

Vertikalfordeling og adferd hos krillen, *Euphausia superba*,
amfipoden, *Themisto gaudichaudii*,
fisk og luftpustende predatorer i havområdet rundt
Sør Georgia

Einar Kristen Loshamn



Masteroppgave
Høsten 2009



Universitetet i Oslo
Biologisk Institutt
Program for Marinbiologi

Forord

Oppgaven er skrevet på Biologisk Institutt på Universitetet i Oslo i perioden 2008-2009. Oppgaven er skrevet med veiledning fra professor Stein Kaartvedt og hans protegé Thor A. Klevjer.

Jeg vil først takke Stein Kaartvedt for gode og forløsende tilbakemeldinger i forbindelse med slutføringen av oppgaven. Videre vil jeg takke Thor A. Klevjer, som i løpet av det siste året har brukt mye tid på å veilede meg gjennom databehandlingen. Uten Thor sin hjelp hadde nok ikke oppgaven blitt det den er i dag.

Oppgaven har vært mulig å skrive takket være Havforskningsinstituttet. Jeg var så heldig å få være med på tokt til Antarktis der jeg samlet inn materiale til masteroppgaven. I denne anledning er det på sin plass å takke mannskap og resten av gjengen på G.O. Sars for god hjelp og en minnerik kryssing over Atlanteren.

Videre vil jeg takke mine foreldre, Else Svendsen og Alf-Arian Loshamn, for uvurderlig hjelp til korrekturlesing.

Til slutt vil jeg takke flere av mine medstudenter på lesesalen. Jeg vil spesielt nevne Dag L. Nielsen som har vært min ”krillbroder”, Arian Loshamn som er min bror, Silje som enda er der og Bjørnar for god avkobling og flotte turer til skogs... Dere har alle gjort en kjempejobb.

Innholdsfortegnelse

Forord.....	3
Sammendrag.....	7
1. Innledning.....	11
2. Matriale og metode.....	14
2.1 Toktet.....	14
2.2 Områdebeskrivelse.....	15
2.3 Miljøparametere.....	17
2.4 Akustikk.....	17
2.4.1 Kort om akustikk.....	17
2.4.2 Akustisk utstyr.....	19
Skrogmonterte ekkolodd.....	19
Search lander (SL).....	20
Mini lander (ML).....	20
2.5 Biologiske registreringer og opparbeiding av prøver.....	21
2.6 Beregning av tidspunkter for soloppgang og solnedgang.....	22
2.7 Analyse og databehandling.....	23
2.7.1 Integrering.....	23
2.7.2 Vektet middel dyp (WMD).....	24
2.7.3 Målinger av krillstimer.....	24
2.7.4 Registreringer av luftpustende predatorer.....	24
2.7.5 Target tracking.....	24
2.7.6 Statistikk.....	24
3. Resultater.....	25
3.1 Vanntilstand / hydrografi.....	25
3.2 Fangster og identifikasjon av ekkolag.....	26
3.2.1 Trålfangster.....	26
3.2.2 Visuelt observerte luftpustende predatorer.....	27
3.3 Ekkoidentifikasjon av organismer i undersøkelsesområdet.....	28
3.3.1 Storskalafordeling av organismer fra skrogmonterte ekkolodd.....	28
3.3.2 Storskala fordeling av organismer fra Search lander 1 og 2.....	31
3.4 Etterbehandling av akustiske data.....	33
3.4.1 Fordeling av biomasse.....	33
Vertikalfordeling av gjennomsnittlige S_v -verdier for dag og natt.....	33
Vektet middeldyp (WMD).....	35
3.4.2 Fordeling av krill.....	35
Dybde- og høydefordeling av krillstimer for dag og natt.....	35
Forekomst av krillstimer gjennom døgnet.....	37
3.5 Fordeling av luftpustende predatorer fra Search lander 1 og 2.....	38
3.6 Fordeling av fisk fra ML2.....	40
4. Diskusjon.....	42
4.1 Innledning.....	42
4.2 Miljøparametere.....	43
4.2.1 Temperatur og saltholdighet.....	43
4.2.2 Fluorescens.....	43
4.3 Ekkogivende organismer knyttet til sokkelen.....	44
4.3.1 Krill, <i>E. superba</i>	44
Krillstimer.....	44
Døgnlige vertikale migrasjoner (DVM).....	48
Registreringer nær bunnen.....	49
Bimodal fordeling.....	49
4.3.2 Amfipoden, <i>T. gaudichaudii</i>	50
4.3.4 Fisk.....	51
Isfisk.....	51
Mesopelagisk fisk.....	54
4.3.5 Luftpustende predatorer.....	55
Sel.....	55
Sjøfugl.....	57
Pingvin.....	58
5 Referanser.....	61

Sammendrag

Denne oppgaven er basert på data samlet inn under AKES 1 toktet (Antarctic Krill and Ecosystem Studies), utført i regi av Havforskningsinstituttet (IMR: Institute for Marine Research, Norway) med forskningsfartøyet F/F G.O. Sars. AKES var Norges bidrag til polaråret 2007/2008. Hovedmålet med toktet var å finne bedre metoder for akustisk bestandsestimering av krill, *Euphausia superba*, samt å framskaffe grunnleggende data om det antarktiske økosystemet. Det er en økt interesse fra kommersielle fiskerier som ønsker å utnytte den ressursen krill representerer. Krill er den dominerende biomassekomponenten og den viktigste fødeorganisme for luftpustende predatorer og mange fisk i Sørishavet. Siden krill spiller en så sentral rolle i Sørishavets økosystem, er det viktig å bestandsestimere arten og forstå dens posisjon i økosystemet før det settes kvoter for fiskeriene.

Datagrunnlaget for denne oppgaven er samlet inn mellom $54^{\circ}16.017' S - 36^{\circ}68.884' V$ og $53^{\circ}38.700' S - 30^{\circ}85.166' V$ rundt Sør Georgia i perioden 18.-23. januar. Under toktet ble det kontinuerlig samlet inn akustiske data fra skipets ekkolodd og jevnlig utført registreringer av ulike miljøparametere (temperatur, saltholdighet og fluorescens / chl-a). Det ble også trålt for å identifisere hvilke arter de ulike ekkogivende strukturene bestod av. I tillegg til de akustiske dataene fra skrogmonterte ekkolodd, ble det satt ut to akustiske rigger kalt Search lander (SL) og Mini lander (ML). Disse var utstyrt med 38 kHz ekkolodd for å få akustiske registreringer fra en og samme lokalitet over tid. SL ble plassert på bunnen og ”ser” opp mot overflaten, mens ML ble plassert rundt 50m under havoverflaten og ”ser” ned mot bunnen. Landere gir mye bedre oppløsning på de akustiske dataene, og man kan observere biologiske skrogakkoloddene ikke klarer å fange opp. Dette gjelder spesielt den akustiske blindsonen i de øverste 20m av vannsøylen som alle de skrogmonterte ekkoloddene på G.O. Sars gir. Jeg har sammenlignet de akustiske dataene fra skrogmonterte ekkolodd med data fra Search landeren for å se om skrogdataene gir et reelt bilde av hva som skjer i området.

