

Invers døgnvandring og fødebiologi hos nordlig lysprikkfisk (*Benthosema glaciale*) i Masfjorden

Eivind Dypvik



Masteroppgave
Våren 2010



Universitetet i Oslo
Biologisk institutt
Program for marinbiologi

Forord

Denne oppgaven er gjennomført i perioden 2008-2010 ved Biologisk institutt, Universitetet i Oslo. Oppgaven ble til under veiledning av professor Stein Kaartvedt.

Jeg ønsker å takke Stein Kaartvedt for gode kommentarer, nyttige samtaler, raske tilbakemeldinger underveis, lærerike tokt samt læren om sjokoladepudding og vaniljesaus. En stor takk rettes også til mine uoffisielle veiledere Thor A. Klevjer og Anders Røstad for flotte innspill, hjelp med prosessering av datamaterialet og faglige samtaler om alt fra høytsvevende, gulfargete fugler til dyptsynkende, blåfargete pellets.

Videre ønsker jeg å takke Josefin Titelman for hjelp med videreutvikling av de tidlige utkastene, Rita Amundsen for hjelp til identifisering av zooplankton fra Masfjorden og mannskapet på "RV Trygve Braarud" som tok meg godt i mot som førstereisene dekksgutt.

Ellers er jeg dypt takknemlig for korrekturlesing og oppmuntrende kommentarer fra min mor og far.

En siste takk går til mine medstudenter som har vært gode å ha for å dele glede og aggresjon under overprisede lunsjer og middager av varierende gastronomisk karakter.

Innholdsfortegnelse

Sammendrag	3
1.0 Innledning.....	5
2.0 Materialer og metoder	9
2.1 Studieområdet.....	9
2.2 Hydrografiske målinger.....	10
2.3 Zooplanktontrekk og analyser	11
2.4 Tråling	12
2.5 Lengde- og vektanalyser	14
2.6 Mageanalyser	15
2.7 Akustiske undersøkelser.....	16
2.7.1 Akustisk oppsett	16
2.7.2 Analyse av akustikk.....	17
2.7.3 TS verdier	17
2.7.4 Estimering av konsentrasjon (tetthet) fra akustikk	18
2.7.5 Target Tracking (TT).....	19
3.0 Resultater	21
3.1 Fysiske og kjemiske variasjoner i vannsøylen	21
3.2 Vertikalfordeling av zooplankton.....	22
3.3 Vertikal fordeling av mikronekton og makrozooplankton	23
3.3.1 Trålfangst av mikronekton og makrozooplankton	23
3.3.2 Analyse av døgnekkogram	24
3.4 Lengde- og vektfordeling av nordlig lysprikkfisk.....	27
3.5 Den invers døgnvandrende gruppen av nordlig lysprikkfisk	30
3.6 Diett.....	32
3.6.1 Mageinnholdet til nordlig lysprikkfisk	32
3.6.2 Nordlig lysprikkfisk sin seleksjon av byttedyr	33
3.6.3 Variasjon i diett for nordlig lysprikkfisk på ulike dyp dag og natt	34
3.6.4 Forskjeller i diett time for time.....	36
3.7 Identifisering av ekkospor og individuell svømmeatferd.....	37
3.7.1 TS fordeling av nordlig lysprikkfisk og potensielle predatorer fra automatisk TT..	37
3.7.2 Individuell svømmeatferd for nordlig lysprikkfisk	38
3.7.3 Predatorer i de dypere vannmassene	42
3.7.4 Svømmehastighet hos nordlig lysprikkfisk og potensielle predatorer	42
3.7.5 Et eksempel på angrep på nordlig lysprikkfisk om natten	44

4.0 Diskusjon.....	47
4.1 Innledning.....	47
4.2 Fysiske og kjemiske miljøfaktorerers påvirkning på invers døgnvandring hos nordlig lysprikkfisk.....	48
4.3 Vertikal fordeling av makrozooplankton og mikronekton, og deres betydning for identifisering av ekkolag	48
4.3.1 Vertikal fordeling av krill	48
4.3.2 Vertikal fordeling av reker	49
4.3.3 Vertikal fordeling av laksesild.....	49
4.4 Lengdefordeling av nordlig lysprikkfisk.....	50
4.5 Seleksjon av byttedyr for nordlig lysprikkfisk.....	51
4.6 Fordøyelsestid og døgnperiodisitet for matinntak.....	53
4.7 Mulige forklaringer til døgnvandringmønstre for nordlig lysprikkfisk	54
4.7.1 Den normalt døgnvandrende gruppen	54
4.7.2 Individier uten døgnvandring	56
4.7.3 Den invers døgnvandrende gruppen.....	56
4.8 Identifisering av ekkospor og individuell svømmeatferd.....	58
4.8.1 TS verdier til nordlig lysprikkfisk	58
4.8.2 Svømmehastighet og mulig jaktstrategi til nordlig lysprikkfisk	59
4.9 Mulige predatorer på nordlig lysprikkfisk og nordlig lysprikkfisk sin atferd ved predasjon .	60
5.0 Referanser.....	63

Sammendrag

I denne oppgaven studeres døgnvandringsmønstre og fødebiologi hos nordlig lysprikkfisk (*Benthosema glaciale*) i Masfjorden (ca. 60°52'N, 5°24'E), vest i Norge. Hovedmålet var å dokumentere og analysere bakgrunnen for invers døgnvandring som forekommer hos en del av populasjonen. Undersøkelsen er basert på akustiske data, tråldata og håvtrekk som ble samlet inn høsten 2008. Et 38 kHz splittstråleekkolodd var utplassert på bunnen (ca. 400 m) gjennom hele høsten, og et tokt ble gjennomført fra 30. september til 8. oktober 2008 med "RV Trygve Braarud". De akustiske dataene ble benyttet til analyse på populasjonsnivå og individnivå. Makrozooplankton og mikronekton ble innsamlet ved tråling med en modifisert yngeltrål. Mesozooplankton ble innsamlet ved hjelp av håvtrekk. Hydrografiske målinger ble utført med en CTD.

Nordlig lysprikkfisk var hovedsakelig fordelt dypere enn ca. 200 m på dagtid i en del av vannsøylen hvor det er homogene hydrografiske forhold. Tre ulike døgnatferdsmønstre ble påvist. Om natten utførte de minste individene, hovedsakelig 0- og 1-årsklassen, normal døgnvandring til overflaten. En gruppe individer antatt å tilhøre 2-årsklassen og eldre, utførte invers døgnvandring fra ca. 250-300 m om natten og opp til ca. 200-270 m om dagen. En tredje gruppe med nordlig lysprikkfisk, 2 år og eldre, ble værende i dypet fra ca. 300-400 m gjennom hele døgnet. Eldre individer befant seg generelt dypere i vannsøylen enn yngre individer gjennom hele døgnet.

Nordlig lysprikkfisk spiste mest på dagtid i intervallet mellom ca. 200-270 m. Dette intervallet tilsvarer dybdefordelingen til den invers døgnvandrende gruppen på dagtid, og er det samme intervallet hvor de største konsentrasjonene av overvintrende *Calanus* sp. finnes. Dietten til nordlig lysprikkfisk besto hovedsakelig av hoppekreps (Copepoda), med sterk seleksjon for *Calanus* sp.. Også krill (Euphausidae), muslingkreps (Ostracoda) og glassreker (*Seregestes* sp.) ble registrert i mageinnholdet. Nordlig lysprikkfisk er en visuell predator tilpasset fødesøk ved lave lysstyrker, og det antas at fiskene utfører invers døgnvandring for å kunne spise *Calanus* sp. ved de lave lysstyrkene som finnes i midtre vannlag av Masfjorden på dagtid. I avveining mellom fødeopptak og predasjonsrisiko er denne strategien gunstig om høsten når planktonmengden i øvre lag avtar, og overvintrende *Calanus* sp. forekommer i dypet.

To svømmeatferdsmønstre ble observert. De fleste individene fløt passivt i vannsøylen og drev med tidevannstrømmene i bølgeaktige mønstre. Andre individer viste stegvis vertikale bevegelsesmønstre med relativt raske og korte vertikale forflytninger etterfulgt av perioder med lite bevegelse, før de igjen forflyttet seg raskt vertikalt. Slike stegvise bevegelser kan antyde en jaktstrategi som representerer en mellomting mellom bakholdsangrep og kontinuerlig søkende predatorer.

Akustiske analyser viste at målstyrken (Target Strength; TS) til nordlig lysprikkfisk hadde en gjennomsnittverdi på -58 dB. Fisk med $TS > -50$ dB ble klassifisert som antatte predatorer. Antatte predatorer for nordlig lysprikkfisk var tilstede gjennom hele døgnet i de dypere vannmassene mellom 250-390 m, og tilsynelatende angrep på nordlig lysprikkfisk ble observert i dette dybdeintervallet. Predatorene befant seg både enkeltvis og i stimer. Hyppige registreringer av predatorer i dypet kan antyde at den invers døgnvandrende gruppen er utsatt for en betraktelig predasjonsrisiko. Øyeblikkelige fluktresponser ble observert som respons på angrep som stegvis vertikal bevegelse. Trolig benytter de invers døgnvandrende individene en slik atferd for å minimere synlighet fra predatorer. Den invers døgnvandrende gruppen kan se ut til å blande seg med et tett lag av reker, krill, andre nordlig lysprikkfisk og laksesild på dagtid, noe som kan gi en redusert predasjonsrisiko.

1.0 Innledning

Vannmassene i havet deles inn i flere soner. Den mesopelagiske sonen av vannsøylen, 200-1000 m, er kjennetegnet av for lite lys til fotosyntese, men med tilstrekkelig lys til at fisk med lysfølsomme øyne kan se. Myctophidae er den vanligste familien av mesopelagiske fisk (Moser & Ahlstrøm 1974) og familien er utbredt i alle verdenshav (Gjøsæter 1973a, Dalpadado & Gjøsæter 1988). Flere av disse fiskeartene er planktivore (Roe & Badcock 1984, Dalpadado & Gjøsæter 1988, Moku et al. 2000, Pusch et al. 2004). De er et viktig ledd i den marine næringskjeden (Tyler & Percy 1975, Shreeve et al. 2009) ved å spise zooplankton og andre pelagiske organismer (Gjøsæter 1973b, Giske et al. 1990, Balino & Aksnes 1993, Moku et al. 2000, Shreeve et al. 2009), og gjennom selv å bli spist av fiskepisende (piscivore) fisk (Hansen & Pethon 1985, Giske et al. 1990, Walker & Nichols 1993). Mesopelagiske fisk bidrar også til at organisk materiale fra den grunnere eufotiske sonen, kan nå dypere vannmasser igjennom vertikal migrasjon og ekskresjon av organisk materialet i dypet (Pakhomov et al. 1996, Radchenko 2007). Mesopelagiske fisk kan kartlegges ved bruk av ekkolodd (Giske et al. 1990, Balino & Aksnes 1993, Torgersen & Kaartvedt 2001, Yasuma et al. 2006, Kaartvedt et al. 2008, Kaartvedt et al. 2009, O'Driscoll et al. 2009) fordi fisken danner akustiske tilbakespredningslag. Slike lag finnes i alle verdenshav, utenom Arktis (Garrison 2007).

Nordlig lysprikkfisk (*Benthosema glaciale* (Reinhardt 1837)) er den vanligste arten i familien Myctophidae i Atlanterhavet nord for 35⁰N. Den finnes fra Davis stredet i Canada til Kapp Hatteras i USA i vest, og fra Svalbard til Kapp Verde øyene i øst (Gjøsæter 1973a). Langs norskekysten er nordlig lysprikkfisk mest vanlig fra Stavanger og nordover, men den er også utbredt i Norskehavet, Skagerrak og Oslofjorden (Gjøsæter 1973a). Sammen med laksesild (*Maurolicus muelleri*) er nordlig lysprikkfisk den dominerende planktivore fisken i fjorder langs Vest-Norge (Aksnes et al. 2004).

Gytetiden for nordlig lysprikkfisk er om våren (Halliday 1970) med gyting i de samme områdene som fisken oppholder seg hele året (Suneetha & Salvanes 2001). Gyting skjer fra individene er 2-3 år gamle (Halliday 1970). Det eldste dokumenterte individet er beregnet til å ha vært 8 år gammelt (Gjøsæter 1973a). Lengden på en voksen fisk varierer. I området rundt Nova Scotia nordvest i Atlanterhavet er den omkring 4-6 cm lang, mens populasjoner i områder lenger nord er generelt større (Halliday 1970). Langs norskekysten er 4 år gamle

nordlig lysprikkfisk målt til å ha en lengde fra omkring 6 cm. Det største individet som er observert er på 9.85 cm etter preservering, kalkulert til å ha hatt en levende lengde på 10.3 cm (Gjøsæter 1973a).

Nordlig lysprikkfisk er ikke en industrielt viktig art (Gjøsæter 1973b), men har vært fisket i begrensede mengder for akvakultur, fiskeolje og surfôr (Salvanes 2004).

Nordlig lysprikkfisk driver passivt frem og tilbake med tidevannsstrømmer (Kaartvedt et al. 2009) eller beveger seg vertikalt i vannsøylen med en stegvis (stopp – vent) bevegelse (Kaartvedt et al. 2008, Kartvedt et al. 2009). Den stegvise svømmeadferden kalles også ”saltatory search” (O'Brien et al. 1990). Nordlig lysprikkfisk er en visuell predator (Giske et al. 1990, Bagøien et al. 2001). Visuelt søkende fisk med vertikal stegvis svømmeatferd, kan bevege seg raskt over korte avstander inn i et nytt område, hvor fisken blir liggende rolig for å speide etter byttedyr (O'Brien et al. 1989, O'Brien et al. 1990).

Larver av nordlig lysprikkfisk spiser mest på dagtid, og dietten deres består hovedsakelig av egg av hoppekreps (Copepoda) og nauplier. Etter hvert som larvene utvikler seg, blir større og mer aktive, endres også preferansen mot større byttedyr (Sabates et al. 2003). Nordlig lysprikkfisk spiser primært calanoide hoppekreps, særlig *Calanus* sp. (Sameoto 1988, Sameoto 1989, Balino & Aksnes 1993, Bagøien et al. 2001). Andre dyr som er funnet regelmessig i mageinnholdet er krill (Euphausiidae), muslingkreps (Ostracoda) og tanglopper (Amphipoda) (Gjøsæter 1973b, Roe & Badcock 1984, Sameoto 1988, Sameoto 1989, Giske et al. 1990). I norske fjorder er nordlig lysprikkfisk beskrevet å kunne utøve et sterkt predasjonstrykk på overvintrende *Calanus finmarchicus* (Bagøien et al. 2001), og kan sammen med laksesild spille en viktig rolle for vertikalfordelingen av overvintrende *Calanus* sp. (Kaartvedt 1996).

En rekke predatorer har nordlig lysprikkfisk som en del av sin diett, blant annet laks (*Salmo salar*) (Hansen & Pethon 1985), makrell (*Scomber scombrus*) (Walker & Nichols 1993), kolmule (*Micromesistius poutassou*) (Giske et al. 1990), torsk (*Gadus morhua*) (Santos & Falk-Petersen 1989), sei (*Pollachius virens*) (Giske et al. 1990), marine pattedyr (Doksæter et al. 2008) og sjøfugl (Hedd et al. 2009). I Masfjorden er kolmule og sei de vanligste predatorene (Giske et al. 1990).

Nordlig lysprikkfisk kan utøve vertikal døgnvandring (Gjøsæter 1973b, Sameoto 1988, Giske et al. 1990, Kaartvedt et al. 2008, Kaartvedt et al. 2009). Vertikal døgnvandring forekommer blant et bredt spekter av taxa (Pearre 2003), og innebærer normalt at organismene oppholder seg i dype og mørke vannmasser på dagtid, mens de svømmer mot overflaten for å spise om natten (Neilson & Perry 1990). En mindre vanlig døgnvandring kalles invers vertikal døgnvandring. Her beveger organismene seg oppover i vannsøylen på dagtid, men svømmer mot dypere vann om natten (Pearre 2003). Invers døgnvandring er påvist hos en rekke arter, for fisk særlig hos unge individer (Neilson & Perry 1990), men er fram til nylig ikke dokumentert for mesopelagiske fisk (Kaartvedt et al. 2009).

Graden av vertikal vandring og til hvilken tid på døgnet dette skjer, varierer med sesong og miljø, men også mellom og innen arter. Atferden vil kunne redusere predasjonsrisikoen ved å minimere tiden i vannmasser som penetreres av lyset. Det vil være en avveining (trade-off) mellom tid til å jakte og spise (foragere), og predasjonsrisiko (Pearre 2003, Scheuerell & Schindler 2003). Faktorer som kan spille en viktig rolle for vertikal migrasjon og fordeling av organismer i vannsøylen er lys (Scheuerell & Schindler 2003), predasjonsrisiko (Kahilainen et al. 2009), byttedyrstetthet (Neilson & Perry 1990), sult (Pearre 2003), tidevann (Bennett et al. 2002) og temperatur (Wurtsbaugh & Neverman 1988, Sogard & Olla 1996).

I Masfjorden oppholder nordlig lysprikkfisk seg under 200 m på dagtid. Om natten er populasjonen spredt over hele vannsøylen (Kaartvedt et al. 1988, Giske et al. 1990, Bagøien et al. 2001). I tillegg til normal døgnvandring har nylige undersøkelser påvist at deler av populasjonen utfører inverse døgnvandring. Gjennom akustiske undersøkelser ved hjelp av et 38 kHz ekkolodd plassert på ca. 400 m dyp i Masfjorden, er det observert at populasjonen av nordlig lysprikkfisk synes å ha tre forskjellige typer døgnatferd. En gruppe synes å ha normal døgnvandring, en gruppe synes ikke å ha døgnvandring og en gruppe synes å ha invers døgnvandring (Kaartvedt et al. 2009).

Tidligere studier i Masfjorden har kartlagt vertikal fordelingen av *Calanus finmarchicus*. (Balino and Aksnes 1993, Bagøien et al. 2001, Giske et al. 1990). Om høsten (oktober) vil hovedandelen av *Calanus* sp. fordele seg i intervallene 0-50 m og 150-250 m gjennom hele døgnet (Bagøien et al. 2001). Den dypeste gruppen av *Calanus* sp. overlapper med den observerte invers døgnvandrende gruppen av nordlig lysprikkfisk. Dette betyr at fisken har

tilgang på sin vanligste føde (Gjøsæter 1973b, Sameoto 1989) i vannmassene de befinner seg i på dagtid, og sannsynlig gjør at de jakter og spiser i disse vannmassene.

I Masfjorden er den høyeste konsentrasjonen av piscivore fisk funnet fra 250-350 m (Giske et al. 1990), noe som tyder på at nordlig lysprikkfisk kan være utsatt for predasjon også i dypet.

Resultatene i denne oppgaven er basert på innsamlede data fra et tokt til Masfjorden i oktober 2008. Gruppen av nordlig lysprikkfisk som ser ut til å ha invers døgnvandring blir undersøkt nærmere i oppgaven. Denne gruppen befinner seg i dypet, fra ca. 250 m og ned til bunnen om natten og migrerer vertikalt mot midtre vannlag (ca. 200-270 m) om dagen. En utgangshypotese for dette studiet er at fisk med invers døgnvandring er visuelle predatorer, som spiser plankton i midtre vannlag om dagen og slutter å spise om natten. Denne atferden skiller seg fra atferden til den normalt døgnvandrende komponenten av fisk som hovedsakelig er fødeaktive i øvre lag om natten.

Oppgaven vil undersøke fødebiologien til nordlig lysprikkfisk basert på prøver fra pelagisk tråling i forskjellige dybdeintervaller dag og natt. Akustiske data brukes til å studere populasjonsbevegelser i vannsøylen gjennom et helt døgn. Den valgte metodikken gjør det også mulig å studere fiskens individuelle svømmeadferd i forhold til dens søk etter byttedyr og predator unnvikelse.

Hovedmålet for undersøkelsen er å påvise invers døgnvandring hos nordlig lysprikkfisk og belyse denne atferden gjennom å se nærmere på:

- Vertikal distribusjon av nordlig lysprikkfisk
- Invers døgnvandrende individer av nordlig lysprikkfisk
- Fiskens fødebiologi
- Fiskens svømmeadferd
- Fiskens predator unnvikelse

2.0 Materialer og metoder

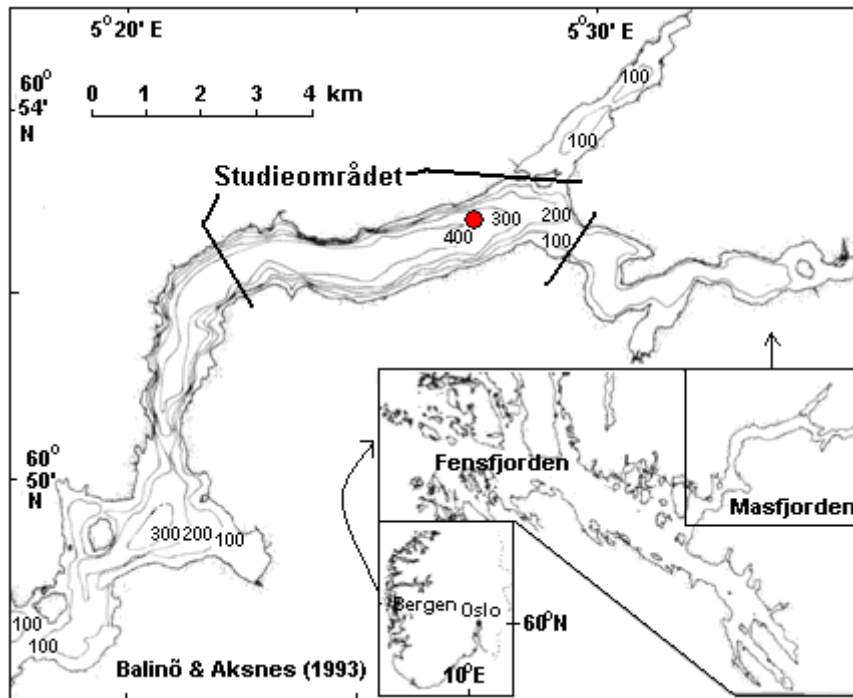
2.1 Studieområdet

Studiet ble utført med forskningsfartøyet ”R/V Trygve Braarud” (figur 1) fra 30. september til 8. oktober 2008 i Masfjorden (ca. 60°52’N, ca. 5°24’E). Fjorden ligger ca. 50 km nord for Bergen og er omlag 20 km lang (figur 2). Gjennomsnittsbredden er ca. 1 km og fjorden har et maksimalt dyp på 494 m. Masfjorden er en nordøst gående fjordarm avgrenset fra den større Fensfjorden med en terskel på 75 m dyp (Balino & Aksnes 1993).



Figur 1. ”R/V Trygve Braarud” ved brygga i Masfjorden

Masfjorden kan i grove trekk deles inn i tre deler, det ytre bassenget, det midtre bassenget og det indre bassenget (Kaartvedt et al. 1988, Balino & Aksnes 1993). Dette studiet er basert på analyser fra det midtre bassenget, som er det dypeste bassenget i fjorden. I dette området ble hydrografiske målinger, zooplanktontrekk og tråling etter makroplankton og mikronekton utført. I tillegg ble det benyttet et bunnmontert SIMRAD EK60 38 kHz ekkolodd for innsamling av akustiske data. Ekkoloddet var utplassert på ca. 400 m dyp fra høsten 2007 til høsten 2008. Akustiske data fra september og oktober 2008 ble analysert i denne oppgaven.



Figur 2. Kart over Masfjorden. Studieområdet er markert. Den omtrentlige lokaliteten hvor et ekkolodd var plassert på bunnen er markert med en rød sirkel. Kartet er hentet fra Baliño & Aksnes (1993) og modifisert i etterkant.

2.2 Hydrografiske målinger

Fysiske og kjemiske vannmålinger ble foretatt ved hjelp av en CTD (Conductivity, Temperature, Depth; Falmouth Scientific Inc.). Instrumentet måler ledningsevne som regnes om til saltholdighet, samt temperatur og dyp. Saltholdighet oppgis i psu som er forkortelse for practical salinity unit, og angis som milligram salt pr. kilo løsning. Temperatur måles i grader celsius ($^{\circ}\text{C}$).

Et fluorometer og en turbiditetsmåler ble koblet til CTD instrumentet. Fluorescens benyttes som mål på mengde fytoplankton i vannsøylen, og kalibrerte verdier angir milligram klorofyll per kubikkmeter (mg chl. pr. m^3). Turbiditet er et relativt mål på partikkelkonsentrasjonen i vannsøylen og angis i ftu (formazin turbidity unit). Det ble også foretatt lysmålinger i overflaten og nedover i vannsøylen med en lysmåler fra TriOs. Dette instrumentet måler mengden lys med forskjellige bølgelengder og i tillegg spektralsammensetningen av lyset. Resultatene fra fluorometeret, turbiditetsmåleren og lysmålingene er ikke benyttet i denne oppgaven, men ble foretatt for analyse ved en senere anledning.

