

**Vertikalfordeling og -svømmeatferd
hos *Periphylla periphyla* i Lurefjorden**

Mathilde Juel Lind

Forord

En stor takk til min veileder Stein Kaartvedt for tilstedeværelse, tålmodighet og kritiske vurderinger. Det har vært til uunnværlig hjelp.

Takk til Thor Klevjer og Anders Røstad for hjelp med akustikk under toktet og ikke minst for at dere alltid tok dere tid til å svare på spørsmål underveis.

Takk til Rita Amundsen for veiledning under innsamling og behandling av biologisk data. Takk til mannskapet ombord på ”Trygve Braarud”.

Takk til Kyrre Kausrud for hjelp med å komme i gang med statistikk programmet R.

Takk til Linda Norvard og Anette Åkerstöm for godt samarbeid på toktet. En spesiell takk til Linda for godt samarbeid gjennom hele løpet. Det har vært godt å ha en å dele gleder og frustrasjoner med.

Universitetet i Oslo, 1. november 2008.

Mathilde Juel Lind

Sammendrag

Denne studien undersøker atferdsmønstre til *Periphylla periphylla* i Lurefjorden med fokus på maneter i nedre del av vannsøylen. Plassering av ekkolodd på fjordbunnen gjorde det mulig å studere svømmemønstre, svømmehastigheter og størrelse av enkeltindivider i dypet.

Innsamling av biologiske og akustiske data foregikk i Lurefjorden i oktober 2006, i tillegg ble det benyttet resultater fra akustiske målinger vinteren 2007.

Store tettheter av *P. periphylla* har tidligere gjort det vanskelig å tråle i Lurefjorden grunnet faren for å sprengte trålnett. Derfor ble det i denne studien brukt en trål med en Multisampler cod-end, som gir mulighet til å åpne og lukke nett i utvalgte dyp og i bestemte tidsintervall. Det ble gjennomført tråling både dag (11 trålprøver) og natt (9 trålprøver).

WP-2 håvtrekk ble brukt for å undersøke tilbudet av mesozooplankton. Det ble tatt to serier i fem utvalgte dybdeintervall om dagen.

Hydrografiske data ble samlet inn med CTD.

Et 38 kHz ekkolodd ble plassert på bunnen på 270 m dyp med en 800 m kabel for tilførsel av strøm fra land, samtidig som signaler ble sendt via kabelen til en PC plassert på land. De akustiske dataene fra høsten 2006 var preget av mye elektrisk støy. Derfor ble det også benyttet data fra et påfølgende forskningsprosjekt der et ekkolodd var plassert på samme lokalitet fra januar til april 2007 og der dataene var preget av langt mindre støy.

Potensiell føde bestod av *Calanus sp.*, *Paraeuchaeta norvegica*, ostracoder, chaetognater, mindre calanoide copepoder og krill (*Meganyctiphanes norvegica*). Det var store mengder mesozooplankton i alle dyp med unntak av 0 til 50 m. Størst mengde var det fra 100 til 200 m, der det var store konsentrasjoner av *Calanus sp.* og også en del ostracoder. I tillegg ble det fanget krill med trålen i øvre 20 m om natten og på rundt 100 m om dagen.

Temperaturen var høyest i overflaten med et maksimum på 13,5 °C ved 15 m. Under termoklinen ved 50 m var temperaturen relativt konstant fra 6 til 7 °C. Både temperatur og føde er antatt å kunne ha betydning for manetenes vertikale posisjonering i vannsøylen.

Sammendrag

Resultater fra trålfangst viste en tydelig forskjell i antall maneter i den øverste del av vannsøylen mellom dag og natt, med langt høyere konsentrasjoner om natten. Til tross for manetenes døgnvandring var det likevel mye maneter tilstede i dypet både dag og natt, som antyder at store deler av populasjonen ikke deltar i synkron døgnvandring. Det var en reduksjon i manetstørrelse de øvre 50 m vannsøylen både dag og natt. Det ble imidlertid gjennomgående funnet få små maneter og av manetene målt var det størst andel av maneter med coronal diameter fra 7 til 9 cm om dagen og 6 til 8 cm om natten.

Akustiske data viste at *Periphylla periphylla* i Lurefjorden har fire ulike atferdsmønstre karakterisert ved fordeling i vannsøylen, døgnvandring, svømmehastigheter og akustiske størrelser. Nytt i denne undersøkelsen er maneter med kontinuerlig vertikal svømming som om dagen omfatter nedre del av vannsøylen, og som om natten omfatter hele vannsøylen. I tillegg ble maneter med liten vertikal bevegelse og stor akustisk størrelse observert, de ser ut til å holde seg rundt 150 m og ned mot bunn både dag og natt. De to siste manetlagene svømte synkront opp til overflaten ved solnedgang og ned ved soloppgang, det ene laget holdt seg under krillaget om dagen, mellom 150 til 200 m, og det andre over krillaget, rundt 50 til 75 m. Krill ble observert å ha stor tetthet rundt 70 til 140 m om dagen og vandret opp til de øvre 20 m om natten.

Maneter med kontinuerlig vertikal bevegelse hadde lav akustisk størrelse (TS), mellom -70 og -80 dB, og svømte med en gjennomsnittshastighet rundt 2 cm s^{-1} . Maneter som hang lenge i ekkostrålen hadde stor TS, mellom -55 og -60 dB. Disse manetene hadde enten svært liten vertikal bevegelse eller utførte et trappetrinn-lignende mønster, der relativt rask vertikal bevegelse etterfølges av perioder uten svømming. Gjennomsnittshastigheten til individene var lav i underkant av 1 cm s^{-1} , men målinger av kun den vertikale forflytningen avdekket hastigheter opp til 9 cm s^{-1} . Det var imidlertid ingen entydig sammenheng mellom akustisk størrelse og størrelse basert på trålfangster.

Oppgaven viser også at det er mulig å studere horisontal svømmeatferd, og at ulike grupper *P. periphylla* i Lurefjorden kan ha ulik horisontal svømmeatferd.

Studien viser at ekkolodd er velegnet for studier av maneter i dypet. Ved å plassere et 38 kHz ekkolodd på bunn var det mulig å få god oppløsning av maneter som tidligere har vært vanskelig å studere grunnet lav akustisk størrelse. Undersøkelsen avdekket flere

Sammendrag

atferdsmønstre på grunnlag av fordeling i vannsøylen, døgnvandring, svømmehastigheter og størrelsesforskjeller.

Innholdsfortegnelse

1. Innledning	11
2. Materialer og metoder	15
2.1 Studieområdet.....	15
2.2 Fysiske data	16
2.3 Biologiske data.....	16
2.3.1 Byttedyr	16
2.3.2 Trål	16
2.4 Akustikk oppsett.....	18
2.5 Akustikk data.....	19
2.5.1 Automatisk tracking	19
3. Resultater	21
3.1 Fysiske resultater.....	21
3.2 Biologiske resultater.....	21
3.2.1 Potensielle bytte og predatorer	21
3.2.2 Vertikal tetthets- og størrelsesfordeling av <i>Periphylla</i> basert på trålfangst.....	22
3.3 Akustikk	24
3.3.1 Vertikal fordeling	24
3.3.2 Individuell Svømmeatferd.....	27
3.3.3 Svømmehastighet og TS-fordeling.....	30
4. Diskusjon	39
4.1 Individuell svømmeatferd	39
4.2 Svømmeatferd i forhold til føde	40
4.3 Vertikal vandring.....	42
4.4 Størrelsesfordeling	45
4.5 Svømmehastigheter	47
4.6 Konklusjon	47
Referanser.....	49

1. Innledning

Gelatinøse plankton kan periodevis og stedvis opptre i store mengder, enten grunnet naturlige variasjoner (Mills 2001), eutrofiering (Arai 2001), innføring av nye arter, klimaforandringer (Brodeur et al. 1999; Brodeur et al. 2008) eller kommersielt overfiske (Mills 1995).

Gelatinøse plankton spiser både zooplankton og ichtyoplankton (fiskelarver), og er dermed både konkurrenter og predatorer på fisk (Purcell & Arai 2001). Oppblomstringer kan derfor hindre vekst av lokale fiskebestander, dette er blant annet observert da ribbemaneten *Mnemiopsis leidyi* ble introdusert via ballastvann til Svartehavet på 80-tallet og forårsaket en kollaps i fiskeriindustrien (Shiganova 1998; Kideys 2002). Et annet eksempel er oppblomstringer av *Aurelia aurita* som er antatt å begrense veksten av sildebestanden i Østersjøen (Møller 1984). Til tross for dette er rollen til gelatinøse plankton i marine økosystem urovekkende lite kjent (Mills 2001).

Den coronate dypvannsmaneten *Periphylla periphylla* finnes i store mengder i Lurefjorden, opptil flere størrelsesordener høyere konsentrasjoner enn i åpne havhabitater (Fosså 1992; Youngbluth & Båmstedt 2001), mens fisk er nesten fraværende i de dypere delene av fjorden. Medusene ble observert i Lurefjorden av lokale fiskere i varierende mengder så tidlig som på 1940-tallet (Fosså 1992). I 1973 ble fisket hindret av at manetene ødela fiskenett og populasjonen har økt betydelig siden den gang (Fosså 1992). Stor absorpsjon av lys i Lurefjorden antas å være en viktig årsak til *Periphylla periphyllas* suksess. Fordi manetene er taktile dyr, kan de dra nytte av føderessurser som frigjøres når det blir for mørkt for visuelle predatorer som fisk (Eiane et al. 1997; Eiane et al. 1999).

Periphylla periphylla har direkte utvikling (Jarms et al. 1999). Kjønnsmodne meduser er funnet gjennom hele året, noe som indikerer at det ikke finnes en bestemt gyteperiode, men at befruktning skjer kontinuerlig gjennom året (Jarms et al. 1999; Jarms et al. 2002).

Observasjoner av størrelsesfordelingen i Lurefjorden antyder at *P. periphylla* vokser sakte og lever i flere tiår, fra 10 -30 år (Jarms et al. 1999; Youngbluth & Båmstedt 2001). Den kontinuerlig høye populasjonstettheten antyder en lav dødelighet (Jarms et al. 1999). Videre bidrar en grunn terskel (20 m) til å redusere adveksjonstap fra populasjonen (Sørnes et al. 2007).

P. periphylla er taktile predatorer og er derfor avhengig av å finne føde ved å kolliderer med byttet. Tradisjonelt har gelatinøse plankton blitt klassifisert i to forskjellige grupper basert på

Innledning

jakt og svømmemønster. Cruising er en aktiv jaktmetode, mens ambush er passiv, der manetene forblir stasjonære i lengre perioder og fanger mobilt bytte med utstrakte tentakler (Greene 1985). Cruising deles i to ulike atferder, tradisjonell cruising, der manetene lager turbulens slik at byttedyr blir trukket inn mot tentaklene (Costello & Colin 1995), eller ramming, der manetene holder tentaklene over klokken mens de svømmer framover og på den måten reduserer risikoen for å advare bytte (Raskoff 2002). *Periphylla periphylla* har 12 sterke tentakler, og maneter observert med fjernstyrte mini-ubåter (ROV) er stort sett observert å holde tentaklene som beskrevet i ramming atferd (Youngbluth & Båmstedt 2001; Sötje et al. 2007).

Det er tidligere anslått at 80-90% av *P. periphylla* populasjonen i Lurefjorden deltar i vertikal døgnvandring med en synkron oppvandring ved solnedgang og nedvandring ved soloppgang (Youngbluth & Båmstedt 2001; Jarms et al. 2002; Båmstedt et al. 2003). Akustiske studier har avslørt at det i tillegg til synkron vertikal vandring er maneter gjennom hele vannsøylen både dag og natt (Kaartvedt et al. 2007). To ulike ekkolag er tidligere observert, ett på rundt 150-200 m om dagen som vandret opp til øvre 50 m om natten og returnerte neste morgen, det andre ekkolaget så ut til å forbli under 250 m både dag og natt (Kaartvedt et al. 2007). Fokus på individer indikerte i tillegg en asynkron migrasjons aktivitet, der en puls av *P. periphylla* forlot øvre lag allerede noen få timer etter solnedgang og maneter vandret mellom grunt og dypere vann gjennom natten, inkludert individer fra det dypeste tilsynelatende ikke-migrerende ekkolag (Kaartvedt et al. 2007).

Bruk av akustikk er blitt mer og mer vanlig i forbindelse med studier av marine organismer. Fisk er mest studert, men det er også vist at det er mulig å studere både krill (Onsrud & Kaartvedt 1998; Klevjer & Kaartvedt 2003; Brierley et al. 2006) og maneter (Mutlu 1996; Brierley et al. 2001; Båmstedt et al. 2003). I Lurefjorden forenkler mangelen på alternative mål, som mesopelagiske fisk, studier av atferden til *Periphylla* (Kaartvedt et al. 2007). Dersom avstanden fra ekkoloddet blir stor, reduseres imidlertid oppløsningen slik at det tidligere har vært vanskelig å studere enkeltindivider i dypet (Weimer & Ehrenberg 1975). I denne studien ble derfor et ekkolodd plassert på bunnen for å nærmere studere enkeltindivider i dypet.

Innledning

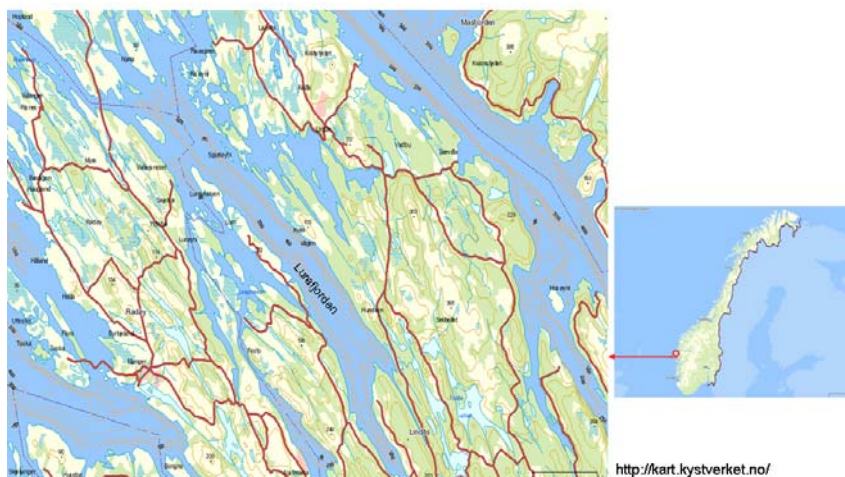
Formålet med denne studien er å undersøke vertikal fordeling, svømmeatferd, størrelse og svømmehastigheter hos *Periphylla periphyllo* i Lurefjorden, med spesiell fokus på maneter i dypet. Studien baseres på innsamlete biologiske og akustiske data.

2. Materialer og metoder

2.1 Studieområdet

Undersøkelsen ble gjennomført i Lurefjorden i perioden fra 10.10.06 til 12.10.06.

Universitetets forskningsfartøy ”Trygve Braarud” ble benyttet under innsamling av fysiske, biologiske og akustiske data. Det ble også brukt akustiske data fra 12.02.07. Lurefjorden ligger 30-50 km nord for Bergen (Jarms et al. 2002; Båmstedt et al. 2003; Titelman et al. 2006). Lengden av hovedbassenget er ca 20 km, med den dypeste delen i den indre delen av fjorden som når 445 m. Det totale arealet av fjorden er ca 30 km² og volumet er ca 14 km² (Youngbluth & Båmstedt 2001; Jarms et al. 2002). Det er ingen større elver som renner ut i fjorden og hovedutvekslingen av vann styres av tidevannstrømmer gjennom Fosenstraumen, en kanal som er 200 m bred og har en 20 m grunn terskel (Jarms et al. 2002). Den grunne terskelen forhindrer atlantisk vann (saltholdighet > 35) fra å entre fjorden fordi atlantisk vann ligger dypere enn terskeldypet til Lurefjorden. Lurefjorden består derfor hovedsaklig av kystvann (saltholdighet < 34,5) som grunnet tilførsel av brakkevann fra Østersjøen og ferskvann fra land har en høyere lysabsorbans enn atlantisk vann. Høy lysabsorbans gjør at dypvannet i Lurefjorden er mørkere enn i de fleste andre fjordområder, og dette kan fremme suksessen til taktile predatorer framfor visuelle predatorer. Lysforholdene har derfor vært foreslått som forklaring på den store tettheten av maneten *P. periphylla* og fravær av mesopelagisk fisk i Lurefjorden (Eiane et al. 1997; Eiane et al. 1999). Stor tetthet av *P. periphylla*, mangelen på mesopelagisk fisk og svake strømmer i det innelukkete fjordbassenget, gjør det mulig å studere saktessvømmende organismer som *P. periphylla* ved hjelp av akustikk fordi de holder seg lenge i ekkostrålen.



Figur 2.1 Kart over Lurefjorden (60°41.7'N og 5°08.5'E)

Andre dominante pelagiske komponenter i Lurefjorden er calanoid copepoder (hovedsaklig *Calanus glacialis*), chaetognater (*Eukrohnia hamata*) og krill (*Meganyctiphanes norvegica*) (Bagøien 1999). Hvitting (*Merlangius merlangus*) er vanlig i de øverste 150 m, og forekommer sammen med krill både dag og natt (Kaartvedt pers. kom).

2.2 Fysiske data

Vertikalprofiler av temperatur og saltholdighet ble kartlagt ved hjelp av en CTD Falmouth Scientific Inc.

2.3 Biologiske data

2.3.1 Byttedyr

Potensielle byttedyr til *P. periphylla* ble studert ved hjelp av en WP2-håv med en maskevidde på 200 μm , håven ble trukket med en fart på 50 cm s^{-1} . Atskilte dybdeintervall ble samlet ved hjelp av en Nansen utløser som ble aktivert av en drop messenger. Det ble tatt to innsamlingsserier av plankton om dagen i fem forskjellige dybdeintervall: 0-50, 50-100, 100-200, 200-300, 300-400 m. Filtervolumet ble estimert ved å multiplisere dybdeintervallet med nettåpningen (πr^2 , $r = 0,285$ m). Dyrene ble oppbevart i 4 % nøytralisert formaldehyd.

Tilbake på UiO ble de tetteste prøvene delt med et Folsom splittekammer (Motoda 1959), først i to og deretter i mindre deler dersom prøven var stor. Det ble bestemt at et minimum på 500 dyr skulle telles fra hver av de splittede prøvene. Et Leica Wild stereomikroskop M8 (ocular Wild 44511,8-16x) ble benyttet til telling av organismene. Individene ble ikke bestemt til art, med unntak av *Paraeuchaeta norvegica*, men ble i hovedsak bestemt til slekt.

Siden begge seriene ble tatt om dagen og i samme dybdeintervall presenteres dataene som gjennomsnittet av de to seriene.

2.3.2 Trål

Tidligere har det vært et problem å tråle i Lurefjorden grunnet faren for å sprengte trålnett, spesielt dype trekk der tettheten av *P. periphylla* er svært stor og siden trålen også fisker på veien ned og opp. Dette kan man unngå ved å bruke en såkalt Multisampler cod-end som gir mulighet for å åpne og lukke nett i utvalgte dyp og i bestemte tidsintervall. I denne studien ble

Materialer og metoder

det brukt en trål med en Scanmar Multisampler. Trålen har en åpning på 100 m² og maskevidden var 20 cm ved åpningen og ble redusert til 1 cm nær codenden. Multisampleren ble åpnet og lukket ved hjelp av et fjernstyrt monitor og kommunikasjonssystem (Scanmar HCL-hydroakustisk toveis kommunikasjonslink) (Engås et al. 1997). Under trålingen kjørte båten med en hastighet på 2 knop.

