 ble fanget ved ca 100 m om dagen, og 1 nær overflaten om natten. Det ble fanget 5 stk. *Benthosema glaciale* (nordlig lysprikkfisk), alle under 350 m (4 dag, 1 natt, med størrelser fra 7 til 9,9 cm). I tillegg ble det registrert 22 stk. *Pasiphaea* sp. under 150 m om dagen, og spredt i hele vannsøylen om natten.

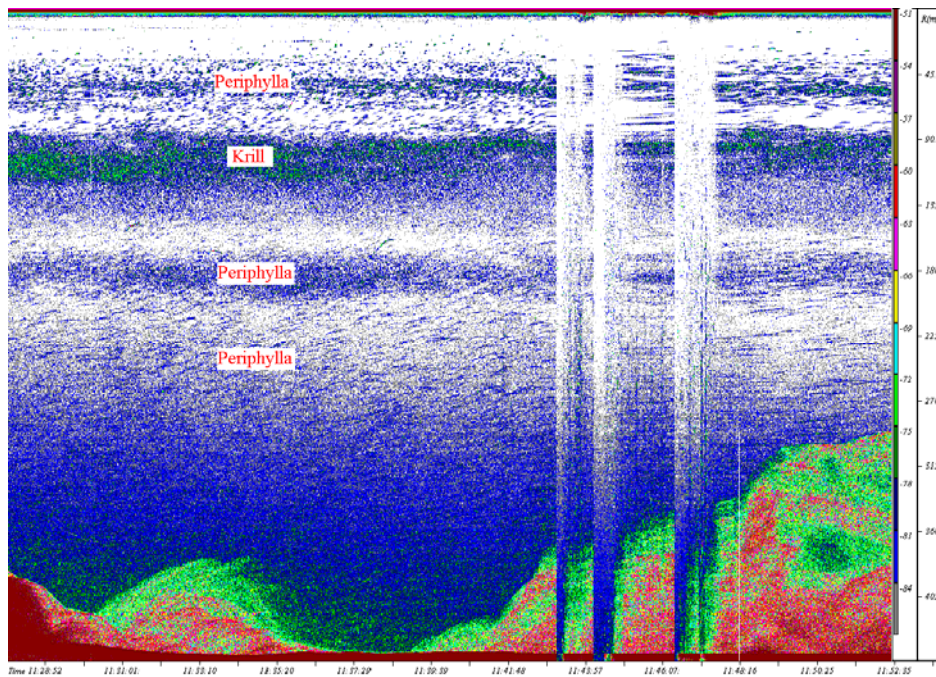
3.6 Akustiske resultater

Ekkogrammene som følger er hovedsakelig fra 12. oktober 2006, mellom kl. 11 og midnatt, da båten lå i ro. I tillegg er noen ekkogrammer hentet fra data (Kaartvedt; ikke publisert) samlet inn den 23. januar 2007.

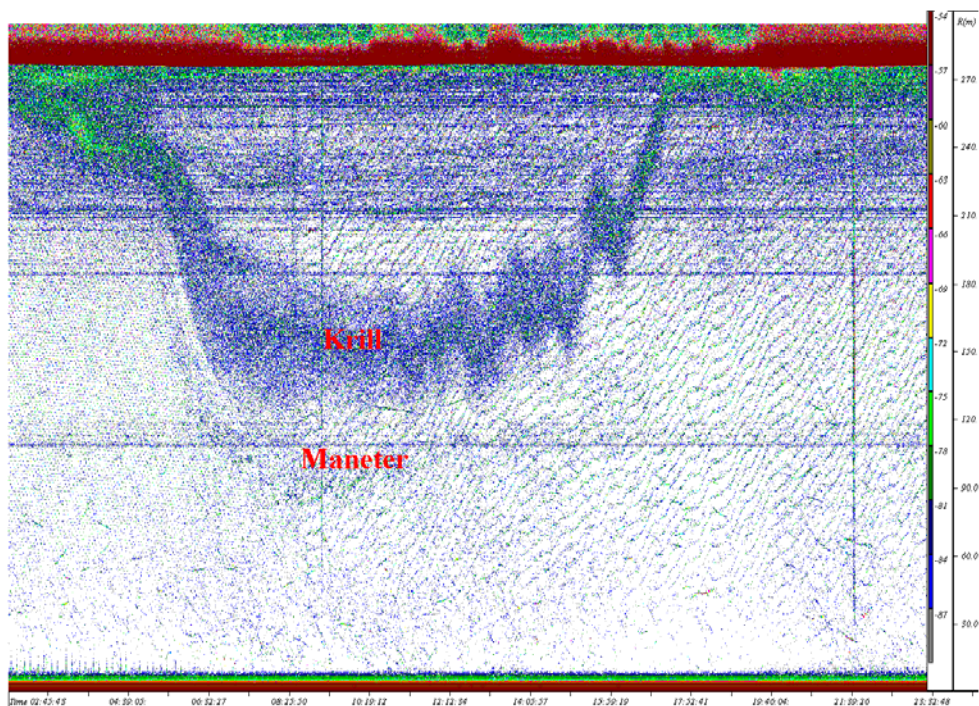
3.6.1 Vertikalfordeling til *Periphylla periphylla* og *Meganycitiphanes norvegica*

4 tydelige SL ble registrert i Lurefjorden (Fig 11). Om dagen stod et SL ved ca 50 meters dyp (Fig. 11). Basert på TS-verdier rundt -58 dB (38 kHz; se senere), og sett ut i fra trålfangstene (se Appendiks), tilskrives dette laget *Periphylla periphylla*. Under stod et lag som oppholdt seg mellom 70 og 140 m om dagen, altså rett under det øvre manetlaget (Fig. 11). Dette laget utgjøres av krill, da trålfangster tatt ved 100 m om dagen gav betydelige mengder krill, og laget hadde andre akustiske egenskaper enn manetregistreringene (Fig. 12, 13 og 14). Et tredje lag stod mellom 150 og 200 m om dagen (Fig. 13), og kan tilskrives *Periphylla*. Trålfangster tatt ved dette dypet om dagen gav store mengder maneter, og TS-verdier tilsvarende *Periphylla* (~-60 dB (38 kHz)) ble registrert (se senere). Fra 200 m og ned til bunnen stod det fjerde SL (Fig. 15), og de store trålfangstene fra dypet bekrefter at dette var *Periphylla periphylla*. Manetene innad dette laget så ut til å utføre mindre vandringer innad laget (Fig. 15), og svømte med en hastighet på $\sim 1 \text{ cm s}^{-1}$.

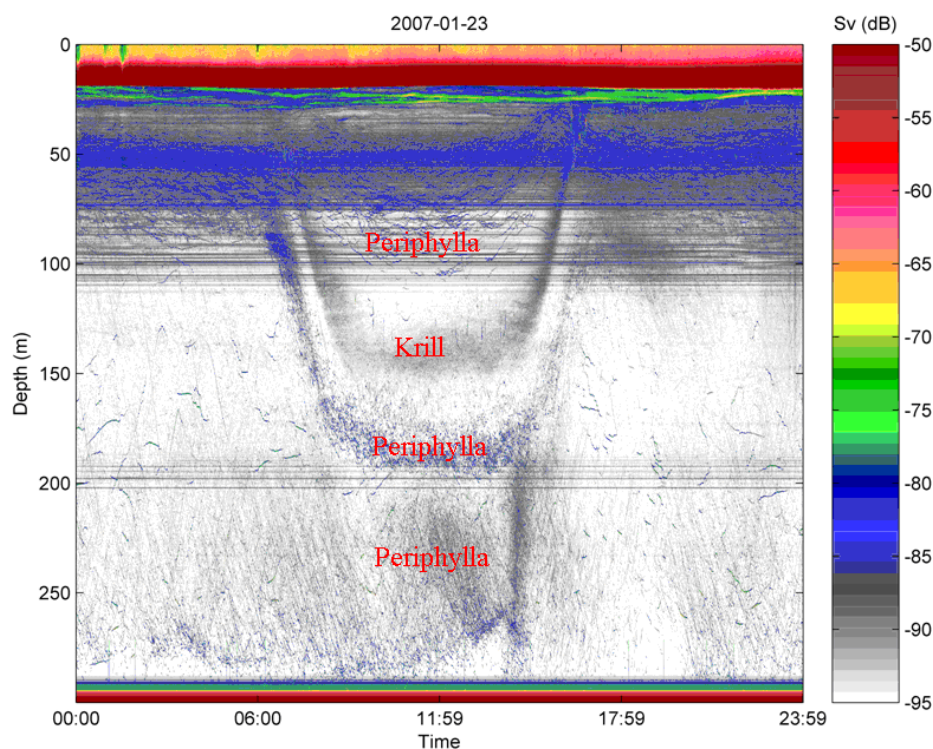
Alle lag vandret oppover i vannsøylen ved solnedgang (Fig. 12-14), og lyset på dekk ble slått av for ikke å forstyrre de døgnvandrende individene.



Figur 11. SL (38 kHz skrogmontert) av maneter og krill ca kl. 11:30 fra hele vannsøylen, 12. oktober 2006. Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått (hvitt) er svakest. Bunnen sees som en brun ”strek”, og kraftig ekko i vannmassene over bunnen er side-ekko fra nærliggende fjellvegger.

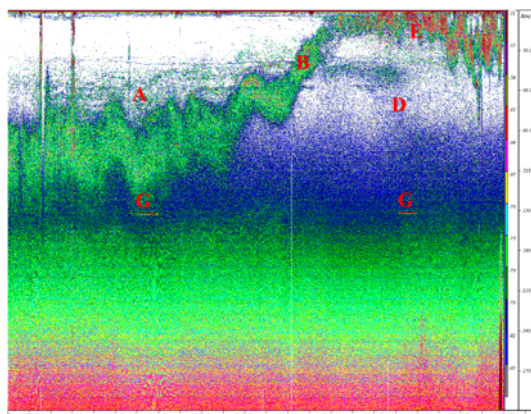


Figur 12. Døgnvandringsmønsteret til krill og nedre manetlag i Lurefjorden 12. oktober 2006, registrert med det bunnmonterte ekkoloddet (38 kHz). Det er mye støy på ekkogrammet (”bølgete” blågrønne linjer), men likevel mulig å se en opp- og nedvandring av krill og maneter. Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått (hvitt) er svakest. Overflaten sees som en kraftig, brun strek.

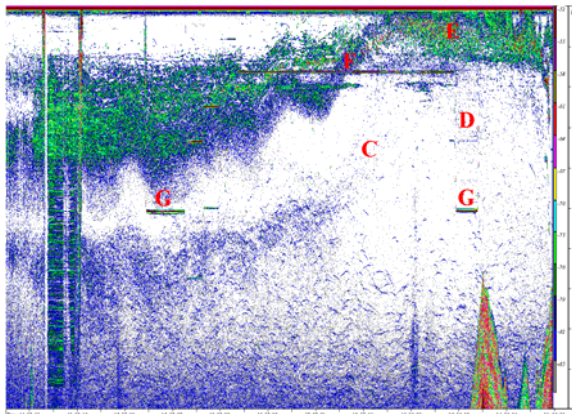


Figur 13. Døgnvandringsmønsteret til *Periphylla periphylla* og *Meganctiphanes norvegica* den 23. januar 2007. Dataene er samlet inn av det bunnmonterte ekkoloddet (38 kHz). Det kommer frem av figuren at ett lag med maneter stod rundt 75 m om dagen, mens ett annet stod mellom 150 og 200 m. Mellom disse manetlagene stod et krilllag ved ca 130 m. Fra 200 m og ned stod en tredje gruppe maneter om dagen. Alle grupperinger vandrer opp om natten, men det indikeres også en puls av maneter som returnerer til dypere lag tidlig på natten. Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått (hvitt) er svakest. Overflaten sees som en kraftig, brun ”strek”.