2.3 Zooplanktontrekk og analyser

Innsamling av zooplankton ble utført med en WP-2 håv med 200 µm maskevidde. WP-2 håven har en radius (r) på 22 cm. Antallet individer pr. m³ (ligning 1) ble beregnet ved å dividere antall individer i prøven (n) på volumet av vannsøylen håven har samlet (πr²m), hvor m er vertikal trekk lengde i meter:

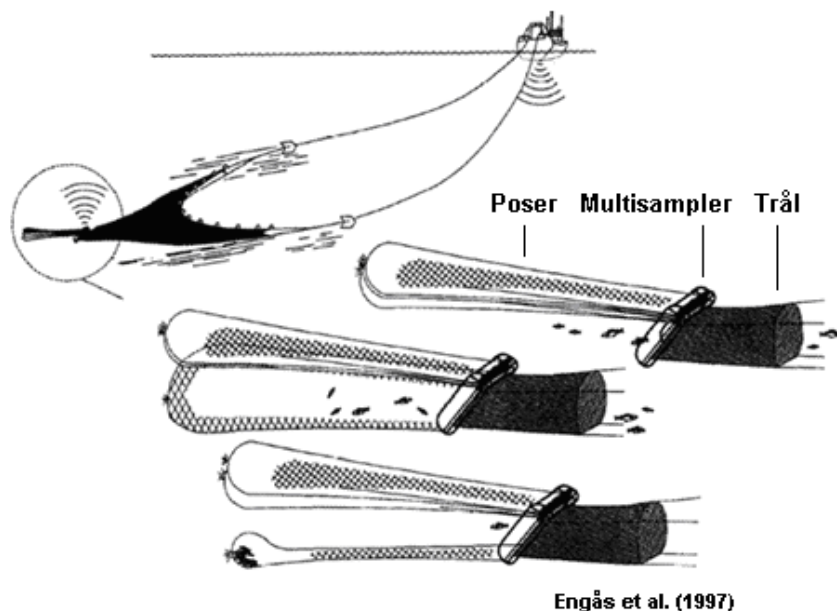
$$\text{Ligning 1: Individer pr. m}^3 = \frac{n}{\pi r^2 m}$$

Prøver av zooplankton ble samlet inn fra fem dybdeintervall (0-50 m, 50-100 m, 100-200 m, 200-300 m og 300-400 m). Håven ble senket ned til ønsket startdybde før den ble hevet vertikalt. WP-2 håven har en Nansen lukkemekanisme som gjorde det mulig å lukke håven på ønsket dybde. To fulle innsamlingsserier ble utført på dagtid kl. 1500-1700 den 6. oktober 2008. To natttrekk ble også gjennomført, men bare i overflateintervallet (0-50 m). Prøvene fra natttrekkene ble sammenlignet med prøvene fra samme intervall tatt om dagen. Dette ble gjort for å se eventuelle variasjoner i artsfordeling og mengdefordeling i overflaten med tid på døgnet.

Etter prøvetaking ble prøvene umiddelbart overført til plastbeholdere, fiksert med 4% formalin og lagret i kjøleskap om bord på "R/V Trygve Braarud". Prøvene ble deretter overført til et kjølerom på Universitetet i Oslo frem til analysering vinteren 2009. Før analysene ble gjennomført ble prøvene delt i ti mindre prøver ved bruk av en modifisert Folsom splitter. Analysene ble foretatt ved hjelp av en stereolupe (Wild Heerburg med 10x og 40x forstørrelse). Prøvene fra hvert intervall ble analysert. I intervallet 200-300 m var det høy konsentrasjon av zooplankton. Fra dette intervallet ble kun 30 % av prøven analysert (730 og 803 individer). Vanlig zooplankton som hoppekreps (Copepoda) ble bestemt til slekt, mens mindre vanlig zooplankton ble klassifisert til alt fra rekke til art.

2.4 Tråling

Tråling ble gjennomført fra 3. oktober til 7. oktober 2008. Trålen var en modifisert yngeltrål med en multisamplere (Engås et al. 1997) festet til enden (figur 3). Multisampleren kunne åpne og lukke tre separate poser ved hjelp av akustiske signaler som ble overført via en fjernstyrt hydrofon på "R/V Trygve Braarud" til en hydrofon på multisampleren (Scanmar HCL hydroacoustic two-way communication link) (figur 3). Dette gjorde det mulig å få tre separate prøver fra samme trekk; i denne studien tre replikater fra ett dybdeintervall i løpet av et tråltrekk. Før trålen var i ønsket posisjon var multisampleren åpen slik at fangsten rant rett igjennom (Engås et al. 1997) (figur 3). Åpningen på trålen var 100 m². Tråling ble utført i ca. ti minutter for hver pose. "R/V Trygve Braarud" holdt en jevn hastighet på ca. to knop under tråling.



Figur 3. Illustrasjon av multisamplersystemet som ble benyttet under toktet i Masfjorden 2008. Multisampleren er festet i enden av trålen (markert med ring). Organismer renner igjennom trålen når posene festet til multisampleren er lukket. Posene kan åpnes ved hjelp av akustiske signaler og da vil organismer bli fanget. Figuren er hentet fra Engås et al. (1997).

I dette studiet anses tidsperioden mellom kl. 0749 (soloppgang 2.oktober) og kl. 1909 (solnedgang 2.oktober) som dagtid. Tidsintervallet fra solnedgang til soloppgang ble ansett som natt.

Tråling på dagtid ble utført mellom kl. 1200-1700. I denne perioden var de døgnvandrende lagene med nordlig lysprikkfisk i dypere vannmasser. Det ble åtte vellykkete trålinger i forskjellige dybdeintervaller fra ca. 80 m til 400 m. Minimum tre replikater fra hvert dybdeintervall ble samlet inn.

Tråling om natten ble utført mellom kl. 1900-2300. Det ble utført fire vellykkete trålinger i forskjellige dybdeintervaller, to trekk på ca. 15 m dyp, et trekk på ca. 230 m dyp og et trekk på ca. 300 m dyp. Hvert trekk hadde tre replikater, bortsett fra trekket på rundt 300 m som hadde to replikater. Antall poser fra trålen med vellykket fangst er vist i tabell 1.

Tabell 1. Antall poser med vellykket fangst fra tråltrekkene i hvert dybdeintervall.

Dyp (m)	Dag	Natt
	Antall poser	Antall poser
0-50	-	6
50-100	3	-
100-150	4	-
150-200	4	-
200-250	4	3
250-300	3	-
300-350	3	2
350-400	3	-

Når multisampleren ble tatt opp av vannet, ble nettene skyllet med saltvann fra en vannslange. Dette ble gjort for ikke å miste materiale fra trekkene og samtidig forhindre forurensing i neste trekk. Fangsten fra trålen ble overført til 100 liters bøtter. En bøtte pr. pose ble benyttet slik at replikatene ikke ble blandet. En delprøve på 1/10 ble tatt fra hver bøtte, og fangsten ble sortert etter art umiddelbart. I trålposene med lite fangst ble hele prøven sortert. Art, antall individer og total vekt ble notert. Etter sortering ble fangsten talt, veid, lagt i poser, merket og frosset om bord "R/V Trygve Braarud". Nordlig lysprikkfisk ble tatt ut og frosset separat for senere mageinnholdsanalyser og lengdemålinger.

Den totale fangsten på de forskjellige dypene ble illustrert som fangstrate (gram pr. minutt). Dybdeintervaller på 50 m ble valgt for å fremstille vertikalfordelingen av fangsten, fordi dette er hensiktsmessig for illustrasjon, beskrivelse og sammenligning med tidligere studier i Masfjorden (Kaartvedt et al. 1988, Giske et al. 1990, Kaartvedt et al. 2009). I de fleste tilfellene dekket ikke trålen 50 m intervallet fullstendig. For eksempel ble tråling i intervallet 250-300 m utført fra ca. 250-270 m hvor de akustiske dataene tyder på at konsentrasjonen av nordlig lysprikkfisk var høyest.

Ingen større fisk ble fanget i trålen. Forsøk på å fange piscivore fisk ble derfor gjort med fiskestang på dypet hvor større fisk ble observert med ekkoloddet til "R/V Trygve Braarud".

2.5 Lengde- og vektanalyser

Lengdefordeling ble inkludert i analysene av nordlig lysprikkfisk siden tidligere studier har vist at størrelsen kan ha en sammenheng med alder (Halliday 1970, Gjøsæter 1973a, Roe & Badcock 1984, Sameoto 1989, Balino & Aksnes 1993), og være av betydning for vertikalfordelingen (Halliday 1970, Roe & Badcock 1984).

De frosne prøvene av nordlig lysprikkfisk ble tint og undersøkt nærmere ved Universitetet i Oslo. Fra hver pose fra trålen ble lengde og vekt av 30 tilfeldig valgte intakte individer målt. Noen av trekkene inneholdt færre enn 30 nordlig lysprikkfisk, i enkelte tilfeller ingen individer i det hele tatt. I de tilfellene hvor det var fanget færre enn 30 nordlig lysprikkfisk, ble alle individene analysert. I likhet med den totale trålfangsten, ble vertikalfordelingen av nordlig lysprikkfisk illustrert og beskrevet i 50 m dybdeintervaller.

Lengden ble målt som total lengde, fra tuppen av hode til enden på midtre del av halefinnen (Sameoto 1988) (figur 4). Våtvekt, etter tining, ble målt av hvert individ. Kun fullstendig intakte fisk ble godtatt. Vekt- og lengdemål av fangsten ble brukt til å fremstille vekt- og lengdefordeling av nordlig lysprikkfisk i vannsøylen. Flere studier av nordlig lysprikkfisk har tidligere målt lengde som standard lengde, et mål som ekskluderer halefinnen (Halliday 1970, Gjøsæter 1973a, b, Roe & Badcock 1984, Kaartvedt et al. 1988, Sameoto 1989, Balino & Aksnes 1993, Bagøien et al. 2001), og dette må tas hensyn til ved eventuelle sammenligninger med målinger fra tidligere og fremtidige studier.

Lengdefordeling mot dyp ble statistisk undersøkt med en Kruskal-Wallis test.



Figur 4. Nordlig lysprikkfisk (*Benthosema glaciale*) fra Masfjorden. Mål for total lengde er illustrert. Foto: Thor A. Klevjer.

2.6 Mageanalyser

Mageanalyser ble utført på 30 individer nordlig lysprikkfisk fra hvert tråltrekk som inneholdt nok individer. Individene som ble brukt i analysene, var fullstendig intakte og de samme som ble brukt til lengde- og vektmålinger. Totalt ble magene til 664 nordlig lysprikkfisk analysert. Magesekken ble fjernet ved å åpne fisken ved gjellene og deretter klippe over spiserøret og utgangsåpningen (pylorus) (Sameoto 1988, Sameoto 1989). Grad av magefyll ble inndelt i kategorier (tabell 2). Deretter ble mageinnholdet tatt ut av magesekkene og undersøkt under en stereolupe (Wild Heerbrugg med 10x og 40x forstørrelse). Grad av fordøyelse ble notert (tabell 2). Mageinnholdet ble forsøkt bestemt til nærmeste mulige systematiske gruppe, men med økende usikkerhet med økende grad av fordøyelse. Vertikalfordelingen av mageinnhold er illustrert og beskrevet i 50 m dybdeintervaller (figur 19).

Et kvantitativt mål på grad av byttedyr seleksjon (D_i) ble beregnet for nordlig lysprikkfisk i forskjellige dyp ved bruk av en modifisert Ivlev selektivitetsindeks, D_i (Jacobs 1974) (ligning 2):

$$\text{Ligning 2: } D_i = \frac{(r-p)}{(r+p)-(2pr)}$$

Ligningen uttrykker om et rovdyr har negativ seleksjon (D_i fra -1 til 0) eller positiv seleksjon (D_i fra 0 til +1) for et byttedyr. D_i verdien beregnes ut fra andelen (p) av et byttedyr i et område og andelen (r) av samme byttedyr i rovdyrets mageinnhold (Jacobs 1974). Byttedyrseleksjonen ble kun beregnet for nordlig lysprikkfisk på dagtid, grunnet mangel på zooplankton prøver fra hele vannsøylen på natten. Krill ble ikke inkludert i seleksjonsanalysene fordi krill kan unnvike WP-2 håven.

Mageinnholdet hos nordlig lysprikkfisk fra ulike dybdeintervaller fanget på ulik tid på døgnet, ble sammenlignet statistisk. Forskjeller mellom dag og natt ble analysert med Kruskal-Wallis test. Forskjeller i mengde mageinnhold mellom de forskjellige lengdegruppene av nordlig lysprikkfisk og mellom de forskjellige dybdeintervallene henholdsvis om dagen og natten, ble gjort med Tukeys-test ved Post-Hoc analyse. Mageinnhold i individuelle fisk var ikke normalfordelt, derfor ble 4-kvadratroten av antall individer som ble identifisert i mageinnholdet, benyttet i Post-Hoc analysene.

Tabell 2. Kategorisering av magefyll og fordøyelsesgrad for nordlig lysprikkfisk

Kategori	Magefyll	Kategori	Fordøyelse
1	Magesekken tom, kanskje noe vann.	1	Fordøyelse ikke begynt.
2	Meget lite mageinnhold (må åpne magen for å skille mellom fyllingsgrad 1 og 2)	2	Fordøyelse påbegynt, arter kan fremdeles identifiseres.
3	Noe innhold i magesekken, vises tydelig utenpå magen at den ikke er tom.	3	Fordøyelse fremskredet. Arter kan ikke lenger identifiseres, men man kan skille systematiske grupper.
4	Magesekken full, men ikke utsprengt.	4	Fordøyelse langt fremskredet. Man kan finne øyne og større biter av rovdyr.
5	Utsprengt magesekk, tydelig utvidet og stram. Innholdet sees fra utsiden.	5	Fordøyelse nesten avsluttet, grøtete mageinnhold

2.7 Akustiske undersøkelser

2.7.1 Akustisk oppsett

Under toktet ble to ekkolodd benyttet. Et kalibrert 38 kHz SIMRAD EK60 ekkolodd med en SIMRAD ES38DD svinger (7⁰ strålebredde) rettet oppover var allerede utplassert på bunnen (ca. 400 m, figur 2). Dette er et splittstråleekkolodd (split-beam), som gjør det mulig å detektere både horisontal og vertikal posisjon til enkelt ekko (Ehrenberg & Torkelson 1996, Klevjer & Kaartvedt 2003). En svinger er enheten som sender og mottar lydimpulser (MacLennan & Simmonds 1992). Ved å følge enkelt ekko over tid (fra ping til ping), kan man bestemme detaljerte svømmemønstre i ekkostrålen ved bruk av Target Tracking (TT), der påfølgende ekko fra ett individ kombineres (Ehrenberg & Torkelson 1996, Torgersen & Kaartvedt 2001, Klevjer & Kaartvedt 2003). Disse svømmemønstrene kan gi direkte informasjon om organismenes atferd (Huse & Ona 1996, Torgersen & Kaartvedt 2001, Onsrud et al. 2005).

38 kHz ekkoloddet ble utplassert ca. ett år før toktet, og data fra perioden kort tid før toktet er også benyttet i denne oppgaven. Ekkoloddet var plassert i en trykksikker glasskule inne i en større beskyttende plastkule. Svingeren er væskefylt og trykksikker til 1500 m dyp, og var festet til en stålramme med et balanseoppheng for å sikre en vannrett posisjon. Ekkoloddet var koblet via en 1200 m lang kabel som sørget for strømforsyning og dataoverføring til en PC på land. En 220 V-12 V transformator var lokalisert inne i glasskulen, for å redusere påvirkning

av elektrisk støy. Energien i lydimpulsen var 400 W. Hyppigheten av utsendte lydimpulser (ping) var satt til ett ping i sekundet og pulslengden var satt til 0.512 ms (millisekunder). Bølgelengden bestemmer grovt minimumstørrelsen på individer som blir registrert av ekkoloddet (Kaartvedt et al. 2008). Bølgelengden ved 38 kHz er 3.9 cm.

Et av målene for denne undersøkelsen var å identifisere svømmeatferden til de invers døgnvandrende individene av nordlig lysprikkfisk ved hjelp av et nytt ekkolodd som skulle senkes i underkant av dagtidsfordelingen til individene. Dette ekkoloddet, et 200 kHz ekkolodd (EK60) med en ES200-7CD svinger, ble senket ned til ca. 200 m dyp for å få høyere oppløsning på den invers døgnvandrende gruppen i denne delen av vannsøylen. Resultatene ble imidlertid ikke benyttet fordi plasseringen viste seg å være for grunn. Laksesild og nordlig lysprikkfisk hadde trolig overlappende fordeling i laget rett over svingeren. Det er vanskelig å skille disse to artene fra hverandre basert på akustiske verdier (Torgersen & Kaartvedt 2001).

2.7.2 Analyse av akustikk

Dataprogrammet Sonar_5 pro versjon 5.9.7 (Balk & Lindem 2007) ble brukt til å analysere ekkodataene fra 38 kHz ekkoloddet. I tillegg til dataene fra toktperioden ble data fra september til oktober 2008 benyttet. Datafiler for hele døgn ble slått sammen til døgnekkogram. Døgnekkogram gir et to dimensjonalt bilde av vannsøylen med tid langs X-aksen og dyp langs Y-aksen. Akustiske analyser ble utført for døgnene 11. september, 23. september og 2. oktober.

2.7.3 TS verdier

Akustisk målstyrke (TS) er et mål på hvor sterkt ekko en organisme i ekkostrålen gir. TS avhenger av størrelsen, adferden og anatomien til organismen (eks. fisk vs. reke, svømmeblære vs. ikke svømmeblære) samt frekvensen på ekkoloddet (MacLennan & Simmonds 1992). For å omregne målt akustisk tilbakespredning fra et bestemt volum til antall individer det bestemte volumet inneholder, er informasjon om TS nødvendig (MacLennan & Simmonds, 1992).

Det tilbakespredte tverrsnittet av målet (σ_{bs}) blir heretter kalt lineær TS. Lineær TS er definert av forholdet mellom intensiteten på den tilbakespredte lydbølgen (I_{bs}) og intensiteten på lydbølgen som treffer organismen som gir ekkoet (I_{inc}), korrigert for absorpsjonstap (α) og avstanden som lydbølgen forplanter seg i vannsøylen (r) (ligning 3) (Havforskningsinstituttet

2008). Logaritmisk TS verdi oppgis i desibel (dB) og beregnes ved å multiplisere logaritmen til den lineære TS verdien (σ_{bs}) med ti (ligning 4) (MacLennan & Simmonds 1992).

$$\text{Ligning 3: } \sigma_{bs} = \frac{r^2 I_{bs}(r) 10^{\alpha r/10}}{I_{inc}}$$

$$\text{Ligning 4: } TS = 10 \log_{10} (\sigma_{bs})$$

I dette studiet brukes TS til å skille mellom nordlig lysprikkfisk og større fisk. Studier av vertikale døgnvandring, forskjellige ekkolag i vannsøylen og individuelle bevegelser ble gjennomført basert på døgnekkogrammene. TS verdier mellom -65 dB og -50 dB, målt dypere enn ca. 250 m, ble antatt å være nordlig lysprikkfisk, mens TS sterkere enn -50 dB ble antatt å være piscivore fisk.

2.7.4 Estimering av konsentrasjon (tetthet) fra akustikk

Fargen i ekkogrammet illustrerer Sv verdien, denne er et akustisk mål som angir volum tilbakespredning eller akkumulert TS (MacLennan & Simmonds 1992). Dataprogrammet Sonar_5 gjør det mulig å sette en minimumsverdi for Sv som illustreres i ekkogrammet, og dermed utelukke ekko som er uønsket (lavkvalitet ekko eller støy). Ved fremstillingen av døgnekkogram i forbindelse med dette studiet, ble Sv terskelen (minimum Sv godtatt) satt til -80 dB.

Tilbakespredningen av ekko, varierer med tettheten i de forskjellige lagene i vannsøylen. Tilbakespredningen (S_v) uttrykkes i desibel (dB) og brukes som et mål på tettheten av de forskjellige lagene. S_v kan beregnes ved å ta logaritmen til summen av de lineære TS verdiene (σ_{bs}), og angir total biomasse innen et ønsket intervall av vannsøylen. Beregningene som utføres for å anslå S_v verdiene i et gitt intervall i vannsøylen kalles ekkointegrering. Hvis S_v verdien og gjennomsnittlig TS er kjent for et ekkolag, kan konsentrasjonen (individer pr. m^3) i vannsøylen bestemmes (ligning 6). Dette gjøres ved å dividere den lineære tilbakespredningsverdien (s_v) med den lineære TS verdien (σ_{bs}) i et gitt intervall (MacLennan & Simmonds 1992) (ligning 6). Lineære S_v verdi (s_v) er et mål på summen av lineære TS verdier (σ_{bs}) i et gitt volum av vannsøylen (V) og beregnes ut fra ligning 5. Numerisk tetthet av fisk estimeres ved ligning 6.

$$\text{Ligning 5: Lineær Sv (s}_v\text{)} = \frac{\sum \sigma_{bs}}{V}$$

$$\text{Ligning 6: Konsentrasjon (ind. pr. m}^3\text{)} = \frac{s_v}{\sigma_{bs}}$$

For å påvise forskjeller i mengden nordlig lysprikkfisk i intervallet hvor det antas at individer foretar invers døgnvandring, ble Sv verdier målt gjennom tre døgn ved ekkointegrering. Nordlig lysprikkfisk bidrar til store mengder av tilbakespredningen ved Sv terskel = -80 dB, større fisk gir Sv verdier over -65 dB. Derfor ble ekkointegrering utført med en terskelverdi på Sv = -80 dB og Sv = -65 dB. Resultatene omregnes til lineære verdier og subtraheres slik at estimert konsentrasjon (individer pr. m³) utelukker både fisk større enn nordlig lysprikkfisk og støy. Ved utregning av konsentrasjonen ble gjennomsnitt TS verdi (-58 dB) for nordlig lysprikkfisk benyttet. Sonar_5 ble benyttet til beregningene.

Data fra dybdeintervallet 270-300 m fra 11. september, 23. september og 2. oktober ble analysert. Dette ble gjort for å tilpasse beregningene til dypet den invers døgnvandrende gruppen ser ut til å befinne seg på i de respektive døgnene beregningene ble foretatt. 270 m ble valgt som det grunneste nivået for å unngå laksesild som oftest befinner seg grunnere enn dette dypet, og fordelingen av nordlig lysprikkfisk på dagtid i Masfjorden er dypere (Kaartvedt et al. 1988, Giske et al. 1990, Bagøien et al. 2001, Kartvedt et al. 2009). Derfor kan det med relativ god sikkerhet antas at biomassen av mesopelagisk fisk i de valgte intervallene domineres av nordlig lysprikkfisk. 300 m ble valgt som det dypeste nivået fordi de akustiske dataene tyder på at det er fra dette nivået den inverse døgnvandringen skjer. Døgnet ble delt inn i 24 timer slik at Sv verdiene for det vertikale intervallet i vannsøylen ble målt over en periode på en time.

2.7.5 Target Tracking (TT)

Target Tracking (TT) analyse ble utført for de tre døgnene høsten 2008. Med TT kan man identifisere et definert mål sin horisontale og vertikale posisjon i ekkonstrålen. Metoden gjør det mulig å estimere TS fordeling, svømmehastighet, samt bestemme retning(e) individuelle fisk beveger seg (Torgersen & Kartvedt 2001, Klevjer & Kartvedt 2003, 2006, Klevjer et al. 2009, Kartvedt et al. 2009). Analysen ble gjennomført ved hjelp av dataprogrammet Sonar_5 som kombinerer ekko fra samme organisme over tid for å fremstille dataene som spor (tracks). Ved automatisk TT prosesserer Sonar_5 alle ønskede ekkospor innenfor et gitt dybdeintervall. Kriteriene for at flere etterfølgende ekko skal godtas som et

enkelt individs spor, settes manuelt. Dette gjøres ved å sette en minsteverdi for sporenlengde (antall påfølgende ekko), en verdi for lengste mellomrom mellom ekko (mangel på ekko) og en minsteverdi for avstand mellom de registrerte ekkoene (gating range) som godtas av dataprogrammet. De akustiske egenskapene varierer mellom arter, derfor kan TS verdier benyttes ved artsidentifisering (MacLennan & Simmonds 1992).

Siden forsøket med å senke 200 kHz ekkoloddet i underkant av den invers døgnvandrende gruppen av nordlig lysprikkfisk var mislykket, er TT analysene i denne oppgaven basert på de akustiske dataene fra det bunnmonterte 38 kHz ekkoloddet. Fordi resultater fra TT blir mer usikre med økende avstand fra svingeren (Røstad 2006), måtte TT begrenses til et intervall nærmere svingeren enn det den invers døgnvandrende gruppen oppholdt seg i. Estimering av svømmehastigheten til den invers døgnvandrende gruppen ble derfor gjort ved å analysere den vertikale stigningen/utsynkingen mot tid ut fra observasjoner i ekkogrammet.

Automatisk TT ble gjennomført de tre respektive døgnene fra kl. 0200 til 0200 neste døgn i det vertikale intervallet 10-50 m fra 38 kHz ekkoloddet. Dette tilsvarer et dyp på ca. 350-390 m. Minimum sporenlengde ble satt til 30 ekko, maksimalt ping mellomrom ble satt til to ping, og maksimal avstand mellom ekko ble satt til 0.1 m. 12. september ble TT i tillegg utført i intervallet ca. 250-340 m, ca. kl. 0140-0215, før og etter et tilsynelatende angrep av en stim med piscivore fisk. Manuell TT ble utført i intervallet 300-390 m for å identifisere vertikalt bevegende individer av nordlig lysprikkfisk. For registrering av større fisk ble TT utført i intervallet mellom ca. 250-390 m. Minimum sporenlengde var da satt til 15 ekko, maksimalt ping-mellomrom var satt til to ping og maksimal avstand mellom ekko var satt til 0.2 m.