Tråltrekk ble utført om dagen og etter solnedgang (natt) og det ble for hvert trekk trålt ved tre forskjellige dyp med unntak av trekk 2, der det tredje nettet ikke åpnet seg. Tabell 2.1 viser dato, klokkeslett og dyp for hvert tråltrekk. Under de to første trekkene var hvert nett åpnet i 2 minutter. Fangsten i tråltrekk 2 ble 285 liter med bare to åpne nett, i frykt for å sprengte trålen ble derfor tiden redusert til ca 1 minutt. Antall maneter i hvert nett ble anslått til antall liter og et subsample på 10 liter ble veid (våtvekt) og både coronal diameter (CD) og coronal høyde ble målt (se definisjoner (Fosså 1992)). Senere ble tiden standardisert til volum per minutt trålt. Annen fangst ble notert, dette omfattet krill (*Meganyctiphanes norvegica*), den pelagiske reken *Pasiphea* sp. og nordlig lysprikkfisk (*benthosema glacialis*).

Trekk	Dato	Start (t:min)	Stopp (t:min)	Tid (s)	Start (m)	Stopp (m)
1.1	10.okt	14:12	14:14	ca 120	181	174
1.2	10.okt	14:23	14:25	ca 120	97	89
1.3	10.okt	14:32	14:34	ca 120	25	20
2.1	10.okt	15:33	15:35	ca 120	373	362
2.2	10.okt	15:41	15:43	ca 120	290	272
2.3	10.okt	Ikke åpnet				
3.1	10.okt	20:43	20:44	ca 60	192	188
3.2	10.okt	20:54	20:55	ca 60	97	93
3.3	10.okt	21:04	21:05	51	24	22
4.1	10.okt	21:59	22:00	58	379	375
4.2	10.okt	22:07	22:08	62	299	287
4.3	10.okt	22:21	22:23	75	14	11
5.1	11.okt	10:57	10:58	60	146	145
5.2	11.okt	11:08	11:09	ca 60	60	56
5.3	11.okt	11:15	11:16	73	?	36
6.1	11.okt	12:02	12:03	59	393	388
6.2	11.okt	12:08	12:09	61	346	336
6.3	11.okt	12:17	12:20	140	253	236
7.1	11.okt	20:17	20:18	63	151	145
7.2	11.okt	20:27	20:28	62	60	55
7.3	11.okt	20:33	20:35	121	38	33

Tabell 2.1. Informasjon om tråltrekk utført i oktober 2006 med dato, klokkeslett, dybdeintervall og antall sekunder et trekk var åpnet. Rødt indikerer trekk som ble utført om dagen og svart indikerer trekk utført om natten.

2.4 Akustikk oppsett

En 38 kHz split beam svinger (transducer) SIMRAD EKS38DD (7,1°) og en SIMRAD EK60 GPT (general purpose tranceiver) ble senket til bunnen. Svingeren som er trykksikker til 1500 m ble montert til en stålramme med koblinger som forsikret en horisontal posisjon. GPT'en ble montert i en glasskule med en trykkgrense til 3000 m og ble plassert ved siden av svingeren (Fig 2.2). En strømmåler modell SD-6000 ble festet til side for, og fem meter over selve ekkoloddet. Digitalisert data ble sendt gjennom en 800 m kabel og lagret i en PC på land, utstyret ble forsynt med strøm fra Hundvin kai. Ekkoloddet ble senket til et dyp på 270 m. Målingene fra denne lokaliteten startet 9. oktober og gikk uten stans til 12. oktober. Strømuttaket forårsaket støy som vises på ekkogrammene fra oktober 2006. I forbindelse med et annet forskningsprosjekt ble et bunnmontert ekkolodd utplassert i Lurefjorden i perioden januar- april 2007. Strømuttaket var da forbedret og dataene derfor preget av langt mindre støy enn dataene fra oktober 2006.



Figur 2.2 Akustikk oppsett. Svingeren er montert i en stålramme med koblinger som forsikrer horisontal posisjon. GPT er montert i en glasskule og i en beskyttende oransje plastbeholder.

2.5 Akustikk data

Tilbake på universitetet ble ekkogrammene visualisert og analysert ved hjelp av Sonar5-pro versjon 5.9.7 (Balk & Lindem 2007).

SED (Single Echo Detection) representerer ekko som antas å komme fra enkeltindivider. Såkalte SED-ekkgammer inneholder dermed færre data, basert på strengere kriterier enn data i såkalte Amp-ekkgammer (Amplitude), som inkluderer alle signaler. Ved å justere kriterier kan støy som vises ved Amp-setting bli borte i SED-ekkgammer, men ekte registreringer som faller utenfor kriterier satt for SED kan også forsvinne (Balk & Lindem 2000). I SED-ekkgammer detekteres dyrenes målstyrke (TS; Target Strength) som representerer tilbakespredningen fra ett individ, mens Sv, den totale tilbakespredningen fra en gruppe individer for ett volum, detekteres i Amp-ekkgammer (Klevjer 2006; Røstad *et al.* 2006)

2.5.1 Automatisk tracking

Automatisk tracking kombinerer automatisk ekko til tracks. Først blir trackene klassifisert deretter aksepteres eller forkastes de. Om de aksepteres eller ikke er avhengig av settinger valgt i tracking programmet og i såkalte fishbaskets, der informasjon om trackene, for eksempel TS, dybde, tidspunkt og svømmehastighet lagres. Track av *Periphylla* ble analysert for to dybdeintervall; ett 10-60 m over svingeren, det vil si 260 til 210 m, og ett 70-120 m over svingeren, det vil si 200 til 150 m dyp. I intervallet 260 til 210 m ble track analysert fra 12. oktober 2006 og fra 12. februar 2007. Mengde støy øker med avstand fra svinger og ble derfor for stor for gjennomføring av analyser for intervallet 70 til 120 m fra oktober 2006. Analyser fra dette intervallet ble derfor bare gjennomført for 12. februar 2007. For at track skulle godkjennes i analysene måtte gjennomsnittlig TS for et track ligge mellom -80 dB til -50 dB. Den laveste TS, -80 dB, overlapper da med TS til andre pelagiske evertebrater, som krill, mens de sterkeste TS-verdiene overlapper med små fisk (Kaartvedt *et al.* 2007). Fordi den automatiske trackingen begrenses til perioder og dybder der ekkogram og trålfangst antyder at *P.periphylla* er dominante, er det relativt sikkert at trackene viser *P. periphylla*.

Kryssfilterdetektering

De akustiske dataene for maneter viser et lavt signal til støyforhold. Det gjør det problematisk å tracke automatisk ved bruk av tradisjonell enkel ekko deteksjon (SED) fordi bakgrunnsstøy kan feilaktig tolkes som ekko og enkelt ekko kan tolkes som flere ekko. Derfor ble kryssfilterdetekteringsalgoritmen i Sonar5 benyttet. Her blir data hentet fra Amp-ekkoogrammer sendt gjennom en deteksjonsdel som detekterer ekko og en evalueringsdel som vurderer om ekko detektert skal oppfattes som støy eller reelle track. Blant annet ble deteksjoner med mindre enn 30 og flere enn 15 000 ping ansett som støy og dermed fjernet. Deretter ble en ny og forenklet SED-fil produsert (Balk & Lindem 2006).

Tracking

Automatisk tracking ble utført på SED-filer dannet etter kryssfilterdetektering. Ekkoer blir da automatisk kombinert til track, klassifisert og lagret.

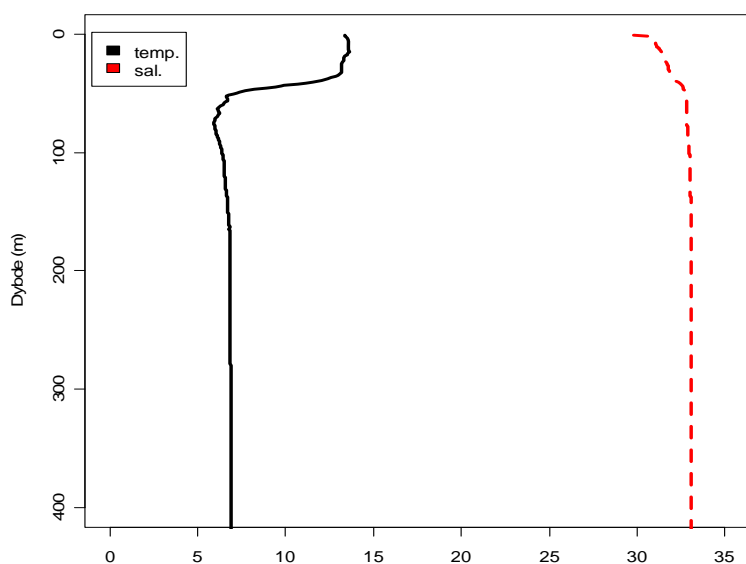
Under automatisk tracking ble tre innstillinger definert; minimum track lengde, max ping gap og gating range, de ble satt til henholdsvis 40 ping, 5 ping og 0,1 m. Minimum track lengde forteller hvor mange ping som må til for at det skal regnes som et track. 40 ping ble satt for å unngå korte støy linjer. Ping gap er en parameter som forteller systemet når et track er ”kaldt”, det vil si når et track oppfattes å ha passert ekkonstrålen. Posisjonen til påfølgende ekko i et track vil alltid predikeres fortløpende, gating-avstanden forteller innen hvilken avstand fra predikert posisjon neste ekko i tracket skal være. En liten gate kan resultere i at track blir brutt opp i korte fragmenter og en stor gate kan resultere i at track fra forskjellige track blir kombinert til ett (Balk og Lindem 2006).

3. Resultater

3.1 Fysiske resultater

Temperaturen var høyest i overflaten, med et maksimum på 13,5 °C ved 15 m. Det var en markert termoklin fra ~40 til 50 m, der temperaturen falt fra 11,5 °C til 7,0 °C (Fig 3.1).

Temperaturen sank ytterligere til et minimum på 5,9 °C ved 70 til 80 m, før den igjen økte noe til 6,8 °C ved 165 m. Herfra og ned til bunnen var temperaturen 6,8 °C til 6,9 °C gjennom hele vannmassen. Saltholdigheten var lavest i overflaten, 29,8, og steg til 32,9 ved 80 m. Under dette var vannet homogent med en maksimal saltholdighet på 33,1.



Figur 3.1 Vertikal profil av temperatur (sort hel linje) og saltholdighet (rød stiple linje) i Lurefjorden 10.10.2006.

3.2 Biologiske resultater

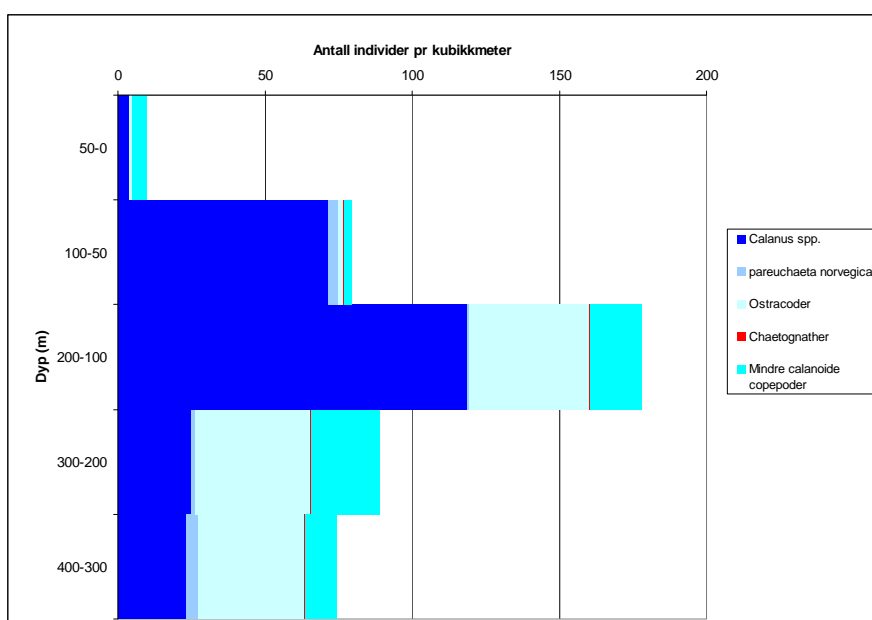
3.2.1 Potensielle bytte og predatorer

Antallet potensielle byttedyr var lavt de øverste 50 m, kun rundt 50 ind. pr. m³, men økte i dybdeintervallet fra 50 til 100 m og nådde størst antall i dybdeintervallet fra 100 til 200 m, med 160 ind. pr. m³ (Fig. 3.2). I dyp under 200 m ble antallet redusert til rundt 60 ind. pr. m³. *Calanus* dominerte de øverste 200 m, med størst tetthet i intervallet 100 til 200 m (120 ind. pr. m³). Ostracoder (*Conchoesia* sp) var jevnt fordelt fra 100 m til 400 m (35-40 ind. pr. m³) og dominerte biomassen av potensielle byttedyr fra 200 til 400 m. I tillegg til *Calanus* sp. og

Resultater

ostracoder ble det funnet *Paraeuchaeta norvegica* i hele vannsøylen, men i størst mengder fra 50 til 100 og fra 300 til 400 m, og chaetognather (*Euchronia hamata*) ble hovedsakelig funnet fra 100 til 400 m. Gruppen ”mindre calanoide copepoder” består stort sett av *Pseudo-* og *Paracalanus*, men kan også omfatte andre mindre copepoder. De ble funnet i alle dyp, men i størst mengde fra 100-300 m (rundt 20 ind. pr. m³).

I tillegg fikk vi noen eksemplarer av den pelagiske reken *Pasiphea* og krill (*Meganyctiphanes norvegica*) i trålen. Det var størst mengde krill i øvre 20 meter (1,8L) om natten. Om dagen var mengden krill størst på rundt 100 m (0,45L). Noen få individer (totalt 5) av lysprikkfisken *Benthosema glacialis* ble også registrert i trålen. 9 Hvitting, 1 makrell og 1 lyr ble fisket med stang.



Figur 3.2 Vertikal fordeling av mesozooplankton i Lurefjorden i oktober 2006. (Gjennomsnitt av to serier WP-2 håvtrekk).

3.2.2 Vertikal tetthets- og størrelsesfordeling av *Periphylla* basert på trålfangst

Dagfordeling

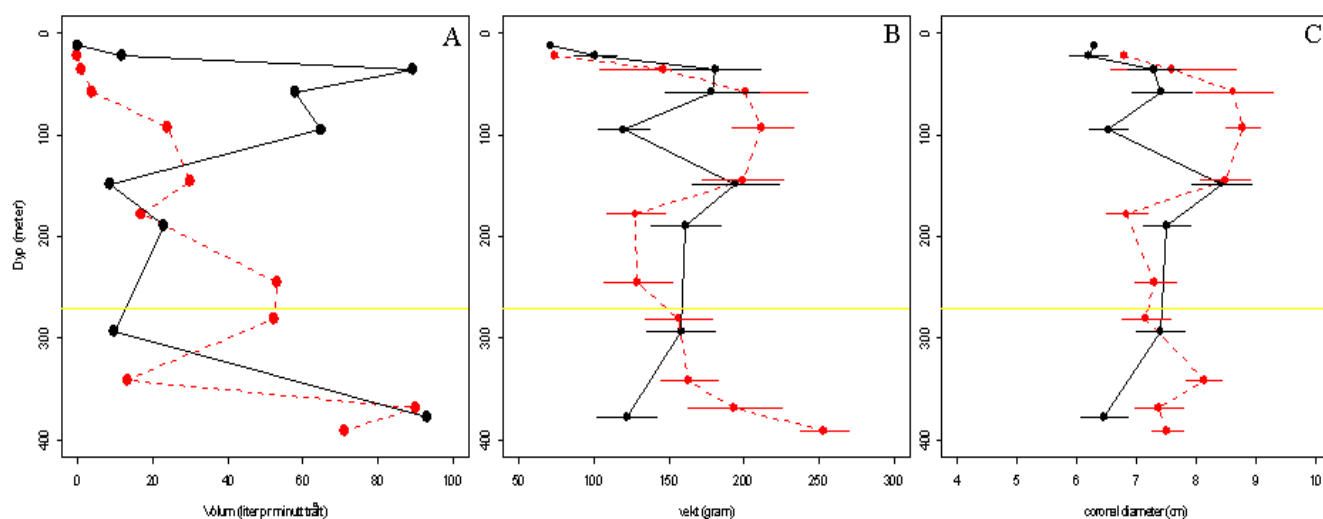
Det var liten tetthet av maneter i de øverste 100 m, med en økning de neste 100 m og størst tetthet rundt 150 m (Fig. 3.3). Fra 250 m steg tettheten mot dypet med unntak av ett dyp (340 m). Det var en reduksjon i størrelse de øvre 50 m, og igjen fra 150 til 180 m. Størst gjennomsnittlig størrelse ble funnet fra rundt 60 til 150 m. De to størrelsesmålene (vekt og diameter) avviker for de største dypene, der vekten økte mot dypet, mens det var en reduksjon

Resultater

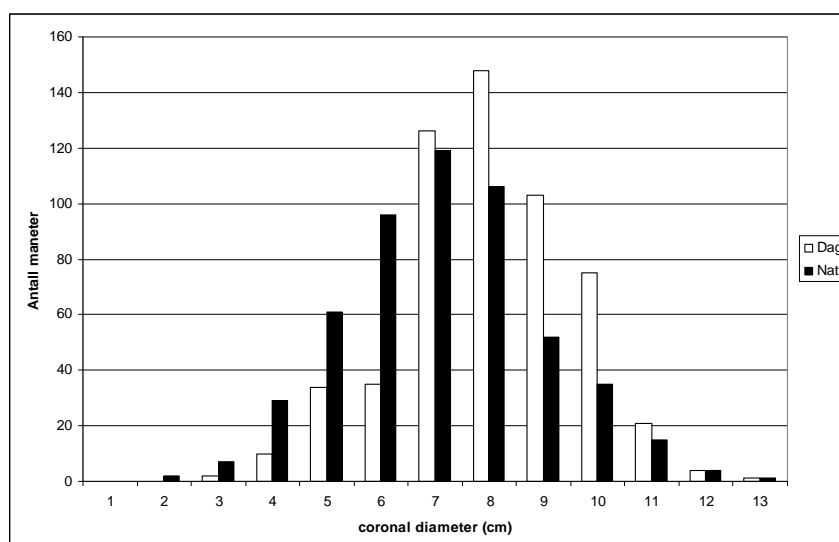
av CD i de to nederste dypene. Av manetene målt var det størst andel maneter med CD fra 7 til 9 cm, med en topp på 8 cm.

Nattfordeling

Om natten forekom et stort antall *Periphylla* i de øverste 100 m av vannsøylen, med unntak av de øverste 15 m (Fig 3.3). Tettheten var betydelig lavere mellom 100 til 300 m og økte igjen i det dypeste tråltrekket, nærmest 400 m, der fangsten var like høy som maksimum i øvre lag. Individstørrelsen ble redusert i de øverste 50 m (Fig 3.3). Fra rundt 60 m til 100 m var det en reduksjon i gjennomsnittlig størrelse, før størrelsen igjen økte ved 150 m. Videre var det en svak reduksjon med noe sterkere reduksjon dypest. Trenden er lik for vekt og CD. Av manetene målt var det størst andel maneter med CD fra 6 til 8 cm, med en topp på 7 cm.