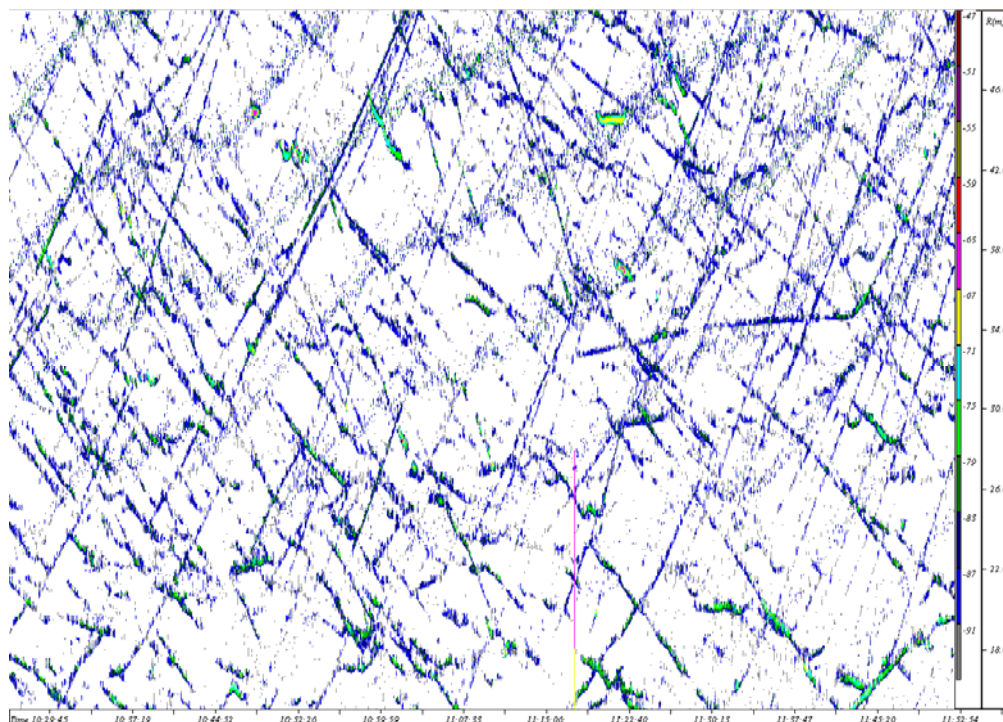
a)



b)



Figur 14. Ekkogrammer torsdag 12. oktober 2006, fra 0 til 270 m, ca kl. 11 til midnatt, i 120 kHz (a) og 38 kHz (b) frekvens (skrogmonterte svingere). Et øvre manetlag lå ved 50 m om dagen (A). Døgnvandrende krill (B) krysser dette laget ved ca 30 meters dyp. Et dypere manetlag (C) vandrer opp fra 150-200 meters dyp. Etter få timers mørke svømmer en del maneter nedover igjen (D). Maneter, krill og fisk opptrådte sammen i øvre lag om kvelden (E). Det nedsenkbare ekkoloddet ble benyttet dette døgnet, og kan sees ved 50 m (F) og 150 m (G). Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått (hvitt) er svakest.



Figur 15. Ekkogram (38 kHz bunnmontert) fra 12. oktober 2006 ca kl. 11 (GMT) ved 220-255 m, som viser det dype manetlaget. Hver ”strek” utgjør en enkelt manet, mens brede, mer diffuse bånd er elektrisk støy. Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått (hvitt) er svakest.

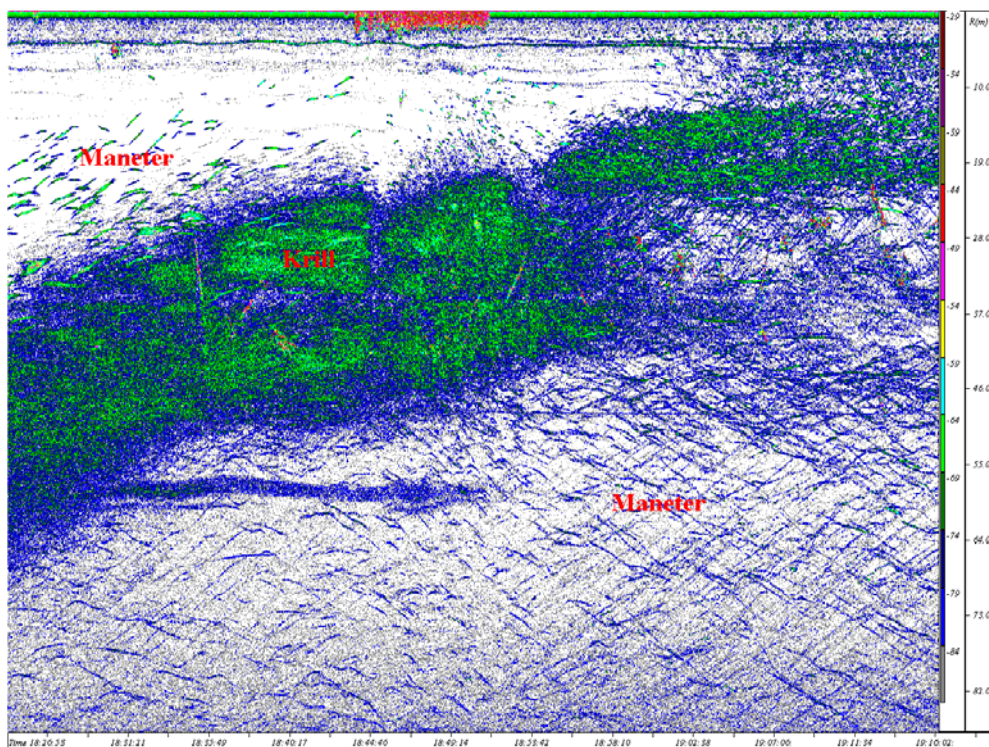
Vertikale vandringsmønstre

Det øvre manetlaget (herfra referert til som det grunne manetlaget) svømte opp mot overflaten om kvelden, men svømte så ned igjen. Dette vandringsmønsteret er synlig både i oktober 2006 og januar 2007 (Fig 13, 16). På vei ned passerte det grunne manetlaget krillen på vei opp (Fig. 16). Det forekom en kort stund en ansamling av *Periphylla*, krill og fisk, før krillaget la seg i overflaten (Fig. 14a og b), etterfulgt av maneter som kom svømmende opp fra dypere lag (f.eks. Fig. 17).

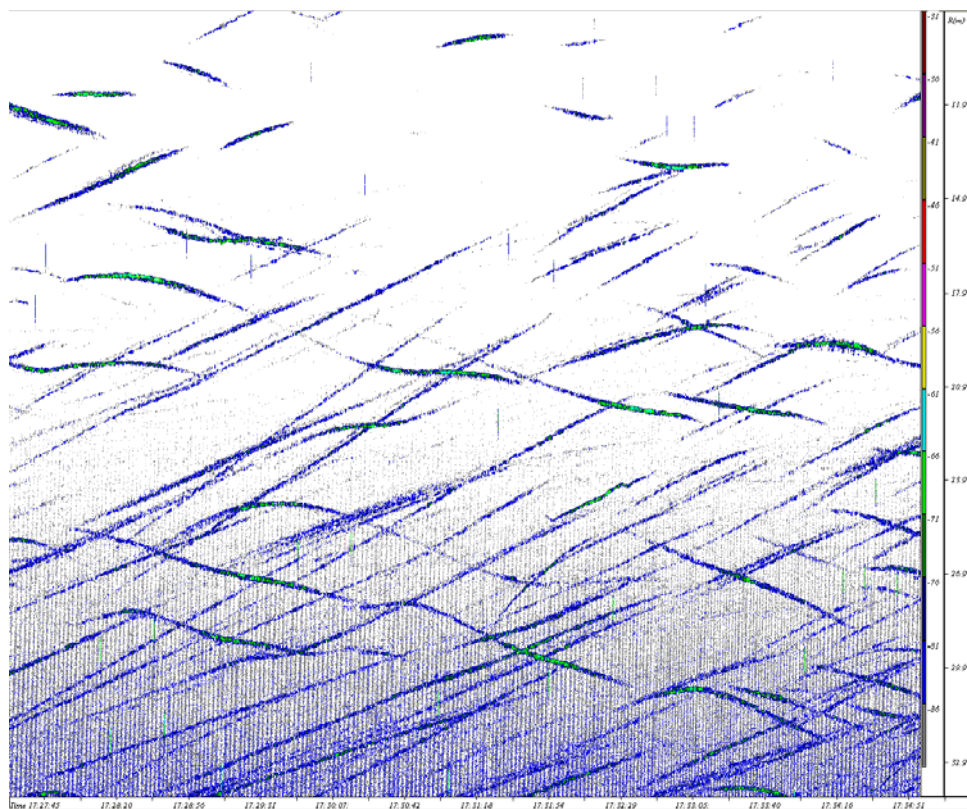
Det ble registrert en del maneter i dypet selv etter mørkets frambrudd (Fig. 18), men i lavere antall enn tidligere på dagen.

Litt senere på kvelden (ca kl. 21) ble en større mengde maneter observert svømmende nedover i vannsøylen igjen (Fig. 19), og kl. 22:30 ble en puls av nedoversvømmende maneter (TS ~ -75 dB) registrert i dypet (Fig. 20).

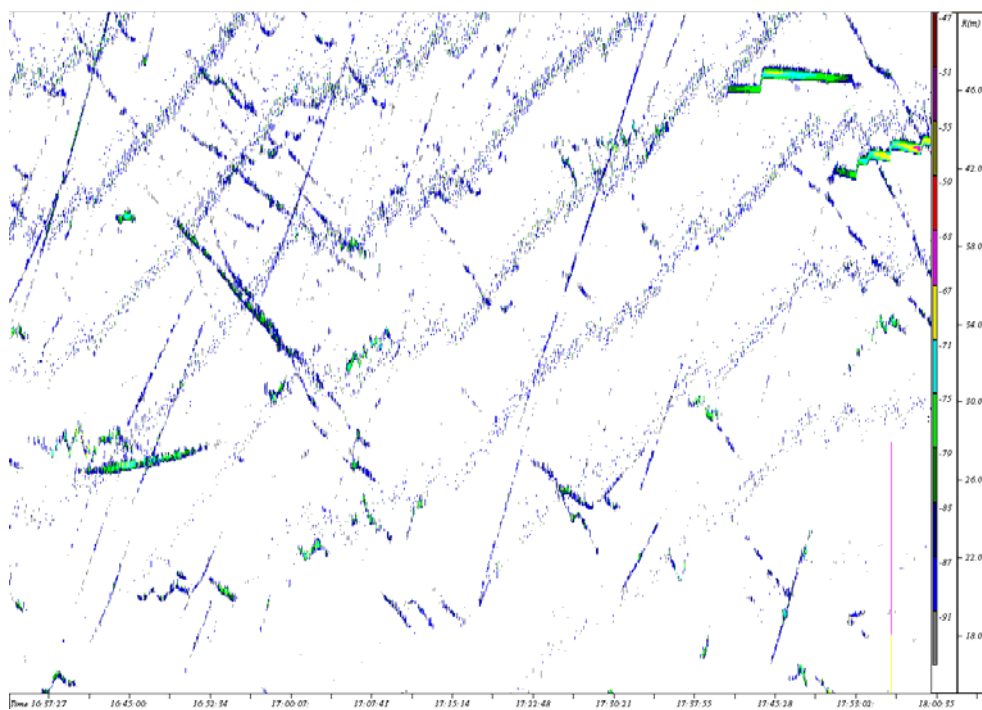
I overflaten ble manetene registrert under og i nederste del av krillaget utover kvelden (Fig. 21), før de forflyttet seg nedover ved morgengry.