Undersøkelsene viste at de akustiske dataene fra skrogmonterte ekkolodd ga et representativt bilde på fordelingen av krill i undersøkelsesområdet. Resultatene fra SL avdekket at det bare var noen få krillstimer som gikk helt opp til overflaten om natten. Hovedtyngden av biomassen befant seg også dypere enn 30m om natten. Ettersom lite av biomassen / krillen migrerte helt opp mot overflaten, gir de skrogmonterte ekkoloddene et ganske godt, om ikke nødvendigvis helt korrekt bilde av vertikalfordelingen i undersøkelsesområdet.

Alle ekkodataene viste en patchy (flekkvis) utbredelse av krillen, *E. superba*, amfipoden, *Themisto gaudichaudii*, og deres predatorer.

I området rundt Sør Georgia var både luftpustende predatorer og demersale isfisk, som til tider svømmer opp fra bunnen, potensielle predatorer. Disse predatorerne har for det meste en krillbasert diett. Enkelte av dem spiser i tillegg *T. gaudichaudii* og isfisk, men i mye mindre grad enn krill.

Mine resultater, både akustiske- og tråldata, viste at mesteparten av krillen oppholdt seg i stimer. Krillstimene var mindre og mer kompakte på dagtid og løste seg opp og ble mer diffuse og større i overflatelagene om natten. Dette tilskrives at de i mindre grad blir utsatt for predasjon om natten, siden de er vanskeligere å oppdage i mørket.

Stiming er ikke den eneste måten krill kan unngå trusselen fra predatorerne. Døgnlig vertikal migrasjon (DVM) til dypere deler av vannsøylen kan også redusere predasjonsrisikoen. Både de visuelle observasjonene på ekkogrammene og analysene jeg utførte, viste at krillen oppholdt seg høyere i vannmassene om natten enn på dagen. Videre observerte jeg at krillstimene hadde en bimodal (todelt) fordeling på dagen (50-60m og 80-120m), og at de gikk helt ned til bunnen over Sør Georgias grunne sokkel (< 300m). Hovedbiomassen av krillen oppholdt seg i området med mest fytoplankton (chl-a) på et dyp mellom 30-50m på natten.

På bakgrunn av de akustiske registreringene og tråltrekkene, ble det også dokumentert betydelige mengder av den hyperiide amfipoden, *T. gaudichaudii*. Hovedtyngden av de akustiske registreringene av *T. gaudichaudii* var mellom 30-60m, men det ble også observert *T. gaudichaudii* i forbindelse med bunnen. Amfipodelagene utførte døgnlige vertikale migrasjoner i undersøkelsesområdet.

Av de luftpustende predatorerne jeg observerte på ekkogrammene er det grunn til å anta at pingvinene (gulltoppingvin (*Eudyptes chrysolophus*), bøylepingvin (*Pygoscelis papua*) og adeliepingvin (*Pygoscelis adeliae*)) utgjorde den største trusselen som krillpredatorer. Pingvinene jaktet tilnærmet bare på dagtid og hadde et dykkemønster som tilsvarte den bimodale utbredelsen til krillstimene. Jeg observerte bare noen få akustiske registreringer som kunne tilskrives pelssel (*Arctocephalus gazella*) og sjøfugl (ulike albatrosser og petreller).

Isfiskene som ble fanget i størst kvanta var: *Champscephalus gunnari*, *Chaenocephalus aceratus* og *Pseudochaenichtys georgianus*. Isfisken oppholdt seg i de dypere delene av vannmassene, med hovedtyngden av fisk i området 0-15m over bunnen. Isfisken migrerte opp fra bunnen på natten trolig for å jakte krill i pelagialen.

1. Innledning

Krill (*Euphausia superba*) er den dyrearten som er mest dominerende i Sørishavet, både med tanke på biomasse og som byttedyr for predatorer (Atkinson et al. 2001; Brierley et al. 2006; Atkinson et al. 2008). De fleste luftpustende predatorer og mange fisk i Sørishavet avhenger i stor grad av krill, enten direkte eller indirekte (Permitin 1970; Targett 1981; Kock 1985; Takahashi 1997; Barrera-Oro 2002). Det antarktiske økosystemet er unikt siden *E. superba* utgjør en direkte link mellom primærprodusenter og høyere trofiske nivåer (Marr 1962; Mackintosh 1973; Quetin and Ross 1991).

I de siste årene har det vært et stort fokus på krill, og hvordan mengden av krill varierer med tid og sted i Sørishavet. Årsakene til dette er både global oppvarming og en økt interesse fra fiskerier. De vil blant annet utnytte krillens omega-3 oljer i kosttilskudd for mennesker og pigmentet caroten og proteiner til kraftfôr for fiskeoppdrettsnæringen.

Siden krill spiller en så stor rolle i Sørishavets økosystem, er det nødvendig å bestandsestimere arten og forstå dens plass i økosystemet før det settes kvoter for fiskeriene. Dette er viktig for å forvalte populasjonen slik at det opprettholdes et bærekraftig økosystem. Kommersielle fangster på krillstimer kan påvirke den lokale tilgangen av byttedyr for områdets predatorer. Nylige bestandsestimeringer viser at det er mellom 36 og 44 millioner tonn krill i Scotia havet (inkludert Sør Georgia) (Trathan et al. 1995; Hewitt et al. 2004). Før det kan gis tillatelse til et økt fiske, er det nødvendig å utforme prosedyrer for å unngå for høyt fisketrykk i nærheten av koloniene til de luftpustende predatorer, og studere effektene av krill som migrerer / transporteres inn i regionen.

Som ett av Norges bidrag til Polaråret 2007/2008, ble Havforskningsinstituttet (IMR) sitt forskningsfartøy F/F G.O. Sars sendt til den sørlige halvkule. Tøktet ble kalt Antarctic Krill Estimation Survey (AKES) og utført i nært samarbeid med CCAMLR (Convention on the Conservation of Antarctic Marine Living Resources).