Figur 3.3 A) vertikal tetthetsfordeling og vertikal størrelsesfordelingen i (B) vekt og (C) coronal diameter (CD). Hvert punkt representerer A) volumet (standardisert pr. minutt trålt) av maneter i ett tråltrekk og gjennomsnittlig B) våtvekt og C) CD (med 95 % konfidensintervall), for hvert dyp trålt. Sorte punkter med hel linje viser natttrekk og røde punkter med stiptet linje viser dagtrekk. Den gule linjen viser dypet ekkoloddet var plassert (270 m).



Figur 3.4 Størrelsesfordeling av maneter basert på alle trålfangster natt (sorte søyler) og dag (hvite søyler).

3.3 Akustikk

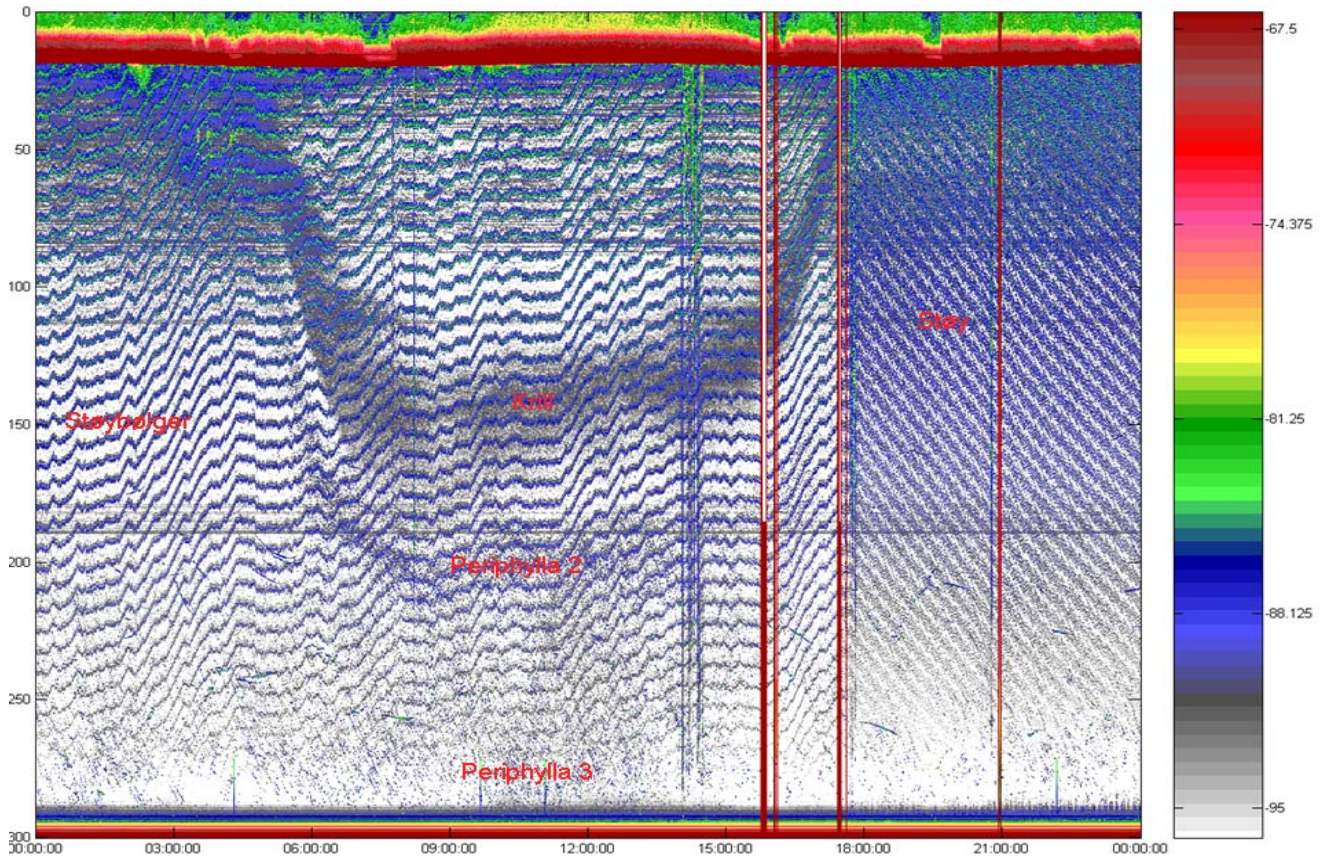
3.3.1 Vertikal fordeling

Akustiske resultater viser ulike ekkolag gjennom vannsøylen. Oversiktsekkogram fra 11. oktober 2006 er preget av mye støy (Fig. 3.5). Det gjør det vanskelig å skille mellom ulike lag, men det er mulig å antyde maneter som før soloppgang (11.10.06, 07:08 (GMT)) vandrer synkront ned noen meter dypere enn krill laget (*Periphylla 2*) (kommer tilbake til *Periphylla 1-4* i Fig. 3.8). Oppvandringen er ikke like tydelig, men det ser ut til at både krill og maneter i døgnvandrende lag begynner oppvandring noen timer før solnedgang (11.10.06, 17:44 (GMT)). I tillegg er det mulig å antyde maneter i dypet, både dag og natt (*Periphylla 3*). Ved å redusere både dybde og tidsintervall blir enkeltindivider tydeligere og flere atferdsmønstre avsløres. Maneter i det døgnvandrende laget, maneter som henger lenge i ekkostrålen (Fig. 3.6) og maneter som svømmer opp og ned i nedre del av vannsøylen (Fig. 3.7).

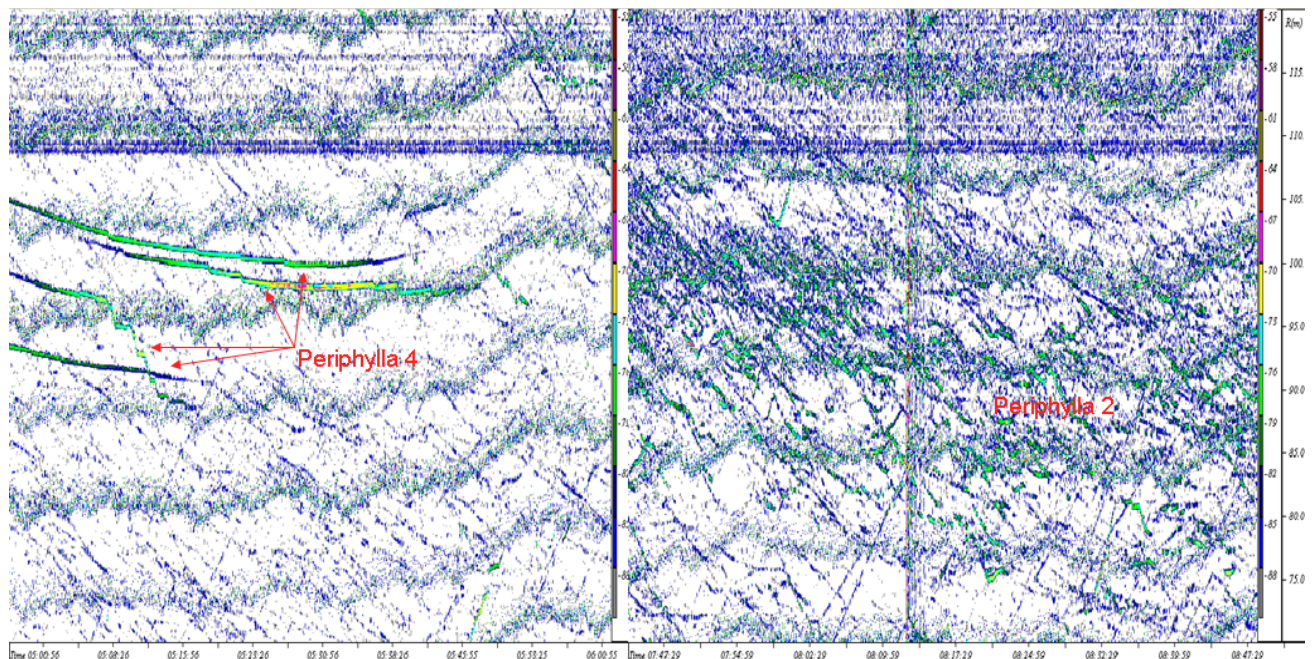
Data fra 2007 har mindre støy og oversiktsekkogrammet fra 12.02.07 bekrefter at det er ulike ekkolag i Lurefjorden (Fig. 3.8). Trålfangst og TS bekrefter at lagene består av *P. periphylla* og krill.

Manetene kan deles inn i fire forskjellige grupper basert på vertikal fordeling og døgnvandring. Om dagen svømmer et manetlag over krillen, rundt 75 m (*Periphylla 1*) og et synkront døgnvandrende lag (*Periphylla 2*) svømmer mellom 150 m til 200 m. Krill er fordelt mellom det grunne og det døgnvandrende manetlaget i et intervall mellom 70 til 140 m. Disse gruppene svømmer opp til overflaten ved solnedgang (12.02.07, 17:18 (GMT)) og svømmer ned like før soloppgang, slik at de er nede når solen står opp (12.02.07, 08:29 (GMT)). En tredje gruppe maneter omfatter nedre del av vannsøylen om dagen og hele vannsøylen om natten. Manetene i denne gruppen svømmer asynkront opp og ned mellom bunn og rundt 150-200 m om dagen (*Periphylla 3a*). Ved solnedgang svømmer det imidlertid en puls av maneter fra bunn og helt opp til overflaten (*Periphylla 3b*), og en annen puls svømmer fra overflaten og ned i dypet noen timer etter mørkets frambrudd (*Periphylla 3c*). Det ser også ut til å være maneter som bryter dette mønsteret og som svømmer asynkront fra bunn og overflaten natten gjennom. Den siste gruppen av maneter ser ikke ut til å døgnvandre, men er synlig fra rundt 150 m og ned mot dypet om natten og ser ut til å holde seg dypere enn døgnvandrelaget om dagen (*Periphylla 4*).

Resultater

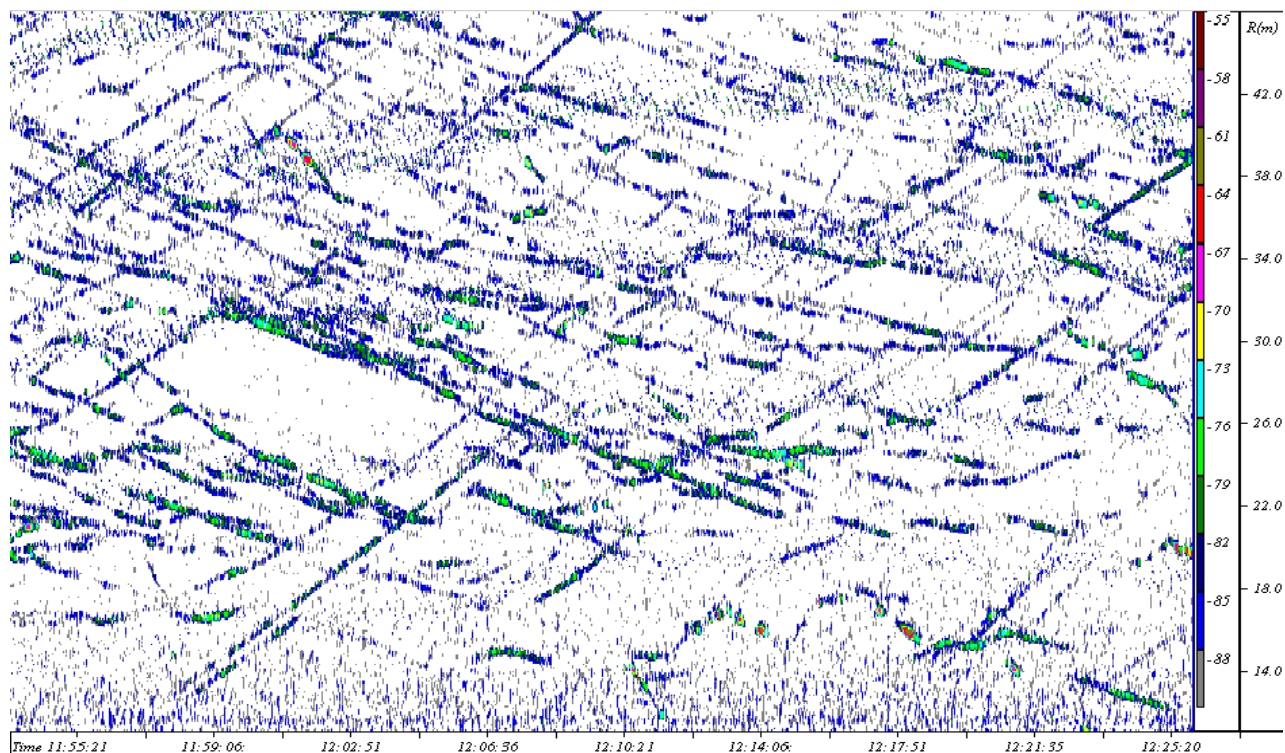


Figur 3.5 Oversiktsekkogram fra 11.10.2006 fra midnatt til midnatt (GMT). Grunnet mye støy er det i tillegg til krillen kun mulig å antyde et døgnvandrende lag med synkron ned- og oppvandring (Periphylla 2) og maneter som er tilstede i dypet om dagen og natten (Periphylla 3). Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått er svakest. Overflaten sees som en horisontal, rett og tykk brun ”strek”.

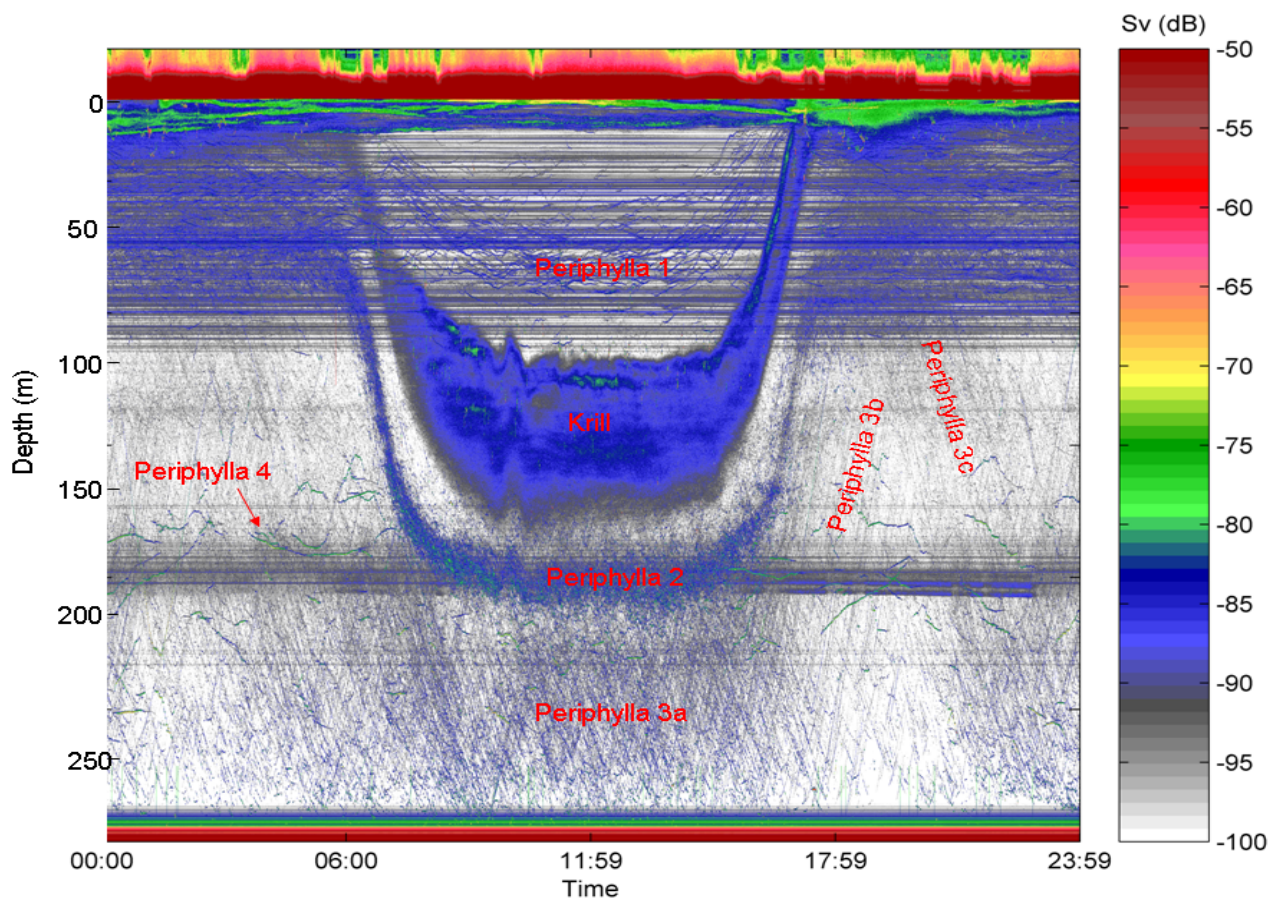


Figur 3.6 Ekkogram fra intervallet 200 til 150 m den 11.10.06, fra ca kl 05:00 til 06:00 og 07:47 til 08:47 (GMT). Periphylla 4 viser maneter som henger lenge i ekkostrålen og Periphylla 2 viser individer i det synkron døgnvandrende manetlaget. Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått er svakest.

Resultater



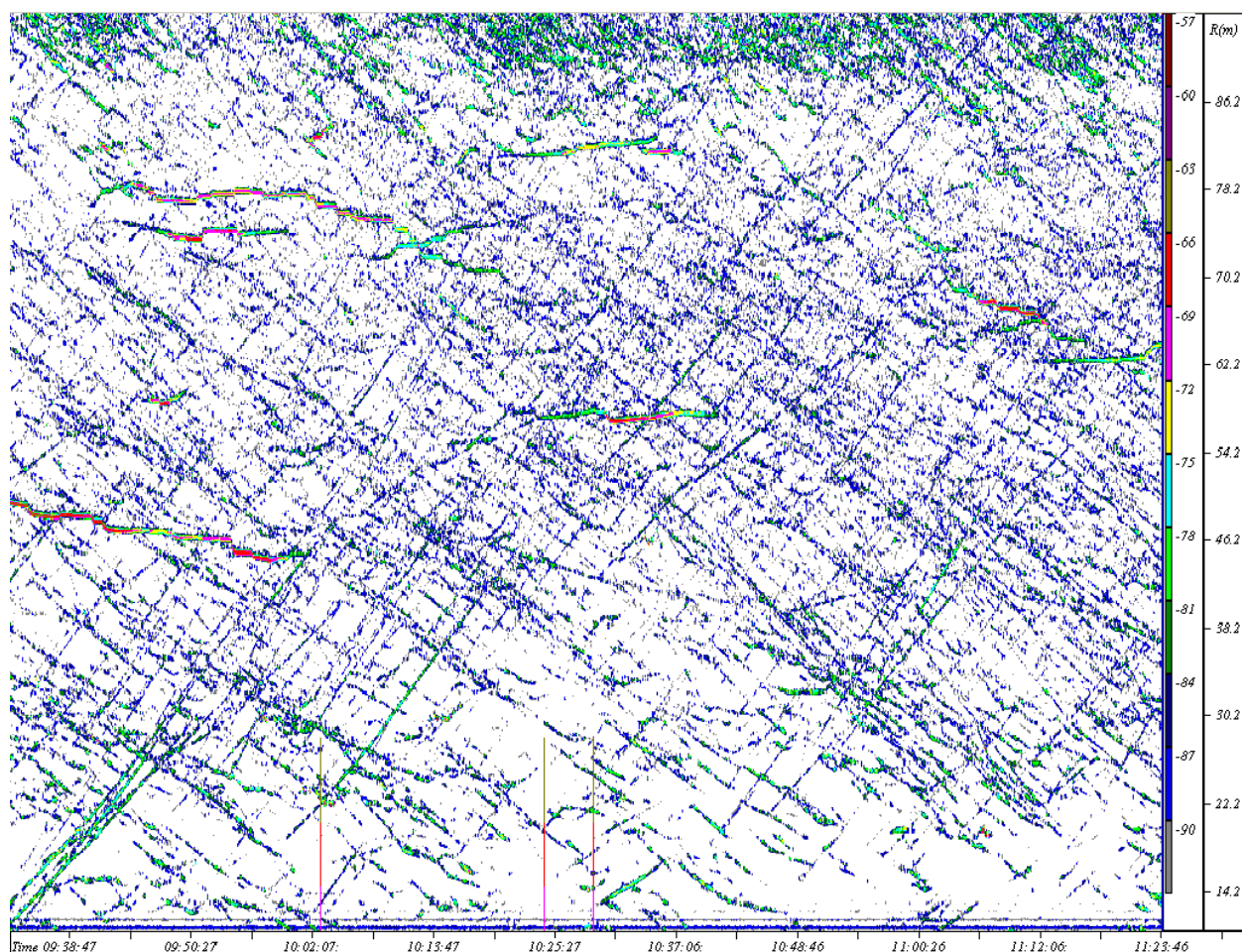
Figur 3.7 Ekkogram fra intervallet 270 til 170 m den 11.10.06 fra ca 11:55 til 12:25 (GMT). Svømmemønsteret til maneter med kontinuerlig vertikal bevegelse (Periphylla 3). Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått er svakest.