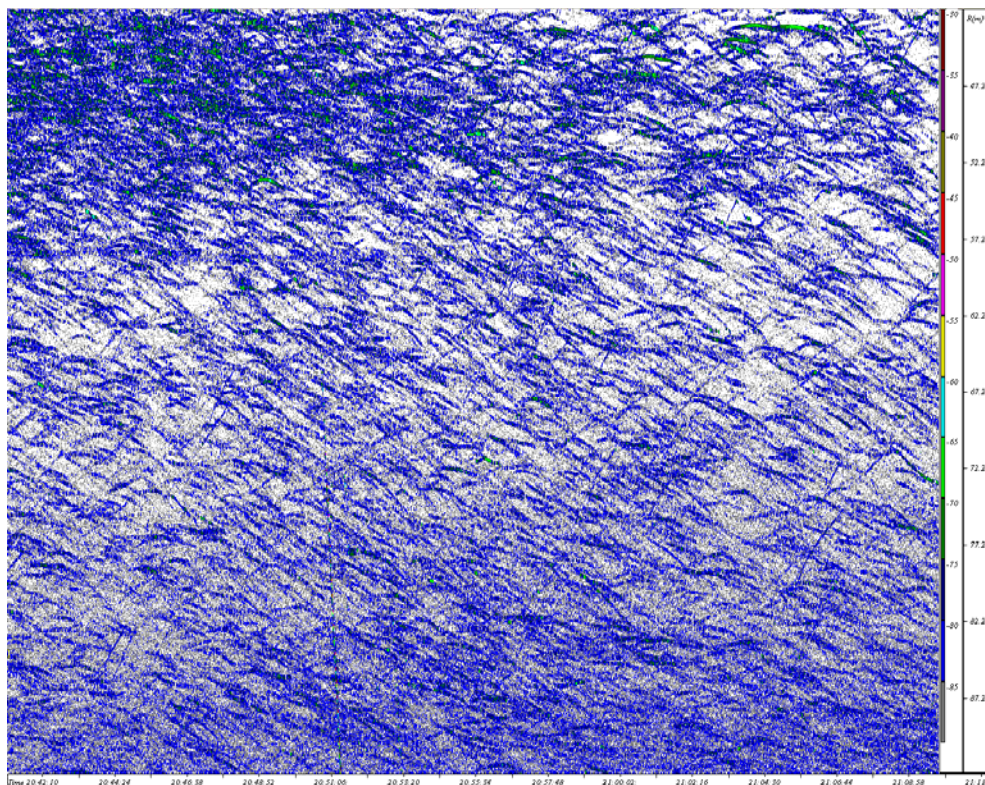
Figur 16. Ekkogram (38 skrogmontert) fra 12. oktober 2006, ca kl. 18:50 ved 0-85 m, hvor døgnvandrende krill krysser det øvre manetlaget. Fisk er synlig som korte, røde ekko. Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått (hvitt) er svakest.



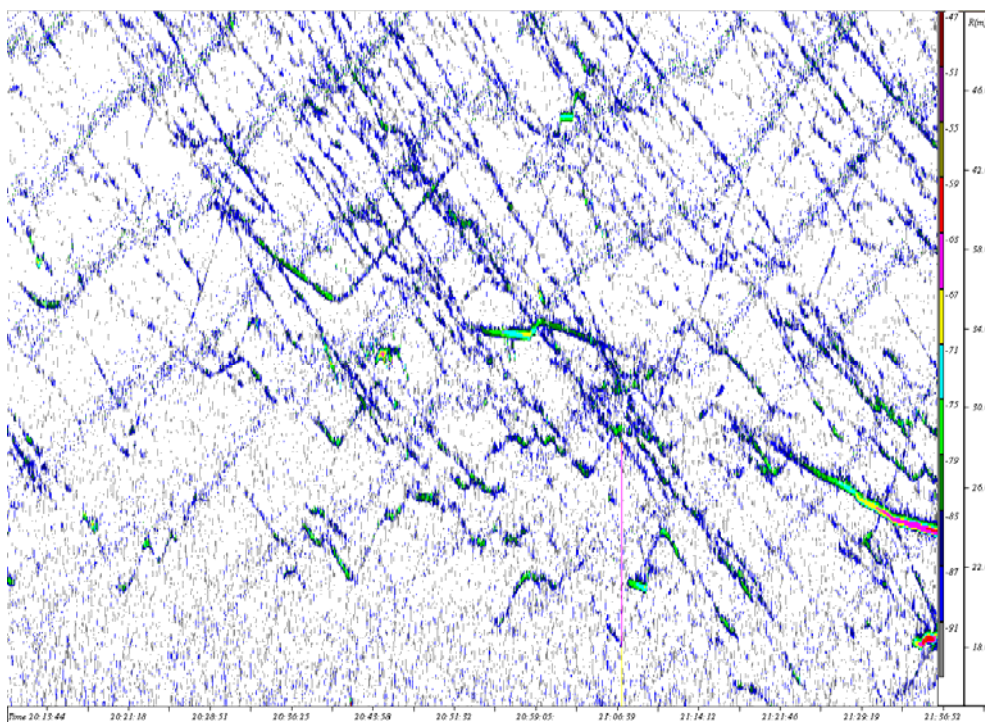
Figur 17. Ekkogram (200 kHz) fra 12. oktober 2006, ca kl. 17:30 (GMT) som viser enkeltindivider av maneter (hver "strek") ved 50-80 m. Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått (hvitt) er svakest.



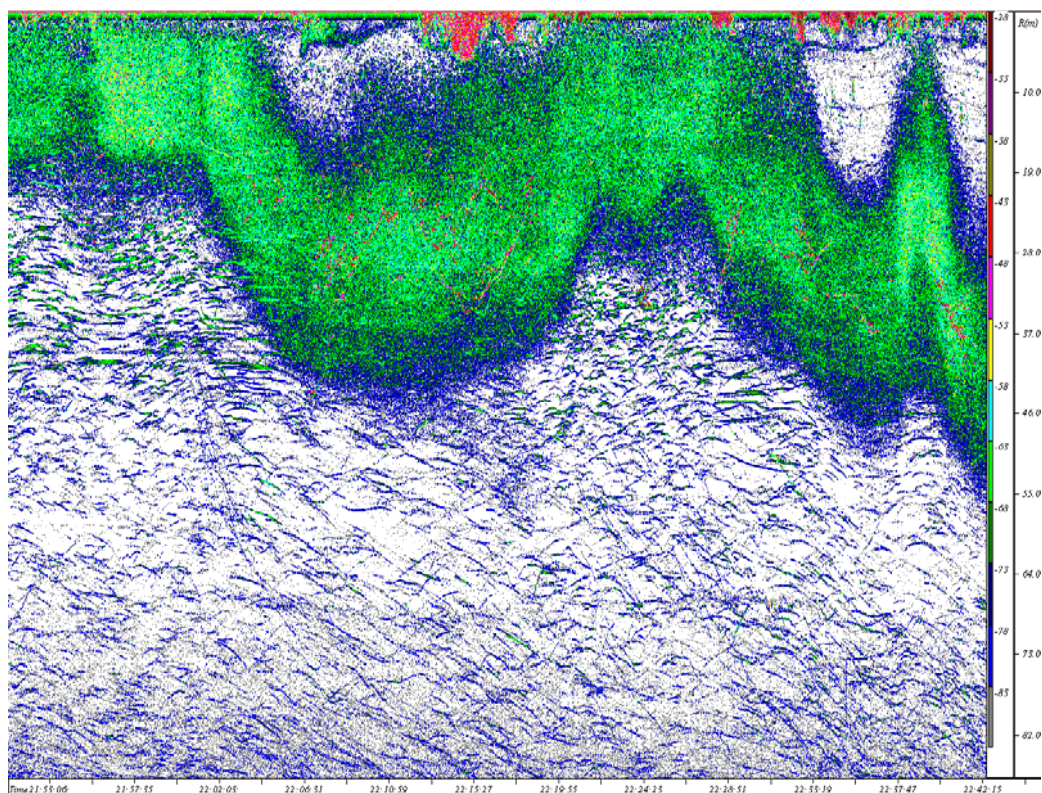
Figur 18. Ekkogram (38 kHz bunntmontert) fra 12. oktober 2006, ca kl. 17 (GMT) ved 220-255 m. Smale blå, og distinkte grønngule "streker" er individuelle maneter; brede, mer diffuse bånd er elektrisk støy. Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått (hvitt) er svakest.



Figur 19. Ekkogram (120 kHz) fra torsdag 12. oktober 2006, ca kl. 21 ved 50-90 m som viser tette registreringer av individuelle maneter. Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått (hvitt) er svakest.



Figur 20. Ekkogram (38 kHz bunnmontert) fra 12. oktober 2006, ca kl. 21:30 (GMT) ved 220-255 m. Smale blå streker, og distinkte kraftigere ekko er individuelle maneter; brede, mer diffuse bånd er elektrisk støy. Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått (hvitt) er svakest.

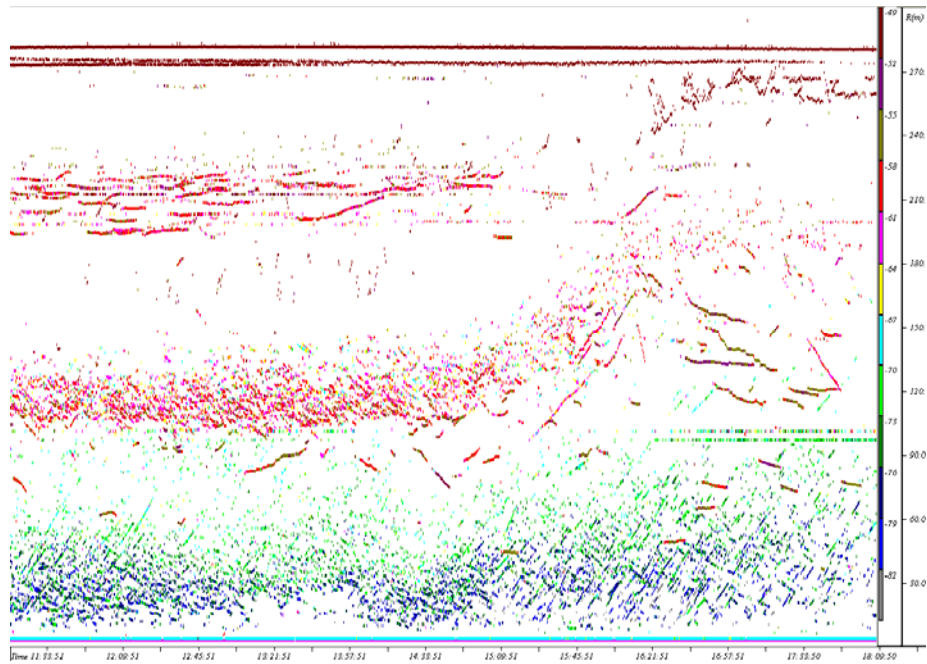


Figur 21. Ekkogram (38 kHz skrogmontert) fra 12. oktober 2006, ca kl. 22 ved 0-80 m. Det tette, grønne laget utgjøres av krill, og fisk i krillaget kan sees som røde streker. Enkeltmaneter kan sees under krillaget. Dykking av ekkolag er knyttet til at lyset på dekk slås på. Kraftig røde ekko i overflaten er ”propellvann”. Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått (hvitt) er svakest.