Jeg deltok på første del av tøkter som hadde hovedfokus rundt den sub-antarktiske øya Sør Georgia. Dataene samlet inn her danner grunnlaget for denne oppgaven. Dette området ligger utenfor den årlige utbredelsen av havisen og understøtter noen av de største forekomstene av krill i Sørishavet (Atkinson et al. 2001). Sør Georgia huser også verdens største populasjon av antarktisk pelssel, store kolonier av sydlig sjøelefant (*Mirounga leonina*), ulike pingvinarter og sjøfugl. Vi var i undersøkelsesområdet under den australske sommeren, rett etter at alle disse gruppene hadde fått avkom som måtte mates. I havområdene rundt Sør Georgia finnes det også hval. Siden disse predatorer i stor grad er avhengige av

krill som føde, er det spesielt viktig at man får kunnskap om hvor og når de jakter, slik at fiske kan foregå på en bærekraftig måte i disse områdene.

Bruk av ekkolodd står sentralt i mengdeestimering og studier av krillens biologi i Antarktis (Simmonds and MacLennan 2005; Brierley et al. 2006). I denne studien ble det også benyttet akustiske metoder til å samle inn data. Fordelen med akustiske studier er at det er forholdsvis enkelt og lite ressurskrevende å samle inn og analysere store datasett, samt å visualisere storskalafordelingen av ekkogivende organismer. Dette gjør det mulig å studere ekkogivende dyrs fordeling og atferd over store områder, forutsatt at man klarer å trekke ut den essensielle informasjonen fra ekkogrammene. Ekkolodd kan videre brukes til å se på småskalafordelinger både horisontalt, vertikalt og enkeltorganismers atferd til ulike tider på døgnet. En ulempe med slike akustiske studier er imidlertid at skrogmonterte ekkolodd har en blindsoner nær overflaten, og at organismer i blindsonen ikke blir registrert. For å undersøke om det forsvant mye krillbiomasse i den akustiske blindsonen, er det i denne undersøkelsen også benyttet en akustisk rigg kalt Search lander (SL). SL er utstyrt med et ekkolodd som ”ser” opp mot overflaten. På denne måten kan man direkte observere hvor mye biomasse som finnes i blindsonen til skrogmonterte ekkolodd.

For å forstå biologien til zooplankton er det nødvendig å kjenne til deres predatorer. I Antarktis innebærer dette at det er viktig å kjenne til fordeling, diett og svømmeatferd til både luftpustende predatorer og fiske predatorer. I tillegg til luftpustende predatorer som jakter ovenfra, utgjør demersale fisk en trussel nedenfra over sokkelområdet rundt Sør Georgia. Begge disse predatortypene undersøkes i oppgaven.

Et typisk trekk ved atferden til krill er at den opptrer i stimer (Marr 1962; Hamner et al. 1989; Hamner and Hamner 2000; Tarling et al. 2009). Det er generelt akseptert at krillstimene er mer kompakte på dagen og sprer seg ut i overflatelagene om natten (Witek et al. 1981; Zhou and Dorland 2004). Krill blir i hovedsak utsatt for predasjon fra luftpustende predatorer på dagtid og isfisk (*fam. Channichthyids*) som migrerer opp fra dypere vannmasser på nattetid. Det er likevel flere av Sørishavets predatorer som også utnytter natten til å jakte på krill. Spesielt er antarktisk pelssel (Croxall et al. 1985; Boyd et al. 1991; Boyd and Croxall 1992) og gulltoppingvin (Croxall et al. 1988) kjent for å jakte om natten.

For krill er det både fordeler og ulemper forbundet med stimdannelse (Ritz 1994). Stimfunksjonen kan hjelpe til med å lokalisere mat (matsøk) (Antezana and Ray 1983; Askenes and Giske 1993) eller partnere (Grunbaum 1998), minke individenes svømmekostnader via kollektiv slipstreaming (energibesparelse) (Nicol 1984; Ritz 2000) og fremskaffe beskyttelse mot predatorer (Ritz 2000). Innad i en krillstim vil det alltid bli dannet

et ugunstig internt mikromiljø med avfallsprodukter, redusert O₂, parasitter, sykdom og redusert mattilgang som avhenger av stimens størrelse og kompaktet (Lascara et al. 1999; Hamner and Hamner 2000). Et stort predasjonstrykk og predatorunnvikelse er generelt akseptert å være hovedårsaken til at krill danner og opprettholder stimer (Pitcher 1983; O'Brien 1987; Zhou and Dorland 2004; Cox et al. 2009).

Mange arter macrozooplankton i Sørishavet utfører døgnlige vertikale migrasjoner (DVM) der de gresser på alger i overflaten om natten. I områder med stort predasjonstrykk migrerer krillen ned i vannsøylen på dagen for å redusere predasjonsrisikoen. Denne typen atferd er kjent for krill i området rundt Sør Georgia (Godlewski and Klusek 1987; Miller and Hampton 1989; Demer and Hewitt 1995; Lascara et al. 1999; Siegel 2005; Taki et al. 2005; Brierley et al. 2006; Cresswell et al. 2009). DVM er også observert i området rundt Sør Georgia for andre arter zooplankton (Ward et al. 1995), inklusiv amfipoden, *T. gaudichaudii* (Kane 1966; Everson and Ward 1980) og ulike arter isfisk (Eastman 2005). Det er generelt akseptert at DVM er drevet av predatorunnvikelse. Alternative forklaringer, slik som metabolske gevinster ved vertikale vandring i temperatur-stratifiserte vannmasser, har ikke gyldighet i Sørishavet der vannmassene i stor grad er vertikalt homogene (Robinson 2003).