Figur 3.8 Døgnvandringmønsteret til *Periphylla periphylla* og *Meganyctiphanes norvegica*, 12. februar 2007 (tid oppgitt i GMT). Et ekkolag svømmer over krillaget (Periphylla 1), og et annet ekkolag svømmer under krillaget om dagen (Periphylla 2), begge har synkron opp- og nedvandring. Maneter med kontinuerlig vertikal bevegelse er i nedre vannsøyle om dagen og hele vannsøylen om natten (Periphylla 3a, 3b og 3c). Maneter med lange og sterke ekkospor ser ikke ut til å døgnvandre (Periphylla 4). Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått er svakest. Overflaten sees som en horisontal, rett og tykk brun ”strek”.

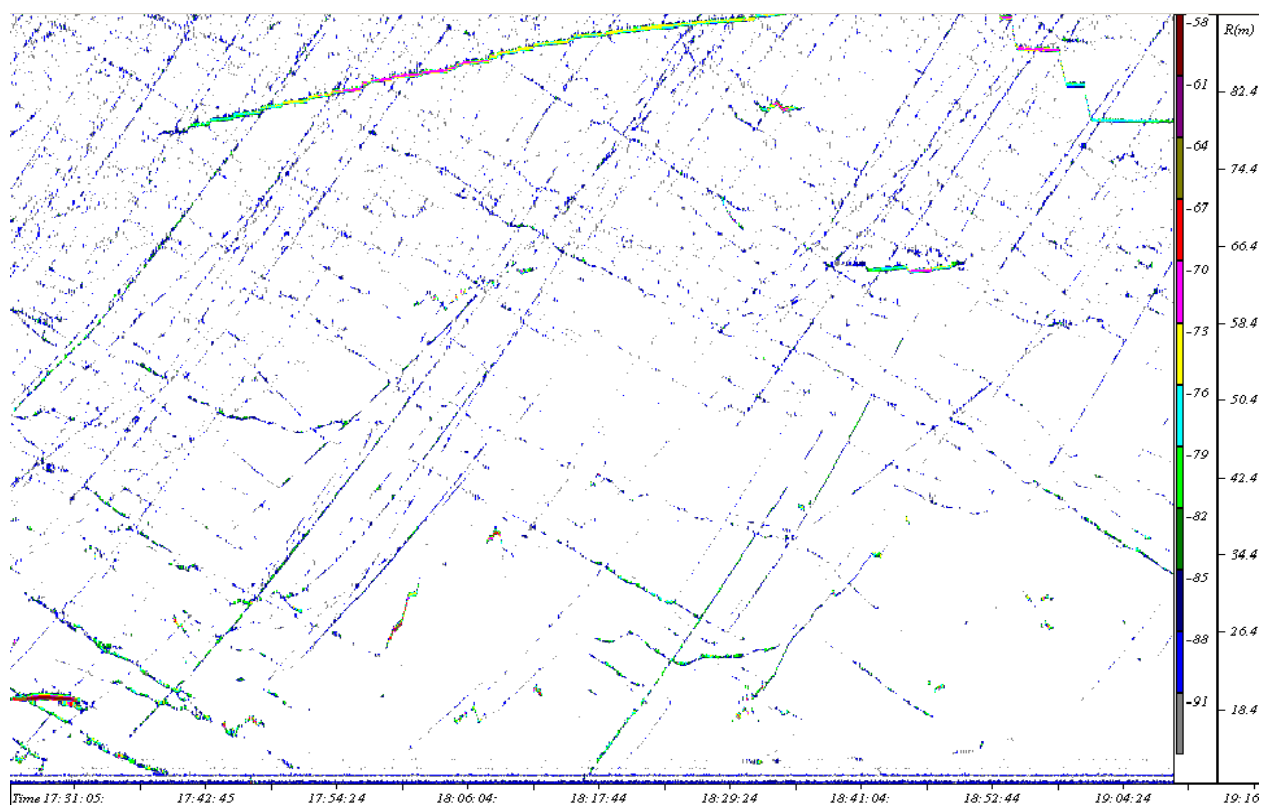
3.3.2 Individuell Svømmeatferd

Ekkogram fra februar 2007 viser at *Periphylla periphylla* som forekommer i ulike dybdeintervall har forskjellig vertikal svømmeatferd. En stor del av manetene i den nedre del av vannsøylen svømmer mer eller mindre kontinuerlig vertikalt. Om dagen ser de ut til å svømme fra dypet og opp mot rundt 150 m (Fig. 3.9), men ved solnedgang fortsetter manetene opp til øvre del av vannsøylen (Fig. 3.10). Andre individer, som er mest framtrepende i midtre vannlag om natten, har liten vertikal bevegelse, enten uten vertikal forflytning, eller med et trappetrinn-lignende mønster, der rask vertikal bevegelse etterfølges av perioder uten svømming (Fig 3.9). Individer i laget med synkron døgnvandring har forholdsvis korte track tiltross for at ekkostrålen ved denne avstanden er stor, det kan tyde på at individene har en viss horisontal atferd (Fig. 3.11).

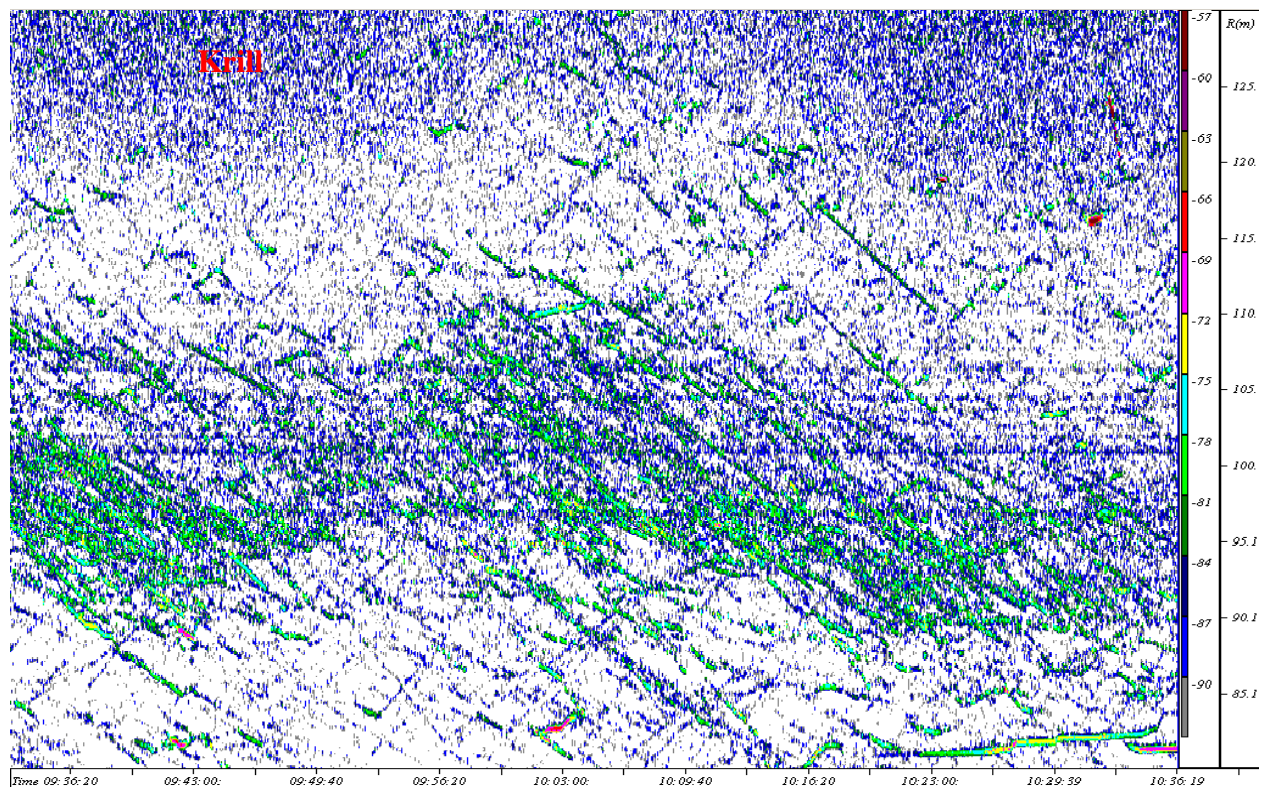


Figur 3.9 Ekkogram fra dybdeintervallet 270 til ca 180 m den 12.02.07, kl 09:30 til 11:30 (GMT). Majoriteten av manetene ser ut til å svømme kontinuerlig opp og ned (blå og grønne vertikale ekkospor) og individer med sterkere ekko viser liten vertikal bevegelse og henger lenge i ekkostrålen (horisontale grønne og røde ekkospor). Det synkrona døgnvandringslaget vises helt øverst i ekkogrammet. Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått er svakest.

Resultater



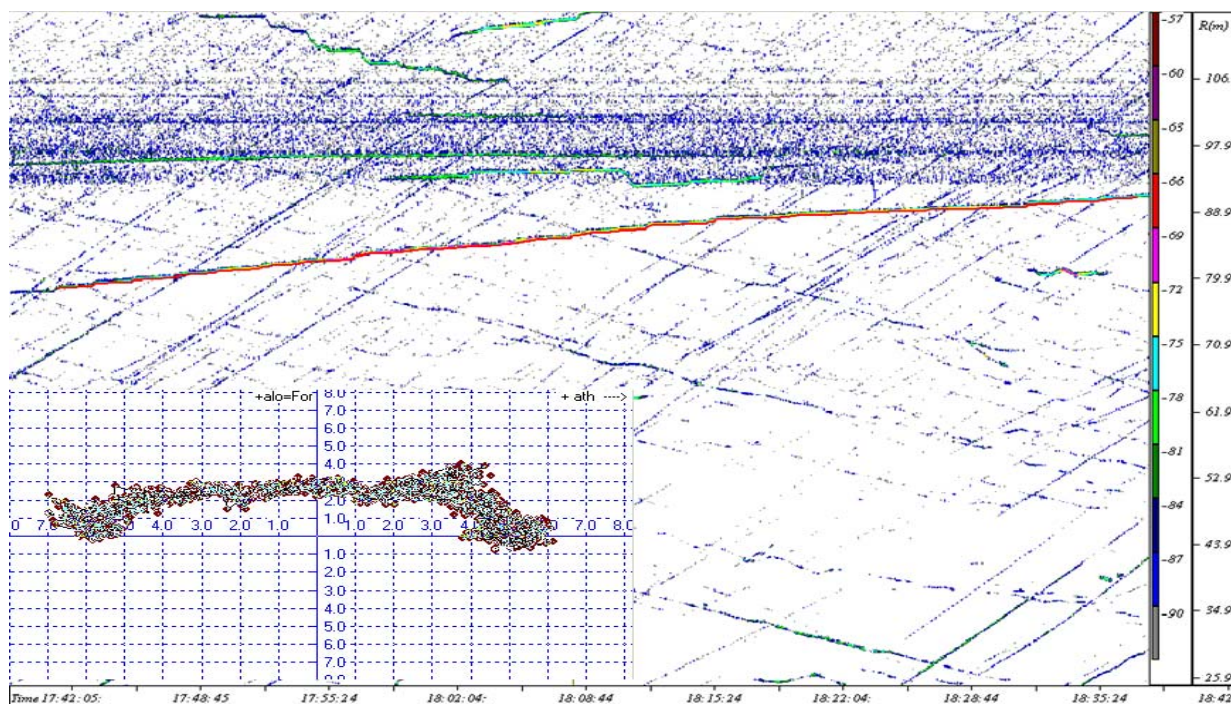
Figur 3.10 Ekkogram fra rundt 260 m til rundt 190 m den 12.02.07, kl 17:30 til 19:04 (GMT), solnedgang er kl 17:18 (GMT). E flertall av individene svømmer oppover, men også rundt og etter solnedgang er det individer som svømmer nedover. I tillegg er enkelte individer med sterkere ekkostyrke og liten vertikal bevegelse tilstede i ekkogrammet. Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått er svakest.



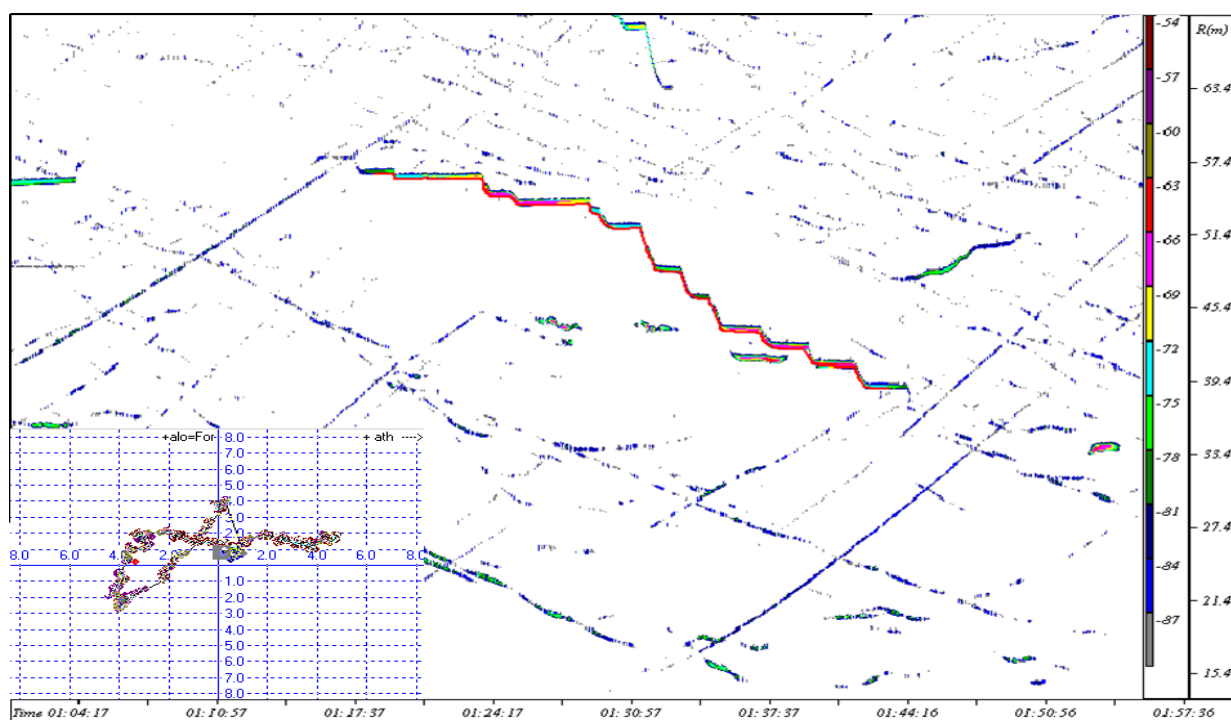
Figur 3.11 Ekkogram fra dypet 200 til 140 m den 12.02.07 kl 09:30 til 10:30 (GMT). Det synkrone døgnvandringlaget vises som et blått og grønt belte. Krillen vises som svært korte og mange blå ekko øverst i ekkogrammet. Enkelte maneter ser ut til å blande seg med nedre del av krillaget. Fargeskala angir ekkostyrke (Sv), der brunt er sterkest og grått er svakest.

Resultater

Fokuset i denne oppgaven er vertikal atferd, men split-beam ekkolodd kan også måle den horisontale posisjonen av et target i ekkonstrålen, slik at det er mulig å studere horisontal svømmeatferd. Figurene nedenfor viser tre eksempler basert på individer med ulik vertikal bevegelse. Individer i det døgnvandrende laget var for langt fra svingeren til å bli tracket i denne undersøkelsen.

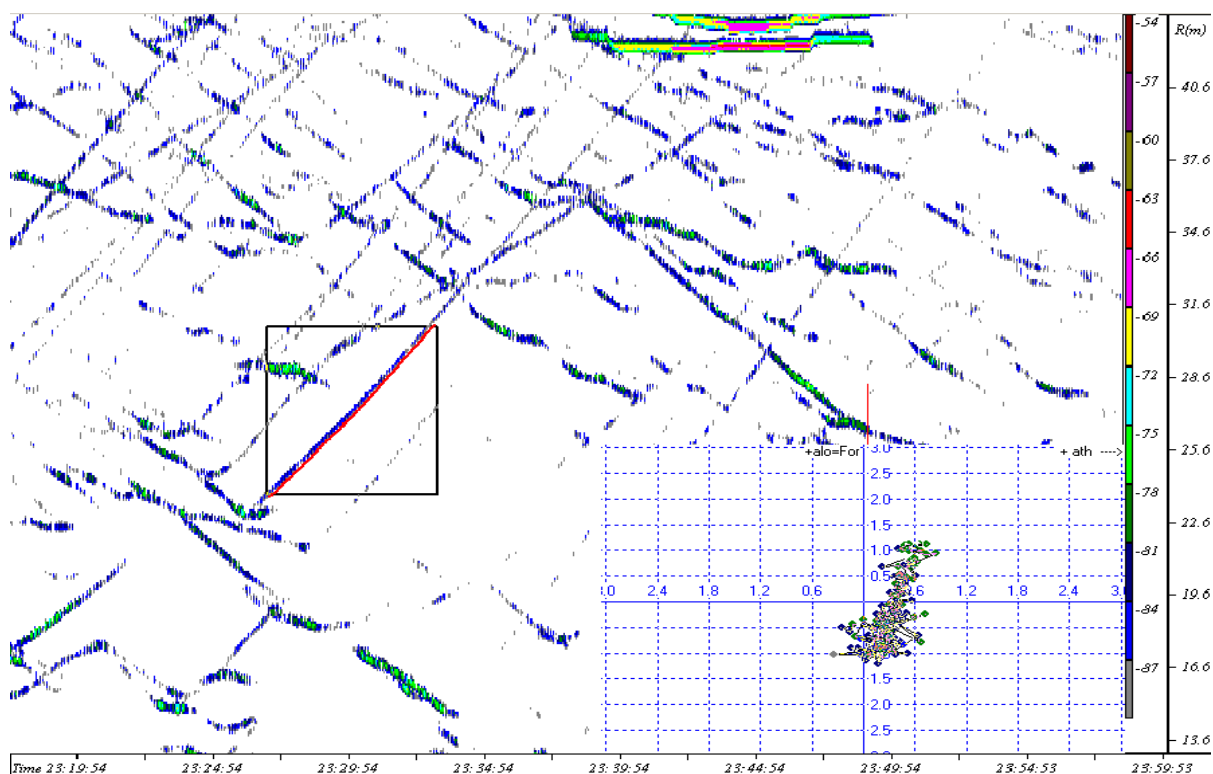


Figur 3.12. Track av et enkelt individ på ca 180 m, som viser den horisontale atferden i forhold til GPT. Ekkonstrålen deles opp i en x-akse og y-akse, der x-aksen viser bevegelser på langs av ekkonstrålen og y-aksen viser bevegelser på tvers av ekkonstrålen.