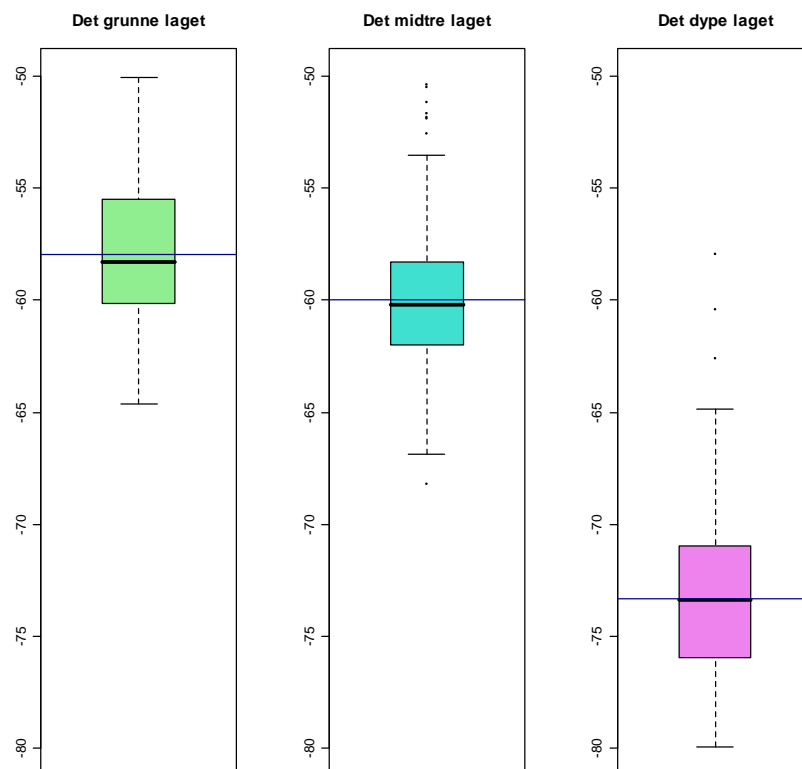
TS-fordeling til *Periphylla periphylla*

De akustiske registreringene fra det bunnmonterte ekkoloddet (38 kHz) viste svakere ekkoregistreringer (mindre individer) for manetene som stod i dypet om dagen (under 200 m) enn for dem som stod høyere i vannsøylen (Fig. 22).

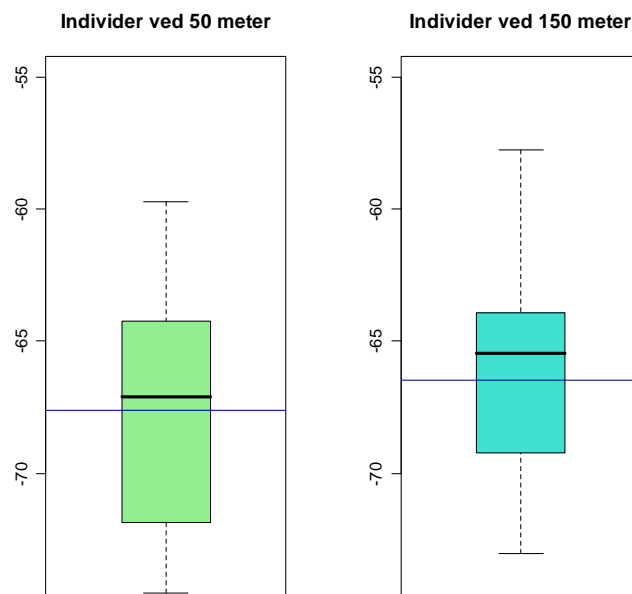
Gjennomsnittlig TS-verdi i dypet var ~ -74 dB, mens den var ~ -60 dB i vannet over (Fig. 23). TS-registreringer gjort ut fra 200 kHz (Fig. 24) ga ingen tydelig forskjell i størrelse mellom de to øvre lagene.



Figur 22. SED-ekkgogram (38 kHz bunnmontert) fra 23. januar 2007, ca kl. 16:00 (GMT) fra 0-290 m, som viser manetlagene (innzooming av Fig. 13). Fargeskala angir ekkostyrke (TS), der brunt er sterkest og grått (hvitt) er svakest.



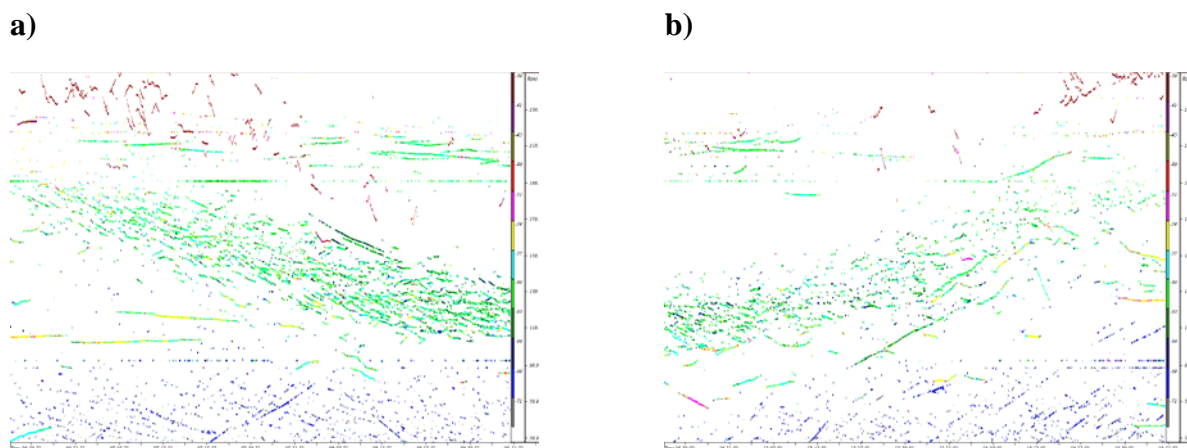
Figur 23: TS-fordeling (38 kHz) til individer ved 50 (■), 150-200 (■) og under 200 (■) m om dagen (n = 200), presentert som boxplott hvor median og kvantiler er markert. Ytterpunktene indikerer minste og høyeste verdi, mens enkeltstående "prikker" er uteliggere. Blå linje gir gjennomsnitt. TS er målt ut i fra data som ligger til grunn for Fig. 22.



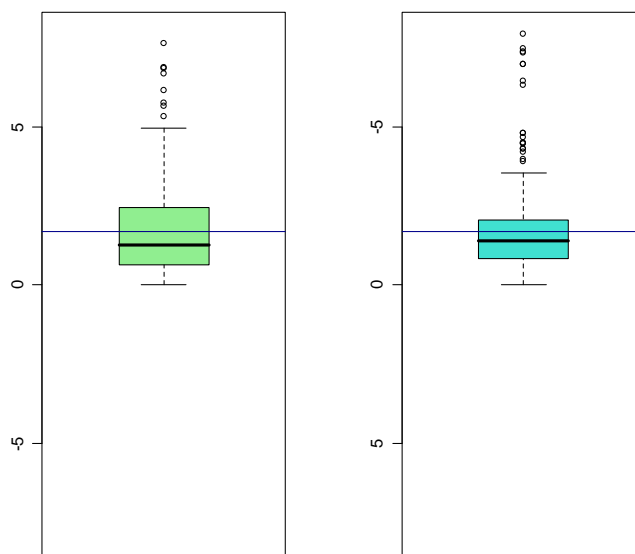
Figur 24: TS-fordeling til individer ved 50 (■) og 150 (■) m om dagen ($n = 60$), målt ut i fra nedsenkbart ekkolodd (200 kHz). Fordelingen er presentert som boxplott hvor median og kvantiler er markert. Ytterpunktene indikerer minste og høyeste verdi, mens enkeltstående ”prikker” er uteliggere. Blå linje gir gjennomsnitt.

Svømmehastighet til *Periphylla periphylla*

Svømmehastigheten til *P. periphylla* ble målt i Sonar5_pro (Balk & Lindem 2007) ved å utføre automatisk tracking på individene vist i Fig. 25. Dette er data samlet inn 23. januar 2007, og viser opp- og nedvandringen til maneter i Lurefjorden. Individer av *Periphylla periphylla* observert svømmende nedover om morgenen (Fig. 25a) og oppover igjen om ettermiddagen (Fig. 25b) svømte med en gjennomsnittlig svømmehastighet på $\sim 2 \text{ cm s}^{-1}$ (Fig. 26).



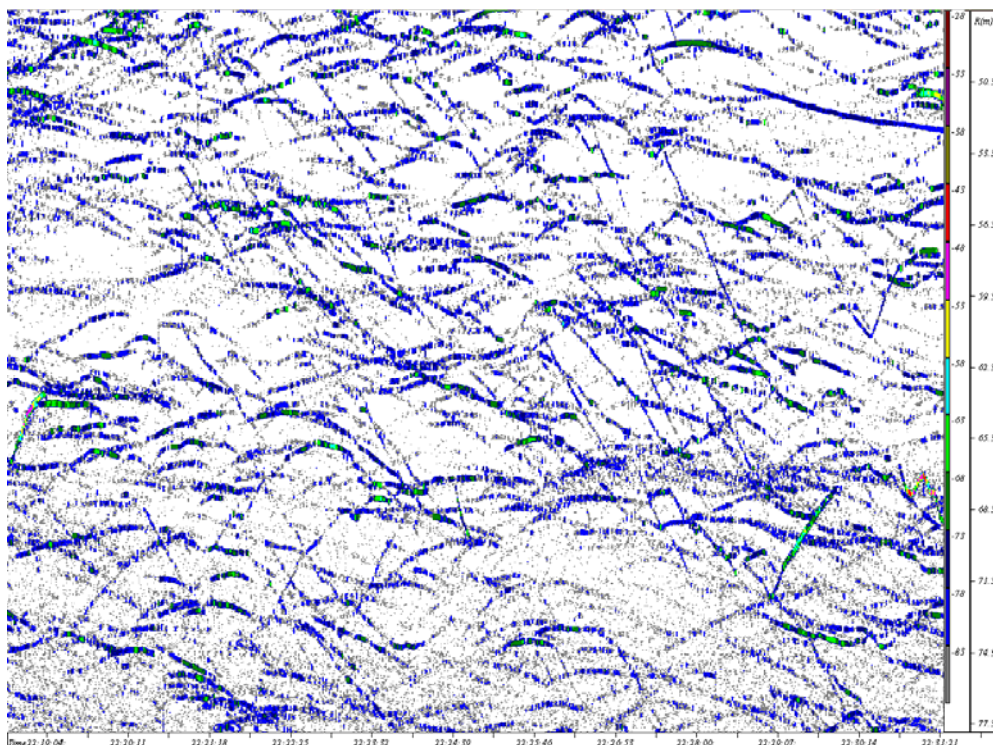
Figur 25. SED-ekkoogram (38 kHz bunnmontert) av maneter på vei ned (a) og på vei opp (b) 23. januar 2007. Ser også maneter under det vandrende laget, som svømmer opp og ned uavhengig av retningen til de døgnvandrende individene. Fisk er synlig som rødbrune ekko. Tiden er gitt i GMT. Fargeskala angir ekkostyrke (TS), der brunt er sterkest og grått (hvitt) er svakest.



Figur 26. Svømmehastighet under opp- (■) og nedvandring (■) den 23. januar 2007 ($n=220$), presentert som boxplott hvor median og kvantiler er markert. Ytterpunktene indikerer minste og høyeste verdi, mens enkeltstående "prikker" er uteliggere. Blå linje gir gjennomsnitt, og ligger på $\sim 2 \text{ cm s}^{-1}$. Svømmehastigheten er målt ut i fra data som ligger til grunn for Fig. 25.