TT ble utført manuelt på 20 nordlig lysprikkfisk med vertikalt stegvis bevegelse. Verdiene ble lagt inn i dataprogrammet Matlab. Programmet benyttes, i dette tilfellet, til å illustrere den tredimensjonale svømmeatferden til individuelle fisk, slik som i tidligere studier (Onsrud et al. 2005, Klevjer & Kaartvedt 2006, Kaartvedt et al. 2009).

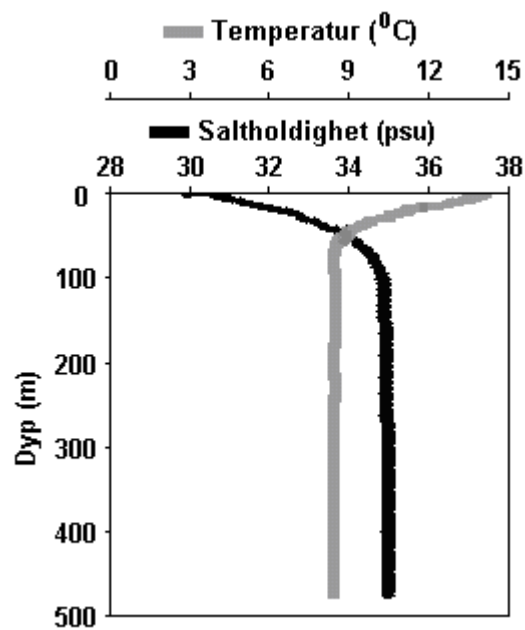
I dette studiet ble dataprogrammene R 2.9.0, Microsoft Excel 2003 og SPSS 17.0 benyttet for statistiske utregninger. Figurer og illustrasjoner er konstruert i Sonar_5 pro, Matlab og Microsoft Excel 2003.

3.0 Resultater

3.1 Fysiske og kjemiske variasjoner i vannsøylen

Vannsøylen har et ferskvannspåvirket overflatelag. Dette vises ved at saltholdigheten varierer fra 30 psu i overflaten til stabil saltholdighet på ca. 35 psu fra ca. 100 m og dypere (figur 5a).

De høyeste temperaturene ble målt i overflatevannet. Maksimumstemperaturen var 14.2 °C målt på 2 m. Fra rundt 60 m stabiliserer temperaturen seg på 8.5 °C (figur 5a).



Figur 5. Saltholdighetskurve og temperaturkurve som funksjon av vandyp.

3.2 Vertikalfordeling av zooplankton

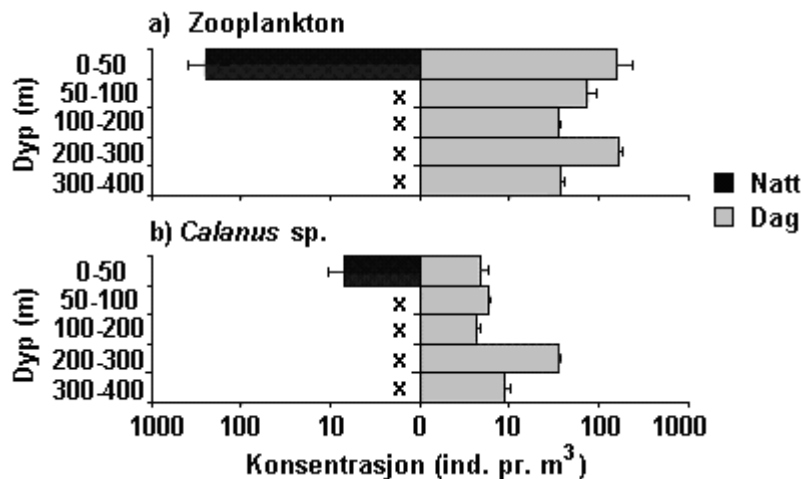
Zooplanktonanalysene av innholdet i dagtrekkene ga en bimodal dybdefordeling med de høyeste konsentrasjonene i intervallene 0-50 m og 200-300 m (figur 6a). Hele 95 % av zooplanktonet ble bestemt til hoppekreps (Copepoda). Fra 0-50 m dominerer *Oithona* sp. og *Acartia* sp. i antall. *Calanus* sp. og *Oithona* sp. dominerer i antall fra 200-300 m (tabell 3). *Chiridius* sp. og *Metridia* sp. er tilstede igjennom hele vannsøylen i mindre konsentrasjoner. *Microcalanus* sp./ *Paracalanus* sp./ *Pseudocalanus* sp. ble påvist gjennom hele vannsøylen, men med de største mengdene i overflaten i dagtrekkene. Hoppekrepslektene *Temora*, *Euchaeta* og *Oncaea* ble observert i små konsentrasjoner. *Calanus* sp. er antatt å være hovedføden til nordlig lysprikkfisk, og fordelingen av *Calanus* sp. (figur 6b) er derfor interessant i forhold til døgnvandringen til nordlig lysprikkfisk.

To nattrekk ble utført i de øverste 50 m av vannsøylen. Som på dagtid dominerer de mindre hoppekrepsartene i dette intervallet. Generelt øker mengden zooplankton i nattrekkene i forhold til dagtrekkene. Fordelingen av arter og grupper fra WP-2 håvtrekkene er oppsummert i tabell 3.

Representanter fra følgende grupper ble også påvist i prøvene: Chaethognatha (pilormer), Cirripedia (rurlarve), Ctenophora (*Aglantia digitale* og *Beroe* sp.), Echinodermata (sjøstjernelarver), Gastropoda (snegl), Ostracoda og Polychaeta (*Tomoptereis* sp. og børstemarklarver).

Tabell 3. Estimert tetthet (individer pr. m³) av forskjellige arter tilstede i zooplanktonprøvene på dagtid og om natten.

Dyp (m)	<i>Calanus</i> sp.	<i>Oithona</i> sp.	<i>Chiridius</i> sp.	<i>Metridia</i> sp.	<i>Para/Pseudo/ Microcalanus</i> sp.	<i>Acartia</i> sp.	Ostracoda	Andre
Dag:								
0-50	5	30	2	1	23	94	0	5
50-100	6	61	1	0	2	2	1	2
100-200	4	24	1	3	2	0	0	1
200-300	34	91	12	8	9	1	3	11
300-400	9	11	2	4	4	0	3	4
Natt:								
0-50	7	147	3	3	38	43	0	12



Figur 6. Fordeling av (a) zooplankton og (b) *Calanus* sp. pr. m³ i vannsøylen. Figuren viser gjennomsnittsverdier basert på to trekk for hvert dybdeintervall. Positivt avvik fra gjennomsnittsverdien er vist med horisontal strek. x betyr håvtrekk ikke utført om natten.

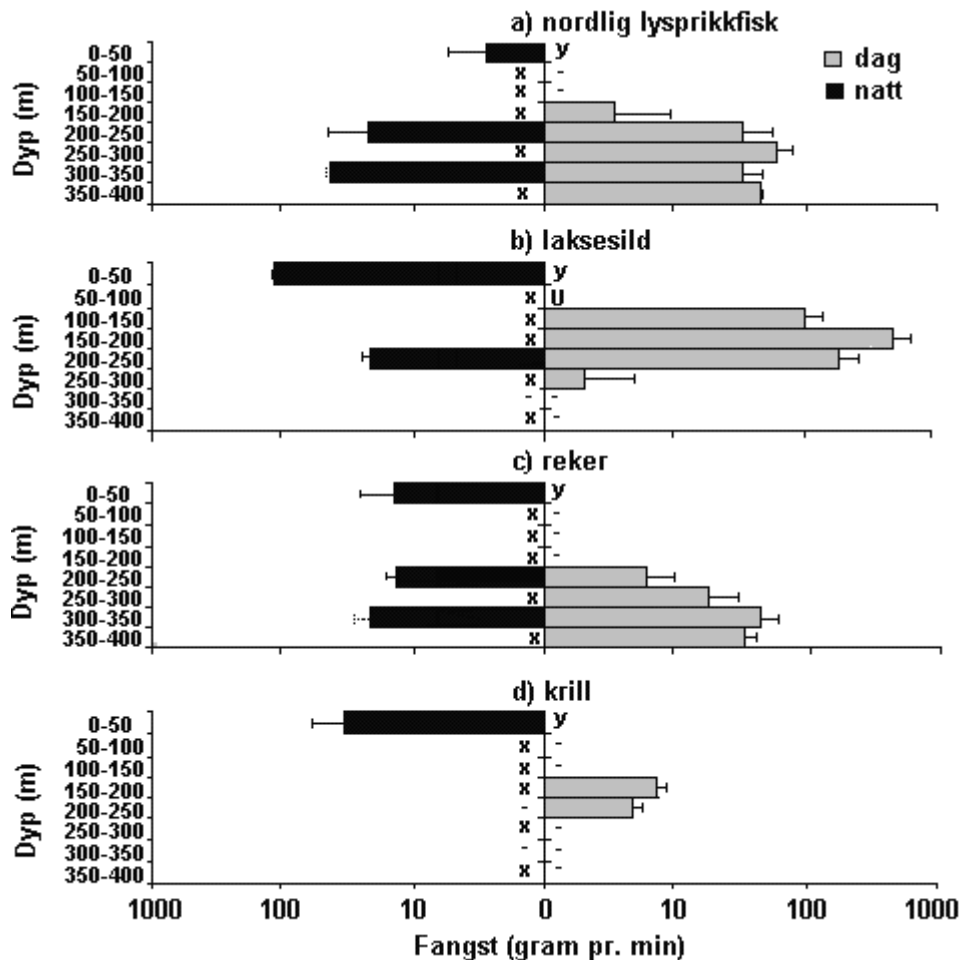
3.3 Vertikal fordeling av mikronekton og makrozooplankton

3.3.1 Trålfangst av mikronekton og makrozooplankton

Trålfangsten ble dominert av nordlig lysprikkfisk og laksesild (figur 7a-b). Reker (*Pasiphea multidentata* og *Seregestes arcticus*) og krill (hovedsaklig *Meganyctiphanes norvegica*) var også vanlig å finne i trålen (figur 7c-d). Pungreker (*Boreomysis arctica*) ble fanget i små konsentrasjoner dypere enn ca. 200 m. Grunnere enn 100 m ble det på dagtid bare fanget larver av laksesild. Noen få individer av manetene (Scyphozoa) *Cyanea capillata* og *Periphylla periphylla* ble fanget dypere enn 300 m.

På dagtid besto trålfangsten grunnere enn 200 m for det meste av laksesild, med en mindre andel av krill og nordlig lysprikkfisk i intervallet fra 150-200 m (figur 7a-d). Fire trålposer fra ulike dyp i dette dybdeintervallet viser at nordlig lysprikkfisk befant seg hovedsakelig fra ca. 190-200 m. Dypere enn ca. 250 m dominerer nordlig lysprikkfisk og reker gjennom hele døgnet (figur 7a-d). På dagen er nordlig lysprikkfisk konsentrert fra ca. 200-400 m (figur 7a).

Laksesild ble fanget i overflaten og mellom 200-250 m om natten (figur 7b). Krill ble kun fanget i overflaten på natten (figur 7d). Om natten er en liten andel nordlig lysprikkfisk fordelt i overflaten (figur 7a), mens rekene *Pasiphea* sp. og *Seregestes* sp. er spredt gjennom hele vannsøylen (figur 7c). Hovedandelen av nordlig lysprikkfisk er fordelt dypere enn 200 m også om natten (figur 7a).



Figur 7. Fordeling av (a) nordlig lysprykkfisk, (b) laksesild, (c) reker og (d) krill i vannsøylen om dagen og natten bestemt fra trålfangst (g/min). Standardavviket er illustrert med linjer ut fra søylene, unntatt nattfangst i intervallet 300-350 m der linjene ut fra søylene viser maksimal fangst for trålkastene. – betyr fangst < 1 g, x betyr tråling ikke utført om natten, y betyr tråling ikke utført om dagen og U betyr ukjent mengde laksesild larver.

3.3.2 Analyse av døgnekkogram

Tre forskjellige døgnavdringsstrategier kan tolkes fra døgnekkogrammene, normal døgnavdring (ND), invers døgnavdring (INVD) og ingen døgnavdring (ID) (figur 8c). Forventningen er at den invers døgnavdrende gruppen og den dypeste gruppen uten døgnavdring, består av nordlig lysprykkfisk. I tillegg forventes det at kun en liten del av nordlig lysprykkfisk fra den minste lengdegruppen utfører normal døgnavdring på denne tiden av året i Masfjorden.

Tre normalt døgnavdrende ekkolag befinner seg på dagtid henholdsvis ca. 60-80 m (ND 1), 120 m (ND 2) og 150-220 m (ND 3) (figur 8a-c) og overlapper delvis i overflaten om natten (figur 8a-c). De normalt døgnavdrende individene som gir opphav til ekkolagene, migrerer fra overflaten til dagtidypet ved soloppgang (fra ca. kl. 0700 11. september til ca. kl. 0750

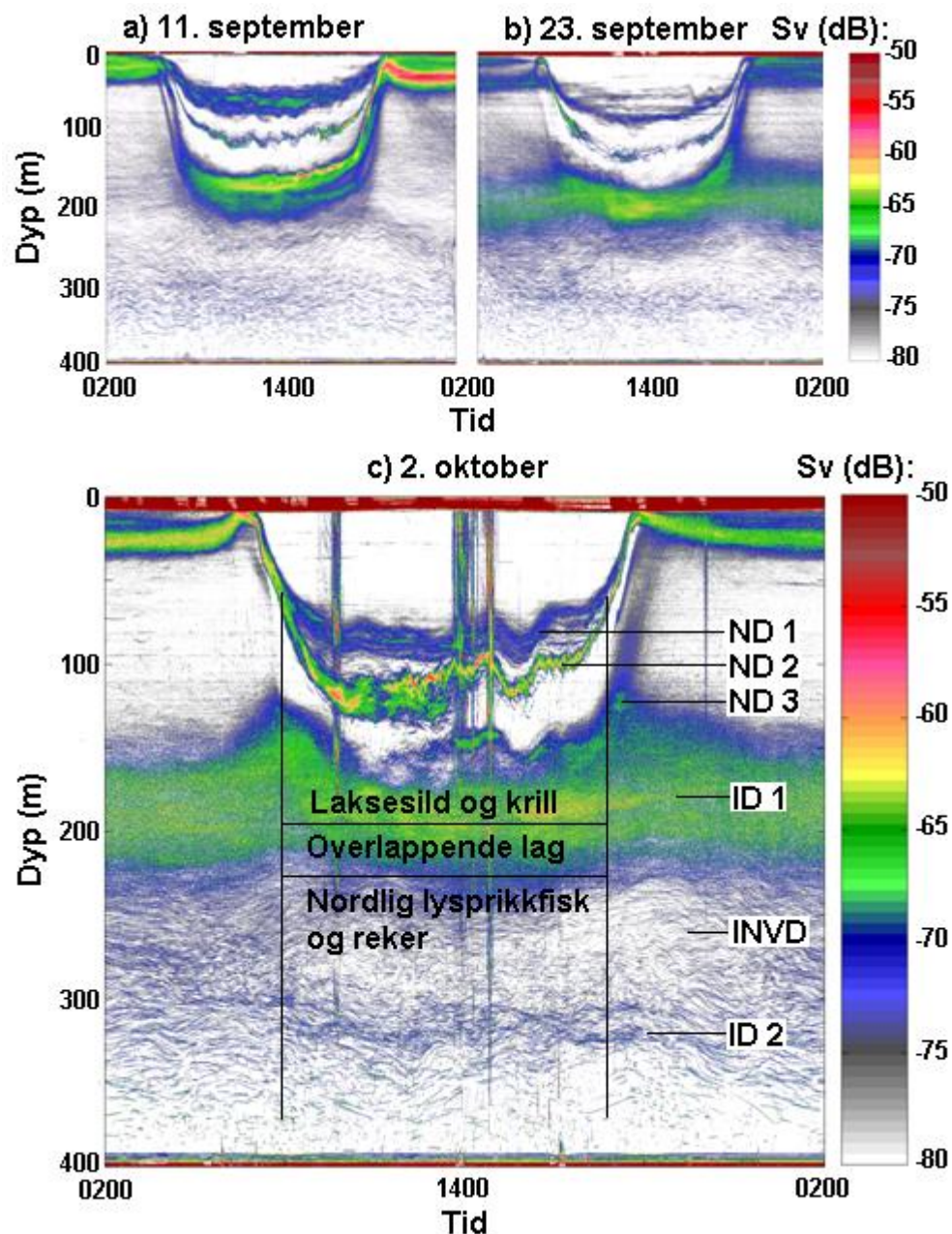
2. oktober) (figur 8a-c). Ved solnedgang (fra ca. kl. 2010 11. september til ca. kl. 1910 2. oktober) migrerer de oppover mot overflaten igjen (figur 8a-c). Tråldata viser at lagene som på dagtid befinner seg på ca. 60-80 m (ND 1) og på ca. 120 m (ND 2), består av henholdsvis laksesild larver og små laksesild (figur 8a-c). Det dypeste normalt døgnvandrende laget (ND 3) består av laksesild, krill, reker og nordlig lysprikkfisk (figur 8a-c).

Ekkogrammene viser at utover høsten blir flere individer værende i intervallet mellom ca. 150-220 m (ID 1) gjennom hele døgnet, fremfor å utføre normal døgnvandring til overflaten (figur 8a-c). Dette laget er et overlappende lag av laksesild, nordlig lysprikkfisk og reker (figur 7a-d og 8c). Laksesild utgjør hovedandelen av den akustiske tilbakespredningen i ekkogrammene i de øvre 200 m av vannsøylen på dagtid, siden nordlig lysprikkfisk befinner seg dypere enn ca. 200 m på denne tiden av døgnet.

Dypere enn ca. 250 m ses to mønster (figur 8 a-c). Det første ekkolaget består av organismer som utfører invers døgnvandring (INVD) (figur 8a-c). Laget befinner seg fra ca. 250-300 m om natten og migrerer vertikalt mot ekkolaget (ID1) mellom ca. 150-220 m på morgenen (ca. kl. 0800) (figur 8b-c). På natten migrerer disse organismene tilbake til dypere vann (ca. kl. 2100-2200) (figur 8a-c). Det andre ekkolaget ligger dypere enn ca. 300 m og viser ingen tydelig døgnvandring (ID 2) (figur 8a-c).

Tråldata viser at det er hovedsaklig nordlig lysprikkfisk og reker som befinner seg i vannmassene dypere enn 250 m (figur 7a-d). Ved bruk av 38 kHz ekkolodd og ved terskling satt til -80 dB, er det antatt liten tilbakespredning i ekkogrammene fra reker og krill. Det er derfor lite sannsynlig at disse gir opphav til den inverse døgnvandringen som kan tolkes fra døgnekkogrammene fra Masfjorden.

De loddrette strekene som opptrer i døgnekkogrammet 2. oktober ca. kl. 1000 og kl. 1400 er trolig støy fra R/V Trygve Braarud (figur 8c).



Figur 8. Døgnnekkogram (a) vannsøylen fra kl. 0200 11. september til kl. 0200 12. september. (b) vannsøylen fra kl. 0200 23. september til kl. 0200 24. september. (c) vannsøylen fra kl. 0200 2. oktober til kl. 0200 3. oktober 2008. Fargeskalaen angir styrken (Sv verdien) på tilbakespredningen fra de forskjellige lagene. Støy (vertikale rette linjer) i ekkogrammet kan komme av at "R/V Trygve Braarud" gjorde undersøkelser i dette området på denne tiden. Arter som befinner seg i de forskjellige lagene er bestemt fra tråldata. ND 1, 2 og 3 er normalt døgnvandrende lag av henholdsvis larver av laksesild, små laksesild og et lag med større laksesild, nordlig lysprikkfisk, reker og krill. ID 1 er et lag uten døgnvandring av henholdsvis laksesild, nordlig lysprikkfisk og reker. ID 2 er et lag av nordlig lysprikkfisk og reker uten døgnvandring. INVD er det invers døgnvandrende laget av nordlig lysprikkfisk.

3.4 Lengde- og vektfordeling av nordlig lysprikkfisk

Lengdemålingene av nordlig lysprikkfisk viser at individene kan deles inn i tre lengdegrupper med omtrentlig lengde på henholdsvis 1.5-3 cm, 4-5.4 cm og 5.5-7.8 cm (figur 9a). Vektmålingene resulterer også i tre tydelige vektgrupper med flest individer på omkring 0.2 g i den letteste gruppen, og 1.4 g og 3 g for de tyngre gruppene (figur 9b).

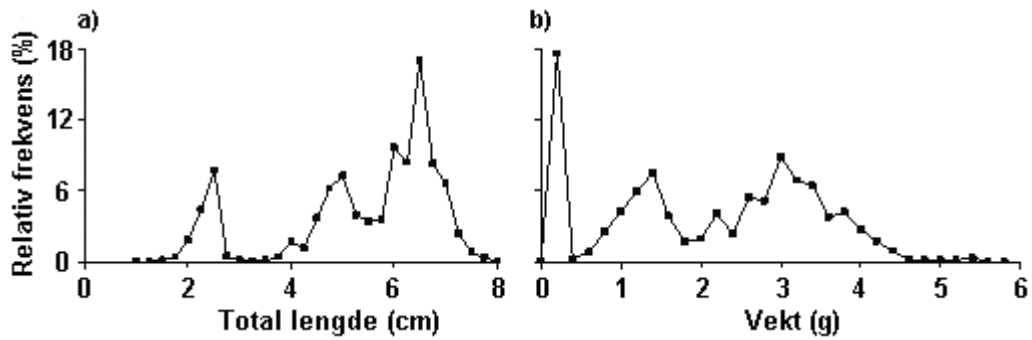
Lengden til individene øker med dypet de befinner seg på både dag og natt (figur 10 og 11a-c; Kruskal-Wallis, $p \ll 0.001$).

På dagtid befinner individer i den korteste lengdegruppen (1.5-3 cm) seg mellom ca. 150-250 m (figur 10 og 11a-c). Om natten ble individer av nordlig lysprikkfisk med gjennomsnittslengde på ca. 2.7 cm fanget i overflaten. 70 % av disse tilhørte den korteste gruppen (figur 11a).

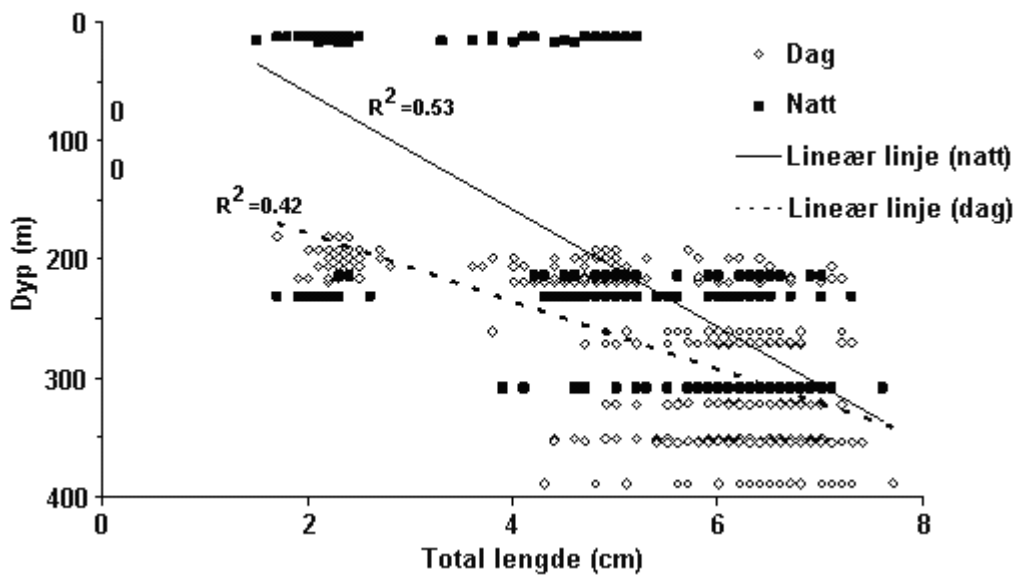
83 % av individene i den mellomstore gruppen (4-5.4 cm) er jevnt fordelt mellom 190-300 m på dagtid, med en mindre andel individer av gruppen (17 %) mellom 300-400 m (figur 10 og 11a-c). Om natten utgjør den mellomstore gruppen det meste av fangsten (45%) i intervallet 200-250 m (figur 11b).

Ingen individer lengre enn 5.2 cm ble fanget grunnere enn 192 m i dette studiet (figur 10). Individer fra den lengste gruppen (5.5-7.8 cm) befinner seg fra 200 m til bunnen både om dagen og om natten, og dominerer blant nordlig lysprikkfisk i det dypeste intervallet (300-400 m) gjennom hele døgnet (figur 10 og 11a-c). Mellom 200-300 m utgjør den lengste størrelsesgruppen det meste av fangsten på dagtid (51 %). Mens i intervallet fra 300-400 m utgjør den lengste gruppen hele 80-90 % av fangsten både dag og natt (figur 11c).