Figur 3.13 Track av et enkelt individ på ca 220 m, som viser den horisontale atferden i forhold til GPT. Ekkonstrålen deles opp i en x-akse og y-akse, der x-aksen viser bevegelser på langs av ekkonstrålen og y-aksen viser bevegelser på tvers av ekkonstrålen.

Resultater



Figur 3.14 Track av et enkelt individ på ca 250 m, som viser den horisontale atferden i forhold til GPT. Ekkostrålen deles opp i en x-akse og y-akse, der x-aksen viser bevegelser på langs av ekkostrålen og y-aksen viser bevegelser på tvers av ekkostrålen.

Den horisontale atferden hos individet med liten vertikal bevegelse er liten (Fig 3.12).

Maneten driver ca 13 meter på langs og kun 2 m på tvers av ekkostrålen i løpet av den 45 min lange perioden maneten oppholder seg i ekkostrålen. Individet med kontinuerlig svømmeatferd (Fig 3.14) viser også liten horisontal atferd og svømmer oppover ca 1 m min^{-1} på tvers av ekkostrålen. Derimot viser individet med trappetrinns mønster (Fig 3.13) en større horisontal atferd, maneten ser ut til å svømme i en sirkel mens den svømmer $0,7 \text{ m min}^{-1}$ nedover i vannsøylen.

3.3.3 Svømmehastighet og TS-fordeling

Både for oktober og februar registrerer automatisk tracking fra nederste intervall, 260 til 210 m (Fig. 3.15 og 3.16), at majoriteten av manetene har en negativ svømmehastighet (dvs. svømmer nedover), rundt 1 cm s^{-1} , både natt og dag. Både i oktober og februar registreres en puls av oppoversvømmende maneter om ettermiddagen. I oktober 2006 registreres denne fra kl 14:30 til 16:30, dvs. noen timer før tidspunktet for solnedgang kl 17:44 (GMT). I februar derimot, øker andelen oppoversvømmende maneter kl 17:30, rett etter tidspunktet for solnedgang kl 17:18 (GMT), og mer enn 50 % av manetene er registrert å svømme oppover fra kl 18:00 til 18:30. Begge dagene viser en reduksjon av antall individer tracket på ettermiddagen, i oktober fra 16:00 til 19:30 og februar fra kl 17:30 til 20:00. Data fra 12.

Resultater

februar viser en tydelig sammenheng med reduksjon av antall maneter tracket og andel maneter som svømmer oppover ved solnedgang, i oktober ser oppvandringen av dyptlevende maneter ut til å begynne noe før solnedgang. TS-fordelingen i dybdeintervallet er konsentrert rundt -75 dB, med enkelte uteliggere opp til -55 dB (større maneter) i både oktober og februar.

I intervallet fra 200 til 150 m (bare data fra februar) ser det ut til å være få maneter gjennom natten (Fig. 3.17), men det er registrert en betydelig økning av individer tracket fra kl 7:00 til 16:00. Disse individene tilhører døgnvandringlaget som kommer ned til dette intervallet ved soloppgang og svømmer opp ved solnedgang. Om natten er det registrert en større variasjon av ned- og oppoversvømming sammenlignet med intervallet under og svømmehastighetene ligger rundt 1 cm s^{-1} . Når døgnvandringlaget kommer ned ved soloppgang blir 75 % av manetene registrert med en gjennomsnittlig negativ svømmeretning. Fra kl 16:00 til kl 17:00 er det en økende andel av maneter med positiv svømmeretning og fra kl 17:00 til 19:00 er rundt 75 % av individene tracket registrert å svømme oppover. Medianen med hensyn til svømmehastigheter er over 2 cm s^{-1} fra kl 18:30 til 19:00.

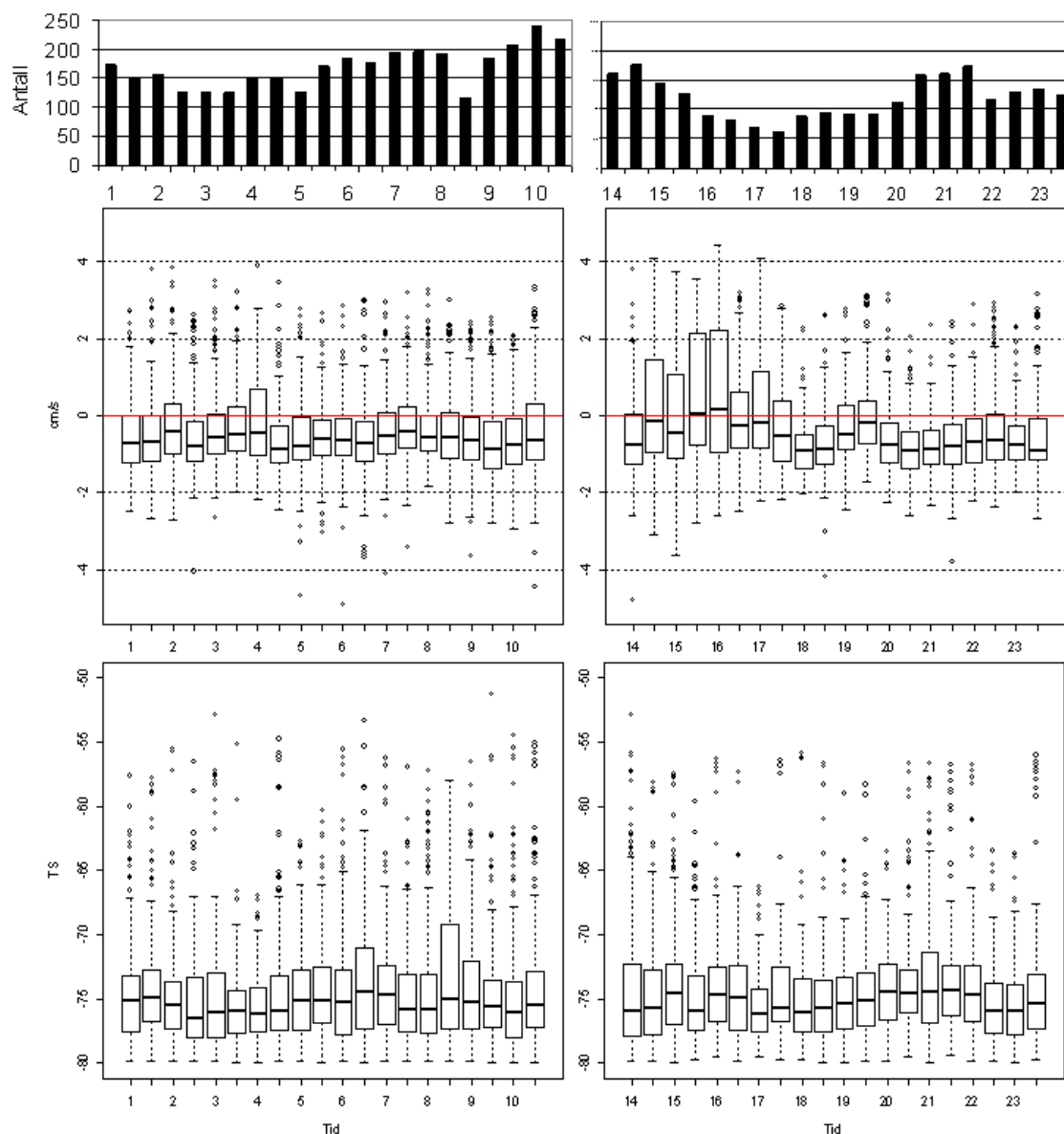
Ankomsten av det døgnvandrende laget til dybdeintervallet fra 150 til 250 m registreres også på TS-fordelingen. Det er stor spredning i TS-verdier gjennom natten, men når laget kommer ned blir TS-verdiene sterkere og mer samlet. 75 % av individene tracket er registrert med TS-verdier fra -55 til -65 dB. En større spredning i TS kommer igjen rett før økningen av registrerte oppover svømmende maneter fra kl 16:30.

Også SED-ekkgogrammet viser at maneter knyttet til ulike lag med forskjellig atferdsmønstre har forskjellig akustisk størrelse (Fig. 3.18). Maneter i dypet med kontinuerlig vertikal bevegelse har generelt en lav akustisk størrelse, individer med liten vertikal bevegelse som henger lenge over ekkostrålen har stor akustisk størrelse og manetene i det synkrone døgnvandrende laget har en akustisk størrelse mellom disse to.

Manuell tracking ble utført for å undersøke sammenhengen mellom ulike atferdsmønstre og TS. Individene som inngår i analysen er vist i figur 3.19 til 3.23 der maneter som ble tracket er merket med rødt. Alle data over TS i forhold til svømmehastigheter er så sammenstilt i figur 3.24.

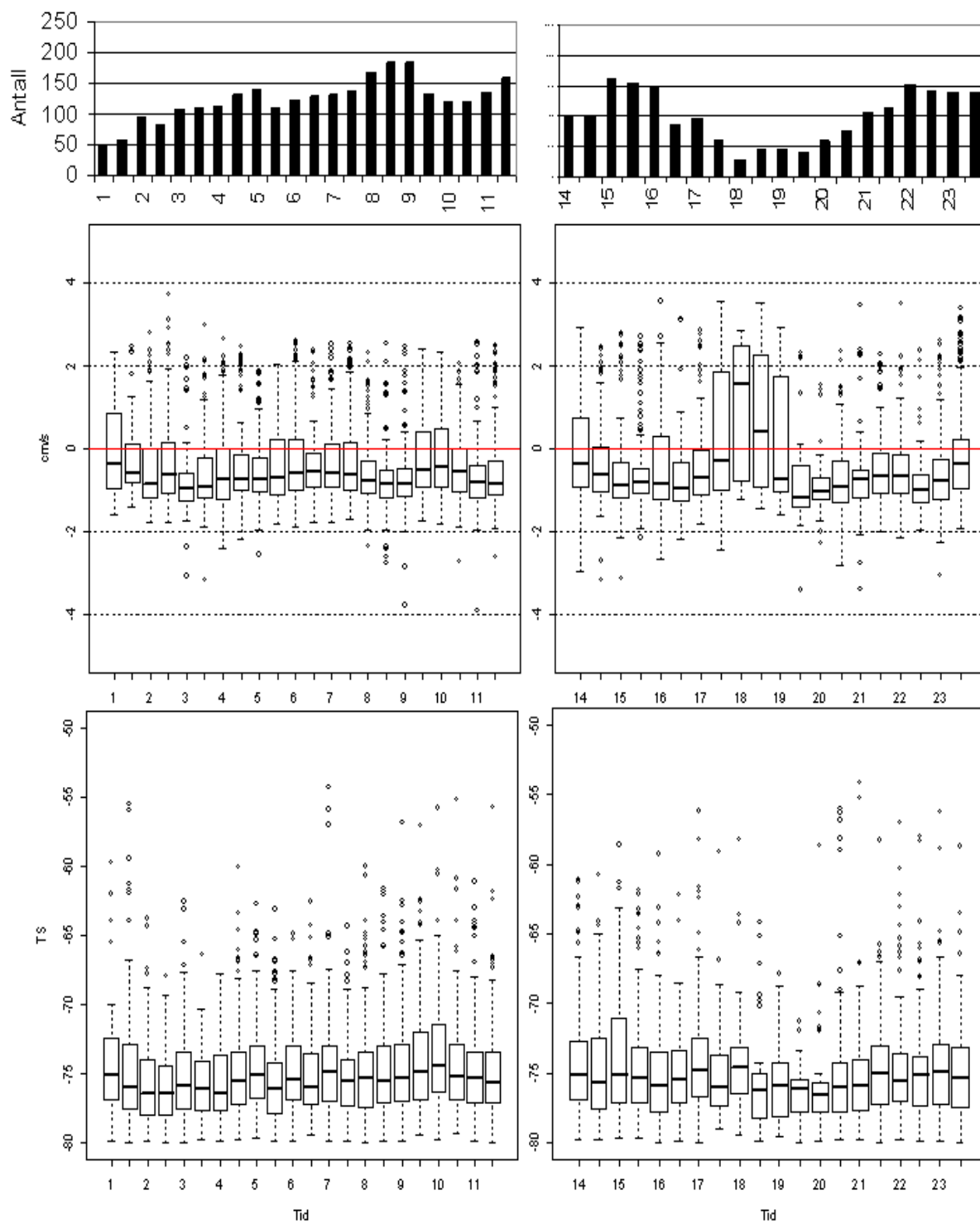
Resultater

Maneter med kontinuerlig svømmeatferd har svømmehastigheter rundt 2 cm s^{-1} og TS-verdier mellom -70 og -80 dB , med unntak av ett individ (Fig 3.19, 3.20 og 3.24). Mindre aktive maneter med liten vertikal bevegelse har langt sterkere ekko, med TS rundt -55 og -60 dB og gjennomsnittlig hastighet i underkant av 1 cm s^{-1} (Fig. 3.21, 3.22 og 3.24). Måler man derimot hastigheter kun av vertikale forflytninger hos individer med såkalte trappetrinnsmønstre avsløres høye svømmehastigheter opp mot 9 cm s^{-1} (Fig. 3.23 og 3.24).



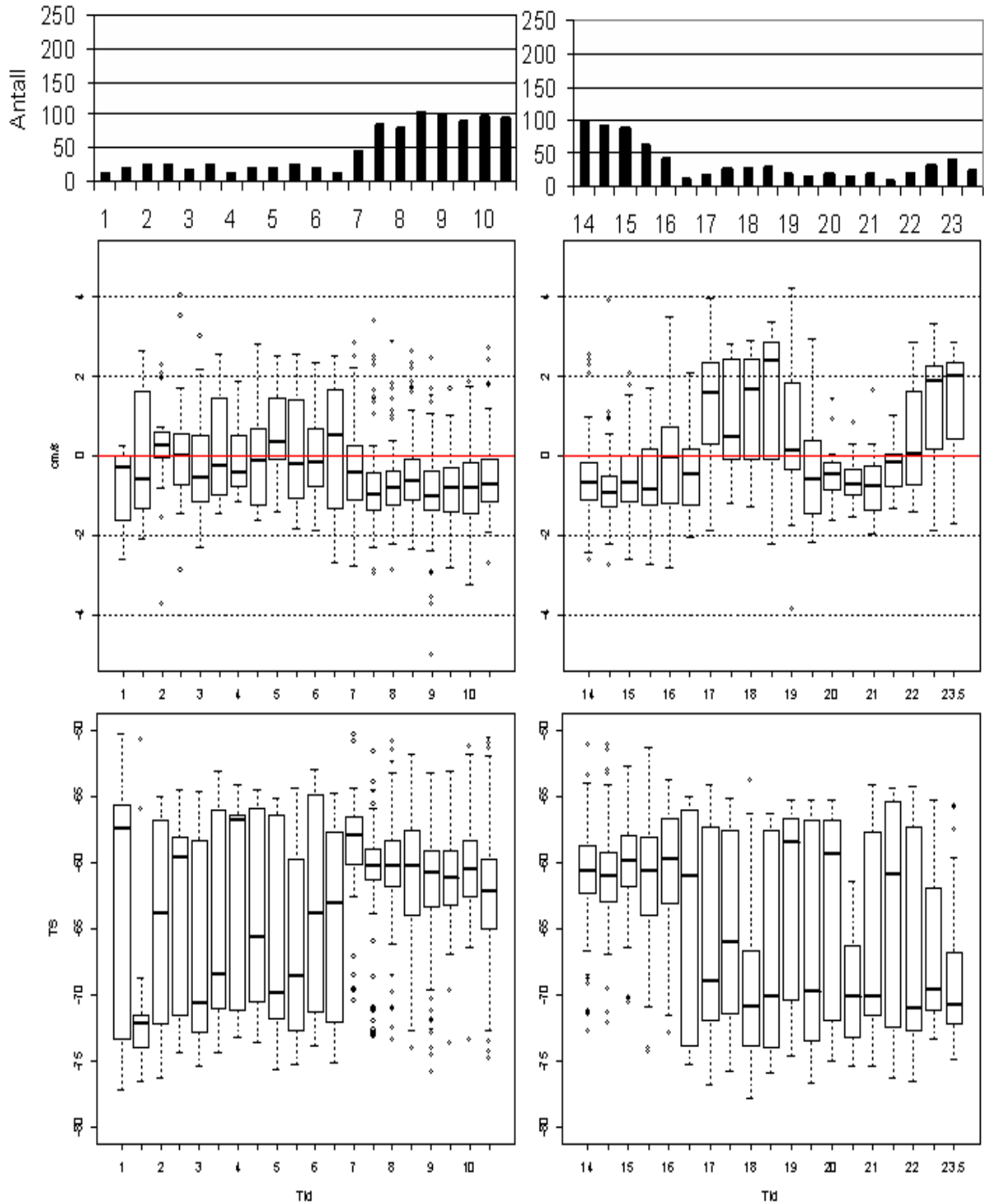
Figur 3.15 Vertikal svømmehastighet og TS fra automatisk tracking fra 12.10. 2006, i dybdeintervallet 210-260 m fra kl 01:00-11:00 (GMT) og fra kl 15:00-24:00 (GMT) målt i 30 minutt-tidsintervaller. Øverste figurer representerer antall track, midterste figurer representerer svømmehastigheter, målt i cm s^{-1} . Negative svømmehastigheter representerer *P. periphylla* som svømmer nedover og positive hastigheter *P. periphylla* som svømmer oppover. Nederste figurer representerer akustiske størrelser (TS) målt i dB.