Et mål for mulige maksimale svømmehastigheter ble oppnådd ved å måle vertikalhastigheter for individer som umiddelbart dykket når lyset ble slått på for utføring av arbeid på dekk. I disse periodene ble en rekke individer observert svømmende vekk fra overflaten (Fig. 27).

Individene svømte med hastigheter opp i 17 cm s^{-1} , og ekkoregistreringer gjort tilsvarte *Periphylla*.



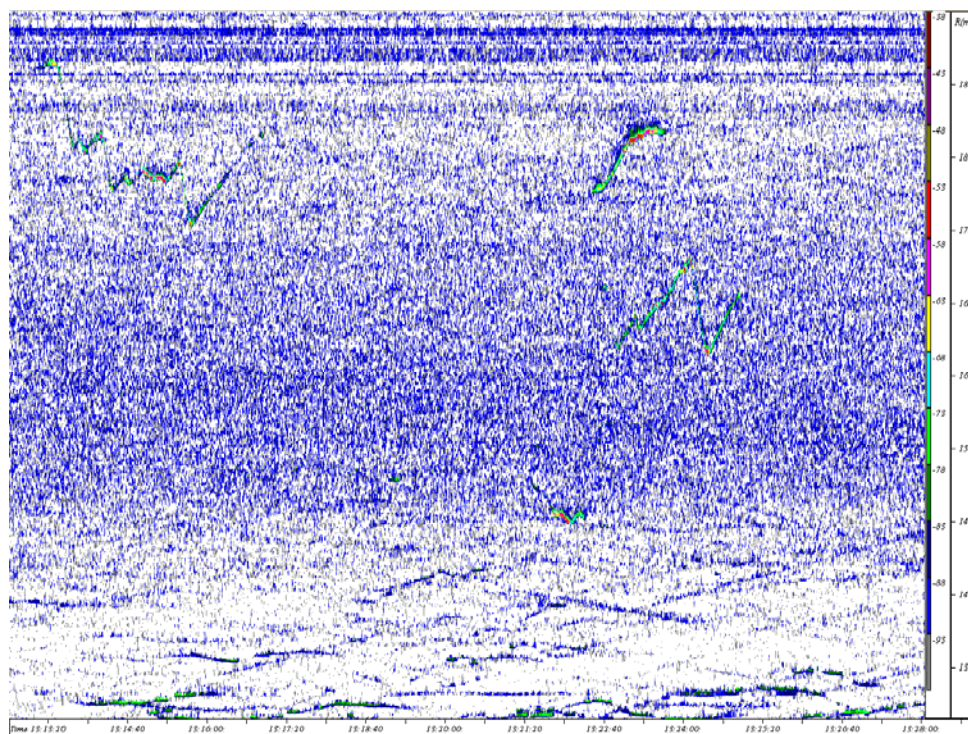
Figur 27. Ekkogram (120 kHz) fra 12. oktober 2006, ca kl. 22:30 ved 50-75 m, som viser maneter som dykker når lyset på dekk slås på. Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått (hvitt) er svakest.

Omtrent samtidig som maneter ble registrert svømmende vekk fra overflatelyset, ble også krillen registrert å endre adferd. Krillaget flyttet seg 10-20 m nedover i vannet da lyset på dekk var på, men svømte tilbake opp da lyset ble slått av (Fig. 21). Krillen ble ellers stående i øvre lag utover kvelden (Fig. 21).

3.6.2 Fiskedata

Om dagen stod fisk både innad i og i ytterkantene til krillaget (Fig. 28). Fisken var som regel adskilt fra manetene, med lite overlapp mellom manetene og krillen om dagen (jfr. også tidligere diskusjon). Fiskene fulgte krillen opp i øvre vannlag om kvelden. Som nevnt

tidligere passerte krillen (og fisken) det øvre manetlaget ved 30 meters dyp, mens alle tre arter stod sammen i øvre lag utover kvelden (Fig. 21).



Figur 28. Ekkogram (38 kHz bunnmontert) fra 23. januar 2007, ca kl 13 (GMT) ved 80-140 m. Krill framstår som diffuse, blå ekko, og det er enkelte kraftigere fiskeekko i krillaget. Enkeltindivider av maneter sees under krillaget. Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått (hvitt) er svakest.

4. Diskusjon

Denne undersøkelsen har vist at individer av *Periphylla periphylla* i Lurefjorden fordeler seg i ulike lag i vannsøylen, der individene synes å ha ulike svømme- og døgnvandringsmønstre. Det er ikke klare indikasjoner på at *Periphylla* fordeler seg i vannsøylen i henhold til predasjonsfare, men dette kan heller ikke utelukkes p.g.a. det relativt beskjedne datamaterialet som foreligger. I den grad manetene fordeler seg i forhold til føde tyder dette på at manetene i de ulike lagene har ulike fødepreferanser. Mesozooplankton ble kun samlet om dagen i Lurefjorden i 2006, og derfor er det noe usikkerhet knyttet til manetenes fødetilbud om natten. Det antas imidlertid at døgnvandrende krill utgjør den største forskjellen i fødetilbud i øvre lag mellom dag og natt (se nedenfor). Lys er vist å utløse en fluktreaksjon hos *Periphylla*. Manetene svømte opp i varmere vann om natten, men hvordan fysiske faktorer (temperatur, saltholdighet og adveksjon) påvirker manetenes adferd krever nærmere undersøkelser.

Metodene som ble benyttet viste seg vel egnet til studiene av *Periphylla*. Maneter, krill og fisk ble alle registrert akustisk, og det var gjennomgående små problemer knyttet til å skille mellom disse organismene i ekkogrammene. Den lukkbare trålen gjorde det mulig å hente maneter ut fra hele vannsøylen både dag og natt, og det antas at tråltrekkene gir en relativt god representasjon av størrelses- og tetthetsfordelingen til *Periphylla*.

Trålen har imidlertid forholdsvis stor maskevidde (20 cm nær åpningen), så små individer kan også ha blitt presset ut gjennom maskene igjen. Det er ikke mulig å vite i hvilken grad dette har påvirket resultatene i denne studien, men andelen små individer (23,5 %) var relativt lav sammenlignet med 90 % hos Youngbluth og Båmstedt (2001), hvor andre metoder ble benyttet.

Størrelsesfordelingen til gelatinøse organismer kan også evalueres ut i fra TS-målinger (Mutlu 1996, Brierley *et al.* 2001), men TS er vist å variere med adferd, avstand fra svingeren og mellom frekvenser (bl.a. Mutlu 1996; Brierley *et al.* 2001; Klevjer 2006). Det er tidligere vist at migrasjon kan endre TS hos *Periphylla* (Klevjer 2006), hvor oppvandrende individer gir lavere TS enn individer som beveger seg horisontalt. Dette kan ha påvirket TS-fordelingen i det dype laget (under 200 m), da disse individene utfører mindre vandringer innad i laget om dagen. Fordi manetene er spredt i vannsøylen, vil avstanden fra svingeren variere. Det nedsenkable ekkoloddet benyttet i denne studien ga god oppløsning, og vil redusere, men ikke

eliminere avstand fra svingeren som en feilkilde ved størrelsesbestemmelse. TS-verdier (fra ulike SL) ble ikke sammenliknet på tvers av frekvens.

Automatisk tracking har en viss usikkerhet knyttet opp mot seg, der bl.a. ekko kan feilaktig inkluderes i et track eller ekko fra ett individ kan deles opp i flere fragmenter (registreres som flere individer). Dette skyldes som regel innstillingene satt av programmet, og kan i en del tilfeller justeres. Usikkerheten øker med økende tetthet av ekkoregistreringer i ekkogrammet. Dette antas allikevel å være av minimal betydning i denne studien, da tettheten av ekko var lav (som sett av SED-ekkkogrammene). Enkeltekko kan ha blitt delt opp og tolket som flere individer, men dette vil trolig ikke ha noen større innvirkning på målingene av TS og svømmehastighet presentert her.

4.1 Fødefordeling til *Periphylla periphylla*

Tidligere studier har vist at *Periphylla* spiser copepoder (hovedsakelig *Calanus* spp. og *Paraeuchaeta norvegica*), chaetognather, ostracoder og krill (Fosså 1992; Youngbluth og Båmstedt 2001; Sötje *et al.* 2007; Sørnes *et al.* 2008).

4.1.1 Mesozooplankton og krill

Calanus spp. var den vanligst forekommende slekten i Lurefjorden i 2006, og de fleste individene stod i dybdeintervallet 100-200 m. Det er kjent at *Calanus* går inn i en overvintringsmodus mot sensommeren og høsten (Hind *et al.* 2000; Bagøien *et al.* 2001), hvor de står dypere i fjordbassenget (100-250 m ifølge Bagøien *et al.* (2001)). *Calanus* spp. er påvist gjentatte ganger i magen til individer av *Periphylla* (Fosså 1992; Youngbluth & Båmstedt 2001; Sørnes *et al.* 2008), og antas å være en viktig fødeorganisme for denne maneten. Selv om antallet *Calanus* var høyest mellom 100 og 200 m i den aktuelle studien, fantes de spredt i hele vannsøylen.

Overvintrende *Calanus* utfører ikke vertikal døgnvandring (Baliño & Aksnes 1993), og har lik fordeling natt som dag i en høst-vintersituasjon (Bagøien *et al.* 2000; Youngbluth & Båmstedt 2001). I oktober 2006 var det få chaetognather i Lurefjorden, med et svakt flertall i

de dypere lag. Tidligere studier viser at chaetognather hovedsakelig står i dypet (rundt 300 m ifølge Giske *et al.* (1990)), og at de ikke utfører vertikal døgnvandring om høsten (Bagøien 1999). Fordeling av *Calanus* og chaetognather om natten antas derfor å ikke avvike nevneverdig fra den om dagen, mens *Paraeuchaeta norvegica* og ostracoder til dels vil stå grunnere om natten.

I 2006 forekom *P. norvegica* i et lavt antall, med et svakt flertall av individer fra 50-100 og 300-400 m om dagen. Skarra & Kaartvedt (2003) observerte en tilsvarende bimodal fordeling av *P. norvegica* om høsten, hvor hunner hovedsakelig forekom fra 50-100 og 150-200 m om dagen. Ellers er det blitt observert en generell trend hvor yngre individer står høyere i vannsøylen enn eldre (Fleddum *et al.* 2001). *P. norvegica* har en bimodal vertikalfordeling også om natten, hvor enkelte individer vandrer opp i vannsøylen om natten, mens andre ikke gjør det (Kaartvedt *et al.* 2002). Baliño og Aksnes (1993) observerte at juvenile former døgnvandret, mens adulte ble igjen i dypet.

Ostracoder var i hovedsak fordelt dypere enn 100 m i oktober 2006, men forekom også i øvre lag. Sørnes *et al.* (2008) fant ostracoder i hele vannsøylen, men et flertall mellom 50 og 100 m i april måned, som kan tyde på at ostracoder steller seg høyere i vannsøylen om våren enn om høsten. Det er kjent at ostracoder utfører vertikal døgnvandring (Kaartvedt pers. kom.) i Lurefjorden, men ikke helt opp i overflaten.

Basert på dette antas det at *Paraeuchaeta norvegica* og ostracoder forekommer høyere opp i vannsøylen om natten, men at de fremdeles finnes spredt i vannsøylen.