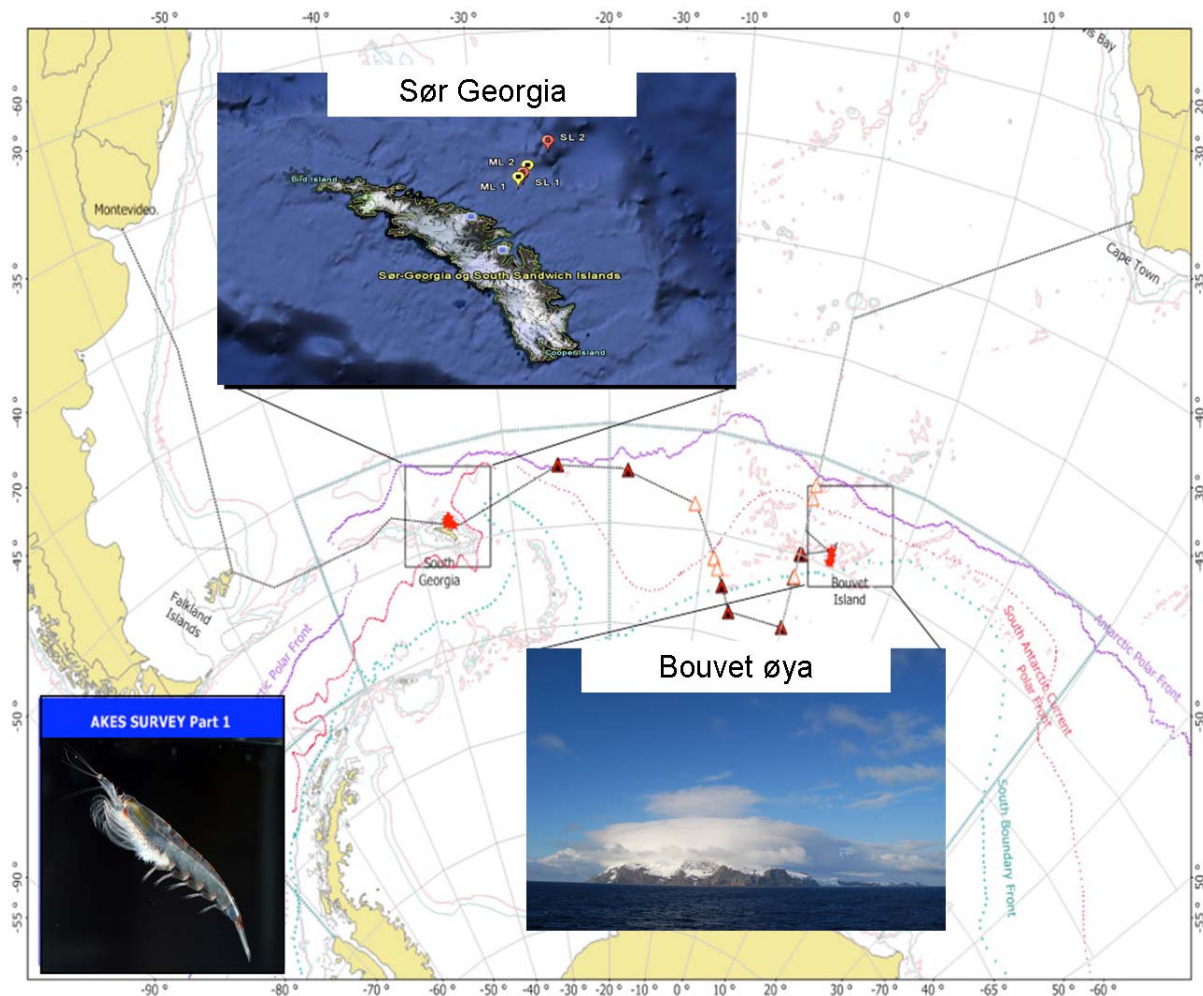
Hovedmålet med toktet var å finne bedre metoder for akustisk bestandsestimering av krill (*Euphausia superba*), samt å framskaffe grunnleggende data om det antarktiske økosystemet.

Mine undersøkelser bestod av en metodisk og en økologisk del. De metodiske undersøkelsene bestod i hovedsak av å undersøke i hvilken grad krill befant seg i den akustiske blindsonen for skrogmonterte ekkolodd. Hovedfokus i de økologiske undersøkelsene var å fastslå storskalafordelingen av krillens vertikale utbredelse i undersøkelsesområdet over kontinentalsokkelen nordøst for Sør Georgia. Jeg vil også analysere småskalafordelingen til krillen, slik som krillstimenens gjennomsnittsdyp, størrelse og frekvens i løpet av døgnet. De mønstrene som framkom ble vurdert, og forsøkt forklart, i forhold til: Miljøvariabler (temperatur, saltholdighet og føde (fluorescens/chl-a)), mengde, fordeling og atferd hos potensielle krillpredatorer. Krill forekommer til tider sammen med amfipoden *Themisto gaudichaudii*. Undersøkelser av *T. gaudichaudii* er derfor inkludert i denne oppgaven for å vurdere i hvilken grad de akustiske registreringer av *T. gaudichaudii* kan separeres fra krill. Jeg har også benyttet dataene som omhandler amfipoden til analyser av fordeling og atferd ut fra de samme drivkreftene som for krill.

2. Matriale og metode

2.1 Toktet

AKES 1 toktet (Antarctic Krill and Ecosystem studies) ble utført i regi av Havforskningsinstituttet (IMR: Institute for Marine Research, Norway) med forskningsfartøyet F/F G.O. Sars i perioden 02.01.08 til 14.02.08. Toktet var en del av det Internasjonale Polaråret 2007/2008 og startet i Montevideo, Uruguay og endte opp i Cape Town, Sør-Afrika.



Figur 1. Kart over AKES 1 toktrute. Områdene rundt Sør Georgia og Bouvetøya er forstørret, siden toktet hadde hovedfokus rundt disse øyene. Kartet over Sør Georgia viser posisjonene til utsetningene av Search landeren og Mini landeren (Iversen 2008) (se Fig. 3 for større bilde). (Foto: Kjartan Mæstad, IMR).

Langs toktruten ble det kontinuerlig samlet inn akustiske data og andre miljøparametere. Datagrunnlaget for denne oppgaven er samlet inn mellom $54^{\circ}16.017' S$ - $36^{\circ}68.884' V$ og $53^{\circ}38.700' S$ - $30^{\circ}85.166' V$ rundt Sør Georgia i perioden 18.-23. januar. Prøvetakingsområdet var over kontinentalsokkelen til Sør Georgia med et dyp fra 80 til 750m.

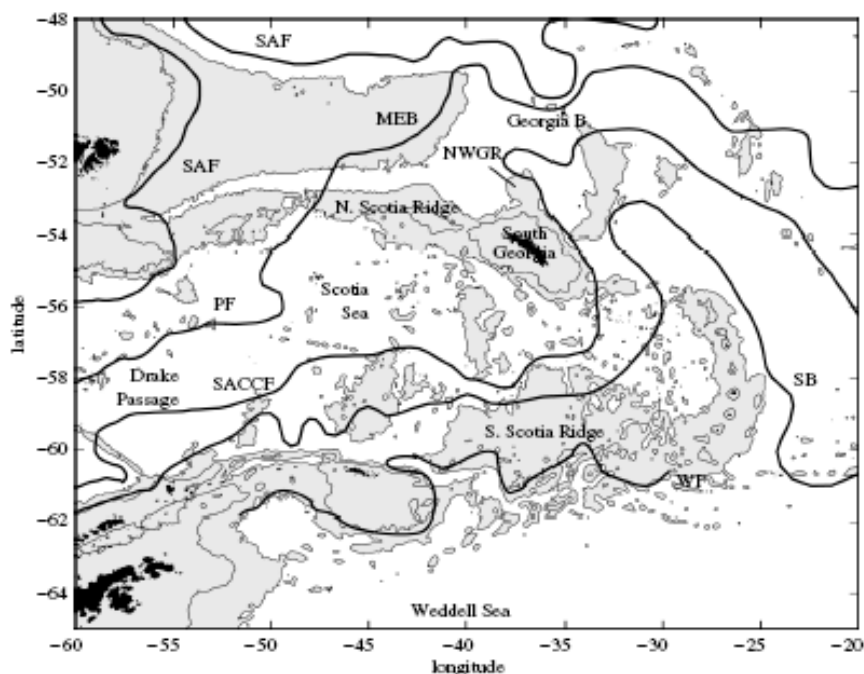
I tillegg til de akustiske dataene fra skrogmonterte ekkolodd på G.O. Sars, ble det satt ut to akustiske rigger kalt Search lander (SL) og Mini lander (ML). Disse var utstyrt med 38 kHz ekkolodd og ga oss akustiske registreringer fra en og samme lokalitet over tid.