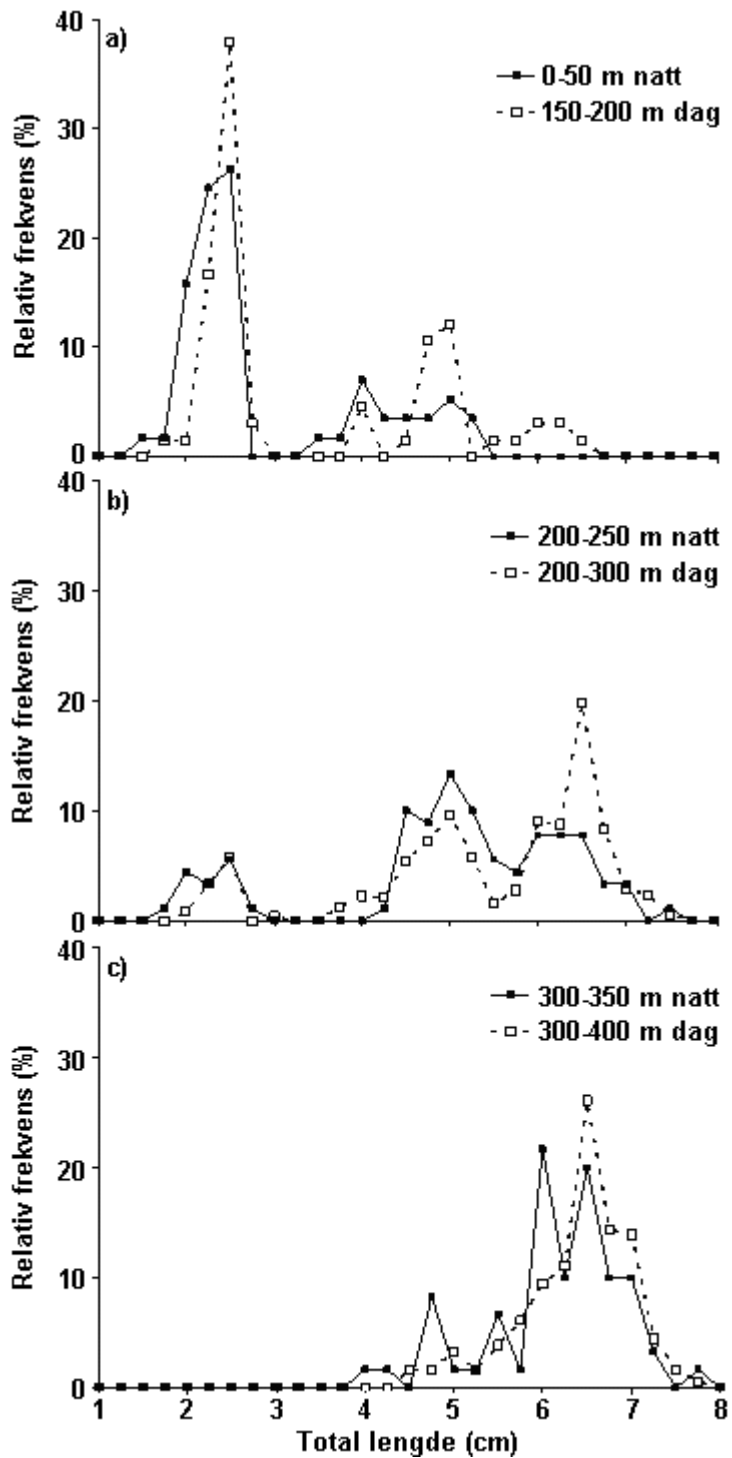
Ingen fangst av nordlig lysprikkfisk i intervallet fra 50-100 m, og lite akustisk tilbakespredning fra 0-50 m på dagtid, antyder at individene som befinner seg i overflaten om natten i oktober er dypere om dagen og dermed utfører en normal døgnvandring. Mangel på nattråling fra 150-200 m, 250-300 m og 350-400 m grunnet begrensning i antall arbeidstimer som kunne gjennomføres om natten, gjør det vanskelig å si noe om nordlig lysprikkfisk sin fordeling i disse intervallene om natten.



Figur 9. (a) Prosentvis lengdefordeling(cm) av nordlig lysprikkfiskindivider. (b) prosentvis vektfordeling (g) av nordlig lysprikkfiskindivider.



Figur 10. Lengdefordelingen av nordlig lysprikkfisk med dypet i forhold til tid på døgnet. Hver prikk illustrerer en fisk. 0 indikerer ingen fangst av nordlig lysprikkfisk på dagtid. Intervallene som ikke er trålet er markert i tabell 4. Linjene illustrerer lengdeøkningen med dyp ut fra lineær regresjon. R^2 verdiene viser hvor stor andel av den observerte lengdefordelingen som kan forklares ved lineær regresjonsanalyse.



Figur 11. Prosentvis lengde fordeling av nordlig lysprykkfisk innenfor 3 forskjellige intervaller i vannsøylen med tid på døgnet. (a) 0-50 m om natten og 150-200 m om dagen. (b) 200-250 m om natten og 200-300 m på dagen. (c) 300-350 m om natten og 300-400m på dagen.

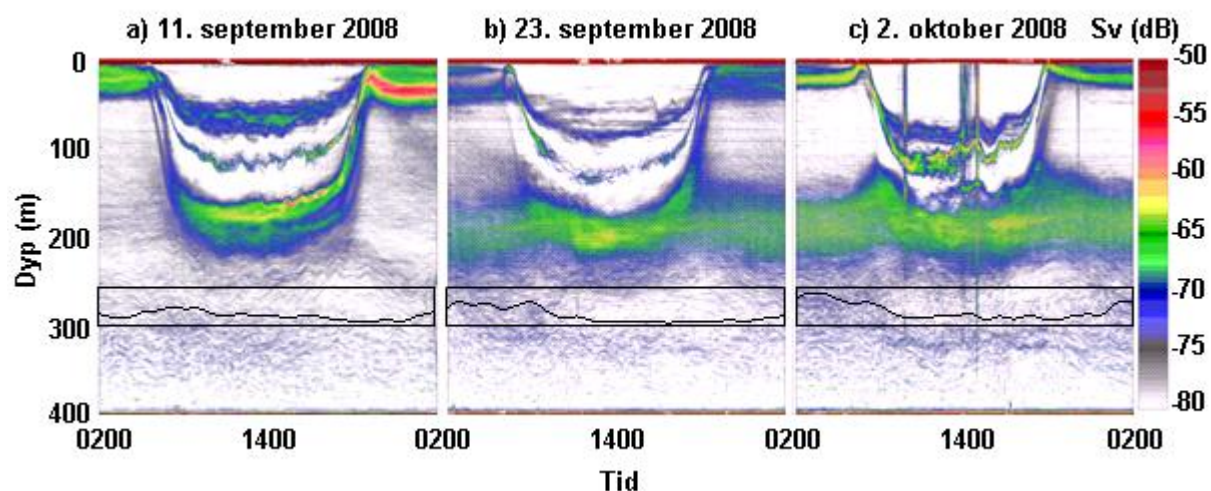
3.5 Den invers døgnvandrende gruppen av nordlig lysprikkfisk

Forventningen for dette studiet var at det finnes en invers døgnvandrende gruppe som migrerer vertikalt mot grunnere vann på for å spise på dagtid, og synker tilbake til dypere vann om natten. Dette trolig for å fordøye maten og/eller skjule seg for predatorer.

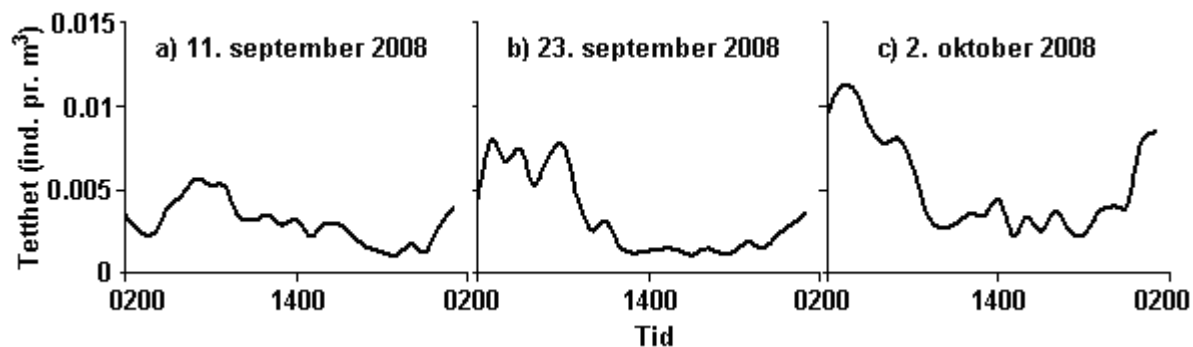
Ekkodataene fra Masfjorden høsten 2008 sammen med trålfangst, viser at den øvre delen av et lag med nordlig lysprikkfisk i intervallet 250-400 m, har konsistent invers døgnvandring utover høsten (figur 12a-c og 13a-c). Et dypere lag viser imidlertid ingen døgnvandring (figur 8c og 12a-c). Individuer i intervallet mellom 250-400 m tilhører de to lengste lengdegruppene av nordlig lysprikkfisk (figur 10 og 11b-c). For å studere invers døgnvandring nærmere, ble konsentrasjonen av nordlig lysprikkfisk estimert ut fra ekkointegrering i intervallet 270-300 m den 11. september, 23. september og 2. oktober (figur 13a-c).

Tidlig i september er tettheten av nordlig lysprikkfisk relativt jevn og lav i intervallet hvor invers døgnvandring vises (figur 12a og 13a). En maksimal reduksjon på 5/6 av konsentrasjonen fra natt til dag er estimert ved ekkointegrering (figur 13a). Migrasjon mot det overlappende laget av laksesild, krill, reker og nordlig lysprikkfisk skjer fra morgenen til ettermiddagen (figur 12a). Den invers døgnvandrende gruppen migrerer tilbake mot dypere vannmasser like etter at den normalt døgnvandrende komponenten svømmer mot overflaten (figur 12a). Senere i september blir den invers døgnvandrende gruppen av nordlig lysprikkfisk tydeligere i de akustiske dataene. Individuer forlater dypere vannmasser (>300 m) tidligere på dagen enn i starten av september (figur 13a), til fordel for vannmassene med det overlappende laget av fisk og krepsdyr (figur 13b-c). En maksimal reduksjon på ca. 7/8 av konsentrasjonen fra natt til dag er estimert den 23. september (figur 13b), og en maksimal reduksjon på ca. 9/10 av konsentrasjonen er estimert fra natt til dag den 2. oktober (figur 13c) i intervallet mellom 270-300 m.

Migrasjonshastigheten, eller svømmehastigheten til den invers døgnvandrende gruppen ble beregnet. For bevegelse både oppover og nedover i vannsøylen er svømmehastigheten ca. 0.004 m/s. Dette tilsvarer en svømmehastighet i overkant av en halv kroppslengde hvert tiende sekund for nordlig lysprikkfisk av den lengste lengdegruppen.



Figur 12. Døgnekkogram fra Masfjorden høsten 2008. (a) 11. september. (b) 23. september. (c) 2. oktober. Svarte bokser markerer omtrentlig intervallet hvor ekkointegrering ble utført. Den svarte kurven illustrerer variasjonene i tetthet i det markerte intervallet. Tetthetskurvene er også illustrert mer detaljert i figur 13.



Figur 13. Tetthet av nordlig lysprikkfisk (individer pr. m^3) estimert ved ekkointegrering. (a) 270-300 m fra 0200-0200 11.-12. september. (b) 270-300 m fra 0200-0200 23.-24. september. (c) 270-300 m fra 0200-0200 2.-3. oktober.

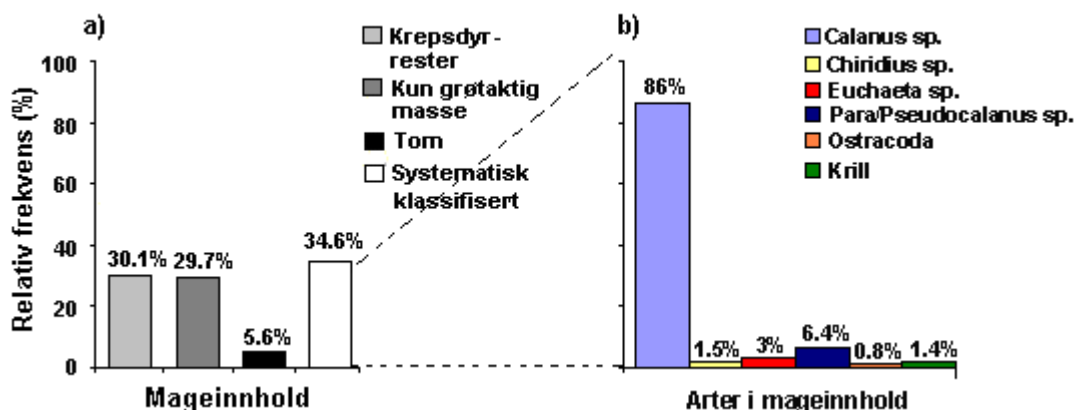
3.6 Diett

3.6.1 Mageinnholdet til nordlig lysprikkfisk

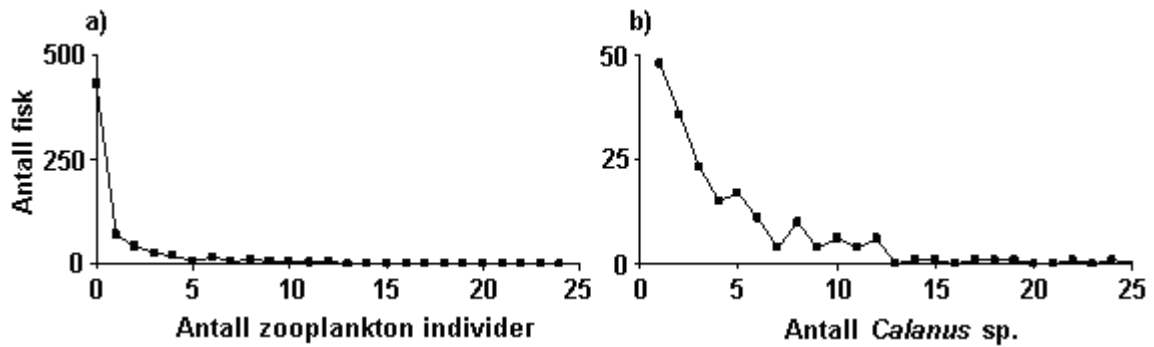
Mageinnhold og innholdets fordøyelsesgrad fra til sammen 664 individer av nordlig lysprikkfisk ble analysert. 34.6 % (230 individer) av de undersøkte fiskene hadde mageinnhold som kunne taksonomisk identifiseres til overordnet gruppe (figur 14a). 5.6 % av individene hadde tomme mager, 29.7 % av magene inneholdt kun en grøtaktig masse og 30.1 % inneholdt grøtaktig masse i tillegg til rester av hoppekreps eller andre krepsdyr (figur 14a). Totalt 434 fisk hadde materiale i magen som ble klassifisert som uidentifiserbart.

Den identifiserbare delen av mageinnholdet besto av 86 % *Calanus* sp., 1.5 % *Chiridius* sp., 3 % *Euchaeta* sp., 6.4 % *Para/Pseudocalanus* sp. og 1.4 % krill (figur 14b). Dessuten ble Ostracoda, *Seregestes* sp., *Oithona* sp. og *Metridia* sp. registrert i et fåtall tilfeller, alle mindre enn 1 % av det totale mageinnholdet. To individer inneholdt reken *Seregestes* sp.. 191 individer inneholdt *Calanus* sp.. Kun 39 fisk inneholdt identifiserbart mageinnhold uten *Calanus* sp..

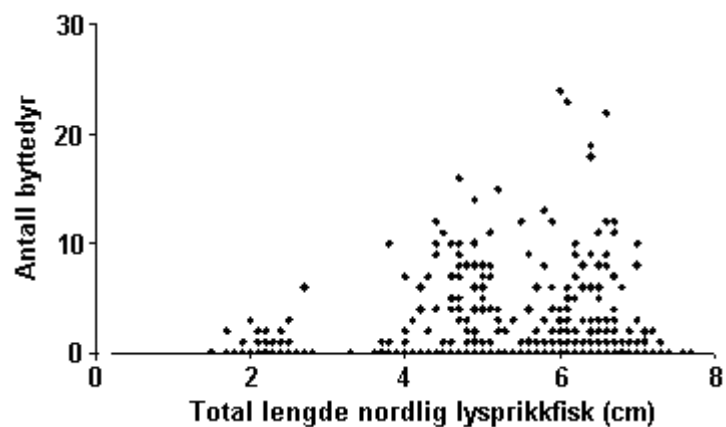
Av individene med identifiserbart mageinnhold, hadde 31 % kun ett byttedyrsindivid i magen, men flest fisk (69 %) hadde spist flere byttedyrsindivider. Opptil 24 individer av *Calanus* sp. ble registrert i mageinnholdet til en fisk. Figur 15 (a) og (b) illustrerer fordelingen av antall byttedyr og *Calanus* sp. i mageinnholdet til individuelle fisk. En sammenheng mellom økende antall byttedyr i mageinnholdet og økende lengde på nordlig lysprikkfisk, synes å være tilstede (figur 16). Individer av de to lengste lengdegruppene ser ut til å spise mer *Calanus* sp. enn individer tilhørende den korteste lengdegruppen (post-hoc, tukey test, $p < 0.001$).



Figur 14. (a) Prosentvis fordeling av mageinnhold for nordlig lysprikkfisk. (b) Mengden (relativ frekvens) av de forskjellige byttedyrene funnet i fiskens mageinnhold. *Seregestes* sp. (0.2 %), *Oithona* sp. (0.1 %) og *Metridia* sp. (0.5 %) ble ikke inkludert i figur (b).



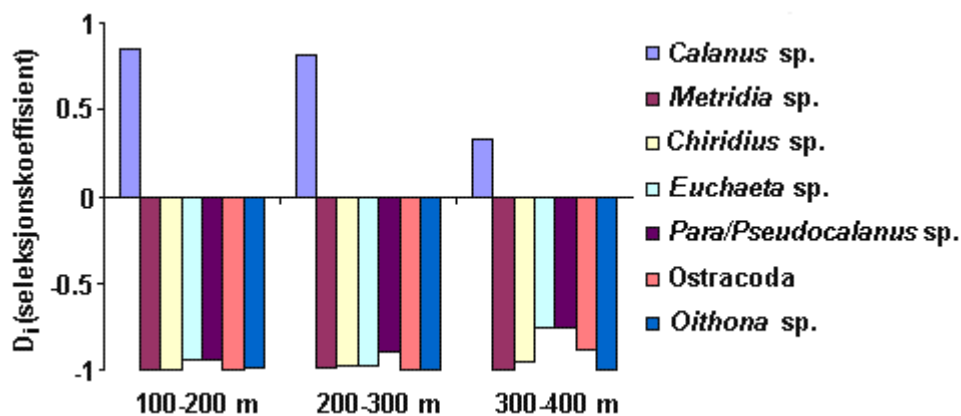
Figur 15. (a) Antall nordlig lysprikkfisk med zooplankton i mageinnholdet som kunne identifiseres til taksonomiske overordnede grupper. (b) Antall nordlig lysprikkfisk med *Calanus* sp. i mageinnholdet.



Figur 16. Antall byttedyr i mageinnholdet til individuelle fisk som funksjon av fiskens total lengde (cm).

3.6.2 Nordlig lysprikkfisk sin seleksjon av byttedyr

Seleksjonsanalysene basert på fangst på dagtid, viser at nordlig lysprikkfisk bare har positiv seleksjon for *Calanus* sp. ($D_i=0.76$) (figur 17). For andre hoppekreps og Ostracoda ble det påvist sterk negativ seleksjon (figur 17). *Para/Pseudocalanus* sp. som var det vanligst observerte byttedyret (etter *Calanus* sp.), viste en seleksjonsverdi med $D_i = -0.82$.



Figur 17. Seleksjon av byttedyr (ikke krill og reker) i tre forskjellige dybdeintervall på dagen.

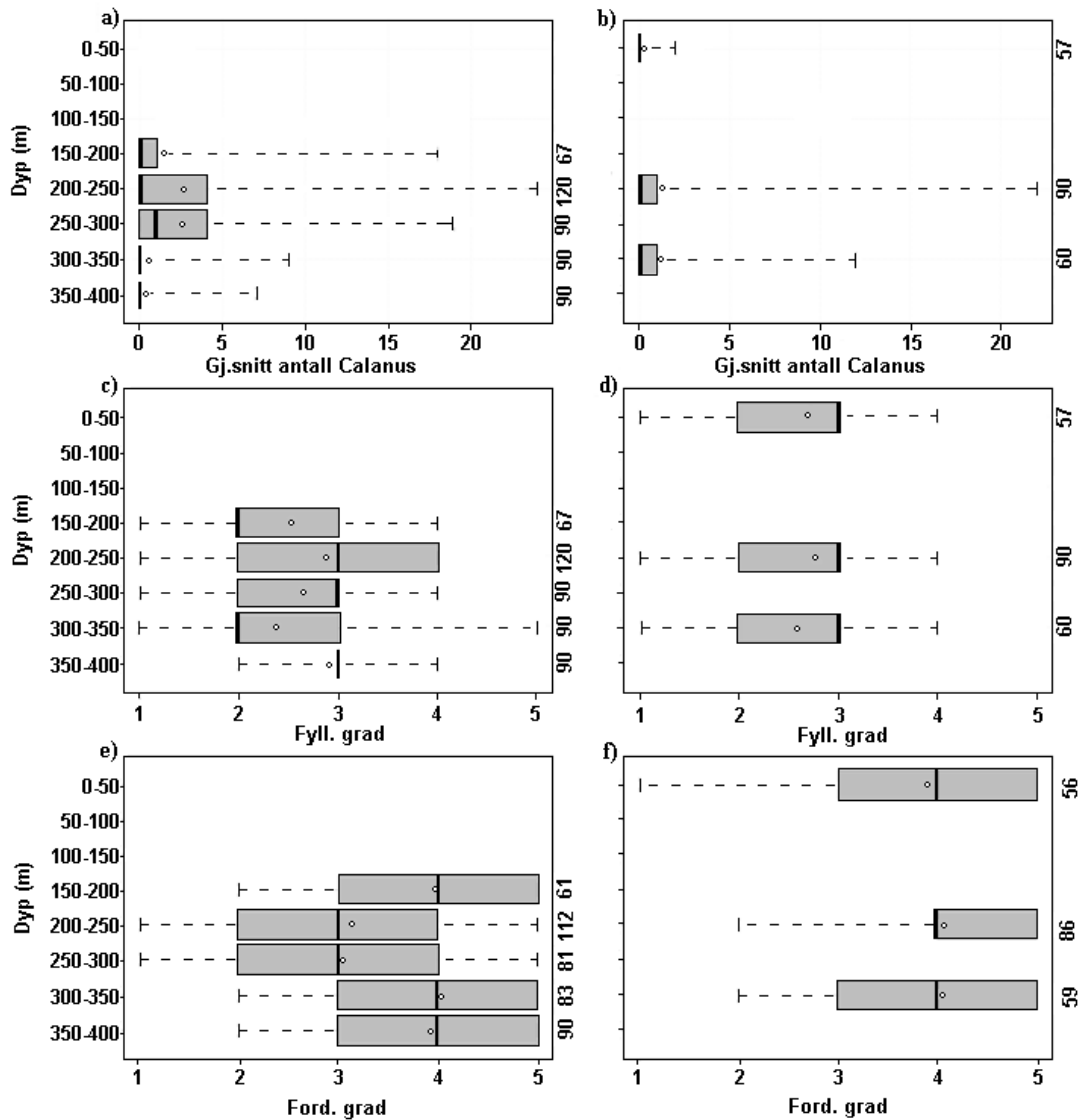
3.6.3 Variasjon i diett for nordlig lysprikkfisk på ulike dyp dag og natt

Grunnet *Calanus* sp. sin dominans i dietten, fokuseres det hovedsakelig på denne arten ved videre analyse av diett i de forskjellige dybdeintervallene i vannsøylen. I de fleste dybdeintervallene er flertallet av fisk uten noe mageinnhold. Figur 18 viser at medianverdiene for antall *Calanus* sp. i mageinnholdet ligger på 0, bortsett fra i intervallet fra 250-300 m.

Det er vist at invers døgnvandrende individer svømmer mot et overlappende lag av laksesild, krill, reker og andre nordlig lysprikkfisk på dagtid. I det samme intervallet, 200-300 m, er også den høyeste konsentrasjonen av *Calanus* sp. registrert (figur 6b). Antagelsen er derfor at invers døgnvandrende fisk spiser byttedyr på dagtid mens de oppholder seg mellom ca. 200-270 m.