Resultater



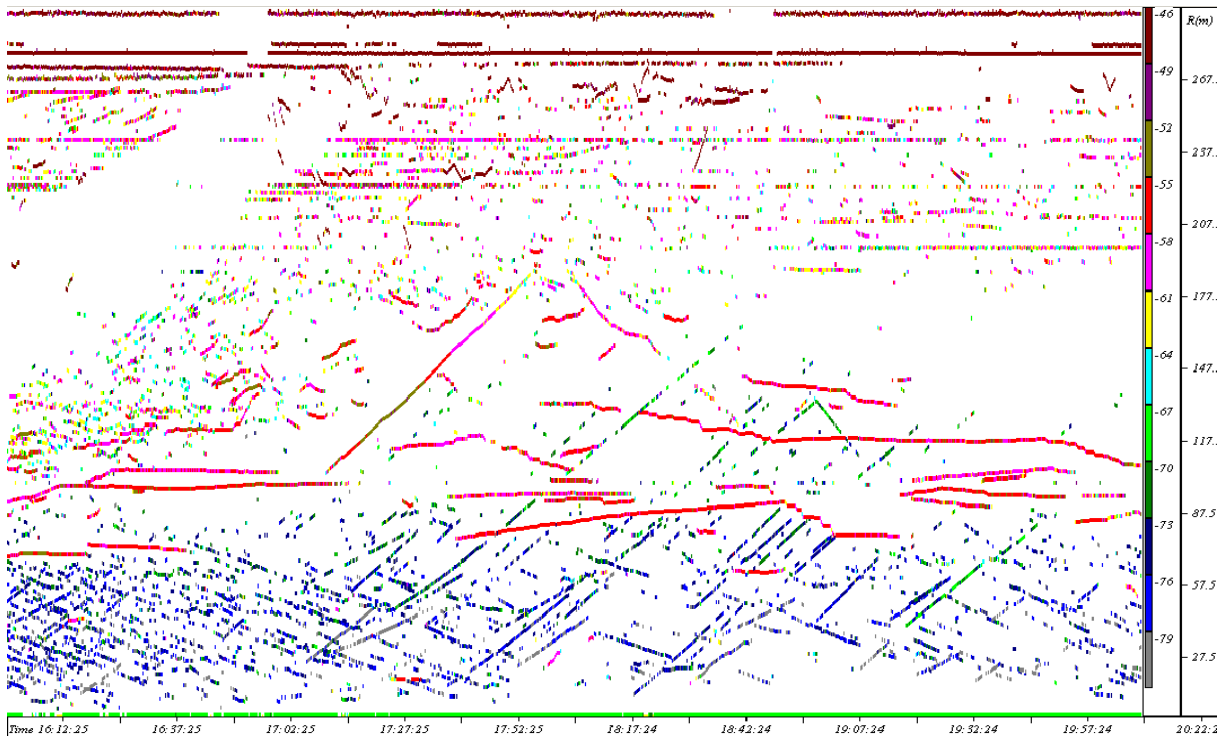
Figur 3.16 Vertikal svømmehastighet og TS fra automatisk tracking fra 12.02. 2007, i dybdeintervallet 210-260 m fra kl 01:00-11:00 (GMT) og fra kl 15:00-24:00 (GMT) målt i 30 minutt-tidsintervaller. Øverste figurer representerer antall track, midterste figurer representerer svømmehastigheter, målt i cm s^{-1} . Negative svømmehastigheter representerer *P. periphylla* som svømmer nedover og positive hastigheter *P. periphylla* som svømmer oppover. Nederste figurer representerer akustiske størrelser (TS) målt i dB.

Resultater

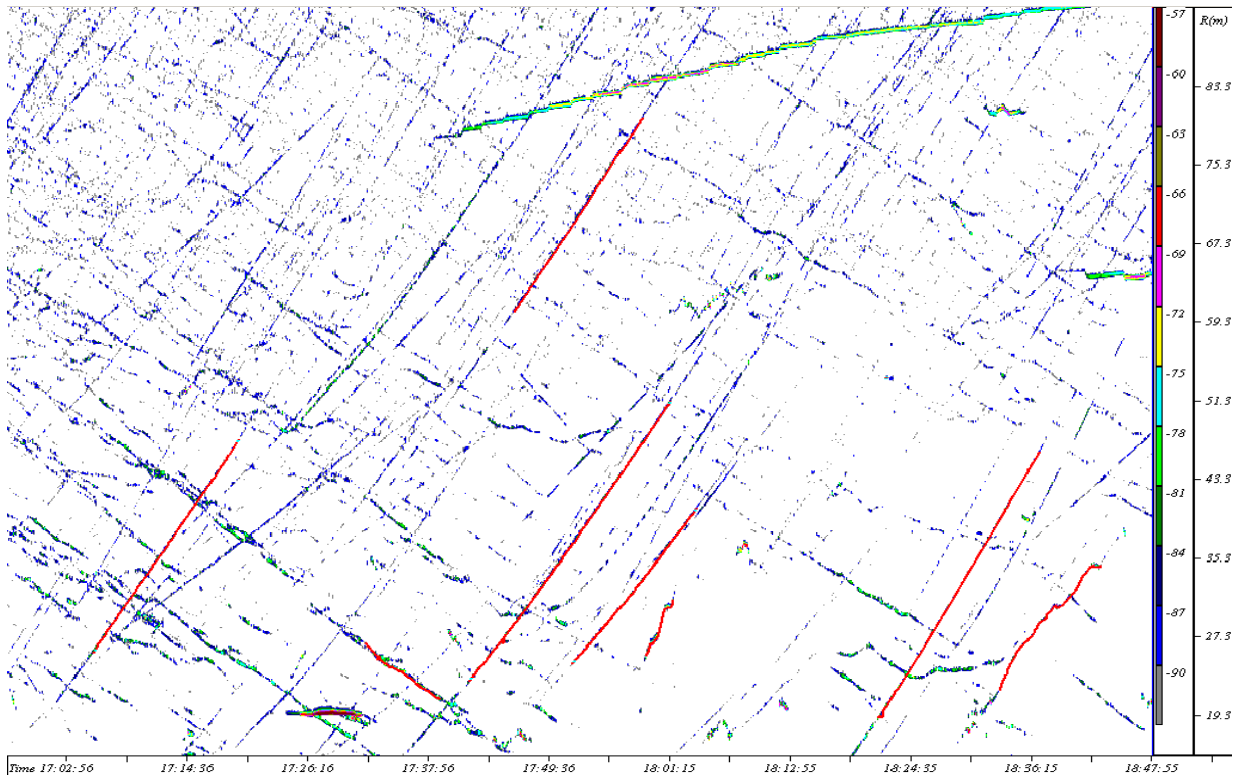


Figur 3.17 Vertikal svømmehastighet og TS fra automatisk tracking fra 12.02.2007, i dybdeintervallet 150 til 200 m fra kl 01:00-11:00 og fra kl 15:00-24:00 (GMT) målt i 30 minutt-tidsintervaller. Øverste figurer representerer antall track, midterste figurer representerer svømmehastigheter, målt i cm s^{-1} . Negative svømmehastigheter representerer *P. periphylla* som svømmer nedover og positive hastigheter *P. periphylla* som svømmer oppover. Nederste figurer representerer akustiske størrelser (TS) målt i dB.

Resultater

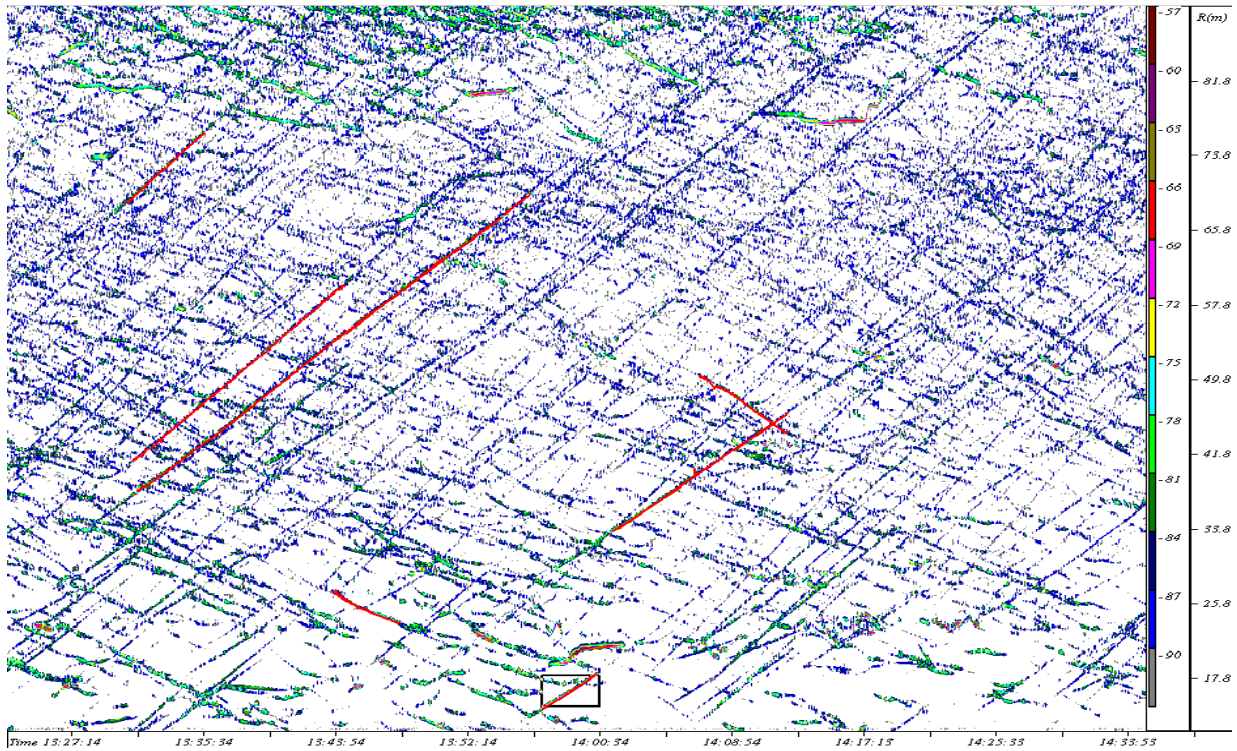


Figur 3.18 SED-ekkoogram fra 12.02. 07 av hele vannsøylen fra kl 16 til kl 20 (GMT). Fargeskalaen angir akustisk størrelse i TS der brun er sterkest og grått er svakest. Fargen til individer med kontinuerlig vertikal bevegelse antyder TS-verdier rundt -80 til -70 dB. Individer med liten vertikal bevegelse rundt -55 dB, og maneter med synkron døgnavdring rundt -70 dB til rundt -55 dB. TS-tersklingen som er brukt er -82 dB.

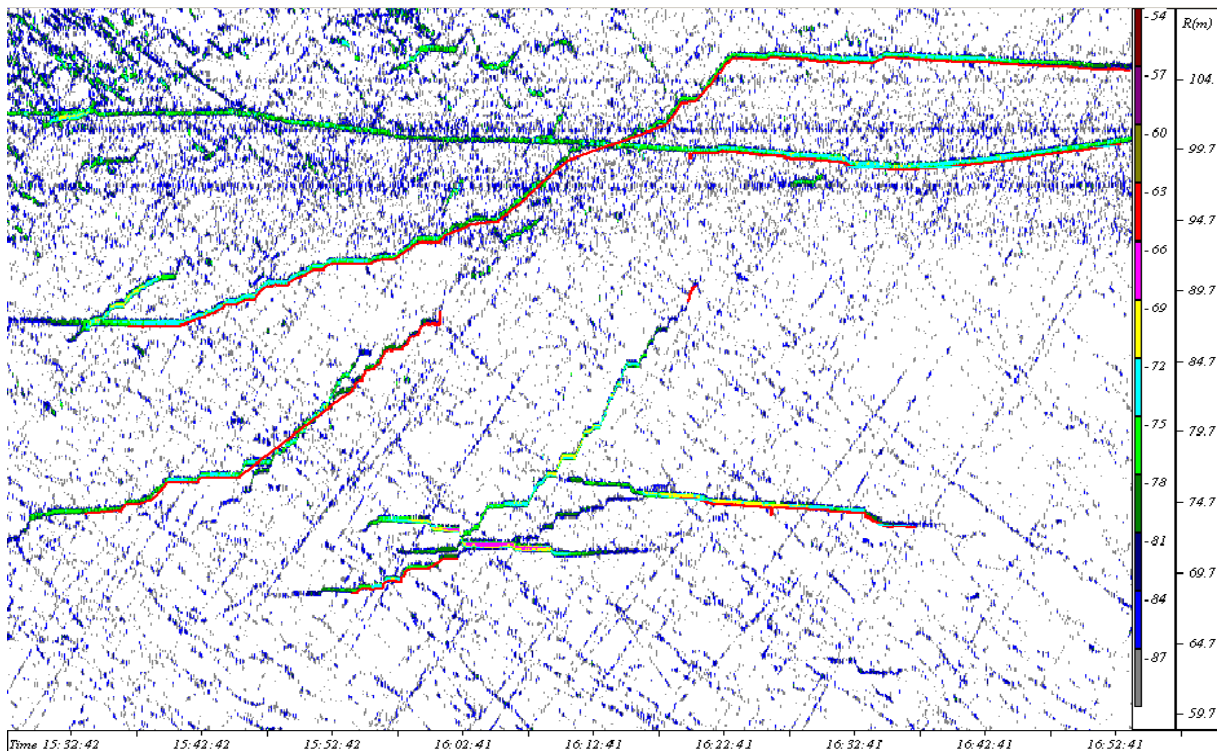


Figur 3.19 Ekkogram av vannsøylen fra rundt 260 m til 180 m den 12.02.07 kl 17:00 til 18:45 (GMT). Røde linjer viser individer som er tracket manuelt. Individene har kontinuerlig vertikal bevegelse. Målinger av hastighet og TS-verdier ble registrert og vises i figur 3.24. Fargeskala angir akustisk størrelse der brun er sterkest og grått er svakest.

Resultater

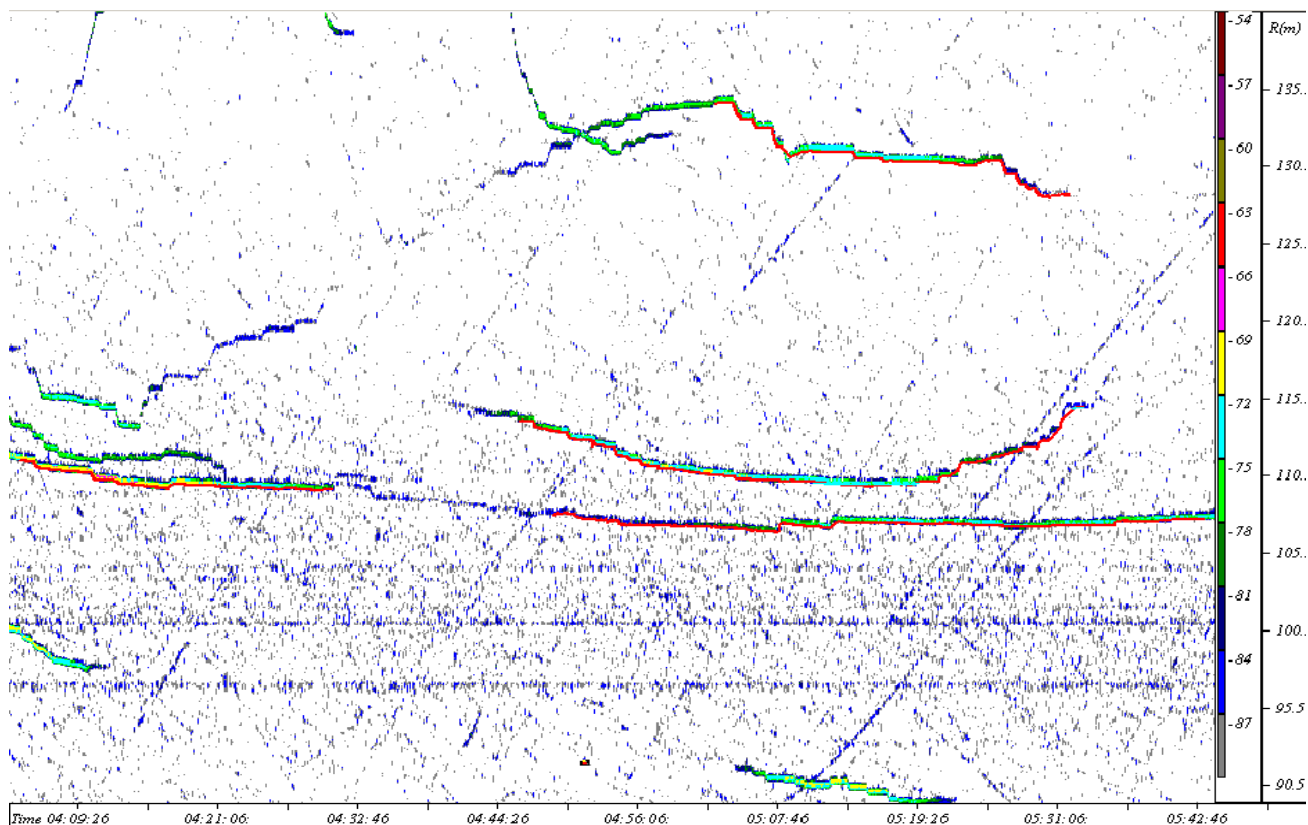


Figur 3.20 Ekkogram av vannsøylen fra rundt 260 m til 180 m den 12.02.07, ca kl 13:15 til 14:30 (GMT). Røde linjer viser individer som er tracket manuelt. Individene har kontinuerlig vertikal bevegelse. Målinger av hastighet og TS-verdier ble registrert og vises i figur 3.24. Fargeskala angir akustisk størrelse der brun er sterkest og grått er svakest.

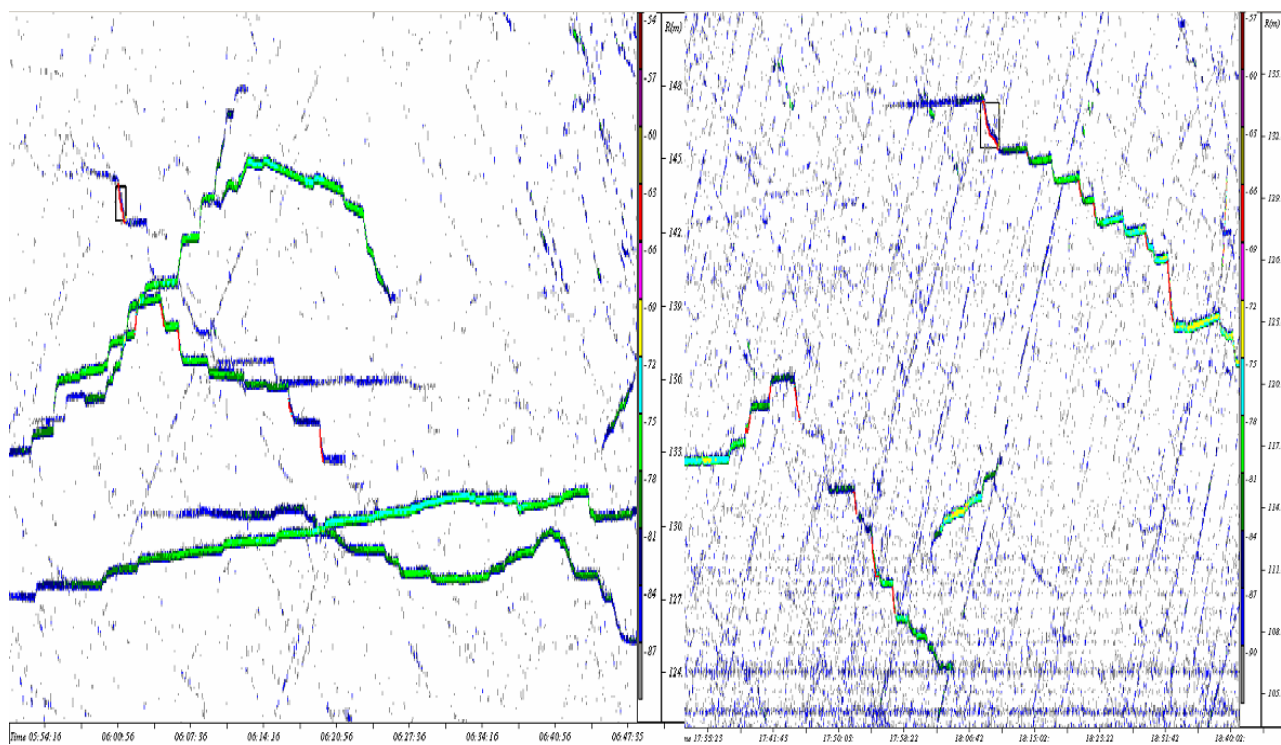


Figur 3.21 Ekkogram av vannsøylen fra rundt 210 m til 130 m den 12.02.07, ca kl 15:30 til 17:00 (GMT). Individene som er markert med rødt ble manuelt tracket. Individene henger lenge i ekkostrålen og har enten jevn horisontal bevegelse eller trappetrinnsmonster. Målinger av hastighet og TS-verdier ble registrert og vises i figur 3.24. Fargeskala angir akustisk størrelse der brun er sterkest og grått er svakest.