De akustiske målingene ble supplementert med innsamling av miljøparametere (temperatur, saltholdighet og fluorescens/chl-a) og trålinger for å identifisere hvilke arter de ekkogivende strukturene bestod av.

2.2 Områdebeskrivelse

Sørishavet omgir det antarktiske kontinentet og strekker seg nordover til polarfronten (PF) som omgir kontinentet langs breddegrader som varierer mellom 47° og 63° S. Her møter det kalde antarktiske overflatevannet varmere sub-antarktiske vannmaser i en bevegelig overgangssone på mellom 30 og 50km. Polarfronten karakteriseres av et skarpt temperaturskille på 2-3°C mellom disse vannmassene og virker som en biologisk barriere. Dette gjør Sørishavet til et stort lukket økosystem med små temperaturvariasjoner (Collins and Rodhouse 2006).

Sør Georgia er en sub-antarkisk øy som ligger i forlengelsen av Scotia Ridge, sør for PF og nord for South Antarctic Circumpolar Current Front (SACCF) i den atlantiske sektoren av Sørishavet (Murphy et al. 2007).



Figur 2. Scotia havet og de omkringliggende områdene. Kartet viser de generelle posisjonene til front systemene i relasjon til bunntopografi. SAF, Sub-Antarctic Front; PF, Polar Front; SACCF, Southern Antarctic Ccircumpolar Front; SB, Southern Antarctic Circumpolar Current Boundary; WF, Weddel Front; MEB, Maurice Ewing Bank; NWGR, North West Georgia Rise. (Figur hentet fra Murphy et al (2007).

Sør Georgia ligger i et område som vanligvis er nord for den årlige utbredelsen av havisen (Atkinson et al. 2004). Havstrømmene går østover og domineres av Antarctic Circumpolar Current (ACC) og vannmasser fra Weddel-Scotia Confluence (WSC). (Atkinson et al. 2001; Murphy et al. 2007). ACC styres nordover av den undersjøiske Scotia fjellryggen og supplerer lavere breddegrader med polart vann. Om sommeren inneholder ACC mye zooplankton og krill, som representerer en viktig tilførsel til næringsnettene rundt Sør Georgia og de nordlige delene av Scotia-havet (Murphy et al. 2007).

Havområdene rundt øya karakteriseres av høy biomasse, stor produktivitet av fyttoplankton og zooplankton og understøtter noen av de høyeste konsentrasjonene av krill og deres landbaserte predatorer som pingvin, sel og sjøfugl i Sørishavet (Collins and Rodhouse 2006). Årsaken til denne høye produktiviteten, sammenlignet med den lave produktiviteten som er vanlig i den atlantiske sektoren av Sørishavet, er uklar til tross for at det har vært forsket på dette fenomenet siden Discovery-ekspedisjonen på 1920 tallet (Atkinson et al. 2001).

Det er generelt akseptert at krillpopulasjonen rundt Sør Georgia ikke er bærekraftig (Marr 1962; Mackintosh 1972; Everson 1977) og at den blir transportert hit med ACC (Hofmann et al. 1998; Murphy et al. 1998; Watkins et al. 1999). Fordelingen og krillmengden i havområdene rundt Sør Georgia avhenger derfor av tilførselen fra ACC (Hofmann et al. 1998; Murphy et al. 1998; Brierley et al. 1999).

Den lokale fordelingen av krillen i nærområdene til Sør Georgia er et resultat av samspill mellom adveksjon (transport med vannmasser) og krillens atferd, som varierer i både tid og rom (Murphy et al. 2004). En kombinasjon av stor krillimport fra havstrømmer, høy biologisk produktivitet, kompleks oseanografi og lokale tilførsler av næringsstoffer er årsaker som kan forklare den høye tettheten av krill i havområdene rundt øya (Atkinson et al. 2001).

Havområdene over og utenfor sokkelen til Sør Georgia kjennetegnes av varierende temperatur, saltholdighet, strømhastigheter, fyttoplanktonbiomasse, zooplanktonbiomasse og næringsinnhold på grunn av den kombinerte innflytelsen fra fjerne og lokale prosesser (Whitehouse et al. 1999; Atkinson et al. 2001; Meredith et al. 2005; Brierley et al. 2006). Jo lengre fra land men beveger seg, jo mindre framtrædende blir de lokale prosessene.

Vannmassene over sokkelen domineres i større grad av lokale forhold slik som ferskvannstilførsel fra land og solens oppvarming av mer stillestående vannmasser (Brandon et al. 1999; Brandon et al. 2000; Meredith and King 2005). Dette gjør at vannmassene her nesten alltid har mindre saltinnhold og større vertikale temperaturgradienter enn vannmassene utenfor sokkelen (Whitehouse et al. 1996). De øverste 200m av vannsøylen utenfor sokkelen

domineres i all hovedsak av ACC, med et tykt underliggende lag av næringsrikt Circumpolart Deep Water (CDW) (Whitehouse et al. 1996).

Overgangssonen mellom vannmassene utenfor og innenfor sokkelen kan være gradvis eller markant (Brandon et al. 1999; Brandon et al. 2000; Meredith and King 2005).

2.3 Miljøparametere

Det ble tatt 9 CTD – profiler (konduktivitet/saltholdighet, temperatur og dyp) med stasjonsnummer 7-15 i undersøkelsesområdet. CTD-sonden var utstyrt med temperatur sensor, konduktivitets sensorer, Chelsea Aquatracker III fluorometer og en SeaBird oksygen sensor (SBE43). Det ble også tatt vannprøver fra forskjellige dyp som ble brukt til å se på vannets fysiske karakter, samt biologisk innhold (fyto- og zooplankton).