Nordlig lysprikkfisk har mer *Calanus* sp. i magen om dagen enn om natten (Kruskal-Wallis, $p=0.03$). En trend mot mest mageinnhold hos nordlig lysprikkfisk fanget mellom 200-250 m og 250-300 m om dagen kan ses (figur 18a-b). I intervallet mellom ca. 200-250 m har over 25 % av de analyserte individene fire eller fler *Calanus* sp. i magen på dagtid, mens intervallet mellom ca. 250-300 m er det eneste intervallet hvor over 50 % av de analyserte nordlig lysprikkfiskene har *Calanus* sp. i mageinnholdet (figur 18a). Det er signifikant mer *Calanus* sp. i mageinnholdet til nordlig lysprikkfisk mellom 200-250 m og 250-300 m (post-hoc, tukey-test, $p<0.001$) enn mellom 300-400 m på dagtid. Det er også signifikant mer *Calanus* sp. i mageinnholdet til individer mellom 200-250 m (post-hoc, tukey-test, $p=0.01$) og 250-300 m (post-hoc, tukey-test, $p=0.001$) enn for nordlig lysprikkfiskindivider i intervallet 150-200 m. Graden av magefyll er høyest i intervallet mellom 200-250 m og er også høyt i intervallet mellom 250-300 m på dagtid (figur 18c-d). Totalt sett for hele vannsøylen er det liten forskjell i magefyllsgrad mellom natt og dag (tabell 4).

Nordlig lysprikkfisk fanget på dagtid mellom 200-300 m har den laveste fordøyelsesgraden påvist for fangst gjennom hele døgnet (figur 18e-f). Fordøyelsesgraden er betraktelig lavere på dagtid enn om natten i hele vannsøylen (tabell 4). Nordlig lysprikkfisk fanget om natten har generelt lite identifiserbart mageinnhold (figur 18b og f). Flere individer har allikevel høy grad av magefyll, men høy grad av fordøyelse på denne tiden, kan antyde at de har spist tidligere på døgnet (tabell 4, figur 18d og f).



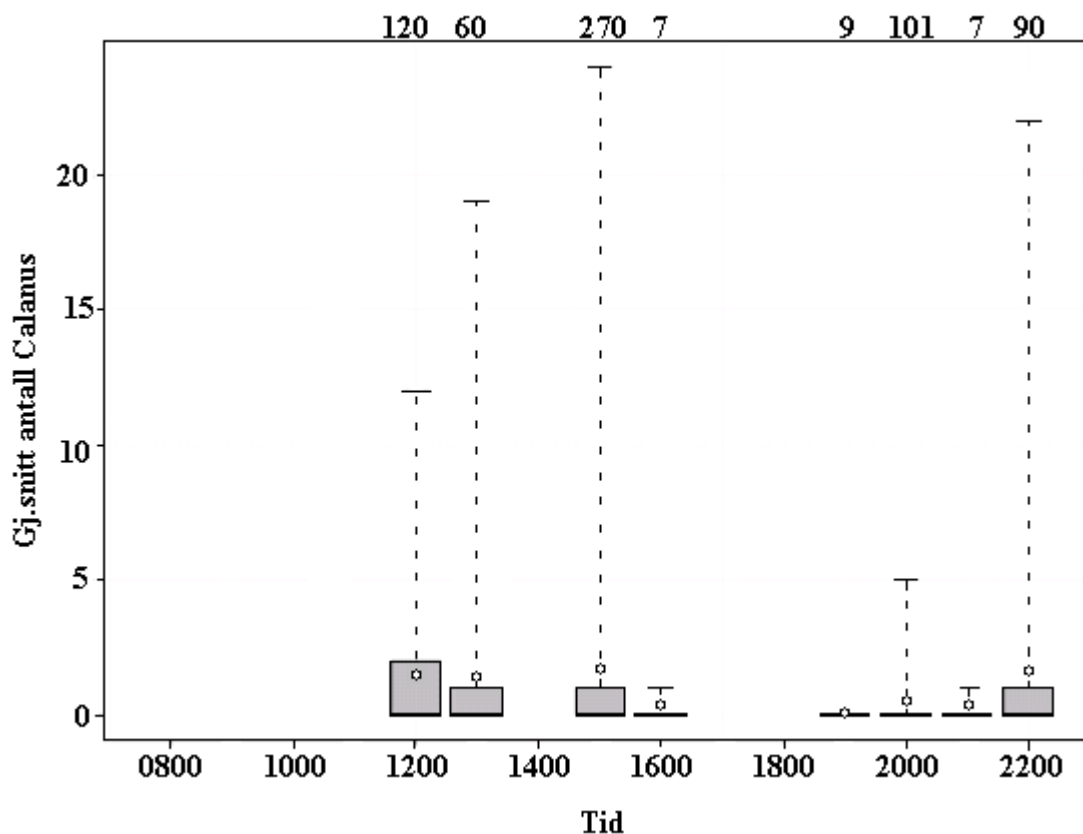
Figur 18. Mageinnhold til nordlig lysprykkfisk i forskjellige dybdeintervall dag og natt. Figurene viser antall *Calanus* sp. i mageinnhold i de forskjellige dybdeintervallene henholdsvis om (a) dagen og (b) natten. Videre viser figuren magefyllgrad om (c) dagen og (d) natten, og fordøyelsesgrad om (e) dagen og (f) natten. Verdiene i den vertikale akse til høyre på figuren viser antall nordlig lysprykkfisk analysert i de forskjellige dybdeintervallene. Boksene illustrerer 25 % kvartilen, 50 % medianen og 75 % kvartilen. De stiplede linjene indikerer maksimalt antall *Calanus* sp. registrert i mageinnholdet til en fisk i de respektive dybdeintervallene. Ringene markerer gjennomsnittet.

Tabell 4. Gjennomsnittsmål og standardavvik av individuelle fisk, magefyllgrad og fordøyelsesgrad henholdsvis gjennom hele døgnet, om dagen og om natten.

Gjennomsnittsmål (std)			
Magefyllgrad døgn	2.7 (0.77)	Fordøyelsesgrad døgn	3.5 (1.37)
Magefyllgrad dag	2.69 (0.83)	Fordøyelsesgrad dag	3.35 (1.44)
Magefyllgrad natt	2.71 (0.62)	Fordøyelsesgrad natt	3.91 (1.11)

3.6.4 Forskjeller i diett time for time

Nordlig lysprikkfisk har mest *Calanus* sp. i magen på dagtid og sent på kvelden (figur 19). Medianen ligger alltid på 0 *Calanus* sp. pr. mageinnhold i enkelt fisk, men gjennomsnittlig antall *Calanus* sp. pr. mage er høyere på dagtid, enn kveldstid (utenom kl. 2200) (figur 19). Over 25 % nordlig lysprikkfisk har spist flere enn 1-2 *Calanus* sp. mellom kl. 1200-1500 (figur 19). På kvelden har nordlig lysprikkfisk lite *Calanus* sp. i magen utenom kl. 2200, hvor over 25 % av individene har spist fler enn 1 *Calanus* sp. (figur 19). I perioden fra kl. 2300-1100 ble det ikke utført tråling, og mageinnholdsanalyser finnes derfor ikke for denne perioden.



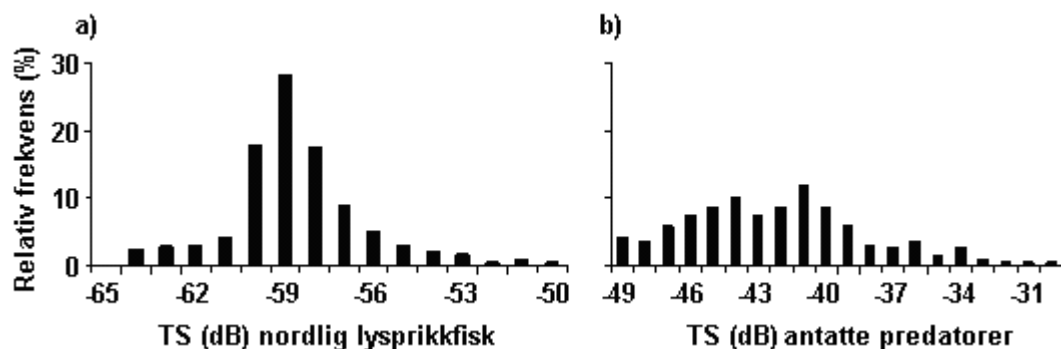
Figur 19. Antall *Calanus* sp. i mageinnhold til nordlig lysprikkfisk som funksjon av tid på døgnet. Antall nordlig lysprikkfisk analysert er angitt over hvert analyserte tidsintervall. Boksforklaring i figur 18.

3.7 Identifisering av ekkospor og individuell svømmeatferd

3.7.1 TS fordeling av nordlig lysprikkfisk og potensielle predatorer fra automatisk TT

Automatisk TT ble utført i dybdeintervallet mellom 350-390 m gjennom alle de tre undersøkte døgnene. TS fordelingen for antatte nordlig lysprikkfisk i dette studiet er tilnærmet normalfordelt, med gjennomsnitt TS på -58 dB for de tre respektive døgnene undersøkelsen ble foretatt (figur 20a).

Piscivore fisk antas å gi ekko sterkere enn -50 dB. Studiet viser at TS fordelingen for antatte predatorer er mer spredt enn for nordlig lysprikkfisk (figur 20a-b). Flest individer har TS verdier mellom -45 dB og -40 dB (figur 20b), men gjennomsnitt TS er -41 dB for alle de respektive døgnene. En illustrasjon av TS fordelingen viser prosent andelen av individer med respektiv TS verdi i intervallet 350-390 m 2. oktober (figur 20b).



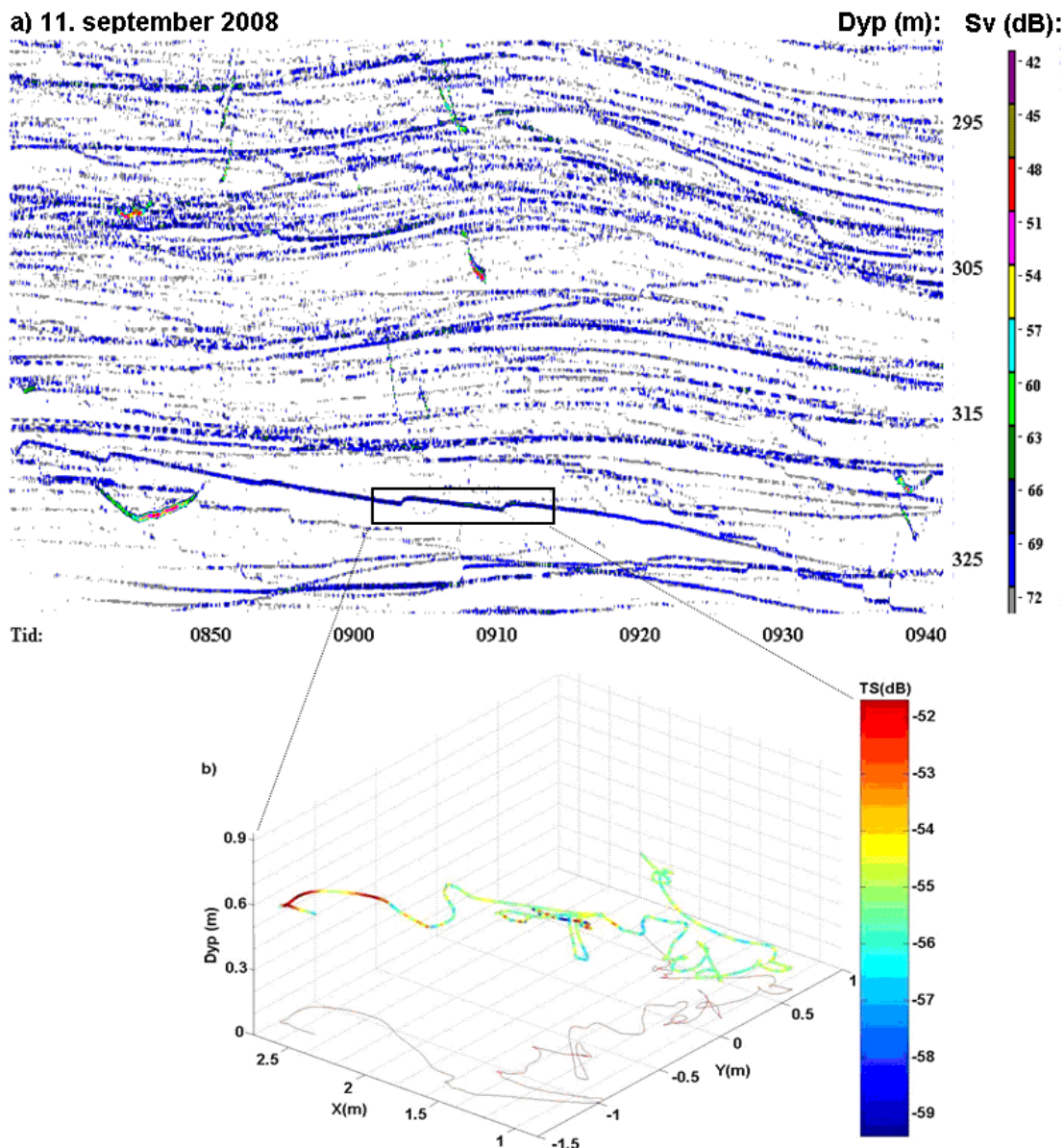
Figur 20. TS fordeling av (a) antatte nordlig lysprikkfisk (gjennomsnitt TS = -58 dB) og (b) antatte predatorer (gjennomsnitt TS = -41 dB) innenfor en vertikalavstand på 50 m fra svingeren (350-390 m) gjennom hele døgnet 2. oktober.

3.7.2 Individuell svømmeatferd for nordlig lysprikkfisk

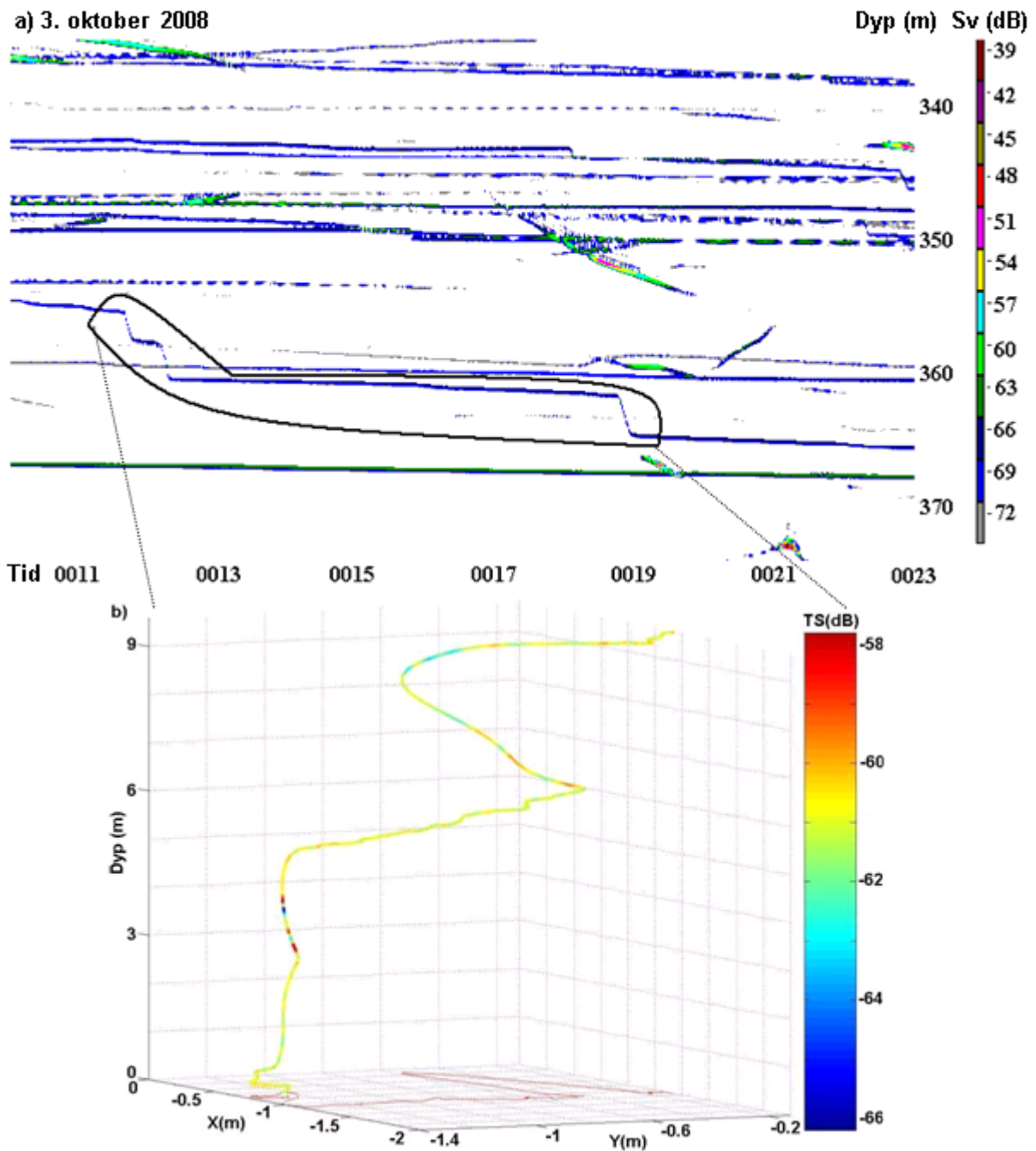
Ved å analysere akustiske data for nedre del av vannsøylen der oppløsningen er best, kan svømmeatferden til enkeltindivider av nordlig lysprikkfisk kartlegges. Forventningen var at noen individer viser en vertikal svømmebevegelse som hovedsakelig utføres stegvis, mens andre individer beveger seg lite vertikalt, og vil befinne seg rolig innenfor ekkostrålen i lang tid. Svømmeatferdanalysene ble utført i intervallet mellom ca. 300-390 m.

To forskjellige svømmeatferdstrategier ses i ekkogrammene. De fleste individene befinner seg lenge i ekkostrålen, uten særlig grad av horisontal eller vertikal bevegelse. Dette kommer til uttrykk gjennom en rekke ekkospor som fremstår som bølgeaktige linjer, der TT gir lave gjennomsnittshastigheter (figur 21a og 25b). Vertikal svømmeatferd for enkelt individer av den invers døgnvandrende gruppen som oppholder seg fra ca. 250-300 m, ble ikke avdekket grunnet avstanden fra svingeren, men individene i underkant av denne gruppen forflyttet seg vertikalt hovedsakelig ved stegvise bevegelser. Dette ses som trappetrinn liknende linjer i ekkogrammene (figur 21, 22 og 23). 20 tilfeldige stegvise spor igjennom de tre døgnene målingene ble foretatt, ble valgt for å se på svømmehastighet under fasene med vertikal forflytning. Gjennomsnittshastigheten ble beregnet til 0.11 m/s (<2 kroppslengder pr. sekund for et 6 cm langt individ). Maksimalhastigheten var på 0.27 m/s (ca. 4.5 kroppslengder pr. sekund for et 6 cm langt individ), og laveste hastighet under vertikal forflytning var 0.03 m/s.

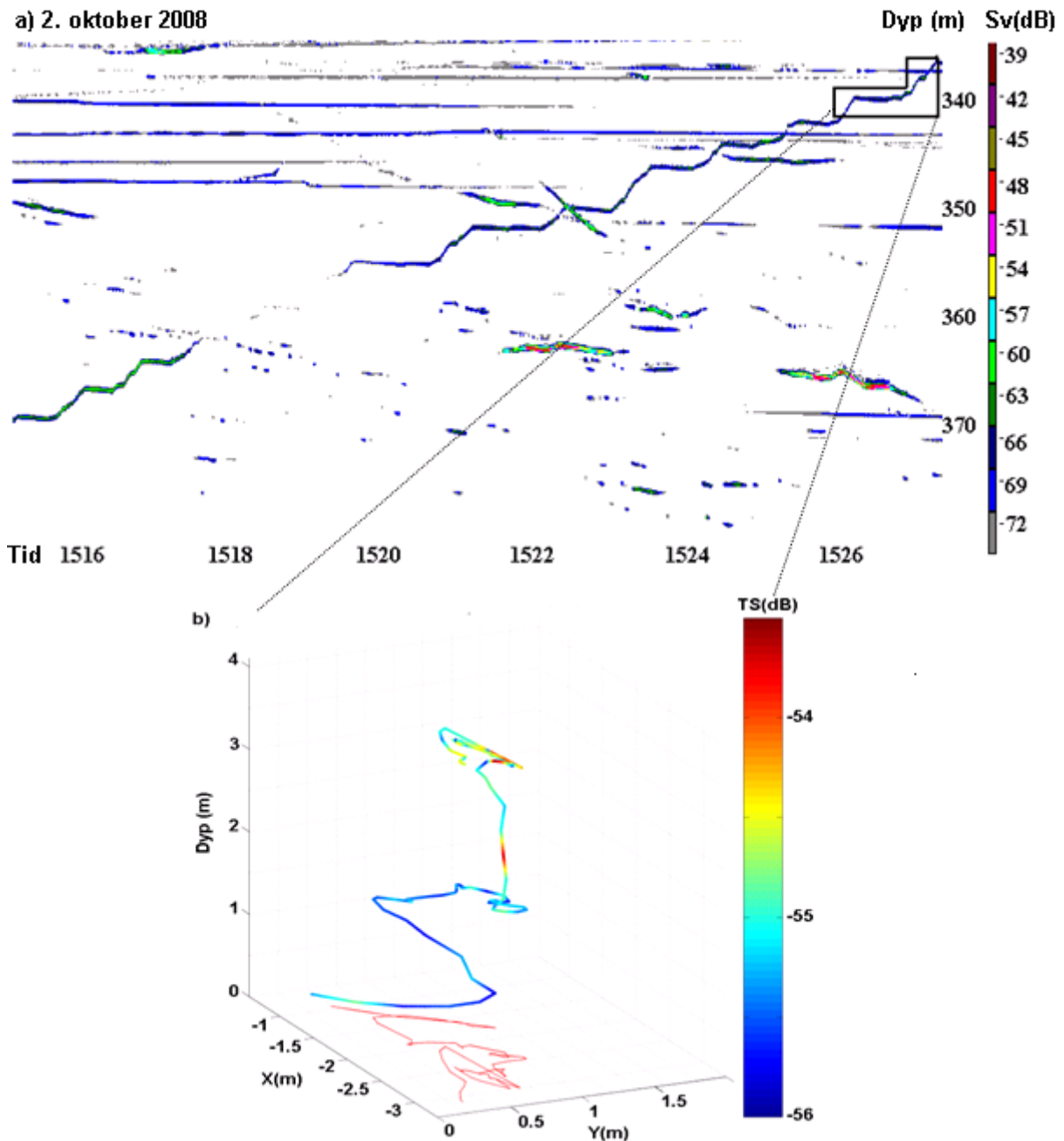
Tre individer av nordlig lysprikkfisk med stegvis vertikal forflytning, ble valgt for å illustrere den tredimensjonale (3-D) bevegelsen i ekkostrålen (figur 21, 22 og 23). Individene er markert med bokser i ekkogrammene (figur 21a, 22a og 23a). Den vertikale forflytningen varierer fra kun noen titalls centimeter (figur 21b) til nesten fem meter (figur 22b). I to av tilfellene som er illustrert i 3-D beveger individene seg i ring, muligens for å lokalisere eventuelle byttedyr eller predatorer (figur 21b og figur 23b). Ett av individene viser liten grad av horisontal bevegelse, men har en tydelig vertikal bevegelse nedover i vannsøylen (figur 22b).



Figur 21. (a) Vannsøylen 11. september mellom ca. 290-330 m kl. 0840-0950. Sv terskel = -75dB. Flere passivt drivende nordlig lysprikkfisk ses som bølgeformede ekkospor. En del stegvis bevegende individer antydes. Den svarte boksen markerer delen av et ekkospor valgt for 3-D illustrasjon. (b) 3-D bevegelse av et ekkospor tilhørende en nordlig lysprikkfisk. Samme individ og ekkospor som er markert og illustrert i 2-D i (a). Gjennomsnitt svømmehastigheten til individet er 0.021 m/s. Fisken har en TS verdi mellom -51.1 dB og -59.4 dB. En del sirkulær horisontal atferd ses, og relativt korte vertikale forflytninger. Dypet er illustrert vertikalt, mens X- og Y-aksen illustrerer de to horisontale planene i ekkonstrålen. Posisjoner er glattet for å få en tydeligere fremstilling.



Figur 22. (a) Vannsøylen fra ca. 335-370 m mellom kl. 0011-0023 3. oktober. Sv terskel = -75dB. Flere ekkospor tilhørende nordlig lysprikkfisk med liten grad av vertikal bevegelse ses. En nordlig lysprikkfisk med stegvis vertikal bevegelse nedover i vannsøylen fra ca. 355-365 m er markert for 3-D illustrasjon i (b). (b) Figuren illustrerer bevegelsene til ekkosporet som er markert i (a). Fisken har gjennomsnitt TS verdi på -60.9 dB og svømmer i en gjennomsnittshastighet på 0.011 m/s. Dypet er illustrert vertikalt, mens X- og Y-aksen illustrerer de to horisontale planene i ekkostrålen. Posisjoner er glattet for å få en tydeligere fremstilling.