Om dagen stod krillen mellom 70 og 140 m, et dyp som ikke overlapper med manetlagene i særlig grad. Kun et svakt overlapp ble registrert mellom enkelte maneter fra det grunne manetlaget og øvre del av krillaget. Rester av krill er ved flere anledninger blitt funnet i magen til individer av *Periphylla* (Youngbluth & Båmstedt 2001; Sørnes *et al.* 2008), og det er foreslått at krill er viktig føde for denne maneten, da én krill (basert på karbonkrav beregnet av Youngbluth og Båmstedt (2001)) vil dekke det daglige behovet til en middels stor manet (Sørnes *et al.* 2008). Krillen i Lurefjorden ble observert å utføre vertikal døgnvandring i denne studien, og vandret opp mot overflaten etter solnedgang.

Sørnes *et al.* (2008) foreslår at *Periphylla* er tilpasset fangst av større (og aktive) fødeorganismer, på grunnlag av tentaklernes styrke og plassering. På bakgrunn av dette, og at mindre calanoide copepoder (som *Para-* og *Pseudocalanus*) ikke er blitt påvist i magen til individer av *Periphylla* i særlig høy grad, antas disse formene å ikke utgjør noen betydelig fødeandel for *Periphylla* i Lurefjorden.

Det er sett at effektiviteten til visuelle predatorer sammenliknet med taktile (som *Periphylla*), er høyest ved lave fødekonsentrasjoner og gode lysforhold (Sørnes & Aksnes 2004). Lurefjorden er vist å ha høyere lysabsorpsjon og huse et større antall mesozooplankton (*Calanus* spp., chaetognather og *P. norvegica*) enn nabofjordene (Eiane *et al.* 1999; Bagøien 1999; Youngbluth & Båmstedt 2001). Effektiviteten til en taktil predator øker ved høye fødekonsentrasjoner og lave lysforhold (Sørnes & Aksnes 2004), men det høye antallet mesozooplankton skyldes likevel trolig lavt predasjonspress fra *Periphylla* sammenliknet med mer effektive visuelle predatorer i nærliggende fjorder. Manetene har lav metabolsk aktivitet, og kan klare seg med relativt lavt fødeinntak (Youngbluth & Båmstedt 2001).

Periphylla er blitt betegnet som en ”aktiv predatorer i overflaten” (Sørnes *et al.* (2008)), og Youngbluth og Båmstedt (2001) fant flest individer i magen til maneter fanget i overflaten om natten. Ut i fra dette kan det antas at de døgnvandrende individene spiser mest aktivt om natten. Fordi det tidligere har blitt foreslått at maneten spiser i trålen (Youngbluth & Båmstedt 2001), er det en del usikkerhet knyttet til enkelte magedata, og denne usikkerheten antas å være høyere jo dypere ned manetene ble fanget. Sørnes *et al.* (2008) satte 4 timer som fordøyelsestid for *Periphylla*, men påpekte at det kunne ta lenger tid å fordøye store *Calanus*arter og krill.

Ved å anta at manetene spiser like aktivt både dag og natt i de dypene de oppholder seg, kan det følgende fødetilbudet foreslås:

Fødetilbud dag og natt

Calanus utgjør det potensielt største fødetilbudet for det grunne manetlaget (rundt 50 m) om dagen, da laget tildels overlapper med den nest største ansamlingen av *Calanus* i vannsøylen (50-100 m), hvor andelen av andre mesozooplanktonarter er lav. Det er mulig at krill også kan utgjøre deler av føden til disse individene, da et svakt overlapp med krillaget er tilstede.

Individene i midtre deler av vannsøylen (150-200 m) om dagen overlapper godt med den største ansamlingen av mesozooplankton, hvor *Calanus* og ostracoder utgjør det største fødetilbudet. Det er tidligere observert at *Calanus* spises i større mengder enn ostracoder (Sørnes *et al.* 2008), men om hvorvidt dette skyldes at *Calanus* forekommer i høyere antall er ikke kjent. Overlapp med krillaget er svakt, og mengden chaetognather og *P. norvegica* er lavt i dette dybdeintervallet. Det potensielt største fødetilbudet for det dype manetlaget (under 200 m) utgjøres av ostracoder, selv om en del *Calanus* også er tilstede. Ellers står de største mengdene med *P. norvegica* og chaetognather i dette dypet.

Det er foreslått at *Periphylla* bruker en jaktmetode som kalles ”ramming” (Raskoff 2002), hvor tentaklene holdes ut foran maneten mens den svømmer fremover. Dette er foreslått å minimere de fysiske forstyrrelsene i vannet foran maneten (Sötje *et al.* 2007), slik at den ikke avslører posisjonen sin for potensielle byttedyr. Denne metoden er en aktiv jaktmetode, hvor maneten selv oppsøker byttedyret.

Calanus går inn i et overvintringsstadium på sensommeren og høsten (Bagøien *et al.* 2001), hvor individene verken spiser eller utviser særlig aktivitet. Det er foreslått at en slik inaktiv modus reduserer sannsynligheten for å bli oppdaget av en taktil predator (Bagøien *et al.* 2001). Derimot er ostracoder meget mobile organismer (Uiblein *et al.* 1996), noe som øker sannsynligheten for sammentreff med en predator. Basert på dette, og at Sørnes *et al.* (2008) hevder *Periphylla* er tilpasset fangst av aktive fødeorganismer, kan det antas at ostracoder er en potensielt vanligere fødeorganisme for *Periphylla* om høsten.

Etter solnedgang, når manetene har nådd øvre lag, endrer fødetilbudet seg. I overflaten om natten er krill den fødeorganismen som vil utgjøre høyest biomasse (Kaartvedt *et al.* 2007). Ellers er antallet *Calanus* lavt, men *Calanus* er tilstede også i øvre lag. Døgnvandrende individer av ostracoder og *Paraeuchaeta norvegica* er også mulige byttedyr for *Periphylla* i øvre lag om natten.

Da det dype manetlaget returnerer til dypet igjen etter kl. 22 (etter å ha slått i overflaten siden oppvandring), kan dette skyldes at de er mette (Pearre 2003). Men det vil være et tilbud av føde i dypet også om natten, der *Calanus*, chaetognather og *P. norvegica* er de mest aktuelle fødeorganismene.

P. periphylla er som nevnt en taktil predator, og kan derfor antas å være like effektiv i alle dyp (Sørnes & Aksnes 2004). Hvorfor utfører da *Periphylla periphylla* vertikal døgnavdring? Den store forflytningen av krill ved solnedgang representerer trolig den største vertikale døgnlige forflytningen av potensielle fødeorganismer for *Periphylla*, og kan gi en god forklaring på hvorfor manetene velger å vandre opp i øvre lag om natten (se Kaartvedt *et al.* 2007). Det skal få krill (1 krill pr. dag hos en middels stor manet) til for å dekke det metabolske kravet til *Periphylla* (Sørnes *et al.* 2008), og dette kan bidra til å øke seleksjonen for denne fødeorganismen. Det er allikevel uvisst om *Periphylla* har aktiv seleksjon på sine fødeorganismer, eller om den spiser en bestemt art fordi den forekommer i høyest antall (Sørnes *et al.* 2008).

Hvor effektivt en manet fanger føde avhenger av flere ulike faktorer, bl.a. fødedyrets og tentaklenes størrelse, og avstanden mellom tentaklene (Sötje *et al.* 2007), hvor de to sistnevnte antas å øke med økende individstørrelse. Det kan derfor tenkes at små meduser (som hovedsakelig ble observert i dypet; dette kommer jeg tilbake til) er mer effektive predatorene på mindre fødedyr, mens store maneter enklere fanger større fødeorganismer (da stor avstand mellom tentaklene gjør det vanskelig å fange små individer (Sørnes *et al.* 2008)). Youngbluth og Båmstedt (2001) fant flere fødeorganismer i magen til større individer, noe som tyder på høyere metabolske krav. Krill dekker fortere fødebehovet til en stor manet enn mindre fødeorganismer (Sørnes *et al.* 2008). Det kan derfor tenkes at medusaene blir bedre tilpasset fangst av større fødeorganismer etter hvert som de blir større.

Basert på de presenterte resultatene antas *Periphylla* i betydelig grad å fordele seg i vannsøylen etter hvor fødeorganismene står, men at fødepreferansen varierer mellom individene.

4.2 Tetthetsfordeling

De høye trålfangstene fra oktober 2006 viser et høyt populasjonsantall av *Periphylla periphylla* i Lurefjorden. Sørnes *et al.* (2007) fant høyt populasjonsantall gjennom høst-, vår- og sommer, og dette viser at mengden maneter i fjorden ikke er resultat av en oppblomstring

knyttet til en bestemt tid på året. Dette bekreftes også av den lange levetiden registrert hos disse individene, på 10-30 år (Youngbluth & Båmstedt 2001).

I denne studien ble tre distinkte lag med *Periphylla* observert i Lurefjorden om dagen. Denne lagdelingen har ikke alltid latt seg registrere, da det kan se ut til at den kommer tydeligst frem ved akustiske studier (Båmstedt *et al.* 2003; Kaartvedt *et al.* 2007). Disse tidligere akustiske studiene har imidlertid ikke påvist det grunneste laget av *Periphylla*, selv om TS-registreringer tilsvarende *Periphylla* er gjort rundt 50 m om dagen (Båmstedt *et al.* 2003).

Det kom tydelig frem av både biologiske og akustiske data at manetenes vertikalfordeling varierte mellom dag og natt i Lurefjorden i oktober 2006. Etter solnedgang ble store mengder maneter observert svømmende oppover i vannsøylen, og dette bekreftes av trålfangstene tatt i de øvre 100 m om kvelden. Dette viser at *Periphylla periphylla* utfører vertikal døgnvandring i Lurefjorden, som sett tidligere av bl.a. Klevjer (2006) og Kaartvedt *et al.* (2007).

Maneter ble imidlertid også observert i dypet kvelden og natten igjennom i oktober 2006, noe som også er registrert av Klevjer (2006) og Kaartvedt *et al.* (2007). Youngbluth og Båmstedt (2001) har tidligere hevdet at 80-90 % av populasjonen i Lurefjorden deltar i synkron vertikale døgnvandring. Resultatene fra min studie støtter ikke opp om dette, men antyder at andelen maneter som deltar i synkron døgnvandringen i Lurefjorden er betydelig lavere. Imidlertid foretar også dyptlevende maneter vertikale vandring, men som i betydelig grad synes å være asynkrone.

Asynkron døgnvandring ble først registrert for *Periphylla* i Lurefjorden av Kaartvedt *et al.* (2007). De gjorde registreringer av individer som svømte opp og ned i vannsøylen flere ganger i løpet av natten, og dette tyder på at vandringmønsteret til *Periphylla* er mer komplekst enn tidligere antatt. I oktober 2006 vandret en del individer nedover i vannsøylen etter noen timers mørke. Det er foreslått at en slik nedvandringen så tidlig på kvelden skyldes at individene er mette (Pearre 2003), noe som forsterker teorien om at de døgnvandrende manetene vandrer opp i øvre lag for å spise. Slike asynkrone vandring kan kanskje også forklare observasjoner av Sötje *et al.* (2007), som i videostudier observerte individer som svømte motsatt vei av forventet (opp ved morgengry, ned om kvelden).

Individene svømte med lik hastighet, $\sim 2 \text{ cm s}^{-1}$, både under oppvandring og nedvandring, og dette stemmer godt overens med tidligere studier (Klevjer 2006; Kaartvedt *et al.* 2007). I dypet ble individene registrert å svømme med en hastighet på $\sim 1 \text{ cm s}^{-1}$, og dette tilsvarer hastigheter registrert av Kaartvedt *et al.* (2007) for individer i grunnere lag. Hays *et al.* (2008) registrerte for øvrig tilsvarende svømmehastigheter hos en annen manet (*Chrysaora hysoscella*).