2.4 Akustikk

2.4.1 Kort om akustikk

Det ble foretatt kontinuerlige akustiske registreringer gjennom hele toktet. Et ekkolodd er en aktiv sonar som sender ut lydimpulser (ping) i vannsøylen fra en svinger, og måler tiden det tar før lyden reflekteres tilbake fra et objekt. Når en vet lydens hastighet i vann, kan en finne ut hvor langt unna objektet er. Siden lydens hastighet i vann avhenger av vannets fysiske karakter (temperatur, saltholdighet og dyp) (MacLennan and Simmonds 1992) ble ekkoloddene kalibrert for antarktiske vannmasser før de akustiske registreringene på toktet startet.

Ekkoloddet måler også hvor mye lyd som blir reflektert tilbake til svingeren. Lydintensiteten kan enten beregnes som TS (target strength) eller S_v (volumtilbakespredning). TS beskriver tilbakespredningen fra et enkelt objekt, mens S_v beskriver tilbakespredningen fra et volum. Summen av all tilbakespredning fra alle objekter (TS) utgjør volumtilbakespredningen (S_v).

Lydimpulsene reflekteres tilbake med forskjellig intensitet når de treffer objekter med ulike egenskaper. Et objekts evne til å reflektere lyd er gitt av organismens tilbakespredningsareal (σ). Tilbakespredningsarealet måles som TS og avhenger av ekkoloddets lydfrekvens (kHz) og av objektets størrelse, fysiske egenskaper (form, overflate, svømmeblære osv.), atferd og stilling i vannsøylen (tiltvinkel) (MacLennan and Simmonds 1992; Torgersen 1995).

TS og S_v angis som desibelverdier på logaritmisk form. En forskjell på 3 dB utgjør en dobling av lydintensiteten. TS er direkte knyttet til σ , og en organismes tilbakespredning er definert som $TS = 10 \log (\sigma/4\pi)$ (MacLennan and Simmonds 1992). S_v øker med antall objekter og objektenes TS. Forutsatt at alle objekter i et gitt volum vann har lik TS, kan tettheten av objekts (ρ) beregnes ut fra $S_v = TS + 10 \log \rho$, $\rho = \text{individer/m}^3$ (MacLennan and Simmonds 1992). Mengdeestimering med ekkolodd av en art gjøres ved å dele S_v på TS. S_v er definert slik at hvis TS og S_v er like, er tettheten av organismer 1 pr m^3 .

Ekkoloddene på G.O. Sars, SL og ML er split beam ekkolodd. Dette betyr at i tillegg til å måle avstand og ekkostyrke, er det også mulig å måle organismens horisontale posisjon. Dette gjøres forenklet ved å måle tidsforskjellen mellom ekkot på forskjellige steder i svingeren (MacLennan and Simmonds 1992). For å unngå interferens mellom de ulike ekkoloddene er det viktig å holde avstand. Skipet, SL og ML må være minimum 2 nautiske mil fra hverandre for å unngå interferens.

Et ekkolodd kan enten være festet direkte til et skipsskrog eller plassert på en rigg. Ekkoloddet kan brukes til å se opp eller ned i vannsøylen for å beskrive fordelingen og atferden til både zooplankton, fisk og luftpustende dykkende predatorer.

Resultatene fra ekkoloddet blir presentert som ekkogrammer, et plott med tid langs x-aksen, avstand fra svingeren på y-aksen og med ekkostyrken som farge. Organismene som observeres på ekkogrammene kan identifiseres på en rekke måter. Fangst i ekkolagene er den mest brukte metoden til å identifisere de forskjellige akustiske strukturene. Vanskeligheter med denne metoden er at det nesten alltid blir en tidsforskjell mellom de akustiske målingene og trålfangsten. Enkelte større organismer (fisk og zooplankton) kan også aktivt unnsnippe trålen.

Organismene på ekkogrammene kan gjenkjennes både ved bruk av TS-verdier, S_v -verdier og akustisk signatur (form, visuell gjenkjennelse og plassering i vannsøylen). Hvis disse strukturene bekreftes av for eksempel tråldata, har en gode muligheter til å vite hvilke dyr det er snakk om og kjenne dem igjen på ekkogrammene.

Sammenligning mellom forskjellige akustiske frekvenser kan også hjelpe for å skille organismer fra hverandre. Mindre dyr oppdages ikke på lavere frekvenser. Tettheter av små zooplankton blir ikke registrert på 38 kHz ekkolodd, men registreres gjerne som diffuse strukturer på 120kHz ekkolodd. Krillen og den hyperiide (pelagiske) amfipoden *Themisto gaudichaudi* er tilnærmet de eneste gruppene av zooplankton med tilstrekkelig størrelse og forekomst til å gi nevneverdige registreringer på et 38 kHz ekkolodd i områdene rundt Sør

Georgia (Hardy and Gunter 1935; Marr 1962; Hamner et al. 1989; Miller and Hampton 1989; Pakhomov and McQuaid 1996a; Hamner and Hamner 2000; Tarling et al. 2009).

For å skille krill fra andre organismer, har jeg brukt Madureira et. al (1993a) sin beskrivelse av forskjeller i gjennomsnitts S_v – verdier mellom 120 og 38 kHz. På bakgrunn av forskjellen kan en utpeke ekkoene fra organismer med forskjellige fysiske karakterer.

Følgende kriterier ble brukt for å gruppere de akustiske dataene i 3 biologiske kategorier:

Hvis forskjellen mellom $S_{v\ 120\text{kHz}} - S_{v\ 38\text{kHz}} =$

- < 2 dB, er det nektoniske organismer større enn krill (fisk).

- mellom 2 og 12/16 dB, er det krill.

- > 12/16 dB er det zooplankton mindre enn krill (f.eks *T. gaudichaudii*)

(Madureira et al. 1993b; Brierley and Watkins 1996; Watkins and Brierley 2002; Hewitt et al. 2004b; Collins et al. 2008)

Fisk uten svømmeblære vil i noen tilfeller falle innenfor grensene til krill (Collins et al. 2008), men de stedene dette har vært tilfellet har jeg også sett på den akustiske signaturen for å bestemme de akustiske registreringene. Ved å sammenligne disse resultatene med tråldata har jeg prøvd å verifisere hvilke organismer de forskjellige ekkolagene består av.

2.4.2 Akustisk utstyr

Skrogmonterte ekkolodd

G.O. Sars er utstyrt med split beam ekkolodd av typen Simrad EK60 (Simrad 2009). De akustiske målingene ble gjort på frekvensene 18 kHz, 38 kHz, 70 kHz, 120 kHz, 200 kHz, og 333 kHz. Alle frekvensene ble kalibrert i henhold til de pulslengder og frekvenser som skulle benyttes under et fire dagers opphold i Strømnes Bay på Sør Georgia (se Fig. 3).