Figur 23. (a) Vannsøylen fra ca. 335-375 m kl. 1516-1526 2. oktober. Sv terskel = -75dB. Et ekkospor tilhørende en nordlig lysprikkfisk med vertikal stegvis bevegelse krysser igjennom ekkostrålen. Fisken svømmer oppover fra ca. 30 m i løpet av ca. 20 minutter. Den svarte boksen markerer delen av ekkosporet valgt for 3-D illustrering i (b). (b) Vertikal stegvis bevegelse til en nordlig lysprikkfisk markert i (a). To vertikale omplasseringer er illustrert. TS verdiene til fisken ligger mellom -53.5 og -55 dB og gjennomsnittshastigheten er estimert til 0.11 m/s i det markerte området. Fisken stiger til sammen ca. 3.5 m. Dypet illustrerer den vertikale forflytningen, mens X og Y aksene illustrerer de to horisontale planene i ekkostrålen. Posisjoner er glattet for å få en tydeligere fremstilling.

3.7.3 Predatorer i de dypere vannmassene

Stimer av antatte piscivore fisk ble manuelt identifisert i døgnekkogrammene for de tre døgnene som er studert, med 12, 7 og 13 stimer observert i intervallet 250-390 m, henholdsvis 11. september, 23. september og 2. oktober. Stimene er tilstede gjennom hele døgnet, men er mest vanlig observert mellom kl. 1100-1800, og med flest stimer (21 %) observert fra 1600-1700. Gjennomsnittlig TS verdi for individene i stimene er -35 til -36dB alle tre døgnene. Slike TS verdier antyder at det mest sannsynlig er stimer med fisk som er store nok til å angripe og spise nordlig lysprikkfisk. Til sammen 1242, 1511 og 1776 individer av større fisk ble registrert enkeltvis og i stim henholdsvis 11. september, 23. september og 2. oktober i intervallet 250-390 m. Gjennomsnitt TS for alle større fisk beregnet for alle døgnene = -38 dB.

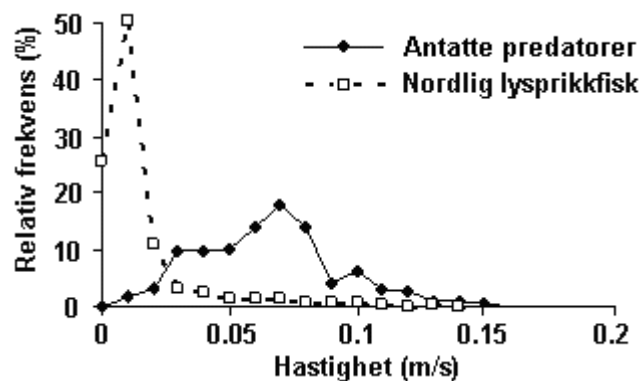
Store fisk som akkumulerte under fartøyet ble fisket med stang. Dette viste seg å være store sei (*Pollachius virens*) (ca. 5 kg). Seien var fordelt høyere i vannsøylen enn nordlig lysprikkfisk. TS verdiene for seien ble ikke registrert.

3.7.4 Svømmehastighet hos nordlig lysprikkfisk og potensielle predatorer

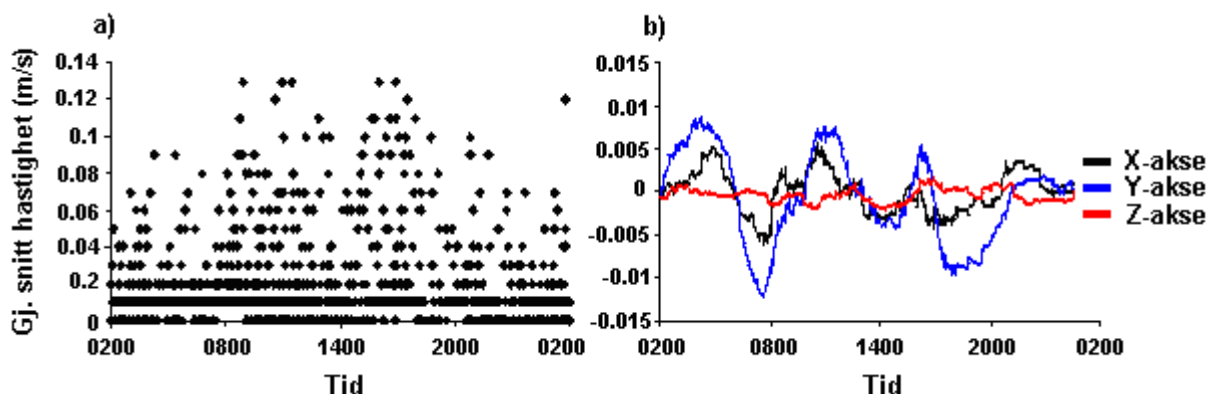
Svømmehastighet for nordlig lysprikkfisk og større fisk ble registrert og sammenlignet. Totalt 1835, 1380 og 1731 nordlig lysprikkfisk passerte gjennom ekkostrålen i intervallet 350-390 m henholdsvis 11. september, 23. september og 2. oktober 2008. Totalt 119, 187 og 185 større fisk passerte i samme intervall de samme døgnene. Sporlengden varierte fra 30-1000 ekko med snitt lengde på 144 ekko for nordlig lysprikkfisk. Ingen store forskjeller ble registrert mellom de tre analyserte døgnene, og her presenteres data fra intervallet 350-390 m 2. oktober (figur 24 og 25a-b). De større fiskene svømmer i høyere hastighet og er mer aktive enn nordlig lysprikkfisk (figur 24), og har en gjennomsnittshastighet på 0.062 m/s. Gjennomsnittshastigheten for nordlig lysprikkfisk i intervallet 350-390 m, ble målt til 0.015 m/s igjennom hele døgnet i de tre undersøkte døgnene, og hele 87 % av de registrerte fiskene har en svømmehastighet fra 0-0.02 m/s (figur 24). Bare 8 % av individene svømte med hastighet fra 0.05 m/s til maksimalt 0.13 m/s som var den høyeste hastigheten (figur 24). En hastighet på 0.13 m/s tilsvarer en hastighet på ca. 2 kroppslengder pr. sekund for et individ tilhørende den lengste lengdegruppen av nordlig lysprikkfisk.

Sykliske hastighetsmønstre med maksimal hastighet i motsatt retning hver tredje time, indikerer tidevannspåvirkning (figur 25b). Tidevannspåvirkningen antas å utgjøre ± 0.01 m/s av de observerte svømmehastighetene hvilket fremkommer ved å se på svømmehastighet langs X- og Y-aksen i ekkostrålen (figur 25b). Individuer som beveger seg i ca. 0.01 m/s flyter dermed trolig passivt med tidevannet. Sykliske vertikale svømmehastighetsmønstre kan skyldes indre bølger i vannmassene (figur 25b). Denne påvirkningen er minimal (ca. 0.001 m/s), hvilket fremkommer ved å se på svømmehastighet langs Z-aksen i ekkostrålen (figur 25b).

Nordlig lysprikkfisk viser en trend mot økt svømmehastighet på dagtid, selv om de fleste individene opprettholder hastigheter lavere enn 0.02 m/s gjennom hele døgnet (figur 25a). Det er lite vertikal bevegelse i de dypeste 50 m av vannsøylen (figur 25b).



Figur 24. Hastigheten til nordlig lysprikkfisk i forhold til større fisk innenfor 50 m fra svingeren 2. oktober 2008. Antatte predatorer svømmer generelt i høyere hastighet, men noen få individer av nordlig lysprikkfisk svømmer nesten like fort, opp imot 0.13 m/s.

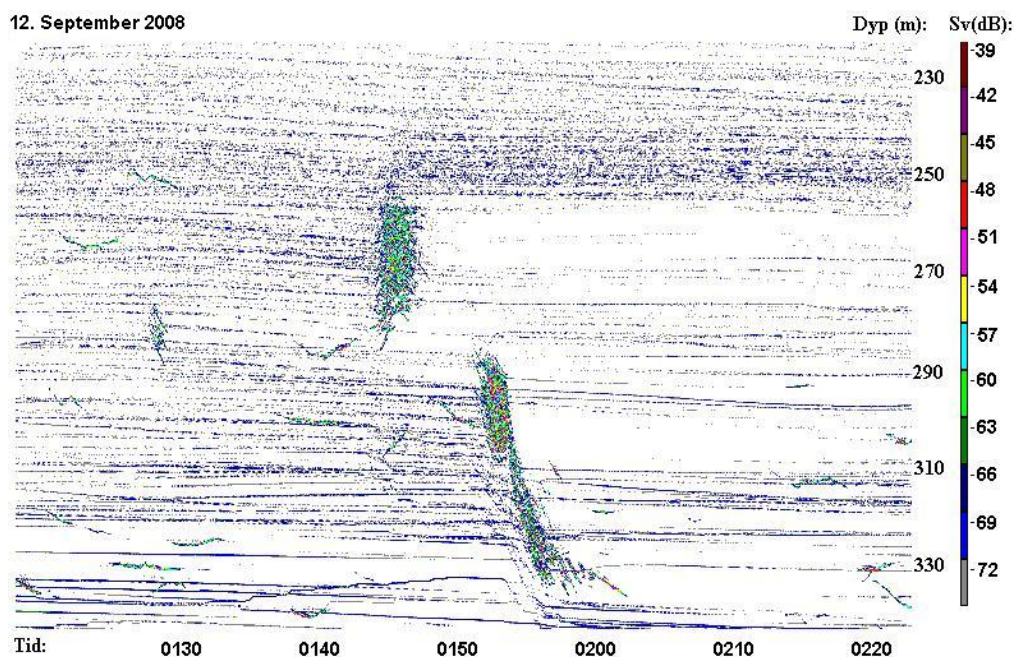


Figur 25. Svømmehastighet hos individer av nordlig lysprikkfisk mot tid på døgnet 2. oktober 2008. (a) Gjennomsnittshastighet til individer i registrerte ekkospor, hver prikk viser et enkelt individ. (b) Gjennomsnittshastighet horisontalt (X- og Y-akse i ekkostrålen) og vertikalt (Z-akse i ekkostrålen) for gruppen av nordlig lysprikkfisk mellom 350-390 m.

3.7.5 Et eksempel på angrep på nordlig lysprikkfisk om natten

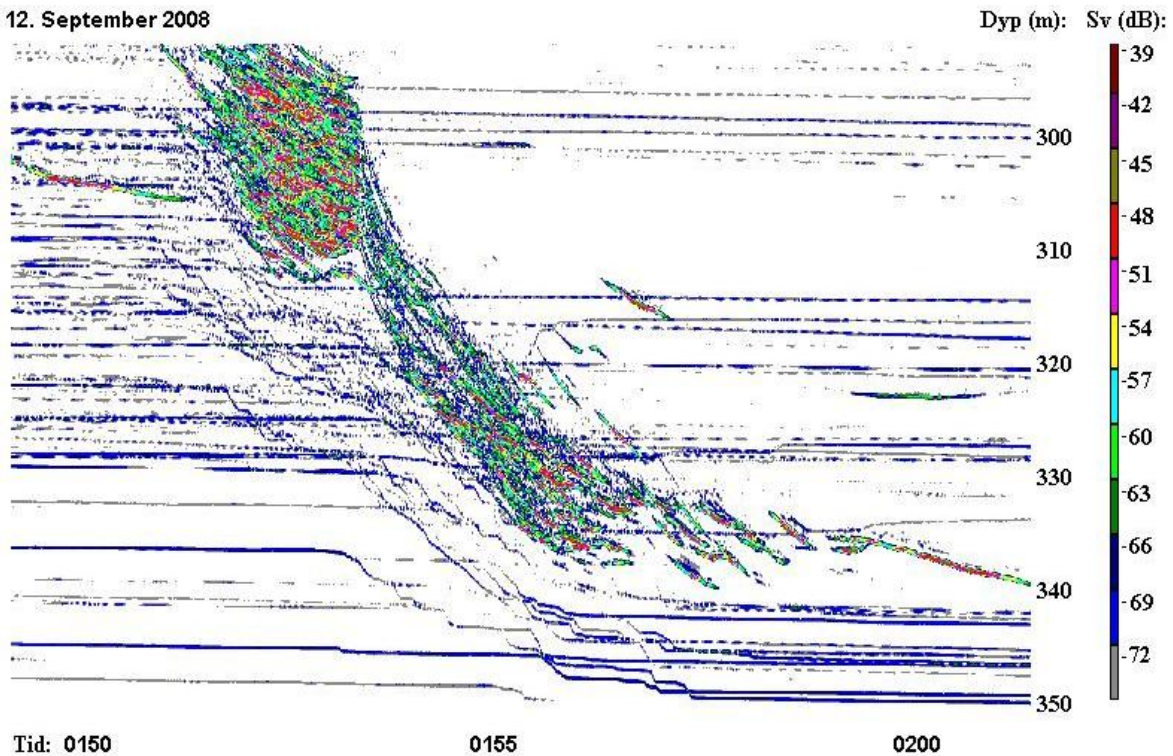
Data fra natten 12. september 2008 dokumenterer et angrep på nordlig lysprikkfisk på ca. 250-340 m fra en stim med større fisk (figur 26 og 27). Fisk i stimen har gjennomsnitt TS på -38 dB. Stimen utløser en stegvis vertikal fluktrespons mot dypet hos nordlig lysprikkfisk. Fluktresponsen initieres når stimen er fra et par meter til omkring 15 m høyere i vannsøylen enn nordlig lysprikkfisk (figur 27). Individene som viser fluktrespons stopper bevegelsen så fort stimen er forsvunnet (figur 26 og 27).

Konsentrasjonen av nordlig lysprikkfisk var halvert (0.018 individer pr. m³ til 0.009 individer pr. m³ - ut fra ekkointegrering) etter at stimen hadde passert. Dette kan bety at fisk er blitt spist eller har flyktet ut av ekkonstrålen. Flere individer svømmer fortere når stimen angriper enn det som ellers er observert gjennom et helt døgn (figur 24, 25a og 28). I forbindelse med angrepet har individer av nordlig lysprikkfisk gjennomsnittlig svømmehastighet på henholdsvis 0.021 m/s og 0.023 m/s horisontalt og vertikalt like før og like etter angrepet fra stimen, og en vertikal fluktatferd på opptil 0.04 m/s (figur 26 og 27).

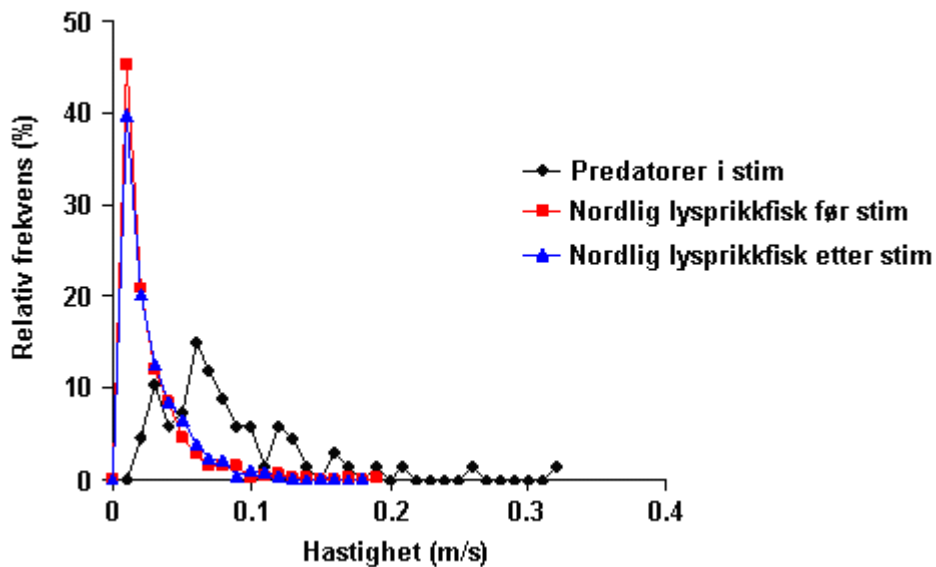


Figur 26. Stim med predatorer den 12. september 2008 ved ca. 260-340m dyp, omkring kl. 0140-0200. Sv terskel = -75dB. Konsentrasjonen av nordlig lysprikkfisk som antas å være de blå ekkosporene, er halvert etter at stimen av predatorer har passert.

12. September 2008



Figur 27. Nedre del av figur 26 fra ca. 290-350m dyp forstørret. Sv terskel = -75dB. Det kan det se ut til at predatorene følger etter lysprykkfisk mot dypet. Stegvis fluktnespons kan ses fra omkring kl. 0152-0157 mellom ca. 310-350 m.



Figur 28. Forskjeller i hastighet mellom predatorer og individer av nordlig lysprykkfisk før og etter angrep av en predatorstim. Hver prikk illustrerer prosent av de registrerte individene med deres respektive svømmehastighet.

4.0 Diskusjon

4.1 Innledning

I dette studiet er akustiske data fra et bunnmontert ekkolodd i Masfjorden høsten 2008 kombinert med resultater fra trålfangst. Resultatene viste en tredelt atferdsstrategi for populasjonen av nordlig lysprikkfisk.

De minste individene av nordlig lysprikkfisk utfører normal døgnvandring på høsten, mens større individer blir værende dypere enn 200 m gjennom hele døgnet. For disse store individene er to døgnatferdsstrategier identifisert. En gruppe holder seg dypere enn ca. 300 m gjennom hele døgnet, mens en annen gruppe utfører invers døgnvandring. De invers døgnvandrende individene av nordlig lysprikkfisk migrerer vertikalt fra dypere vannmasser til mellom ca. 200-270 m på dagtid. I dette dybdeintervallet er konsentrasjonen av *Calanus* sp. som er nordlig lysprikkfisk sin vanligste føde, høyest. De invers døgnvandrende nordlig lysprikkfiskene spiser i dybdeintervallet på dagtid, og *Calanus* sp. blir selektert fremfor andre potensielle byttedyr.

Ved å bli værende dypere enn ca. 200 m gjennom hele døgnet er predasjonsrisikoen ventelig redusert grunnet lite lys. De akustiske dataene viser imidlertid at potensielle predatorer opptrer hyppig i disse vannmassene. I ett tilfelle dokumentert i denne oppgaven blir et tilsynelatende angrep fra en fiskestim observert fra ca. 250-340 m midt på natten.

I fortsettelsen diskuteres den mulige betydningen av fysiske og kjemiske faktorer, zooplanktonfordeling, lengdefordeling av nordlig lysprikkfisk, diettpreferanser, svømmeatferd og predasjonsrisiko for invers døgnvandring i Masfjorden.

4.2 Fysiske og kjemiske miljøfaktorerers påvirkning på invers døgnvandring hos nordlig lysprikkfisk

Resultatene viser at vannmassene under terskeldypet er nokså homogene med hensyn på saltholdighet og temperatur, med stabile temperaturer på rundt 8.5 °C i dypet hvor gruppen av nordlig lysprikkfisk befinner seg om dagen. Tidligere studier har vist at nordlig lysprikkfisk trives i vann med temperaturer fra 3-12°C (Sameoto 1989), men tåler temperaturer opp mot 18°C og ned mot 0°C (Halliday 1970). Med konstant temperatur og saltholdighet gjennom vannsøylen der den invers døgnvandrende gruppen av nordlig lysprikkfisk oppholder seg, er det rimelig å anta at disse faktorene ikke påvirker denne atferdsstrategien.

4.3 Vertikal fordeling av makrozooplankton og mikronekton, og deres betydning for identifisering av ekkolag

Dagtidsfordelingen av nordlig lysprikkfisk (dypere enn ca. 200 m) som ble observert i dette studiet, er i overensstemmelse med tidligere undersøkelser (Kaartvedt et al. 1988, Giske et al. 1990, Bagøien et al. 2001, Kartvedt et al. 2009). Disse har i tillegg vist at nordlig lysprikkfisk i Masfjorden er spredt gjennom hele vannsøylen på natten. I denne undersøkelsen ble ekkogram benyttet i studiene av nordlig lysprikkfisk. For å sikre en best mulig tolkning av tilbakespredningslagene i ekkogrammene, ble analyser av fordelingen til krill, reker og laksesild foretatt for å kunne skille mellom registreringer fra disse og fra nordlig lysprikkfisk.

4.3.1 Vertikal fordeling av krill

Under toktet i Masfjorden ble krill fanget i overflatelaget om natten. På dagtid bidro krill kun til en mindre andel av trålfangsten i midtre vannmasser. Trålfangstene tyder på at krill utfører normal vertikal døgnvandring fra midtre vannlag om dagen mot overflaten om natten. Krill ble ikke identifisert til art, men er antatt å være *Meganyctiphanes norvegica*, siden denne arten er beskrevet som dominerende i Masfjorden (Kaartvedt et al. 1988, Aksnes et al. 1989, Giske et al. 1990, Balino & Aksnes 1993). Normal døgnvandring er også tidligere beskrevet for *Meganyctiphanes norvegica* i norske fjorder (Kaartvedt et al. 1988, Onsrud et al. 2004, Onsrud et al. 2005). Fordelingen av krill i vannsøylen gjør at den kan utelukkes som en kilde til tilbakespredningen dypere enn 250 m.

4.3.2 Vertikal fordeling av reker

Reker ble fanget fra ca. 200-400 m på dagtid og i alle dybdeintervaller som ble trålet om natten. Resultatene er i overensstemmelse med tidligere studier fra Masfjorden (Kaartvedt et al. 1988, Giske et al. 1990, Balino & Aksnes 1993). Dypere enn ca. 250 m ble det fanget få andre organismer enn nordlig lysprikkfisk og reker. Rekene som ble fanget var av artene *Pasiphea multidentata* og *Seregestes arcticus*, som er beskrevet som de dominerende pelagiske rekene i Masfjorden (Kaartvedt et al. 1988, Giske et al. 1990, Balino & Aksnes 1993). Selv om reker er tilstede, er det mesopelagisk fisk som dominerer i de akustiske lagene (Kaartvedt et al. 2008). Det kan antas at den akustiske tilbakespredningen fra 38 kHz ekkoloddet dypere enn ca. 250 m hovedsakelig skyldes nordlig lysprikkfisk, siden TS for disse er forventet å være en størrelsesorden høyere enn for rekene (Kaartvedt et al. 2008).

4.3.3 Vertikal fordeling av laksesild

Trålfangsten viser at laksesild og nordlig lysprikkfisk overlapper på ca. 200-250 m hele døgnet slik som tidligere vist av Kaartvedt et al. (1988). Laksesild er den dominerende mesopelagiske fisken ned til 150-200 m (Giske et al. 1990, Balino & Aksnes 1993, Bagøien et al. 2001), og nordlig lysprikkfisk er fordelt dypere enn dette på dagtid (Kaartvedt et al. 1988, Bagøien et al. 2001). Laksesild har relativt lik størrelse og er vanskelig å skille akustisk fra nordlig lysprikkfisk (Torgersen & Kaartvedt 2001), men i likhet med tidligere studier (Giske et al. 1990, Bagøien et al. 2001), viser inneværende studie at laksesild i Masfjorden finnes grunnere i vannsøylen enn nordlig lysprikkfisk, hovedsakelig over 250 m. Derfor utelukkes laksesild som en stor kilde til akustisk tilbakespredning dypere enn 250 m.

4.4 Lengdefordeling av nordlig lysprikkfisk

Størrelsen på nordlig lysprikkfisk ble undersøkt for å studere om det kunne påvises en sammenheng mellom størrelse på individer og deres døgnvandringsatferd. Populasjonen av nordlig lysprikkfisk kunne deles inn i tre størrelsesgrupper. Den observerte lengdefordelingen er i henhold til Heinckes lov som sier at gjennomsnittstørrelsen til fisk øker med dypet (som referert i (Linehan et al. 2001)).

Det er tidligere vist en sammenheng mellom størrelse og årsklasser for nordlig lysprikkfisk (Halliday 1970, Gjøsæter 1973a). Den minste lengdegruppen av nordlig lysprikkfisk fanget i Masfjorden høsten 2008 (1.5-3 cm) tilsvarer 0-årsklassen, og de minste individene av den mellomstore gruppen (4-5.4 cm) antas å tilsvare 1-årsklassen (Halliday 1970, Gjøsæter 1973a). Individer over ca. 5 cm antas å være individer av 2-årsklassen og eldre (Halliday 1970, Gjøsæter 1973a). Disse antatt eldste individene dominerte i antall i trålfangsten fra Masfjorden 2008.

Trålfangstene viser at den normalt døgnvandrende gruppen av nordlig lysprikkfisk består hovedsakelig av små individer tilhørende i 0- og 1-årsklassen. Ingen tydelige lengdeforskjeller ble påvist mellom invers døgnvandrende og ikke døgnvandrende individer i de dypeste delene av vannmassene. De fleste individene som klassifiseres til 2-årsklassen og eldre befinner seg hovedsakelig dypere enn 200 m på denne tiden av året. Resultatene fra Masfjorden er i samsvar med Halliday (1970) som fant at store individer ikke migrerer til overflaten om natten, og antyder at det er individene av 2-årsklassen og eldre som utfører invers døgnvandring.