4.3 Størrelsesfordeling

4.3.1 TS-baserte størrelsesmålinger

TS-målinger gjort ved 38 kHz (Fig. 23, tracket ut i fra Fig. 22) tilsier at individene i dypet (200-290 m) om dagen er mindre enn individene over. Dette mønsteret kommer også frem av tråldataene, som viser at individene er større over 200 m (Fig. 10). Derimot avviker de akustiske og biologiske dataene med hensyn på det grunne manetlaget, hvor trålfangstene var dominert av små maneter (Fig. 10). Tidligere studier har vist at usikkerheten ved akustiske målinger øker med ekkoets avstand fra svingeren (Klevjer 2006), hvor små ekko enklere faller utenfor detektering (ved lange avstander), og tolkes som støy (Båmstedt *et al.* 2003; Klevjer 2006). En annen mulig forklaring på denne forskjellen (mellom biologiske og akustiske data) er multiple targets (overlappende ekko, som tolkes som ett enkelt, sterkere ekko (Soule *et al.* 1997)). Ved inkludering av slike targets, vil TS-verdiene trolig overestimeres (Foote 1996). Disse forholdene kan forklare hvorfor små individer i det grunne manetlaget er underrepresentert i akustikken. Det ble også gjort TS-målinger ved 200 kHz (Fig. 24) (nedsenkbart ekkolodd). TS-verdiene mellom frekvensene varierer (med lavere verdier for 200 kHz) (Mutlu 1996; Brierley *et al.* 2004), men trenden er den samme. TS-målingene fra 200 kHz tyder på relativt lik størrelsesfordeling mellom de to øverste ekkolagene av *Periphylla*.

Antas det at maneter under og over 200 m er henholdsvis små og store, stemmer dette godt overens med tidligere studier (Sørnes *et al.* 2007), hvor gjennomsnittlig dyp til små individer ($< 4 \text{ cm}$ i CD) var 208 m om dagen.

4.3.2 Andelen små og store maneter

Det kan se ut som de små individene er underrepresentert i min studie sammenliknet med tidligere studier (bl.a. Youngbluth & Båmstedt 2001; Klevjer 2006), da kun 23,5 % (mot 90 % hos Youngbluth og Båmstedt (2001)) av manetene var ≤ 6 cm i CD (6 cm er benyttet hos Youngbluth og Båmstedt (2001) for å skille mellom store og små individer).

Fosså (1992) observerte at mengden små maneter var lav i Lurefjorden. Han foreslår at det kan skyldes en sesongmessig reproduksjonsstrategi, men denne teorien svekkes når Youngbluth og Båmstedt (2001) hevder gytingen til *Periphylla* er kontinuerlig, og ikke begrenset til en bestemt periode. Det er mulig antallet små individer skyldes naturlige variasjoner (dette er ikke kjent for *Periphylla* i Lurefjorden), men Youngbluth og Båmstedt (2001) mener antallet små meduser ble underestimert av Fosså (1992) som følge av trålens store maskevidde.

Fra 1992 til 1997 utførte Jarms *et al.* (1999) studier i Lurefjorden, og de observerte at størrelsesfordelingen endret seg markant i løpet av denne perioden. Små individer var nærmest fraværende i 1992, men dominerte fangsten i 97. Dette kan tyde på økt rekruttering fra midten av 90-tallet, men det er uvisst hva som er skyld i denne endringen. Nyere studier (bl.a. Youngbluth & Båmstedt 2001; Klevjer 2006) støtter opp om Jarms *et al.* (1999) sine resultater fra 97, og fant også at små meduser dominerer. Klevjer (2006) er en av de nyeste studiene utført som viser til et flertall av små individer. Klevjer (2006) sine data ble samlet inn i 2002, så det er mulig de små manetene registrert på det tidspunktet har vokst seg store frem til oktober 2006. Jeg henviser igjen til levealder, som er registrert å være 10-30 år (Youngbluth & Båmstedt 2001).

4.4 Fysiske parametre og vertikalfordeling

4.4.1 Temperatur og saltholdighet

Manetene var spredt under termoklinen om dagen, hvor temperaturen lå stabilt på ~ 6 °C, mens de svømte gjennom termoklinen på vei opp til overflaten om kvelden. Det samme ble registrert av Fosså (1992), som forteller at *Periphylla* er kjent å tåle høye svingninger i

temperatur (0-16 °C). Temperaturen i Lurefjorden i oktober 2006 varierte mellom 6-13 °C. Det antas derfor at temperatur ikke har begrenset fordelingen av *Periphylla* i Lurefjorden. På den andre siden kan en økning i temperatur ha en positiv innvirkning. Det har lenge vært kjent at metabolismen øker med økende temperatur (Ikeda 1985; Wurtsbaugh & Neverman 1988; Clarke & Fraser 2004), og så lenge fødetilbudet er tilstrekkelig vil vekstraten øke ved høye temperaturer (Wurtsbaugh & Neverman 1988; Hansson 1997). Det kan ikke fastslås hvorvidt dette er tilfellet for *Periphylla* i Lurefjorden, men høyere temperaturer nær overflaten kan bidra til å forklare hvorfor *Periphylla* utfører vertikal døgnavandring.

Saltholdigheten var noe lavere i øvre lag sammenliknet med dypet (henholdsvis 30 ‰ og 33 ‰), og det er tidligere sett at *Periphylla* unngår øvre lag når overflatelaget er brakt (Youngbluth & Båmstedt 2001). Det grunne manetlaget ble observert å svømme nedover igjen etter å ha nådd 10 m (Fig. 13), og det er mulig dette skyldes en nedgang i saltholdighet. Det krever flere undersøkelser for å fastslå dette.

4.4.2 Lys

Det er kjent fra tidligere studier at *Periphylla* reagerer negativt på lys (Jarms *et al.* 2002), og enkelte individer er registrert å flykte når utsatt for hvitt lys (Youngbluth & Båmstedt 2001). I denne studien ble en rekke individer observert å dykke raskt ned da lyset på dekk ble slått på, og svømmehastigheter ble registrert opp i 17 cm s⁻¹. Dette framstår som en klar fluktreaksjon i forhold til de svømmehastigheter som ellers ble målt (~ 2 cm s⁻¹). At krillen i overflaten også reagerte ved å svømme 10-20 m ned i vannet da lyset var på (og opp igjen da lyset ble stått av, Fig. 21), forsterker antagelsen om at manetene som svømte fort nedover gjorde dette p.g.a. lyset på dekk. Youngbluth og Båmstedt (2001) registrerte i sin studie at individer utsatt for hvitt lys svømte med en fart på opptil 10 cm s⁻¹ i lengre perioder.

Fordi lys har en skadelig effekt på *Periphylla* forventes manetenes fordeling i vannsøylen om dagen å (i hvert fall delvis) styres av lysforholdene i vannmassene over.

4.4.3 Adveksjon

Tidligere studier (bl.a. Sørnes *et al.* 2007) fant en forskjell i vertikalspredningen til små og store individer som kunne knyttes opp mot det advektive laget (der organismer kan skylles ut av fjorden). De fant aldri små individer i dette laget (terskeldypets 20 m), mens dette ikke var tilfellet for store individer. I denne studien ble tre maneter fanget over 25 m (1 stk. om dagen (23 m), 2 stk. om natten (13 m)) (se Appendiks), hvor to var over 6 cm i CD og én under (etter Youngbluth og Båmstedt (2001)). I følge Sørnes *et al.* (2007) sine kriterier (hvor store individer er > 4 cm i CD), var alle tre individene store. Det kan derfor se ut som små (og til en viss grad store) individer holder seg under terskeldypet for ikke å bli skylt ut av fjorden. Det ligger ikke nok data til grunn for å konkludere med dette.

4.5 Predasjonsfare og vertikalfordeling

Det er tidligere funnet skader på individer av *Periphylla* som tyder på predasjon (Youngbluth & Båmstedt 2001), da trolig forårsaket av hvitting, som er den vanligst forekommende fiskearten i Lurefjorden (Fosså 1992). Selv om enkelte (10 %) av de undersøkte manetene i min studie hadde færre enn 12 tentakler (som er normalen (Sötje *et al.* 2007)) (og én hadde revnet klokke), antas ikke dette å være forårsaket av predasjon fra fisk. Pigmentet på tentaklene til de aller fleste manetene som ble undersøkt var slitt av, og det antas at dette skyldes fangstmetoden (røff behandling i trålen). Youngbluth og Båmstedt (2001) forteller at de trakk planktonnettet sakte gjennom vannet og plasserte en plastikkpose i enden, nettopp for å utelukke skader forårsaket under fangsten.

Det er foreslått at pigmentet porfyrin – som *Periphylla* utvikler i et forholdsvis tidlig stadium (Jarms *et al.* 2002) – fungerer som kamuflasje mot predasjon (Jarms *et al.* 2002). Porfyrin (som også gjør *Periphylla* ømfintlig ovenfor lys) absorberer det grønne og gule lyset fødeorganismene dens sender ut, og hindrer maneten i å avsløre sin posisjon i vannet for mulige predatorer. (Det kan også tenkes at dette hindrer fødeorganismene til *Periphylla* i å oppdage maneten.) I tillegg til å absorbere lys, sender *Periphylla* ut eget lys (bioluminisens), trolig for å advare eller forvirre potensielle predatorer (Jarms *et al.* 2002).

I oktober 2006 og januar 2007 oppholdt hvittingen seg i stor grad i krillaget døgnet igjennom, og det var lite vertikal overlapp mellom fisk og maneter om dagen. Også mageundersøkelsene, med hovedsakelig krill funnet i magen til hvittingene som ble undersøkt, kan tyde på at det er krillen som utgjør den største fødeandelen. Imidlertid ble bare et fåtall fiskemager undersøkt, og det er nødvendig med et langt større tallmateriale for å si hvorvidt *Periphylla* er utsatt for predasjon fra fisk eller ikke. Tidligere studier har observert at maneter predateres av fisk (Purcell & Arai 2001; Houghton *et al.* 2006). Under oppvandring og i overflaten om natten stod fisk og maneter sammen, og det er nødvendig med ytterligere undersøkelser for å avklare predator-bytte relasjoner mellom fisk og *Periphylla*.

Det ble ikke registrert noen fiskeekko i dypet om natten, så det antas at alle (de store) fiskene (da hovedsakelig hvitting) fulgte krillaget opp i øvre vannlag ved solnedgang. Ellers stod ikke fiskene dypere enn ca 150 m om dagen. Da det er vist at det står en del små maneter i dypet (under 200 m), kan det spekuleres i om hvorvidt de står her for å unngå predasjon, og at predasjonspresset er sterkest på mindre individer av *Periphylla*. Dette gjenstår å undersøke.