Resultater

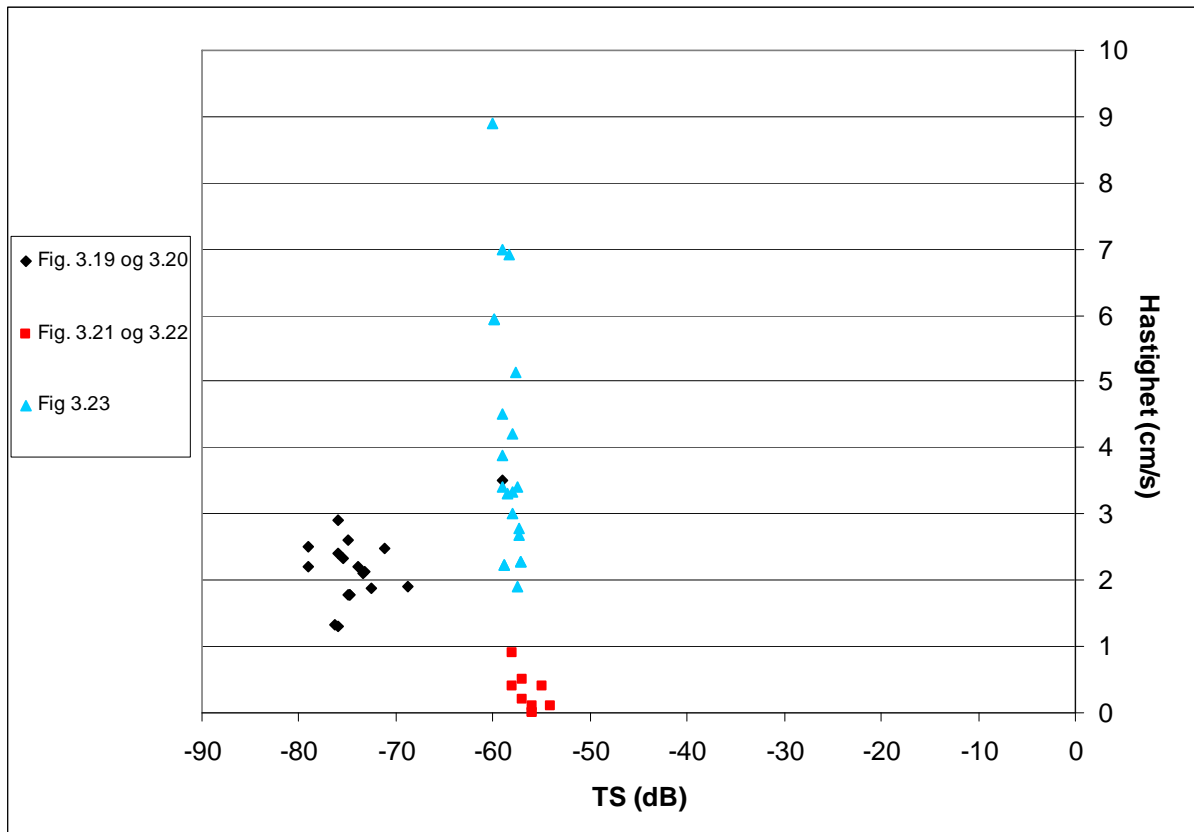


Figur 3.22 Ekkogram av vannsøylen fra rundt 180 m til 150 m den 12.02.07, ca kl 04:00 til 05:45 (GMT). Individene markert med rødt ble tracket manuelt. Individene henger lenge i ekkostrålen og har liten vertikal bevegelse. Målinger av hastighet og TS ble registrert og vises i figur 3.24. Fargeskala angir akustisk størrelse der brun er sterkest og grått er svakest.



Figur 3.23 Ekkogram fra 12.02.07. Individene tracket i ekkogrammene har et trappetrinnsmonster. Den vertikale bevegelsen er manuelt tracket og røde linjer viser hvor manuelle målinger er tatt av hastighet og TS-verdier. Målingene vises i figur 3.24. Fargeskala angir akustisk størrelse der brun er sterkest og grått er svakest.

Resultater



Figur 3.24 TS og hastighet til individene tracket i figurene 3.19 til 3.23. Sort representerer individer med kontinuerlig vertikal bevegelse, figur 3.19 og 3.20. Rød representerer individer med liten vertikal bevegelse, figur 3.21 og 3.22. Blå representerer hastigheten i de vertikale trinnene, figur 3.23.

4. Diskusjon

Denne undersøkelsen viser at ekkolodd er velegnet for studier av maneter og at det ved hjelp av nedsenkbar akustikk er mulig å studere dyptlevende individer. De akustiske målingene har avdekket fire ulike atferdsmønstre karakterisert ved fordeling i vannsøylen, døgnvandring og svømmehastigheter. Det er også vist at de ulike gruppene har ulike akustiske størrelser (TS), og at de ulike atferdsmønstrene derfor muligens kan knyttes til størrelse.

Akustisk størrelse (TS) er korrelert med fysisk størrelse, men i mindre grad enn hos fisk fordi det høye vanninnholdet i maneter gir lavere refleksjon (Mutlu 1996). Tidligere akustiske studier har også vist at TS-verdier ikke bare korrelerer med fysisk størrelse, men også varierer med manetenes svømmebevegelse (kontraksjon av klokke) (Mutlu 1996; Brierley et al. 2004), avstand fra svinger (Klevjer 2006) og migrasjon, der *Periphylla* som svømmer oppover har vist å gi en lavere TS enn *Periphylla* som svømmer horisontalt (Klevjer 2006; Kaartvedt et al. 2007). Bølgelengden til 38 kHz ekkolodd, som ble brukt i denne studien, er 4 cm og definerer grovt størrelsen på individer detektert (Kaartvedt et al. 2008). Det vil si at individer mindre enn 4 cm er tilnærmet akustisk ”usynlig”. Av trålfangsten utgjør maneter < 4 cm kun 2,4 % av den totale fangsten.

4.1 Individuell svømmeatferd

Denne undersøkelsen har gitt informasjon om individer gjennom hele den studerte vannsøylen og har avdekket et mer mangfoldig migrasjonsmønster enn tidligere kjent (Fosså 1992; Youngbluth & Båmstedt 2001; Sötje et al. 2007). Spesielt har studiet gitt god oppløsning i dypere vannlag, og dette har vist at majoriteten av *Periphylla* i dypet svømmer kontinuerlig vertikalt med konstant hastighet.

Registreringer av maneter i dypet har tidligere vært av store individer med liten vertikal bevegelse, eller andre store individer med et trappetrinn-lignende mønster, der relativt rask vertikal bevegelse etterfølges av perioder uten svømming (Youngbluth & Båmstedt 2001; Kaartvedt et al. 2007; Sötje et al. 2007). Individer med kontinuerlig svømming hadde en lav akustisk størrelse. Slike individer har blitt underrepresentert i tidligere akustiske studier da

Diskusjon

avstanden til skrogmonterte svingere har vært for stor. Disse problemene er blitt eliminert gjennom plassering av svingeren på bunnen.

Oppgaven viser også at split-beam ekkolodd, i tillegg til å vise vertikal posisjonering, kan måle den horisontale posisjonen av et target i ekkonstrålen (tidligere vist av Klevjer (2006)). Eksemplene vist i denne undersøkelsen antyder at ulike grupper kan ha ulik horisontal svømmeatferd. En systematisk analyse av horisontale svømmemønstre vil derfor være en interessant oppgave for kommende studier.

Som tidligere nevnt har gelatinøse plankton tradisjonelt blitt klassifisert i to forskjellige grupper basert på jakt og svømmemønstre. Cruising, enten tradisjonell cruising eller ramming, som representerer et aktivt næringsøk, og ambush der manetene forblir stasjonære og fanger mobilt bytte med utstrakte tentakler. Svømmeatferd observert i denne studien passer til beskrivelser av både cruising og ambush, der svømmemønsteret til kontinuerlig svømmende maneter er lik beskrivelser av cruising atferd. Mens maneter som henger lenge i ekkonstrålen ligner beskrivelser av ambush atferd.

4.2 Svømmeatferd i forhold til føde

Undersøkelsen av byttedyr i 2006 viste at det om dagen var størst antall mesozooplankton i intervallet 100 til 200 m, med størst andel av *Calanus sp.* og ostracoda. *Calanus* er kjent for å gå inn i overvintringsstadiet om sensommer og høst (Bagøien et al. 2001). En stor mengde mesozooplankton forblir derfor sannsynligvis i dette intervallet også om natten, men fra januar til februar begynner våroppvandring og et flertall av *Calanus* forflytter seg lenger opp i vannsøylen (Bagøien et al. 2001). Allikevel vil mengden potensiell føde være størst om dagen mellom 100 til 200 m, da biomassen av krill legges til antallet mesozooplankton. Under 200 m er det relativt jevnt med mesozooplankton med størst andel av ostracoder, men også *Calanus*, *Paraeuchaeta norvegica* og enkelte chaetognater fra 300 til 400 m. Ostracoder og *P. norvegica* er kjent for å stå noe høyere i vannsøylen om natten (Kaartvedt per.kom; (Kaartvedt et al. 2002; Skarra & Kaartvedt 2003), men det vil likevel trolig bare være en relativt beskjeden reduksjon av føde om natten sammenlignet med dagen i den dypeste delen av vannsøylen. I øvre del av vannsøylen fra 50 m og opp er det svært lavt antall av mesozooplankton, men den potensielle føden øker betydelig etter solnedgang da krill vandrer opp til de øvre 20 m.

Diskusjon

Majoriteten av *Periphylla* i nederste intervall har som tidligere nevnt et aktivt svømmemønster som ligner cruising predatering, det vil si at de aktivt oppsøker bytte og spiser mens de svømmer. Individuer med dette atferdsmønsteret ser ut til å vandre fra dypet og opp til midtre vannsøyle om dagen og opp til overflaten om natten. Av potensiell føde er det i overflaten om natten stor tetthet av krill, og i intervallet 150 til 200 m er det store mengder mesozooplankton med størst andel av *Calanus sp.* og ostracoder. Det er ikke grunnlag for å konkludere om kontinuerlig svømmende maneter svømmer opp til mesozooplanktonlaget om dagen og opp til overflaten om natten grunnet stor tilstedeværelse av potensiell føde, eller om de spiser kontinuerlig gjennom hele vannsøylen.

Maneter med liten vertikal bevegelse ser ut til å holde seg rundt 150 m og ned mot dypet, et dybdeintervall med store forekomster av *Calanus sp.* og ostracoder. Som antatte ambush-predatorer vil imidlertid disse manetene være avhengig av aktive byttedyr, slik at overvintrende *Calanus* synes å være et mindre aktuelt byttedyr for denne gruppen.

Det synkrone døgnvandringslaget beveger seg fra et intervall med stor tetthet av mesozooplankton både dag og natt til det øvre vannlag med lite mesozooplankton, men med store mengder krill om natten. Om dagen ligger laget omtrent 10 m under krillaget. Krill kan være viktig mat for *P. periphylla* i Lurefjorden og er derfor en mulig forklaring på hvorfor døgnvandrende maneter forlater et intervall med store mengder potensiell føde slik som *Calanus* ved solnedgang. Basert på karbon krav, vil en *M. norvegica* møte det daglige metabolske nivået til en middels stor *P. periphylla* ($7,8 \pm 0,6$, mean \pm SD, (Youngbluth & Båmstedt 2001)), mens det krever 1-34 *Calanus sp.* for å møte de samme kravene (Sørnes et al. 2008). Kaartvedt et al. (2007) foreslo at lyset i dypet om dagen er tilstrekkelig for at krill med godt utviklete øyne skal kunne flykte fra trege maneter. Om natten derimot har ikke krill denne fordelene og *Periphylla* som er taktile dyr blir heller ikke hindret av mørket og suksessen for å fange krill vil sannsynligvis øke.

Det er tidligere antatt at store *Periphylla*, som har en strømlinjet klokke, er ramming og ambush predatorer som kan fange store og rasktbevegende byttedyr (Gerritsen & Strickler 1977). Små *Periphylla* har en oblat klokkeform og er antatt å ha tradisjonell cruising predasjon, der de er avhengig av små og saktessvømmende byttedyr, for at de skal bli fanget opp av vannvirvlene som produseres av medusene (Gerritsen & Strickler 1977; Costello & Colin 1995; Raskoff 2002). Størrelsen på *P. Periphylla* kan videre ha betydning for valg av

føde ved at både størrelsen på tentakler og spredning mellom tentakler kan påvirke fangsteffektiviteten (Madin 1988; Sötje et al. 2007).

Byttedyrene som er observert i magen til *Periphylla* er copepoder, *Eucheta norvegica*, chaetognater, ostracoder og krill (Fosså 1992; Youngbluth & Båmstedt 2001; Sötje et al. 2007; Sørnes et al. 2008). Det antyder at en stor del av dietten til *P. periphylla* domineres av store og raske byttedyr (Sötje et al. 2007), og at predasjonsatferden derfor er ambush eller ramming. Ambush predatorer er antatt å være en obligat spesialist på raskt bevegende bytte, mens cruising predatorer er antatt å kunne være generalister (Murdoch 1969; Gerritsen & Strickler 1977). *Calanus* er ikke aktiv under overvintringsstadiet og det er derfor foreslått at mer aktive ostracoder kan være en potensielt vanligere fødeorgansime for *P. periphylla* om høsten (Norvard 2008). Tettheten av *Calanus* er imidlertid svært stor i dette intervallet og det er derfor mulig at ramming meduser kan fange *Calanus* tiltross for at de er lite aktive. Andre ramming meduser er observert å hovedsakelig spise store gelatinøse byttedyr (Mills & Goy 1988; Larson et al. 1989; Mills et al. 1996; Raskoff 2002), men i Lurefjorden er det sjeldent andre cnidaria eller ctenophorer tilstede (Youngbluth & Båmstedt 2001) og det finnes heller ingen bevis på at *Periphylla* i Lurefjorden spiser andre *Periphylla*.

De ulike atferdsmønstrene i *P. periphylla* populasjonen kan muligens knyttes til ulike jaktmetoder og forskjellig fødepreferanser, der deler av populasjonen er ambush predatorer og fanger rasktsvømmende byttedyr. Andre deler, slik som døgnvandringlaget, og maneter som svømmer kontinuerlig godt kan være cruising predatorer på overvintrende *Calanus*. En alternativ mulighet er at *Periphylla* ikke har aktiv seleksjon på fødeorganismer, men spiser en bestemt art fordi den forekommer i høyest antall (Sørnes et al. 2008).

4.3 Vertikal vandring

Studien har vist et synkront døgnvandrende lag som svømmer ned til mellom 150 og 200 m om dagen og svømmer opp til de øvre 50 meterne om natten slik det også tidligere er observert (Youngbluth & Båmstedt 2001; Klevjer 2006; Kaartvedt et al. 2007). Videre er det en tydelig puls av maneter som svømmer ned noen timer etter mørket, midnight sinking (Youngbluth & Båmstedt 2001; Kaartvedt et al. 2007). Nytt i denne undersøkelsen er registreringen av maneter med kontinuerlig vertikal svømming, som om dagen omfatter nedre del av vannsøylen, og om natten omfatter hele vannsøylen.

Diskusjon

Sötje et al. (2007) benyttet ROV til å se på svømmeretning hos individuelle maneter og observerte at orientering av medusa i forhold til oppover og nedover svømming ved solnedgang og – oppgang ikke var konsekvent, de registrerte bl.a. betydelig nedoversvømming noen timer etter solnedgang og mente derfor at døgnvandringen til *Periphylla Periphylla* i Lurefjorden ikke er i overensstemmelse med ”The theory of vertical migration”. Mine akustiske undersøkelser viser imidlertid at overvekt av maneter som svømmer nedover tidlig på natten skal forventes ut fra *Periphyllas*’ midnight sinking tidlig på natten. Sötje et al. (2007) sine observasjoner om en blanding av oppoversvømmende og nedoversvømmende individer er også i overensstemmelse med mine akustiske registreringer av den dypeste gruppen maneter. Asynkrone vertikale vandringer forklarer de inkonsekvente orienteringene av maneter i forhold til ned- og oppvandringen observert av Sötje et al. (2007). Resultatene understreker derfor at vertikalvandring hos *Periphylla Periphylla* i Lurefjorden innebærer større grad av asynkron døgnvandring enn tidligere antatt.

Dersom døgnvandring er synkron er det antatt at opp- og nedvandringen skyldes lys, men er vandringen derimot asynkron er det antatt at det skyldes metthet, fordi metthet varierer med individer (Pearre 2003). Det er imidlertid ikke grunnlag for å påstå at individer som forlater øvre lag i Lurefjorden er mer mette enn individer som svømmer opp, og det tilsynelatende invariante atferdsmønsteret med kontinuerlig opp- og nedsvømming ligger fastlagt uavhengig av individenes fødestatus.

Individer som vandrer asynkront i Lurefjorden ser ut til å svømme opp og ned gjennom hele døgnet, det vil si at de svømmer opp og ned i et intervall på 300 m om natten og 100 m om dagen. Målinger gjort av Youngbluth og Båmstedt (2001) indikerte at *Periphylla periphylla* overlever på ekstremt lavt energiinntak, som står i kontrast til de store vertikale vandringene. Det er tidligere antatt at arter med svært lav metabolisme er ambush predatorer fordi de kun trenger å opprettholde posisjonen i vannsøylen med periodiske kontraksjoner av klokken (Thuesen & Childress 1994). Majoriteten av *Periphylla* i Lurefjorden har imidlertid en aktiv vertikal vandring og mange vandrer kontinuerlig tross for lavt energiinntak. Maneter med tradisjonell cruising atferd er antatt å ha en mindre energikrevende svømmemetode, og svømmer mer enn maneter med ambush atferd fordi de er avhengig av strømmen som produseres under svømming for å trekke bytte inn mot tentaklene. Svømming vil derfor øke fødesuksessen og sjansen for å treffe på bytte (Colin et al. 2003). En annen mesopelagisk

Diskusjon

manet, Narcomedusaen *Solmissus albescens*, er observert å døgnvandre 400 til 600 m, og de er observert å svømme aktivt både dag og natt som ramming predatorer (Mills & Goy 1988). Ramming er også en cruising atferd der manetene svømmer for å kolliderer med bytte. Det er derfor sannsynlig at denne atferden også øker fitnessen ved å maksimere tiden brukt til å svømme og derigjennom søke arealet (Mills & Goy 1988).

Det er tydelig at *P. Periphylla* unngår dagslys. Alle de ulike atferdsmønstrene innen manet populasjonen i Lurefjorden holder seg unna overflaten etter soloppgang. Norvard (2008) målte svømmehastigheter opp til 17 cm s^{-1} da hun så på svømmeatferden til maneter som utøvde en flukt respons, i forbindelse med tenning av lys på dekk. Dette er i samsvar med tidligere observasjoner som viser at hvitt lys utløser fluktresponser hos *Periphylla Periphylla* (Youngbluth & Båmstedt 2001). *P. Periphylla* har porfyrinpigmenter som i kontakt med lys er vist å ha en dødelig effekt (Jarms et al. 2002). Lys er derfor en årsak til at manetene vandrer ned om dagen, men forklarer ikke de ulike atferdsmønstrene innad populasjonen.