Ekkoloddene er montert på en senkekjøl 7-8m under havoverflaten. Data fra de 10 meterne som er nærmest svingeren benyttes ikke, og totalt sett gir dette en akustisk sone uten dekning (blindsone) i de øverste 20m av vannsøylen.

Skrogekkoloddene logget kontinuerlig i løpet av hele toktet, og dataene ble lagret på skipets server. I denne oppgaven blir bare data fra 38 kHz analysert videre, mens 120 kHz ble brukt som referanse for å skille organismer akustisk fra hverandre.

Search lander (SL)

SL var utstyrt med 38 kHz split beam ekkolodd av typen Simrad EK60 (Simrad 2009) med svingeren rettet opp mot overflaten. SL ble ikke kalibrert på grunn av tidsmangel slik at standard verdier fra produsenten ble benyttet.

Landeren ble satt ut på to forskjellige posisjoner (Tab.1). På begge posisjonene var det en akustisk utløser direkte festet til riggen, 4m over bunnen. Ekkoloddet dekket dermed hele vannsøylen opp til overflaten, utenom de 10-15m nærmest bunnen.

Ekkoloddet logget kontinuerlig mens det var satt ut og dataene ble lagret i landerens hardisk.

Mini lander (ML)

Denne landeren var utstyrt med 38 og 200 kHz split beam ekkolodd av typen Simrad EK60 (Simrad 2009) med svingere rettet nedover. ML ble kalibrert i Strømmes Bay på Sør Georgia og satt ut på to forskjellige posisjoner (Tab.1).

På begge posisjonene ble ML satt ut med en akustisk utløser festet til 110m nylontau, og med en kalibreringskule (CU60), et objekt med kjent ekkostyrke, hengende som referanse 15m under svingeren. Under begge utsetningene var det planlagt at landeren skulle stå 40m under overflaten. Ved posisjon 1, ble den hengende på 25m dyp. Dette resulterte i en del bevegelse i riggen, noe som igjen førte til støy på de akustiske dataene. På posisjon 2 ble landeren hengende på 51m dyp. Det ble da mindre bevegelse i riggen, og mindre støy på de akustiske dataene.

Ekkoloddet logget kontinuerlig mens det var satt ut og de akustiske dataene ble lagret i landerens hardisk. I denne oppgaven blir bare data fra 38 kHz analysert.

Tabell 1. Tidspunkter (UTC) og posisjoner for utsetningene av de ulike akustiske riggene. SL og ML ble satt ut med minimum 2 nautiske mil mellom hverandre for å unngå interferens mellom de akustiske signalene.

Utsetning	Ut	Opp	Dyp	Svingerens høyde over bunn	Pingrate	Breddegrad	Lengdegrad
SL1	19.01.08-05:00	20.01.08-19:02	206m	4m	0,5 sek	53° 53.555' S	36° 28.734' V
SL2	20.01.08-23:44	22.01.08-13:30	574m	4m	2,3 sek	53° 41.349' S	36° 20.790' V
ML1	19.01.08-03:13	20.01.08-20:43	181m	158m	0,7 sek	53° 53.251' S	36° 30.412' V
ML2	20.01.08-16:14	22.01.08-15:36	176m	125m	0,5 sek	53° 50.827' S	36° 27.439' V

2.5 Biologiske registreringer og opparbeiding av prøver

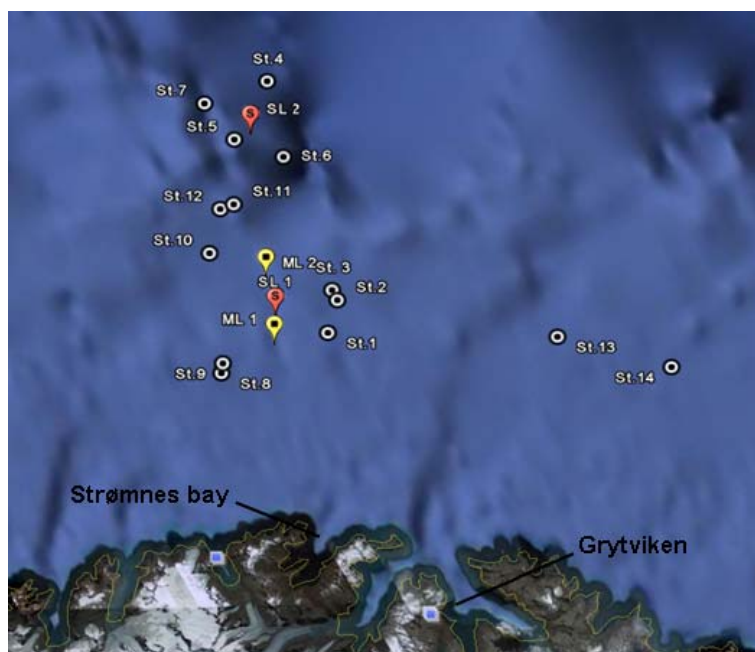
Tråling ble utført for å identifisere akustiske strukturer, bestemme vertikalfordeling av makrozooplankton, finne artssammensetningen og for å skaffe prøver for videre analyser. Det ble også trålt for å estimere biomassen til de forskjellige organismene. Makrozooplankton og små fisk ble samlet ved bruk av en krilltrål og en makroplanktontrål, mens større organismer og fisk ble samlet med en Åkratrål. Trålhastigheten var 2-3 knop, mens dyp og tid var avhengig av dybden og de akustiske registreringene (Tab. 4).

Krilltrålen er en pelagisk trål og ble brukt til biomasseestimering. Den har en åpning på 6x6m, er 45m lang, og har to lag med nett. Det indre har 3mm maskestørrelse, og det ytre større maskevidde for styrke og beskyttelse. På enden av trålen var det festet en "Multi Sampler" (MS). MS'en var utstyrt med 5 nett med en åpning på 1m² som kan åpnes og lukkes akustisk i rekkefølge fra skipet (Engas et al. 1997). Disse nettene er 15m lange og har en maskevidde på 3mm. Det første nettet åpnes når trålen er på ønsket startdyp. På bakgrunn av de akustiske registreringene ble tids- og dybdeintervaller bestemt for de 5 nettene.

Macroplanktontrålen er en tradisjonell pelagisk trål med en åpning på litt over 8x8m. Den siste delen av trålen består av fire seksjoner med maskestørrelse på 20, 10, 4, og 3mm. med henholdsvis åpningsareal på 68, 55, 31, og 12m²

Åkratrålen er også en tradisjonell pelagisk trål med minkende maskestørrelse fra åpningen til enden, bare med større åpning (25x25m) og grovere maskestørrelse enn makroplanktontrålen (Wenneck et al. 2008).