Referanser

- Aksnes, D. L., J. Nejstgaard, E. Sædberg og T. Sørnes. 2004. Optical control of fish and zooplankton populations. *Limnology and Oceanography* **49**: 233-238.
- Bagøien, E. 1999. Predatory impact of invertebrates and fish on overwintering *Calanus*. PhD. thesis. Section of Marine Zoology and Marine Chemistry, Department of Biology, University of Oslo.
- Bagøien, E., S. Kaartvedt og S. Øverås. 2000. Seasonal vertical migrations of *Calanus* spp. in Oslofjorden. *Sarsia* **85**: 299-311.
- Bagøien, E., S. Kaartvedt, D. L. Aksnes og K. Eiane. 2001. Vertical distribution and mortality of overwintering *Calanus*. *Limnology and Oceanography* **46**: 1494-1510.
- Baliño, B. M. og D. L. Aksnes. 1993. Winter distribution and migration of the sound scattering layers, zooplankton and micronekton in Masfjorden, western Norway. *Marine Ecology Progress Series* **102**: 35-50.
- Balk, H. og T. Lindem. 2000. Improved fish detection in data from split-beam sonar. *Aquatic Living Resources* **13**: 297-303.
- Balk, H. og T. Lindem. 2006. Sonar4, Sonar5 and Sonar6 Post processing systems. Operator manual version 5.9.6. Lindem Data Acquisition, Oslo, Norway.
- Brierley, A. S., B. E. Axelsen, E. Buecher, C. A. J. Sparks, H. Boyer og M. J. Gibbons. 2001. Acoustic observations of jellyfish in the Namibian Benguela. *Marine Ecology Progress Series* **210**: 55-66.
- Brierley, A. S., B. E. Axelsen, D. C. Boyer, C. P. Lynam, C.A. Didcock, H. J. Boyer, C. A. J. Sparks, J. E. Purcell og M. J. Gibbons. 2004. Single-target echo detection of jellyfish. *ICES Journal of Marine Science* **61**: 383-393.
- Brierley, A. S., R. A. Saunders, D. G. Bone, E. J. Murphy, P. Enderlein, S. G. Conti og D. A. Demer. 2006. Use of moored acoustic instruments to measure short-term variability in abundance of Antarctic krill. *Limnology and Oceanography* **4**: 18-29.
- Båmstedt, U., S. Kaartvedt og M. J. Youngbluth. 2003. An evaluation of acoustic and video methods to estimate the abundance and vertical distribution of jellyfish. *Journal of plankton research* **25**: 1307-1318.
- Clarke, A. og K. P. P. Fraser. 2004. Why does metabolism scale with temperature? *Functional Ecology* **18**: 243-251.
- Didrikas, T. og S. Hansson. 2004. In situ target strength of the Baltic Sea herring and sprat. *ICES Journal of Marine Science* **61**: 378-382.

- Eiane, K., D. L. Aksnes, E. Bagøien og S. Kaartvedt. 1999. Fish or jellies – a question of visibility? *Limnology and Oceanography* **44**: 1352-1357.
- Engås, A., R. Skeide og C. W. West. 1997. The “MultiSampler”: A system for remotely opening and closing multiple codends on a sampling trawl. *Fisheries Research* **29**: 295-298.
- Fleddum, A., S. Kaartvedt og B. 2001. Ellertsen. Distribution and feeding of the carivorous copepod *Paraeuchaeta norvegica* in habitats of shallow prey assemblages and midnight sun. *Marine Biology* **139**: 719-726.
- Foote, K. G. 1996. Coincidence echo statistics. *Journal of the Acoustical Society of America* **99**: 266-271.
- Fosså, J. H. 1992. Mass occurrence of *Periphylla periphylla* (Scyphozoa, Coronatae) in a Norwegian fjord. *Sarsia* **77**: 237-251.
- Fotland, Å., A. Borge, H. Gjøsæter & H. Mjanger. 2000. Håndbok for prøvetaking av fisk og krepsdyr. Versjon 3.14. Havforskningsinstituttet, Institute of Marine Research. **3**:63-64.
- Giske, J., D. L. Aksnes, B. M. Baliño, S. Kaartvedt, U. Lie, J. T. Nordeide, A. G. V. Salvanes, S. M. Wakili og A. Aadnesen. 1990. Vertical distribution and trophic interactions of zooplankton and fish in Masfjorden, Norway. *Sarsia* **75**: 65-81.
- Hansson, L. J. 1997. Effect of temperature on growth rate of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa) from Gullmarsfjorden, Sweden. *Marine Ecology Progress Series* **161**: 145-153.
- Hays, G. C., T. K. Doyle, J. D. R. Houghton, M. K.S. Lilley, J. D. Metcalfe og D. Righton. 2008. Diving behaviour of jellyfish equipped with electronic tags. *Journal of plankton research* **30**: 325-331.
- Hind, A., W. S. C. Gurney, M. Heath og A. D. Bryant. 2000. Overwintering strategies in *Calanus finmarchicus*. *Marine Ecology Progress Series* **193**: 95-107.
- Houghton, J. D. R., T. K. Doyle, J. Davenport og G. C. Hays. 2006. The ocean sunfish *Mola mola*; insight into distribution, abundance and behaviour in the Irish and Celtic Seas. *Journal of the marine biological association of the United Kingdom* **86**: 1237-1243.
- Ikeda, T. 1985. Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. *Marine Biology* **85**: 1-11.
- Jarms, G., U. Båmstedt, H. Tiemann, M. B. Martinussen og J. H. Fosså. 1999. The holopelagic life cycle of the deep-sea medusa *Periphylla periphylla* (Scyphozoa, Coronatae). *Sarsia* **84**: 55-65.
- Jarms, G., H. Tiemann og U. Båmstedt. 2002. Development and biology of *Periphylla periphylla* (Scyphozoa: Coronatae) in a Norwegian fjord. *Marine Biology* **141**: 647-657.
- Kaartvedt, S., T. Dale, E. Bagøien og T. Viken. 2002. Bi-modal vertical distribution of the carnivorous copepod *Paraeuchaeta norvegica*. *Journal of plankton research* **24**: 155-158.

- Kaartvedt, S., T. A. Klevjer, T. Torgersen, T. A. Sørnes og A. Røstad. 2007. Diel vertical migration of individual jellyfish (*Periphylla periphylla*). *Limnology and Oceanography* **52**: 975-983.
- Klevjer, T. A. og S. Kaartvedt. 2003. Split-beam target tracking can be used to study the swimming behaviour of deep-living plankton in situ. *Aquatic Living Resources* **16**: 293-298.
- Klevjer, T. A. 2006. *In situ* acoustic studies of individual krill and jellyfish. PhD. thesis. Department of Biology, University of Oslo.
- Lynam, C. P. og A. S. Brierley. 2007. Enhanced survival of 0-group gadoid fish under jellyfish umbrellas. *Marine Biology* **150**: 1397-1401.
- Motoda, S. 1959. Devices of simple plankton apparatus. Mem.Fac.Fish., Hokkaido Univ. **7**: 73-94.
- Mutlu, E. 1996. Target strength of the common jellyfish (*Aurelia aurita*): a preliminary experimental study with a dual-beam acoustic system. *ICES Journal of Marine Science* **53**: 309-311.
- Onsrud, M. S. R. og S. Kaartvedt. 1998. Diel vertical migration of the krill *Meganyctiphanes norvegica* in relation to physical environment, food and predators. *Marine Ecology Progress Series* **171**: 209-219.
- Onsrud, M. S. R., S. Kaartvedt og M. T. Breien. 2005. In situ swimming speed and swimming behaviour of fish feeding on the krill *Meganyctiphanes norvegica*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**: 1822-1832.
- Pearre, S. 2003. Eat and run? The hunger/satiation hypothesis in vertical migration: history, evidence and consequences. *Biological Reviews* **78**: 1-79.
- Purcell, J. E. og M. N. Arai. 2001. Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologica* **451**: 27-44.
- Røstad, A. 2000. Et akustisk studie av fordeling og atferd til fisk og krill i indre Oslofjord. Masteroppgave. Universitetet i Oslo.
- Røstad, A., S. Kaartvedt, T. A. Klevjer og W. Melle. 2006. Fish are attracted to vessels. *ICES Journal of Marine Science* **63**: 1431-1437.
- Skarra, H. og S. Kaartvedt. 2003. Vertical distribution and feeding of the carnivorous copepod *Paraeuchaeta norvegica*. *Marine Ecology Progress Series* **249**: 215-222.
- Soule, M., M. Barange, H. Solli og I. Hampton. 1997. Performance of a new phase algorithm for discriminating between single and overlapping echoes in a split-beam echosounder. *ICES Journal of Marine Science* **54**: 934-938.
- Sørnes, T. A. og D. L. Aksnes. 2004. Predation efficiency in visual and tactile zooplanktivores. *Limnology and Oceanography* **49**: 69-75.

- Sørnes, T. A., D. L. Aksnes, U. Båmstedt og M. J. Youngbluth. 2007. Causes for mass occurrences of the jellyfish *Periphylla periphylla*: a hypothesis that involves optically conditioned retention. *Journal of plankton research* **29**: 157-167.
- Sørnes, T. A., A. Hosia, U. Båmstedt og D. Aksnes. 2008. Swimming and feeding in *Periphylla periphylla* (Scyphozoa, Coronatae). *Marine Biology* **153**: 653-659.
- Sötje, I., H. Tiemann og U. Båmstedt. 2007. Trophic ecology and the related functional morphology of the deepwater medusa *Periphylla periphylla* (Scyphozoa, Coronatae). *Marine Biology* **150**: 329-343.
- Uiblein, F., J. R. Roca, A. Baltanas og D. L. Danielopol. 1996. Tradeoff between foraging and antipredator behaviour in a macrophyte dwelling ostracod. *Archiv für Hydrobiologie* **137**: 119-133.
- Wurtsbaugh, W. A., D. Neverman. 1988. Post-feeding thermotaxis and daily vertical migration in a larval fish. *Nature* **333**: 846-848.
- Youngbluth, M. J. og U. Båmstedt. 2001. Distribution, abundance, behaviour and metabolism of *Periphylla periphylla*, a mesopelagic coronate in a Norwegian fjord. *Hydrobiologia* **451**: 321-333.

Appendiks

Oversikt over tråltrekkene. Tråltrekk 1.1 til 2.3 og 5.1 til 6.3 er fra dagen, mens trekk 3.1 til 4.3 og 7.1 til 7.3 er fra natten. ”Totalt antall” maneter ble brukt til å regne ut de standardiserte verdiene (ett minutt tråling) til tetthetsfordelingen (Fig. 9), mens ”sub antall” ble brukt til størrelsesfordelingen (Fig. 10). Det er også oppgitt klokkeslett, trekketid (i sekunder) og dato for de ulike tråltrekkene, samt ved hvilket dyp trekkene ble tatt.

Tråltrekk	Dato	Start tid	Stopp tid	Start (m)	Stopp (m)	Tid (sek)	Totalt antall (L)	Stand. antall (L)	Sub antall
1.1	10/10-06	14:12	14:14	181	174	-	34	17	69 stk.
1.2	10/10-06	14:23	14:25	97	89	-	40	24	95 stk.
1.3	10/10-06	14:32		25	20	-	0,1	0,05	1 stk.
2.1	10/10-06	15:33	15:35	373	362	-	180	90	64 stk.
2.2	10/10-06	15:41	15:43	290	272	-	105	52,5	57 stk.
2.3	10/10-06	Ikke åpnet	-	-	-	-	-	-	-
3.1	10/10-06	20:43	20:44	192	188	-	23	23	63 stk.
3.2	10/10-06	20:54	20:55	97	93	-	65	65	80 stk.
3.3	10/10-06	21:04	21:05	24	22	51	10	11,76	100 stk.
4.1	10/10-06	21:59	22:00	379	375	58	90	93,1	74 stk.
4.2	10/10-06	22:07	22:08	299	287	62	10	9,68	45 stk.
4.3	10/10-06	22:21	22:23	14	11	75	0,2	0,16	2 stk.
5.1	11/10-06	10:57	10:58	146	145	60	30	30	47 stk.
5.2	11/10-06	11:08	11:09	60	56		4	4	21 stk.
5.3	11/10-06	11:15	11:16	-	36	73	1,5	1,23	10 stk.
6.1	11/10-06	12:02	12:03	393	388	59	70	71,2	83 stk.
6.2	11/10-06	12:08	12:09	346	336	61	13,5	13,28	67 stk.
6.3	11/10-06	12:17	12:20	253	236	140	124	53,14	85 stk.
7.1	11/10-06	20:17	20:18	151	145	63	9	8,57	45 stk.
7.2	11/10-06	20:27	20:28	60	55	62	60	58,06	58 stk.
7.3	11/10-06	20:33	20:35	38	33	121	180	89,26	61 stk.