Vertikal posisjonering i vannsøylen kan også være motivert blant annet av temperatur (Wurtsbaugh & Neverman 1988). *Periphylla periphylla* holder seg under termoklinen om dagen der temperaturen er stabil på $\sim 6 \text{ }^{\circ}\text{C}$, og temperaturen synes dermed ikke å være avgjørende for posisjonering i dypet. Under oppvandringen til overflaten om kvelden svømte *Periphylla* gjennom termoklinen som fantes under studiene i oktober 2006 (Norvard 2008). *P. Periphylla* er kjent for å tåle temperatursvingninger fra 0 til $16 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (Fosså 1992), temperatur antas derfor ikke å begrense fordelingen til manetene i oktober 2006 da temperaturene i vannsøylen var fra 6 til 13°C . Varmere vann er kjent for å øke metabolismen (Ikeda 1985; Wurtsbaugh & Neverman 1988; Hansson 1997; Clarke & Fraser 2004) og den varmere overflatetemperaturen kan derfor ha betydning for hvorfor *Periphylla periphylla* vandrer opp om natten. Spesielt vil dette gjelde for maneter med synkron døgnvandring som er i overflaten, fra rundt 50 m og grunnere, hele natten. Om vinteren vil overflaten være karakterisert ved minimumstemperaturer, men på 40 til 50 meters dyp er det temperaturer på $8\text{-}10 \text{ }^{\circ}\text{C}$ både om vinteren og sommeren (Jarms et al. 2002). Temperatur kan derfor påvirke den vertikale fordelingen av maneter i Lurefjorden.

Det er kjent at fisk kan spise maneter (Purcell & Arai 2001; Houghton et al. 2006), og faren for predasjon er også en mulig forklaring på manetenes vertikalfordeling (Youngbluth & Båmstedt 2001; Kaartvedt et al. 2007). Norvard (2008) fant imidlertid ingen bevis fra oktober

2006 som tydet på at fisk predaterte *Periphylla Periphylla*, men fiskeekko ble ikke registrert dypere enn ca 150 m om dagen (Norvard 2008) og tre av de fire ulike atferdsmønstrene hos *Periphylla* er stort sett fordelt under 150 m om dagen. Det kan derfor ikke forkastes at årsaken til den dype fordelingen er å unngå predasjon (Norvard 2008).

Terskeldypet i Lurefjorden er rundt 20 m, adveksjon vil derfor kun påvirke maneter i de øvre 20 m av vannsøylen. Sørnes et al. (2007) observerte bare store maneter i adveksjonslaget (satt til > 4 cm av Sørnes et al. (2007)). I denne studien ble det kun fanget 3 maneter grunnere enn 25 m, ett individ om dagen (23 m) og to individer om natten (13 m), den minste 5,5 og den største 7,1 cm. Opphold i det dype bassengvannet bidrar til å hindre adveksjon ut av fjorden (Youngbluth & Båmstedt 2001) og mindre maneter som lettere føres med strømmen holder seg under adveksjonsintervallet.

4.4 Størrelsesfordeling

Den store spredning i TS om natten i dybdeintervallet 150 til 200 m kan trolig forklares ved at *P. Periphylla* med to ulike atferdsmønstre trackes. Maneter med liten vertikal bevegelse og stor akustisk størrelse og maneter med kontinuerlig vertikal bevegelse og liten akustisk størrelse. Ved å tracke individer med ulike atferdsmønstre manuelt forsterkes dette bildet. Den akustiske størrelsen til maneter med kontinuerlig vertikalbevegelse er også svakere enn for individene i det synkrone døgnvandringlaget, som sees ved at medianen for TS øker med 10 dB når laget ved soloppgang kommer innenfor en rekkevidde der maneter kan trackes. Dette er også blitt observert av Kaartvedt et al. (2007).

Det er imidlertid ingen entydig sammenheng mellom akustisk størrelse og størrelse basert på trålfangster. Gjennomsnittstørrelsen for fangst fra trekket 146-145 m var stor. Denne dybden er, i følge akustisk data, i øvre grense av manetlaget med synkront døgnvandrende individer og trålfangst og akustikk resultater er derfor i overensstemmelse. Trålfangst fra 253 til 236 m, så vel som 181 til 174 m hadde liten gjennomsnittstørrelse. Det førstnevnte tråltrekket stemmer overens med akustisk data fordi intervallet består av en stor andel kontinuerlig svømmende maneter med liten akustisk størrelse. Sistnevnte intervall er imidlertid i uoverensstemmelse med akustiske data fordi dette intervallet består, i følge akustisk data, av individer med synkron døgnvandring. Ved solnedgang vil maneter med synkron døgnvandring vandre opp til overflaten, og kontinuerlig svømmende maneter med liten akustisk størrelse vil vandre opp og ned gjennom hele vannsøylen. En burde derfor forvente

Diskusjon

en reduksjon av gjennomsnittsstørrelse i dybdeintervallet rundt 150 m til 200 m om natten. Dette er ikke tilfelle, da tilsvarende store individer som om dagen ble fanget i intervallet 151 til 146 m. Både manetstørrelse og atferd vil påvirke den akustiske tilbakespredningen. Den relative betydningen av disse to forholdene er så langt ikke klarlagt.

De to størrelsesmålene (vekt og diameter) viste avvik i de største dypene, der vekten økte mot dypet, mens CD viste en reduksjon i størrelse i de to nederste dypene. Det er tidligere vist at det er betydelig variasjon i våtvekt hos individer med samme CD (Fosså 1992), men det kan ikke sees bort fra at den forskjellige trenden som ble funnet kan skyldes feil under måling og veiing.

Andel små-store maneter

Det var en relativt lav andel av små maneter i denne studien med bare 23,5 % under 6 cm i CD sammenlignet med tidligere observasjoner da opptil 90 % av individene fanget var små individer (0,5-6 cm) (Youngbluth & Båmstedt 2001). Lignende resultater ble observert tidlig på 90-tallet, da små maneter nesten var fraværende (Fosså 1992; Jarms et al. 1999), mens det sent på 90-tallet ble observert små maneter i stort antall (Jarms et al. 1999; Youngbluth & Båmstedt 2001), som også var tilfelle i 2004 (Klevjer 2006). Det skyldes sannsynligvis en betydelig, men variabel rekruttering av små meduser (Youngbluth & Båmstedt 2001).

Årsaken til den variable rekrutteringen av små meduser er uvisst, spesielt fordi *Periphylla periphylla* i Lurefjorden er kjent for å gyte kontinuerlig gjennom hele året (Youngbluth & Båmstedt 2001). En alternativ forklaring er at trålen har hatt for stor maskevidde og at små maneter derfor er blitt presset ut. For stor maskevidde er antatt å være årsaken til fraværet av små maneter i Fosså sin studie fra 1991 (Youngbluth & Båmstedt 2001; Sørnes et al. 2007). Trålen i denne studien hadde maskevidde på 20 cm når åpningen og ble redusert til 1 cm ved codenden. Små maneter kan i teorien ha blitt presset ut av trålen.

Periphylla Periphylla i Lurefjorden lever trolig lenge, fra 10 til 30 år, og har trolig lav dødelighet (Jarms et al. 1999; Youngbluth & Båmstedt 2001). Lang levealder og lav dødelighet antyder at små maneter observert sent på 90-tallet og i 2004 er samme kohort som de større manetene observert i 2006.

4.5 Svømmehastigheter

Automatisk tracking viser en gjennomsnittshastighet rundt 1 cm s^{-1} , med en majoritet av nedoversvømmende maneter. Nedoversvømmende individer kan være noe overrepresentert fordi nedoversvømming er vist å gi sterkere ekko enn oppoversvømming (Klevjer 2006) og dermed lettere vil registreres. Allikevel er det en tydelig variasjon i både hastighet og TS når det døgnvandrende laget kommer ned om dagen, og i begge intervaller ved solnedgang i februar, når majoriteten av svømmehastighetene stiger til rundt 2 cm s^{-1} . I oktober øker andelen oppoversvømmende maneter noen timer før soloppgang, men ikke i like stor grad som i februar. Det kan skyldes en mer asynkron oppvandring. Manuell tracking viser at individer med trappetrinnsmonster har stor hastighet under vertikale forflytninger, dette er også tidligere bekreftet av Klevjer (2006). Som tidligere nevnt passer store maneter som henger lenge i ekkostrålen beskrivelser av ambush predatorer og ambush predatorer er antatt å reposisjonere seg raskere enn cruising predatorer (Colin & Costello 1996).

4.6 Konklusjon

Denne studien har avdekket fire ulike atferdsmønstre i Lurefjorden. Maneter med kontinuerlig vertikal svømming og liten akustisk størrelse dominerer i nedre del av den studerte vannsøylen om dagen, mens de svømmer gjennom hele vannsøylen om natten. En annen gruppe maneter har stor akustisk størrelse og henger lenge i ekkostrålen, tilsynelatende uten døgnvandring. I tillegg har deler av populasjonen synkron døgnvandring, der ett lag svømmer under krillaget om dagen og ett annet manetlag svømmer over krillaget. Ved solnedgang vandrer begge gruppene opp til overflaten. I denne oppgaven diskuterer jeg hvordan faktorer som føde, lys, predasjon og adveksjon kan påvirke manetenes atferd og fordeling i Lurefjorden, men endelig svar på slike spørsmål vil kreve nye undersøkelser. Når ulike grupper med ulik atferd og fordeling nå er identifisert, bør videre studier gå inn i de forskjellige lagene med akustikk, ROV og trål for å oppnå sikrere data om både størrelsesforskjeller, svømmehastigheter, og også jaktmetoder og fødepreferanser.

Referanser

- Arai M.N. (2001) Pelagic coelenterates and eutrophication: A review. *Hydrobiologia*, 69-87
- Bagøien E., Kaartvedt S., Aksnes D.L. & Eiane K. (2001) Vertical distribution and mortality of overwintering Calanus. *Limnology and Oceanography*, **46**, 1494-1510
- Balk H. & Lindem T. (2000) Improved fish detection in data from split-beam sonar. *Aquatic Living Resources*, **13**, 297-303
- Balk H. & Lindem T. (2006) Sonar4, Sonar5 and Sonar6 Post processing systems. Operator manual version 5.9.6. *Lindem Data Acquisition, Oslo, Norway*.
- Brierley A.S., Axelsen B.E., Boyer D.C., Lynam C.P., Didcock C.A., Boyer H.J., Sparks C.A.J., Purcell J.E. & Gibbons M.J. (2004) Single-target echo detections of jellyfish. *Ices Journal of Marine Science*, **61**, 383-393
- Brierley A.S., Axelsen B.E., Buecher E., Sparks C.A.J., Boyer H. & Gibbons M.J. (2001) Acoustic observations of jellyfish in the Namibian Benguela. *Marine Ecology-Progress Series*, **210**, 55-66
- Brierley A.S., Saunders R.A., Bone D.G., Murphy E.J., Enderlein P., Conti S.G. & Demer D.A. (2006) Use of moored acoustic instruments to measure short-term variability in abundance of Antarctic krill. *Limnology and Oceanography-Methods*, **4**, 18-29
- Brodeur R.D., Decker M.B., Ciannelli L., Purcell J.E., Bond N.A., Stabeno P.J., Acuna E. & Hunt G.L. (2008) Rise and fall of jellyfish in the eastern Bering Sea in relation to climate regime shifts. *Progress in Oceanography*, **77**, 103-111
- Brodeur R.D., Mills C.E., Overland J.E., Walters G.E. & Schumacher J.D. (1999) Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change. *Fisheries Oceanography*, **8**, 296-306
- Båmstedt U., Kaartvedt S. & Youngbluth M. (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. & Fraser K.P.P. (2004) Why does metabolism scale with temperature? *Functional Ecology*, **18**, 243-251
- Colin S.P. & Costello J.H. (1996) Relationship between morphology and hydrodynamics during swimming by the hydromedusae *Aequorea victoria* and *Aglantha digitale*. *Scientia Marina*, **60**, 35-42
- Colin S.P., Costello J.H. & Klos E. (2003) In situ swimming and feeding behavior of eight co-occurring hydromedusae. *Marine Ecology-Progress Series*, **253**, 305-309
- Costello J.H. & Colin S.P. (1995) Flow and feeding by swimming scyphomedusae. *Marine Biology*, **124**, 399-406

Referanser

- Eiane K., Aksnes D.L., Bagoien E. & Kaartvedt S. (1999) Fish or jellies - a question of visibility? *Limnology and Oceanography*, **44**, 1352-1357
- Eiane K., Aksnes D.L. & Giske J. (1997) The significance of optical properties in competition among visual and tactile planktivores: A theoretical study. *Ecological Modelling*, **98**, 123-136
- Engås A., Skeide R. & West C.W. (1997) The 'MultiSampler': A system for remotely opening and closing multiple codends on a sampling trawl. *Fisheries Research*, **29**, 295-298
- Fosså J.H. (1992) Mass Occurrence of Periphylla-Periphylla (Scyphozoa, Coronatae) in a Norwegian Fjord. *Sarsia*, **77**, 237-251
- Gerritsen J. & Strickler J.R. (1977) Encounter Probabilities and Community Structure in Zooplankton - Mathematical-Model. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **34**, 73-82
- Greene C.H. (1985) Planktivore Functional-Groups and Patterns of Prey Selection in Pelagic Communities. *Journal of Plankton Research*, **7**, 35-40
- 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
- Houghton J.D.R., Doyle T.K., Davenport J. & Hays G.C. (2006) The ocean sunfish Mola mola: insights 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., Båmstedt U., Tiemann H., Martinussen M.B. & Fosså J.H. (1999) The holopelagic life cycle of the deep-sea medusa Periphylla periphylla (Scyphozoa, Coronatae). *Sarsia*, **84**, 55-65
- Jarms G., Tiemann H. & Båmstedt U. (2002) Development and biology of Periphylla periphylla (Scyphozoa : Coronatae) in a Norwegian fjord. *Marine Biology*, **141**, 647-657
- Kideys A.E. (2002) Fall and rise of the Black Sea ecosystem. *Science*, **297**, 1482-1484
- Klevjer T.A. (2006) *In situ* acoustic studies of individual krill and jellyfish. *PhD. thesis. Department of Biology, University of Oslo*
- Klevjer T.A. & Kaartvedt S. (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
- Kaartvedt S., Dale T., Bagoien E. & Viken T. (2002) Bi-modal vertical distribution of the carnivorous copepod Paraeuchaeta norvegica. *Journal of Plankton Research*, **24**, 155-158

Referanser

- Kaartvedt S., Klevjer T.A., Torgersen T., Sørnes T.A. & Røstad A. (2007) Diel vertical migration of individual jellyfish (*Periphylla periphylla*). *Limnology and Oceanography*, **52**, 975-983
- Kaartvedt S., Torgersen T., Klevjer T.A., Røstad A. & Devine J.A. (2008) Behavior of individual mesopelagic fish in acoustic scattering layers of Norwegian fjords. *Marine Ecology-Progress Series*, **360**, 201-209
- Larson R.J., Mills C.E. & Harbison G.R. (1989) Insitu Foraging and Feeding-Behavior of Narcomedusae (Cnidaria, Hydrozoa). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **69**, 785-794
- Madin L.P. (1988) Feeding-Behavior of Tentaculate Predators - Insitu Observations and a Conceptual-Model. *Bulletin of Marine Science*, **43**, 413-429
- Mills C.E. (1995) Medusae, Siphonophores, and Ctenophores as Planktivorous Predators in Changing Global Ecosystems. *Ices Journal of Marine Science*, **52**, 575-581
- Mills C.E. (2001) Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? *Hydrobiologia*, **451**, 55-68
- Mills C.E. & Goy J. (1988) Insitu Observations of the Behavior of Mesopelagic Solmissus Narcomedusae (Cnidaria, Hydrozoa). *Bulletin of Marine Science*, **43**, 739-751
- Mills C.E., Pugh P.R., Harbison G.R. & Haddock S.H.D. (1996) Medusae, siphonophores and ctenophores of the Alboran Sea, south western Mediterranean. *Scientia Marina*, **60**, 145-163
- Motoda S. (1959) Devices of simple plankton apparatus. *Mem.Fac.Fish., Hokkaido Univ.*, **7**, 73-94
- Murdoch W.W. (1969) Switching in General Predators . Experiments on Predator Specificity and Stability of Prey Populations. *Ecological Monographs*, **39**, 335-&
- 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
- Møller H. (1984) Reduction of a Larval Herring *Clupea-Harengus* Population by Jellyfish *Aurelia-Aurita* Predator. *Science (Washington D C)*, **224**, 621-622
- Norvard L. (2008) Vertikalfordeling og døgnvandring hos *Periphylla periphylla* i Lurefjorden i forhold til fysiske faktorer, fødefordeling og predasjonsfare. *Masteroppgave. Universitetet i Oslo*.
- Onsrud M.S.R. & Kaartvedt S. (1998) Diel vertical migration of the krill *Meganctiphanes norvegica* in relation to physical environment, food and predators. *Marine Ecology-Progress Series*, **171**, 209-219
- Pearre S. (2003) Eat and run? The hunger/satiation hypothesis in vertical migration: history, evidence and consequences. *Biological Reviews*, **78**, 1-79

Referanser

- Purcell J.E. & Arai M.N. (2001) Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologia*, **451**, 27-44
- Raskoff K.A. (2002) Foraging, prey capture, and gut contents of the mesopelagic narcomedusa *Solmissus* spp. (Cnidaria : Hydrozoa). *Marine Biology*, **141**, 1099-1107
- Røstad A., Kaartvedt S., Klevjer T.A. & Melle W. (2006) Fish are attracted to vessels. *Ices Journal of Marine Science*, **63**, 1431-1437
- Shiganova T.A. (1998) Invasion of the Black Sea by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and recent changes in pelagic community structure. *Fisheries Oceanography*, **7**, 305-310
- Skarra H. & Kaartvedt S. (2003) Vertical distribution and feeding of the carnivorous copepod *Paraeuchaeta norvegica*. *Marine Ecology-Progress Series*, **249**, 215-222
- Sørnes T.A., Aksnes D.L., Båmstedt U. & Youngbluth M.J. (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., Hosia A., Båmstedt U. & Aksnes D.L. (2008) Swimming and feeding in *Periphylla periphylla* (Scyphozoa, Coronatae). *Marine Biology*, **153**, 653-659
- Sötje I., Tiemann H. & Båmstedt U. (2007) Trophic ecology and the related functional morphology of the deepwater medusa *Periphylla periphylla* (Scyphozoa, Coronata). *Marine Biology*, **150**, 329-343
- Thuesen E.V. & Childress J.J. (1994) Oxygen-Consumption rates and metabolic enzyme-activities of oceanic California-medusae in relation to body-size and habitat depth. *Biological Bulletin*, **187**, 84-98
- Titelman J., Riemann L., Sornes T.A., Nilsen T., Griekspoor P. & Bamstedt U. (2006) Turnover of dead jellyfish: stimulation and retardation of microbial activity. *Marine Ecology-Progress Series*, **325**, 43-58
- Weimer R.T. & Ehrenberg J.E. (1975) Analysis of Threshold-Induced Bias Inherent in Acoustic Scattering Cross-Section Estimates of Individual Fish. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **32**, 2547-2551
- Wurtsbaugh W.A. & Neverman D. (1988) Post-Feeding Thermotaxis and Daily Vertical Migration in a Larval Fish. *Nature*, **333**, 846-848
- Youngbluth M.J. & Båmstedt U. (2001) Distribution, abundance, behavior and metabolism of *Periphylla periphylla*, a mesopelagic coronate medusa in a Norwegian fjord. *Hydrobiologia*, **451**, 321-333