Det er tidligere gitt flere forklaringer på tilsvarende lengdefordeling med dyp som ble påvist i dette studiet, både for nordlig lysprikkfisk (Kaartvedt et al. 2008), andre myctophider (Willis & Percy 1980, Roe & Badcock 1984, Gartner Jr et al. 1987, Auster et al. 1992) og laksesild (Giske et al. 1990, Giske & Aksnes 1992). Økende størrelse med dyp forklares ved at mindre individer av mesopelagisk fisk er mindre synlige for predatorer (Giske et al. 1990) og mer risikosøkende (Giske & Aksnes 1992) enn større individer, og kan derfor fordele seg grunnere i vannmassene. Mindre fisk taper også mer vekt relativt til kroppsstørrelsen enn større fisk i en sulteperiode, og må derfor ta større sjanser for å finne mat (Krause et al. 1998). Resultatet blir at de største individene konsentreres i dypet, slik som funnene i Masfjorden 2008 tilsier.

4.5 Seleksjon av byttedyr for nordlig lysprikkfisk

Mageanalyser forteller hva dietten til nordlig lysprikkfisk består av. Sammenhengen mellom mageinnhold og konsentrasjon av byttedyr i vannsøylen, kan fortelle noe om spisemønsteret til nordlig lysprikkfisk.

I likhet med funnene fra et tidligere studie fra Masfjorden (Balino & Aksnes 1993), har mange individer av nordlig lysprikkfisk som ble undersøkt i dette studiet, tomme mager. Prøvene ble samlet inn om høsten, og det er kjent at nordlig lysprikkfisk spiser hyppigere vår og sommer i forhold til høst og vinter (Gjøsæter 1973b, Sameoto 1988). Dette kan forklare den høye andelen (65.4%) av individer med tomme mager eller mager uten klassifiserbart mageinnhold.

Selektiv preferanse for bytte skjer når et rovdyr konsumerer mer av enkelte arter enn andre sameksisterende arter (Jacobs 1974). Hoppekreps i slekten *Calanus* er kjent som en del av dietten til nordlig lysprikkfisk og andre myctophider i flere verdenshav (Gjøsæter 1973b, Percy et al. 1979, Giske et al. 1990, Pakhomov et al. 1996, Bagøien et al. 2001, Pusch et al. 2004, Shreeve et al. 2009). I denne undersøkelsen av nordlig lysprikkfisk fremkommer en sterk seleksjon for *Calanus* sp. i forhold til andre hoppekreps i alle undersøkte dybdeintervall på dagtid. Dette betyr at nordlig lysprikkfisk foretrekker *Calanus* sp. fremfor andre hoppekreps som er tilstede i vannsøylen på dagtid. Ingen andre byttedyr ble positivt selektert. Også Sameoto (1989) fant positiv seleksjon for *Calanus* sp.. Men i motsetning til resultatene fra denne oppgaven var også *Metridia* sp., furcilia larve og juvenile krill, muslingkreps og tanglopper positivt selektert. En mulig forklaring til forskjell i selektivitet er at nordlig lysprikkfisk sannsynligvis spiser mer om våren og sommeren enn om høsten (Gjøsæter 1973b, Sameoto 1988). I tillegg er overvintrende *Calanus* sp. et enkelt bytte siden de er inaktive og tilstede i høyere tetthet enn for eksempel *Metridia longa*, som kan være aktive i lengre tid utover vinteren (Båmstedt & Ervik 1984). Bruken av selektivitet har tidligere blitt kritisert (som referert i Roe & Badcock (1984)). Men selektivitet vil allikevel kunne gi en oversikt som viser en predators valg av byttedyr i forhold til mengden av potensielle byttedyr i omgivelsene. Og nordlig lysprikkfisk viser en klar seleksjon for *Calanus* sp. på dagtid i Masfjorden høsten 2008. Da det ikke ble gjennomført zooplanktontrekk i hele vannsøylen om natten, gir dataene ikke noe grunnlag for å si noe om seleksjonen for *Calanus* sp. også gjelder om natten.

Mageanalysene viser at nordlig lysprikkfisk i Masfjorden spiser relativt lite krill om høsten, men de lengste og antatt eldste individene ser imidlertid ut til å ha krill som en del av dietten. En trend mot mer krill i dietten for større individer ble observert, men krill var fortsatt kun en liten antallsmessig del av dietten (kun 3 % av individene lengre enn 5.8 cm hadde krill i magen). Krill kan likevel representere en signifikant andel av føden fordi en krill er mye større enn en *Calanus* sp.. Lite krill i dietten til nordlig lysprikkfisk i Masfjorden støttes av funnene til Giske et al. (1990) fra Masfjorden, men avviker fra observasjonene Gjøsæter (1973b) gjorde i Byfjorden og Herdlefjorden. Gjøsæter (1973b) observerte at krill var vanlig i dietten både høst og vinter særlig når mengden *Calanus* sp. var lav, og særlig for individer av 2-årsklassen og eldre. I studiet av flere lysprikkfisk i Antarktis fant Pusch et al. (2004) at hoppekreps var den vanligste komponenten i dietten for individer <6 cm. Individer >6 cm spiste mest krill. Samme mønster ble observert for en lysprikkfisk (*Stenobranchius leucopsarus*) i Stillehavet (Pearcy et al. 1979). Pearcy et al. (1979) konkluderte med at større fisk også spiser mer enn mindre fisk.

Positiv seleksjon for krill er vist i tidligere undersøkelser fra nordvest Atlanterhavet (Sameoto 1988, Sameoto 1989). Ved å se på innholdet av kalorier pr. gram i *Calanus* sp. og *Meganyctiphanes norvegica* (som referert i (Davis 1993)), og tørrvekten av *Calanus* sp. (Yusuf et al. 2008) og *Meganyctiphanes norvegica* (Falk-Petersen 1981), kan det antas at nordlig lysprikkfisk må spise et stort antall *Calanus* sp. for å oppnå samme kaloriinntak som ved å spise *Meganyctiphanes norvegica*. Det er rimelig å anta at det er vanskeligere for en nordlig lysprikkfisk å fange og spise *Meganyctiphanes norvegica* enn *Calanus* sp., men samtidig er utbyttet betydelig større når en krill først fanges. En del krill i Masfjorden befinner seg mellom 200-250 m på dagtid, men det er lite fangst av krill dypere enn 250 m og antallet vil være langt lavere enn tilfellet er for *Calanus* sp.. I denne undersøkelsen ble ikke krill inkludert i selektivitetsberegningene fordi en sammenligning med krillmengden i vannmassene ikke vil være realistisk som følge av innsamlingsmetodikken.

Vanlige små zooplankton arter som *Oithona* sp. syntes ikke å være en del av dietten for nordlig lysprikkfisk (bortsett fra funn av en *Oithona* sp. i en mage). Dette kan muligens forklares ved at disse artene er så små at de ikke blir sett, at de kan unnsnippe med vannet via gjellene (en nær slektning av nordlig lysprikkfisk (*Benthosema suborbitale*) har et mellomrom mellom gjellegitrene på ca. 0.28 mm (Hopkins & Baird 1985) som er større enn en typisk

Oithona (Gallienne & Robins 2001)), eller at de ikke gir et høyt nok netto energioverskudd til at fiskene søker etter disse byttedyrene (Shreeve et al. 2009).

Dyr uten hardt ytre skall og andre lett fordøyelige byttedyr, som for eksempel pilormer, kan være underestimert i studier av diett (Dalpadado & Gjørseter 1988, Shreeve et al. 2009). Det er kjent fra tidligere studier at pilormer kan være en del av dietten til myctophider (Tyler & Percy 1975, Kozlov 1995, Moku et al. 2000, Pusch et al. 2004). Derfor utelukkes ikke muligheten for at pilormer, pelagiske flerbørstemarkere og maneter kan bli spist av nordlig lysprikkfisk, selv om disse gruppene ikke ble observert i mageinnholdet.

At fanget fisk spiser i trålen, og at oppgulping skjer, kan gi opphav til feil ved diettundersøkelser av fisk. Dette er imidlertid ikke ansett som et problem for nordlig lysprikkfisk og nære slektninger (Roe & Badcock 1984, Dalpadado & Gjørseter 1988). I dette studiet ble en grovmasket trål benyttet. Dette betyr at det er krill og reker som vil kunne spises i trålen. Det ble imidlertid ikke observert noen individer med krill eller reker i munnen eller noe oppgultet magesekkinhold, og disse potensielle feilkildene ansees som lite aktuelle i dette studiet.

4.6 Fordøyelsestid og døgnperiodisitet for matinntak

Fordøyelsestid hos mesopelagiske fisk er lite kjent (Dalpadado & Gjørseter 1988). Magene til voksne individer av nordlig lysprikkfisk kan trolig romme ca. 25 hoppekreps (størrelsesgruppen til *Calanus* sp. og *Pseudocalanus* sp.) (Giske et al. 1990). Det er uklart hvor lenge et individ av en hoppekreps forblir ufordøyd i fiskemager (Bagøien et al. 2001), og det er vanskelig å si hvor lenge *Calanus* sp. kan holde seg ufordøyd i magen til nordlig lysprikkfisk. Et høyt antall identifiserbare og lite fordøyde byttedyr er likevel en indikasjon på at fisken nylig har spist (Dalpadado & Gjørseter 1988). Det blir derfor antatt at fisk med ufordøyd mageinnhold har spist kort tid før fangst.

Flest antall byttedyr i mageinnholdet og laveste grad av fordøyelse ble observert i fangsten fra midtre vannmasser på dagtid. Høy grad av magefyll ble observert i fangsten på natten, men på denne tiden var graden av fordøyelse også høy, noe som indikerer at det er gått en stund siden matinntaket. Prøver fra nattfangst representerer bare tidsrommet fra ca. kl. 1900 og frem til ca. kl. 2300, slik at det mangler data som kan si noe utviklingen senere utover natten.

Tidligere studier av nordlig lysprikkfisk fra øst og nordvest i Atlanterhavet har vist at nordlig lysprikkfisk med normal døgnvandring spiser aktivt i overflaten om natten, men de spiser også i dypet der de befinner seg på dagtid (Roe & Badcock 1984, Sameoto 1988, Sameoto 1989). I Masfjorden derimot viser tidligere undersøkelser at nordlig lysprikkfisk hovedsakelig spiser på dagtid (Giske et al. 1990, Balino & Aksnes 1993). Høyest grad av magefyll hos nordlig lysprikkfisk i Masfjorden er tidligere observert mellom kl. 2200-0300, men graden av ferskt mageinnhold i dette tidsintervallet og videre utover natten var lavere enn på ettermiddagen (Giske et al. 1990). Disse resultatene er i overensstemmelse med resultatene fra dette studiet hvor det ser ut til at invers døgnvandrende nordlig lysprikkfisk er fødeaktive på dagtid, mens andre trolig er fødeaktive om natten (de normalt døgnvandrende). Man kan derfor komme til ulike konklusjoner om døgnmønster i fødeopptak, avhengig av hvilken atferdsgruppe man ser på.

4.7 Mulige forklaringer til døgnvandringmønstre for nordlig lysprikkfisk

Døgnnekkogram fra Masfjorden høsten 2008 har sammen med resultatene fra tråling, ført til identifisering av tre døgnvandringmønstre for nordlig lysprikkfisk. En liten gruppe individer utfører normal døgnvandring fra 150-250 m på dagtid til overflaten om natten. Hovedandelen av nordlig lysprikkfisk blir værende dypere enn ca. 200 m om natten. På dagtid deler individene under 250 m seg i to grupper. En gruppe viser invers døgnvandring, mens en annen gruppe blir værende i dypet hele døgnet. Tilsvarende mønstre ble også påvist av Kaartvedt et al. (2009), som registrerte invers døgnvandrende nordlig lysprikkfisk fra slutten av august, men ikke tidligere på sommeren. I dette kapittelet diskuteres hvilke årsaker som kan ligge bak døgnatferdsmønstrene, med spesiell vekt på å forklare invers døgnvandring.

4.7.1 Den normalt døgnvandrende gruppen

Resultatene fra Masfjorden høsten 2008 er i samsvar med tidligere studier som har observert minkende grad av normal døgnvandring hos nordlig lysprikkfisk utover høsten (Gjøsæter 1973b, Sameoto 1988, Kaartvedt et al. 2009). Den normalt døgnvandrende gruppen av nordlig lysprikkfisk i Masfjorden består av hovedsakelig små individer og utgjør kun en liten del av populasjonen som er nesten usynlig i ekkogram fra oktober 2008. Nordlig lysprikkfisk utfører vanligvis normal døgnvandring (Roe & Badcock 1984, Kaartvedt et al. 1988, Sameoto 1988, Sameoto 1989, Balino & Aksnes 1993, Bagøien et al. 2001, Kaartvedt et al. 2009). Dette

antas å være en atferd for å maksimere matinntak, men samtidig minimere predasjonsrisikoen ved å unngå å bli sett av predatorer (Giske et al. 1990). Dersom matinntak er viktigste årsak til normal døgnvandring, vil det være naturlig å se på sammenhengen mellom konsentrasjon av den antatt viktigste føden for nordlig lysprikkfisk og lagene fisken oppholder seg i. Resultatene fra denne undersøkelsen viser at det er en bimodal vertikal fordeling av zooplankton med de høyeste konsentrasjonene i de øvre vannmassene og fra 200-300 m. *Calanus* sp. som antas å være hovedføde for nordlig lysprikkfisk, forekom i høyest konsentrasjon mellom 200-300 m, men konsentrasjonen var lavere enn det som er vist i tidligere undersøkelser (Bagøien et al. 2001, Balinõ & Aksnes 1993, Giske et al. 1990). Høsten 2008 var den totale zooplanktonkonsentrasjonen i overflaten rundt fire ganger høyere enn rapportert tidligere på vinterstid i Masfjorden (Balinõ & Aksnes 1993, Giske et al. 1990), men ca. halvparten av konsentrasjonen som er rapportert sommerstid (Rasmussen & Giske 1994). Resultatene fra håvtrekkene høsten 2008 synes å reflektere at prøvetakingen er tatt mot slutten av den produktive sesongen. Det antas derfor at det er mindre fortjeneste i form av matinntak knyttet til vertikal migrasjon mot overflaten på høsten i Masfjorden enn det er om sommeren, som følge av at zooplanktonmengden er minkende på denne tiden. Minkende byttedyrskonsentrasjon i overflaten kan derfor være med på å forklare avtagende normal døgnvandring i Masfjorden høsten 2008.

Tidligere undersøkelser har vist at nordlig lysprikkfisk velger byttedyr ut fra størrelse (Roe & Badcock 1984), og at små nordlig lysprikkfisk spiser byttedyr av mindre størrelse enn det større individer gjør (Gjøsæter 1973b, Sabates et al. 2003). Av zooplanktonet som ble fanget i overflaten besto hovedandelen av små hoppekreps. Få observasjoner av mageinnholdet fra de normalt døgnvandrende nordlig lysprikkfiskindividene i overflatelaget om natten, gjør det vanskelig å bekrefte at små nordlig lysprikkfisk spiser de minste byttedyrene, og at næringssøk etter disse er bakgrunnen for døgnvandringen. En alternativ forklaring til normal døgnvandring kan være at de minste fiskene migrerer til varmere vann for å stimulere fordøyelse og dermed øke veksthastigheten (Wurtsbaugh & Neverman 1988). I øvre lag hvor de normalt døgnvandrende individene fordelte seg om natten i dette studiet, var det varmere vann enn dypere i vannsøylen. Men mageanalysene av de små individene viser at disse har lite mageinnhold. Dermed ser det ut til at nordlig lysprikkfisk spiser lite i overflaten, dvs. de synes å være fødebegrenset og ikke fordøyelsesbegrenset.

Utvikling av synet kan ha betydning for hvor fisk jakter. Øyets størrelse øker med kroppsstørrelsen som en tilpasning til lyssensitivitet i dypet for mesopelagiske fisk (Warrant & Locket 2004). En mulig forklaring til at de minste individene finnes grunnest, kan derfor være at fisk av 0- og 1-årsklassen ikke har godt nok syn for å jakte hoppekreps i dypet. Selv om det ser ut til at de spiser lite i overflaten, må disse fiskene kanskje migrere til overflaten for å kunne jakte visuelt og spise små hoppekreps, mens de største individene, slik som de invers døgnvandrende individene, ser godt nok til å jakte i dypet.

4.7.2 Individier uten døgnvandring

Lav byttedyrskonsentrasjon i overflaten om høsten kan være en forklaring på at individer uten døgnvandring forblir på samme dyp gjennom hele døgnet. Denne atferden er tidligere observert hos nordlig lysprikkfisk og andre myctophider (Pearcy et al. 1979, Gartner Jr et al. 1987, Moku et al. 2000, Kaartvedt et al. 2009). Vertikal migrasjon til overflaten blir å regne som bortkastet bruk av energi fordi byttedyrskonsentrasjonen i overflaten er lav (Roe & Badcock 1984). Ved å bli værende rolig i dypet kan individer spare energi (Pearcy et al. 1979) og dette vil også redusere eksponering for predatorer. Sogard & Olla (1996) observerte at ved lite tilgjengelig mat, vil fisk oppholde seg lenger i kaldt vann for å minimere energitapet. Derfor kan en lite energikrevende atferd opprettholdes ved lave temperaturer over en periode med lite byttedyr (Moku et al. 2000). Minkende byttedyrskonsentrasjon i overflaten om høsten kan være en forklaring på at mange nordlig lysprikkfisk forblir i dypet gjennom hele døgnet, men andre årsaker må finnes for å forklare invers døgnvandring.

4.7.3 Den invers døgnvandrende gruppen

Resultatene fra håvfangsten i Masfjorden 2008 viser at den invers døgnvandrende gruppen av nordlig lysprikkfisk overlapper både med fordelingen av den overvintrende komponenten av *Calanus* sp. og med laget av laksesild, krill og reker om dagen. Nordlig lysprikkfisk spiste mest mens de var i dette overlappende laget på dagtid, og i likhet med tidligere studier (Sameoto 1988, Sameoto 1989, Balino & Aksnes 1993) spiste nordlig lysprikkfisk hovedsakelig *Calanus* sp.. Resultatene sammenfaller med Bagøien et al. (2001) som også observerte overlapping mellom mesopelagisk fisk og overvintrende *Calanus* sp. i Masfjorden, og som dokumenterte at mesopelagisk fisk utgjorde et sterkt predasjonstrykk på overvintrende *Calanus* sp..

De fleste *Calanus* sp. overvintre i en inaktiv tilstand (Kaartvedt 1996). Som følge av predasjon fra mesopelagisk fisk forventes en reduksjon i *Calanus* sp. tetthet utover vinteren (Kaartvedt 1996, Bagøien et al. 2001). *Calanus* sp. reduserer predasjonsrisikoen ved å overvintre i dypet, men habitat som fjorder kan være for grunne for at overvintrende *Calanus* sp. unngår visuelle predatorer (Kaartvedt 1996) med lysfølsomme øyne, slik som myctophider (Warrant & Locket 2004). Nordlig lysprikkfisk er en visuell predator (Giske et al. 1990, Bagøien et al. 2001), og det er tidligere vist at nordlig lysprikkfisk kan spise i dypet (Roe & Badcock 1984, Sameoto 1988, Sameoto 1989). For planktivore fisk kan lys spille en viktigere rolle ved matinntak enn konsentrasjonen av byttedyr grunnet økt synsrekkevide og reaksjonsavstand (Aksnes & Giske 1993). Det er derfor mulig at invers døgnvandrende nordlig lysprikkfisk svømmer mot den grunneste delen av *Calanus* sp. laget for lettere å kunne se byttedyrene (Kaartvedt et al. 2009).

Kaartvedt (1996) argumenterer for at fordelingen av overvintrende *Calanus* sp. i Masfjorden er et resultat av predasjon eller predasjonsfare fra mesopelagiske fisk, enten ved at *Calanus* sp. fordeler seg under laget av laksesild, men over laget av nordlig lysprikkfisk for å redusere predasjonsfaren fra disse artene, eller ved at fordelingen er et resultat av predasjon av disse fiskene. I denne oppgaven er det vist at nordlig lysprikkfisk hovedsakelig spiste og valgte selektivt *Calanus* sp.. Undersøkelsen dokumenterer derfor at nordlig lysprikkfisk er i stand til å lokalisere overvintrende *Calanus* sp. om dagen. Oppoversvømmingen mot lysere vannmasser er i overensstemmelse med antagelsen om at predasjonen er visuell, selv om det også kan være konsentrasjonsforskjeller av *Calanus* sp. innenfor 100 m dybdeintervallet som er samlet i denne oppgaven. Den mest sannsynlige forklaringen på forflytningen oppover er at de invers døgnvandrende fiskene oppsøker intervallet med bedre lysforhold og høyest tilgang på byttedyr på dagtid for å spise, for deretter å synke til mørkere vannmasser om natten. Dette er i overensstemmelse med Kaartvedt et. al (2009).

Invers døgnvandring kan også være en strategi for å unngå normalt døgnvandrende rovdyr (Ohman et al. 1983, Tester et al. 2004, Lagergren et al. 2008). Denne forklaringen er først og fremst benyttet for zooplankton som befinner seg i øvre lag om dagen (Ohman et al. 1983, Ohman 1990, Tester et al. 2004, Lagergren et al. 2008), og gjelder trolig ikke for nordlig lysprikkfisk i Masfjorden basert på predatorfordelingene som fremkommer av ekkogrammet. En alternativ forklaring på invers døgnvandring kan derimot være at noen individer prøver å unngå dyp hvor predatorer jakter (Kahilainen et al. 2009), samtidig som de også kan redusere

sannsynligheten for å bli oppdaget av rovdyr ved å blande seg med andre pelagiske organismer (Auster et al. 1992). Nordlig lysprikkfisk i Masfjorden finnes om dagen i et lag bestående av laksesild, reker og krill i midtre vannmasser og forklaringen kan ikke forkastes som forklaring på den inverse døgnvandringen.

Noen pelagiske organismer kan benytte vertikal døgnvandring mellom vannstrømmer som en mekanisme for retensjon eller horisontal transport (Pillar et al. 1989, Smith et al. 2001, Bennett et al. 2002, Tester et al. 2004, Carr et al. 2008). Strømmene i dypet av Masfjorden er imidlertid svake (Aksnes et al. 1989), og tidevannsstrømmene er i dette studiet funnet å være på rundt 0.01 m/s i de dypere vannmassene. Ut fra dette antas det at vannstrømmer har liten forklaringsverdi for den inverse døgnvandringen til nordlig lysprikkfisk.

Det kan være flere årsaker til variasjonen av atferdsstrategier innen en populasjon. Kaartvedt et al. (2009) som observerte forskjeller i vertikal døgnmigrasjon innen populasjonen av nordlig lysprikkfisk, viser til undersøkelser som framhever individuelle aldersforskjeller (Giske & Aksnes 1992), varierende mengde lagrede ressurser (Hays et al. 2001), forskjellig grad av sult (Pearre 2003), påvirkning av parasitter (Barber et al. 2000) eller forskjeller i hvor stor risiko individer tørr å ta (Wolf et al. 2007). Med unntak for de størrelsesforskjeller som er dokumentert i denne oppgaven er det ikke grunnlag for å skille mellom disse mulige forklaringene til de observerte atferdsmønstrene i Masfjorden 2008.

4.8 Identifisering av ekkospor og individuell svømmeatferd

4.8.1 TS verdier til nordlig lysprikkfisk

Gjennomsnittlig TS verdi for nordlig lysprikkfisk i denne undersøkelsen var -58 dB, med hovedfordeling mellom -60 og -57 dB. TS verdier sterkere enn -50 dB ble tolket som potensielle predatorer fordi slike TS verdier tilsvarer fisk større enn nordlig lysprikkfisk (Foote 1980, MacLennan & Simmonds 1992)

TS fordelingen til nordlig lysprikkfisk i dette studiet er relativt lik TS fordelingen av nordlig lysprikkfisk fra tidligere studier i Masfjorden (Bagøien et al. 2001, Kaartvedt et al. 2009) og fra Sørfjorden like i nærheten (Torgersen & Kaartvedt 2001). TS fordelingen er også relativt lik TS fordelingen til beslektede arter som i likhet med nordlig lysprikkfisk har svømmeblære

(Yasuma et al. 2003). Horisontalt svømmende fisk vil kunne ha en noe annen TS verdi enn de fiskene som beveger seg vertikalt (MacLennan & Simmonds 1992). Det er mulig at noen vertikalt svømmende nordlig lysprikkfisk faller utenfor det definerte TS området (Torgersen & Kaartvedt 2001), fordi TS verdien endres ut fra tiltingen til fisken som lydølgene treffer (Røstad 2006). Men selv om TS varierer innen individuelle ekkospor, holdt verdiene som ble målt seg innenfor intervallet -65 dB til -50 dB.

4.8.2 Svømmehastighet og mulig jaktstrategi til nordlig lysprikkfisk

De akustiske analysene fra Masfjorden viser at hovedandelen av nordlig lysprikkfisk er lite aktive mesteparten av tiden. Analysene viser at 87 % av individene som finnes mellom 350-390 m fra bunnen, beveger seg med en hastighet på bare 0-0.02 m/s gjennom et helt døgn, og at denne bevegelsen i stor grad kan tilskrives drift med tidevannet. Indre bølger påvirket kun en liten andel av den vertikale forflytningen. Selv om et flertall av nordlig lysprikkfisk fortsatt holder seg i ro igjennom hele døgnet, beveger imidlertid flere individer seg mer aktivt på dagtid enn om natten. Passivt drivende organismer kan ses som bølgeformete ekkospor i ekkogrammene. Årsaken til bølgeformen er svake vannstrømmer og at individene holder seg lenge i ekkostrålen. Tilsvarende atferd er også tidligere observert hos nordlig lysprikkfisk i Masfjorden (Kaartvedt et al. 2009) og hos beslektede myctophider (Barham 1966, Backus et al. 1968), men står i sterk kontrast til de døgnlige horisontale vandringene observert for myctophider utenfor Hawaii (Benoit-Bird et al. 2001, Benoit-Bird & Au 2006).

Fra ekkosporene fra nordlig lysprikkfisk i Masfjorden 2008, kan imidlertid vertikale forflytninger studeres. Ekkosporende tyder på at vertikale forflytninger i stor grad skjer ved stegvise bevegelser, med korte, relativt raske vertikale forflytninger etterfulgt av lengre pauser uten vertikal bevegelse. Stegvis vertikal bevegelse hos nordlig lysprikkfisk er i samsvar med det som tidligere er beskrevet av Kaartvedt et. al (2008, 2009). Slik atferd kan skyldes en jakt og søk metode etter byttedyr kalt "saltatory search" (O'Brien et al. 1989, O'Brien et al. 1990). Stegvis bevegelse med vertikal forflytning er observert hos en rekke fisk (O'Brien et al. 1989, Browman & O'Brien 1992, Bassett et al. 2006, Mehner 2006, Ruzicka & Gallagher 2006) inkludert nordlig lysprikkfisk (Kaartvedt et al. 2008, Kaartvedt et al. 2009). "Saltatory search" anses som en jaktstrategisk mellomting mellom kontinuerlig svømmende predatorer og bakholdsangreppredatorer (O'Brien et al. 1989). Trolig søker fisken etter byttedyr under bevegelsespausen, før den forflytter seg vertikalt til et nytt område hvis den ikke så eller fanget potensielle byttedyr (O'Brien et al. 1990).

For stegvis søkende dyr er predasjonsrisikoen høyest ved vertikal forflytning (O'Brien et al. 1990). Ventrale lysorganer hos myctophider benyttes som kamuflasje slik at silhuetten sett fra undersiden og oppover reduseres (Case et al. 1977). Kaartvedt et. al (2008) mener tilting av kroppen under vertikal bevegelse vil redusere denne kamuflasjen, og at stegvis vertikal svømmeatferd hos nordlig lysprikkfisk også kan være en strategi for å minimere tapet av denne kamuflasjen. Denne tolkningen støttes av resultatene fra Masfjorden 2008, som viser en tildels stegvis fluktatferd i forbindelse med et tilsynelatende angrep fra en stim av predatorer. Det er ikke rimelig å knytte denne typen atferd til fødesøk i dette spesifikke tilfellet.

4.9 Mulige predatorer på nordlig lysprikkfisk og nordlig lysprikkfisk sin atferd ved predasjon

Potensielle predatorer var fordelt individuelt og i stim. Stimene opptrådte hyppigst på dagtid. De potensielle predatorene var vanlige mellom 250-390 m, dette er i samsvar med Giske et al. (1990) som viste at piscivore fisk i Masfjorden befinner seg i størst konsentrasjoner mellom 250-350 m.

De akustiske dataene mellom 350-390 m viser at ekkostyrken fra antatte predatorer er fordelt mellom -49 til -36 dB (gjennomsnitt TS = -41 dB). I dybdeintervallet mellom 250-390 m var deres gjennomsnittlige TS -38 dB. TS på -40 dB til -30 dB tilsvarer torskefisk med lengde fra i underkant av 30 cm til i overkant av 40 cm (Foote 1980). Under toktet høsten 2008 ble det observert større fisk som akkumulerte under fartøyet, hvilket også er observert tidligere i Masfjorden (Røstad et al. 2006). Disse større fiskene oppholdt seg høyere i vannsøylen enn nordlig lysprikkfisk. For å identifisere fiskene ble det fisket med stang, og store sei (*Pollachius virens*) ble fanget. Sei kan spise nordlig lysprikkfisk og andre myctophider (Giske et al. 1990, Carruthers et al. 2005). TS verdien til seiene som ble fanget er ukjent, men tidligere studier har vist at sei på denne størrelsen har en TS i overkant de observerte TS verdiene mellom ca. 250-390 m i Masfjorden (Foote 1980, Foote 1987). Sei anses derfor ikke å være opphav til tilbakespredningen fra dypet hvor ekkogrammene viser tilstedeværelse av potensielle predatorer.

Det ble ikke fanget større fisk i den relativt lille trålen som ble benyttet i Masfjorden høsten 2008. Tidligere undersøkelser har vist at sei og kolmule (*Micromesistius poutassou*) utgjør et visst predasjonspress på nordlig lysprikkfisk i Masfjorden (Giske et al. 1990). Giske et al.

(1990) observerte også at pigghå (*Squalus acanthias*) var tilstede i Masfjorden. Pigghå og kolmule er begge kjent som stimfisk (Pethon 1985). Analysene av TS verdiene sammenfaller delvis med både kolmule (MacLennan & Simmonds 1992) og pigghå (Goddard & Welsby 1986), men denne undersøkelsen gir ikke sikkert grunnlag til å allokere ekkoene til art. Uavhengig av art anses det som sannsynlig at piscivore fisk utøver et predasjonspress på nordlig lysprikkfisk i vannmassene dypere enn ca. 250 m. Antatte predatorer svømte i tillegg fortere enn hovedandelen av nordlig lysprikkfisk. Dette støtter antagelsene om at invers døgnvandrende individer bruker stegvis vertikale bevegelser til å redusere predasjonsrisikoen når de beveger seg vertikalt mot laget med *Calanus* sp..

Stimatferd ses som regel på som en antipredator atferd (Partridge 1982), men i Masfjorden høsten 2008 er det observert som en predatoratferd. Slik atferd har vært tilskrevet predatorens korte synsrekkevidde (Cushing & Harden Jones 1968), eller at fisk i stim kan søke etter byttedyr i et større område (Partridge 1982), og finne mat raskere enn individuelle fisk (Pitcher et al. 1982).

Som tidligere nevnt kan nordlig lysprikkfisk se byttedyr selv ved svake lysstyrker (Warrant & Locket 2004). Trolig kan de derfor også oppdage piscivore fisk som nærmer seg. En fisk med øyne tilpasset et liv i mørke vannmasser, kan se bioluminescens på opptil 97 m avstand (Warrant & Locket 2004). I det registrerte stimangrepet ser nordlig lysprikkfisk ut til å initiere en fluktrespons når stimen er opptil 15 m unna. Det er derfor mulig at stimen ble oppdaget grunnet bioluminescens fra andre organismer. I tillegg vil en stor stim av predatorer trolig gi trykkbølger som også kan skape en fluktreaksjon hos nordlig lysprikkfisk, slik det ble observert i denne oppgaven.

5.0 Referanser

- Aksnes DL, Aure J, Kaartvedt S, Magnesen T, Richard J (1989) Significance of advection for the carrying capacities of fjord populations. *Marine Ecology-Progress Series* 50:263-274
- Aksnes DL, Giske J (1993) A theoretical model of aquatic visual feeding. *Ecological Modelling* 67:233-250
- Aksnes DL, Nejstgaard J, Sædberg E, Sørnes T (2004) Optical control of fish and zooplankton populations. *Limnology and Oceanography* 49:233-238
- Auster PJ, Griswold CA, Youngbluth MJ, Bailey TG (1992) Aggregations of myctophid fishes with other pelagic fauna. *Environmental Biology of Fishes* 35:133-139
- Backus RH, Craddock JE, Haedrich RL, Shores DL, Teal JM, Wing AS, Mead GW, Clarke WD (1968) *Ceratoscopelus maderensis*: Peculiar Sound-scattering Layer Identified with This Myctophid Fish. *Science* 160:991-993
- Bagøien E, Kaartvedt S, Aksnes DL, Eiane K (2001) Vertical distribution and mortality of overwintering *Calanus*. *Limnology and Oceanography* 46:1494-1510
- Balino BM, Aksnes DL (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, Lindem T (2007) Sonar 4 and Sonar 5_Pro Post processing systems. Operator Manual 5.9.7. Lindem Data Acquisition, University of Oslo, Norway
- Barber I, Hoare D, Krause J (2000) Effects of parasites on fish behavior: a review and evolutionary perspective. *Reviews of Fish Biology and Fisheries* 10:131-165
- Barham EG (1966) Deep Scattering Layer Migration and Composition: Observation from a Diving Saucer. *Science* 151:1399-1403
- Bassett DK, Carton AG, Montgomery JC (2006) Saltatory search in a lateral line predator. *Journal of Fish Biology* 70:1148-1160
- Bennett WA, Kimmerer WJ, Burau JR (2002) Plasticity in vertical migration by native and exotic estuarine fishes in a dynamic low-salinity zone. *Limnology and Oceanography* 47:1496-1507
- Benoit-Bird KJ, Au WWL (2006) Extreme diel horizontal migrations by a tropical nearshore resident micronekton community. *Marine Ecology-Progress Series* 319:1-14
- Benoit-Bird KJ, Au WWL, Brainard RE, Lammers MO (2001) Diel horizontal migration of the Hawaiian mesopelagic boundary community observed acoustically. *Marine Ecology-Progress Series* 217:1-14
- Browman HI, O'Brien WJ (1992) Foraging and Prey Search Behavior of Golden Shiner (*Notemigonus crysoleucas*) Larvae. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49:813-819

- Båmstedt U, Ervik A (1984) Local variations in size and activity among *Calanus finmarchicus* and *Metridia longa* (Copepoda, Calanoida) overwintering on the west coast of Norway. *Journal of Plankton Research* 6:843-857
- Carr SD, Capet XJ, McWilliams JC, Pennington JT, Chavez FP (2008) The influence of diel vertical migration on zooplankton transport and recruitment in an upwelling region: estimates from a coupled behavioral-physical model. *Fisheries oceanography* 17:1-15
- Carruthers EH, Neilson JD, Waters C, Perley P (2005) Long-term changes in the feeding of *Pollachius virens* on the Scotian Shelf: responses to a dynamic ecosystem. *Journal of Fish Biology* 66:327-347
- Case JF, Warner J, Barnes AT, Lowenstine M (1977) Bioluminescence of lantern fish (Myctophidae) in response to changes in light intensity. *Nature* 265:179-181
- Cushing DH, Harden Jones FR (1968) Why do Fish School? *Nature* 218:918-920
- Dalpadado P, Gjørseter J (1988) Feeding ecology of the lanternfish *Benthosema pterotum* from the Indian Ocean. *Marine Biology* 99:555-567
- Davis ND (1993) Caloric content of oceanic zooplankton and fishes for studies of salmonid food habits and their ecologically related species. (NAFPAC Doc.) FRI-UW-9312. Fisheries Research Institute, University of Washington. 10 pp.
- Doksæter L, Olsen E, Nøttestad L, Fernö A (2008) Distribution and feeding ecology of dolphins along the Mid-Atlantic Ridge between Iceland and the Azores. *Deep-Sea Res Part II-Top Stud Oceanogr* 55:243-253
- Ehrenberg JE, Torkelson TC (1996) Application of dual-beam and split-beam target tracking in fisheries acoustics. *Ices Journal of Marine Science* 53:329-334
- Engås A, Skeide R, West CW (1997) The 'MultiSampler': A system for remotely opening and closing multiple codends on a sampling trawl. *Fisheries Research* 29:295-298
- Falk-Petersen S (1981) Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: Seasonal changes in body weight and the main biochemical composition of *Thysanoessa inermis* (Krøyer), *T. raschii* (M. Sars), and *Meganctiphanes norvegica* (M. Sars) in relation to environmental factors. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 49:103-120
- Foote KG (1980) Importance of the swimbladder in acoustic scattering by fish: A comparison of gadoid and mackerel target strengths. *Journal of the Acoustical Society of America* 67:2084-2089
- Foote KG (1987) Fish target strengths for use in echo integrator surveys. *Journal of the Acoustical Society of America* 82:981-987
- Gallienne CP, Robins DB (2001) Is *Oithona* the most important copepod in the world's oceans? *Journal of Plankton Research* 23:1421-1432
- Garrison T (2007) *Oceanography: An Invitation to Marine Science*, Vol 6. Thomson Brooks/Cole, Belmont, CA, USA

- Gartner Jr JV, Hopkins TL, Baird RC, Milliken DK (1987) The lanternfishes (Pisces: Myctophidae) of the eastern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin* 85:81-98
- Giske J, Aksnes DL (1992) Ontogeny, season and trade-offs: Vertical distribution of the mesopelagic *Maurolicus muelleri*. *Sarsia* 77:253-261
- Giske J, Aksnes DL, Balino BM, Kaartvedt S, Lie U, Nordeide JT, Salvanes AGV, Wakili SM, Aadnesen A (1990) Vertical-distribution and trophic interactions of zooplankton and fish in Masfjorden, Norway. *Sarsia* 75:65-81
- Gjørseter J (1973a) Age, growth, and mortality of the myctophid fish, *Benthoosema glaciale* (Reinhardt), from western Norway. *Sarsia*:1-14
- Gjørseter J (1973b) Food of the myctophid fish, *Benthoosema glaciale* (Reinhardt), from western Norway. *Sarsia*:53-58
- Goddard GC, Welsby VG (1986) The acoustic target strength of live fish. *Journal Du Conseil* 42:197-211
- Halliday RG (1970) Growth and Vertical Distribution of the Glacier Lanternfish, *Benthoosema glaciale*, in the Northwestern Atlantic. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 27:105-116
- Hansen LP, Pethon P (1985) The food of atlantic salmon, *Salmo salar* L., caught by long-line in northern Norwegian waters. *Journal of Fish Biology* 26:553-562
- Havforskningsinstituttet(2008)
www.imr.no/seafacts2008/_data/page/7967/preferred_names_etc.pdf. Lest: 26.5.10.
- Hays GC, Kennedy H, Frost BW (2001) Individual variability in diel vertical migration of a marine copepod: Why some individuals remain at depth when other migrate. *Limnology and Oceanography* 46:2050-2054
- Hedd A, Montevecchi WA, Davoren GK, Fifield DA (2009) Diets and distributions of Leach's storm-petrel (*Oceanodroma leucorhoa*) before and after an ecosystem shift in the Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 87:787-801
- Hopkins TL, Baird RC (1985) Feeding ecology of four hatchetfishes (Sternoptychidae) in the eastern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science* 36:260-277
- Huse I, Ona E (1996) Tilt angle distribution and swimming speed of overwintering Norwegian spring spawning herring. *Ices Journal of Marine Science* 53:863-873
- Jacobs J (1974) Quantitative Measurement of Food Selection. *Oecologia* 14:413-417
- Kahilainen KK, Malinen T, Lehtonen H (2009) Polar light regime and piscivory govern diel vertical migrations of planktivorous fish and zooplankton in a subarctic lake. *Ecology of Freshwater Fish* 18:481-490
- Klevjer TA, Kaartvedt S (2003) Split-beam tracking can be used to study the swimming behavior of deep-living plankton in situ. *Aquatic Living Resources* 16:293-298

- Klevjer TA, Kaartvedt S (2006) In situ target strength and behaviour of northern krill (*Meganyctiphanes norvegica*). *Ices Journal of Marine Science* 63:1726-1735
- Klevjer TA, Kaartvedt S, Båmstedt U (2009) In situ behaviour and acoustic properties of the deep living jellyfish *Periphylla periphylla*. *Journal of Plankton Research* 31:793-803
- Kozlov AN (1995) A review of the trophic role of mesopelagic fish of the family Myctophidae in the Southern Ocean ecosystem. *CCAMLR Science* 2:71-77
- Krause J, Loader SP, McDermott J, Ruxton GD (1998) Refuge use by fish as a function of body length-related metabolic expenditure and predation-risks. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 265:2373-2379
- Kaartvedt S (1996) Habitat preference during overwintering and timing of seasonal vertical migration of *Calanus finmarchicus*. *Ophelia* 44:145-156
- Kaartvedt S, Aksnes DL, Aadnesen A (1988) Winter distribution of macroplankton and micronekton in Masfjorden, western Norway. *Marine Ecology-Progress Series* 45:45-55
- Kaartvedt S, Røstad A, Klevjer TA, Staby A (2009) Use of bottom-mounted echo sounders in exploring behavior of mesopelagic fishes. *Marine Ecology-Progress Series* 395:109-118
- Kaartvedt S, Torgersen T, Klevjer TA, Røstad A, Devine JA (2008) Behavior of individual mesopelagic fish in acoustic scattering layers of Norwegian fjords. *Marine Ecology-Progress Series* 360:201-209
- Lagergren R, Leberfinger K, Stenson JAE (2008) Seasonal and ontogenetic variation in diel vertical migration of *Chaoborus flavicans* and its effect on depth-selection behavior of other zooplankton. *Limnology and Oceanography* 53:1083-1092
- Linehan JE, Gregory RS, Schneider DC (2001) Predation risk of age-0 cod (*Gadus*) relative to depth and substrate in coastal waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 263:25-44
- MacLennan DN, Simmonds EJ (1992) *Fisheries Acoustics, Vol 5*. Chapman & Hall, London
- Mehner T (2006) Individual variability of diel vertical migrations in European vendace (*Coregonus albula*) explored by stationary vertical hydroacoustics. *Ecology of Freshwater Fish* 15:146-153
- Moku M, Kawaguchi K, Watanabe H, Ohno A (2000) Feeding habits of three dominant myctophid fishes, *Diaphus theta*, *Stenobrachius leucopsarus* and *S. nannochir*, in the subarctic and transitional waters of the western North Pacific. *Marine Ecology-Progress Series* 207:129-140
- Moser HG, Ahlstrøm EH (1974) Role of larval stages in systematic investigations of marine teleosts: the Myctophidae, a case study. *Fishery Bulletin* 72:391-413
- Neilson JD, Perry RI (1990) Diel Vertical Migrations of Marine Fishes - an Obligate or Facultative Process. *Advances in Marine Biology* 26:115-168

- O'Brien WJ, Browman HI, Evans BI (1990) Search Strategies of Foraging Animals. *American Scientist* 78:152-160
- O'Brien WJ, Evans BI, Browman HI (1989) Flexible search tactics and efficient foraging in saltatory searching animals. *Oecologia* 80:100-110
- O'Driscoll RL, Gauthier S, Devine JA (2009) Acoustic estimates of mesopelagic fish: as clear as day and night? *Ices Journal of Marine Science* 66:1310-1317
- Ohman MD (1990) The Demographic Benefits of Diel Vertical Migration by Zooplankton. *Ecological Monographs* 60:257-281
- Ohman MD, Frost BW, Cohen EB (1983) Reverse Diel Vertical Migration: An Escape from Invertebrate Predators. *Science* 220:1404-1407
- Onsrud MSR, Kaartvedt S, Breien MT (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
- Onsrud MSR, Kaartvedt S, Røstad A, Klevjer TA (2004) Vertical distribution and feeding patterns in fish foraging on the krill *Meganyctiphanes norvegica*. *Ices Journal of Marine Science* 61:1278-1290
- Pakhomov EA, Perissinotto R, McQuaid CD (1996) Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean. *Marine Ecology-Progress Series* 134:1-14
- Partridge BL (1982) Structure and function of fish schools. *Scientific American* 246:114-123
- Pearcy WG, Lorz HV, Peterson W (1979) Comparison of the Feeding-Habits of Migratory and Non-Migratory Stenobranchius-Leucopsarus (Myctophidae). *Marine Biology* 51:1-8
- Pearre S (2003) Eat and run? The hunger/satiation hypothesis in vertical migration: history, evidence and consequences. *Biological Reviews* 78:1-79
- Pethon P (1985) *Aschehougs store fiskebok, Vol 1*. H. Aschehoug & Co., Oslo
- Pillar SC, Armstrong DA, Hutchings L (1989) Vertical migration, dispersal and transport of *Euphausia lucens* in the southern Benguela Current. *Marine Ecology-Progress Series* 53:179-190
- Pitcher TJ, Magurran AE, Winfield IJ (1982) Fish in Larger Shoals Find Food Faster. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10:149-151
- Pusch C, Hulley PA, Kock K-H (2004) Community structure and feeding ecology of mesopelagic fishes in the slope waters of King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Deep-Sea Research I* 51:1685-1708
- Radchenko VI (2007) Mesopelagic fish community supplies "biological pump". *The Raffles Bulletin of Zoology* 14:265-271

- Rasmussen OI, Giske J (1994) Life-history parameters and vertical distribution of *Maurolicus muelleri* in Masfjorden in summer. *Marine Biology* 120:649-664
- Roe HSJ, Badcock J (1984) The Diel Migrations and Distributions within a Mesopelagic Community in the North East Atlantic. 5. Vertical Migrations and Feeding of Fish. *Prog Oceanogr* 13:389-424
- Ruzicka JJ, Gallager SM (2006) The saltatory search behavior of larval cod. *Deep-Sea Research II* 53:2735-2757
- Røstad A (2006) Fish behavior and implications for acoustic abundance estimates and ecological research. Ph. D. University of Oslo
- Røstad A, Kaartvedt S, Klevjer TA, Melle W (2006) Fish are attracted to vessels. *Ices Journal of Marine Science* 63:1431-1437
- Sabates A, Bozzano A, Vallvey I (2003) Feeding pattern and the visual light environment in myctophid fish larvae. *Journal of Fish Biology* 63:1476-1490
- Salvanes AGV (2004) Mesopelagic fish. In: Skjoldal HR (ed) *The Norwegian Sea Ecosystem*. Tapir Academic Press, Trondheim, p 301-314
- Sameoto D (1989) Feeding Ecology of the Lantern Fish *Benthosema glaciale* in a Subarctic Region. *Polar Biology* 9:169-178
- Sameoto DD (1988) Feeding of lantern fish *Benthosema glaciale* off the Nova Scotia Shelf. *Marine Ecology-Progress Series* 44:113-129
- Santos Jd, Falk-Petersen S (1989) Feeding ecology of cod (*Gadus morhua* L.) in Balsfjord and Ulsfjord, northern Norway, 1982-1983. *Ices Journal of Marine Science* 45:190-199
- Scheuerell MD, Schindler DE (2003) Diel Vertical Migration by Juvenile Sockeye Salmon: Empirical Evidence for the Antipredation Window. *Ecology* 84:1713-1720
- Shreeve RS, Collins MA, Tarling GA, Main CE, Ward P, Johnston NM (2009) Feeding ecology of myctophid fishes in the northern Scotia Sea. *Marine Ecology-Progress Series* 386:221-236
- Smith CL, Hill AE, Foreman MGG, Peña MA (2001) Horizontal transport of marine organisms resulting from interactions between diel vertical migration and tidal currents off the west coast of Vancouver Island. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58:736-748
- Sogard SM, Olla BL (1996) Food deprivation affects vertical distribution and activity of a marine fish in a thermal gradient: Potential energy-conserving mechanisms. *Marine Ecology-Progress Series* 133:43-55
- Suneetha KB, Salvanes AGV (2001) Population genetic structure of the glacier lanternfish, *Benthosema glaciale* (Myctophidae) in Norwegian waters. *Sarsia* 86:203-212

- Tester PA, Cohen JH, Cervetto G (2004) Reverse vertical migration and hydrographic distribution of *Anomalocera ornata* (Copepoda: Pontellidae) in the US South Atlantic Bight. *Marine Ecology-Progress Series* 268:195-203
- Torgersen T, Kaartvedt S (2001) In situ swimming behaviour of individual mesopelagic fish studied by split-beam echo target tracking. *Ices Journal of Marine Science* 58:346-354
- Tyler HR, Percy WG (1975) The Feeding Habits of Three Species of Lanternfishes (Family Myctophidae) off Oregon, USA. *Marine Biology* 32:7-11
- Walker MG, Nichols JH (1993) Predation on *Benthosema glaciale* (Myctophidae) by spawning mackerel (*Scomber scombrus*). *Journal of Fish Biology* 42:618-620
- Warrant EJ, Locket NA (2004) Vision in the deep sea. *Biological Reviews* 79:671-712
- Willis JM, Percy WG (1980) Spatial and Temporal Variations in the Population Size Structure of Three Lanternfishes (Myctophidae) off Oregon, USA. *Marine Biology* 57:181-191
- Wolf M, van Doorn GS, Leimar O, Weissing FJ (2007) Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* 447:551-554
- Wurtsbaugh WA, Neverman D (1988) Post-feeding thermotaxis and daily vertical migration in a larval fish. *Nature* 333:846-848
- Yasuma H, Sawada K, Olishima T, Miyashita K, Aoki I (2003) Target strength of mesopelagic lanternfishes (family Myctophidae) based on swimbladder morphology. *Ices Journal of Marine Science* 60:584-591
- Yasuma H, Takao Y, Sawada K, Miyashita K, Aoki I (2006) Target strength of the lanternfish, *Stenobrachius leucopsarus* (family Myctophidae), a fish without an airbladder, measured in the Bering Sea. *Ices Journal of Marine Science* 63:683-692
- Yusuf AA, Richards S, Webster L, Pollard P (2008) Lipid Composition of the Copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus) from the Irminger Sea in the North Atlantic Ocean Changes with Season and Life Cycle Stages. *Asian Journal of Scientific Research* 1:351-362