Trålfangstene ble opparbeidet om bord på båten av havforskningsinstituttets personell. Fangstene ble veid og sortert i henhold til taxa (dyregruppe) og dyp. Hvis fangstene var store, ble det tatt subsamples. Krillen ble sortert til artsnivå. *E. superba* ble kjønns-, stadiestemt og lengdemålt. Videre ble prøvene fiksert på formalin, alkohol og fryst alt etter hvem som skulle analysere prøvene, og hva de skulle brukes til.



Figur 3. Posisjonene til utsetningene av Search landeren og Mini landeren (se Tab. 1 for landerposisjonene). Den første utsetningen er merket som SL1 og ML1 og den andre SL2 og ML2. Trålstasjon 1-14 er også merket av (se Tab. 4 for trål posisjonene).

2.6 Beregning av tidspunkter for soloppgang og solnedgang

Soloppgang og solnedgangsdata ble hentet fra U.S. Department of Commerce, National Oceanic & Atmospheric Administration Research (SRRB 2008) og viser UTC-tid (Coordinated Universal Time).

De akustiske dataene ble delt i dag og natt. Siden soloppgang og solnedgang varierte under 10 min (Tab. 2) i perioden 18.-23. januar, valgte jeg å sette soloppgang til 06:30 og solnedgang til 22:40. Data fra en time før og etter soloppgang og solnedgang ble fjernet. Når overgangssonene mellom dag og natt fjernes på denne måten, kan man tydeligere se om det er forskjell i organismenes atferd dag og natt. Dagdata omhandler tidsrommet mellom 07:30-20:30 og nattdata tidsrommet mellom 22:40-05:30.

Tabell 2. Tidspunkter for soloppgang og solnedgang i undersøkelsesperioden vist i UTC-tid. Soloppgang varierte med 10 minutter og 20 sekunder, mens solnedgangen varierte med 7 minutter og 34 sekunder. Undersøkelsen ble avsluttet rundt 04:00 den 23. januar. Det er derfor ingen verdier for soloppgang og solnedgang her.

Dato	Soloppgang	Solnedgang
18.01.2008	06:23:41	22:47:09
19.01.2008	06:26:15	22:42:51
20.01.2008	06:28:29	22:42:47
21.01.2008	06:30:23	22:43:25
22.01.2008	06:32:21	22:40:43

2.7 Analyse og databehandling

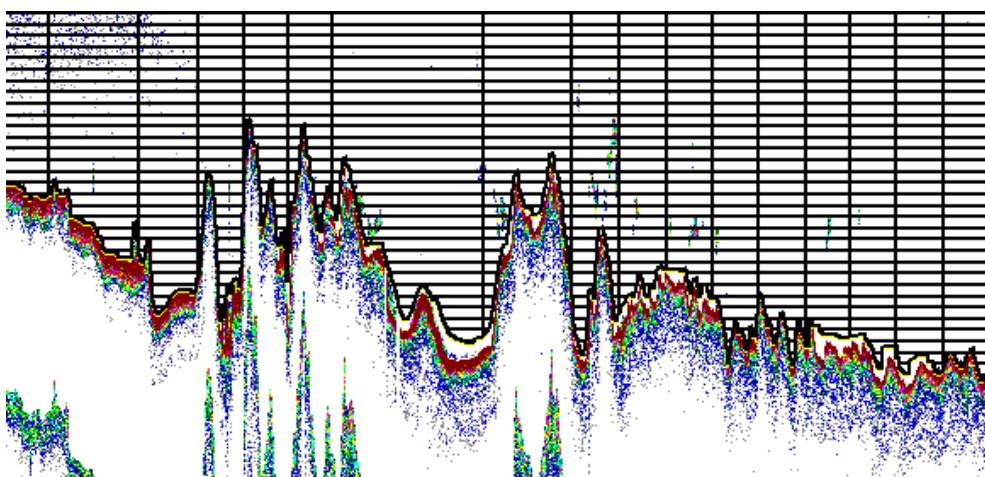
Etterbehandlingen av de akustiske dataene ble gjort med Software programmet Sonar 5 Pro (Balk and Lindem 2008/2009). Ved hjelp av Sonar 5 ble dataene vurdert og det ble bestemt hva de forskjellige akustiske strukturene mest sannsynlig var. Data som var påvirket av akustisk støy fra skipets propeller (luftbobler), annet akustisk utstyr, prøvetaking, tråling eller dårlig vær ble fjernet fra analysene. Tallmaterialet Fra Sonar 5 ble importert videre til Microsoft Excel og statistikkprogrammet R for Windows til videre analyser.

2.7.1 Integrering

De akustiske dataene ble integrert ved å dele vannsøylen opp i et rutenett. Rutene hadde en vertikal høyde på 10m og en varighet på 10minutter (Fig. 4). For hver av rutene ble S_v -verdiene (gjennomsnittlig volumtilbakespredning) regnet ut automatisk av Sonar 5. De gjennomsnittlige S_v -verdiene gir den vertikale akustiske tilbakespredningen i vannsøylen i løpet av et døgn. Tabell 3 viser innstillingene som ble brukt i Sonar 5 under integreringene.

Tabell 3. Integrerings innstillinger brukt i Sonar 5 for de ulike akustiske dataene. Range er avstand fra svingeren.

Utstyr	Tersklng (SED)	Integrert range	Horisontal lengde	Vertikal høyde
Skrogekkolodd	-75 dB	20-310m	10min	10m
SL1	-85 dB	100-200m	10min	10m
SL2	-90 dB	5-560m	10min	10m
ML1	-80 dB	5-110m	10min	10m
ML2	-80 dB	5-110m	10min	10m



Figur 4. Rutenett fra software programmet Sonar 5 som viser integreringsintervallene (vertikal høyde på 10m og horisontal lengde på 10min). Årsaken til at den horisontale lengden på rutene varierer, er at båten beveger seg med ulik hastighet.

2.7.2 Vektet middel dyp (WMD)

Vektet middeldyp viser hvor i vannsøylen tyngdepunktet av biomassen befinner seg i løpet av døgnet. Vektet middeldyp ble regnet ut fra de integrerte S_v -verdiene med formelen $WMD = \frac{\sum s_{vi} D_i}{\sum s_{vi}}$, der s_{vi} er s_v "i det i -ende dybdeintervallet" og D_i er gjennomsnittsdypet i dybdeintervallet. Ved å sammenligne vektet middeldyp for forskjellige tider av døgnet, kan man studere døgnvandring.

2.7.3 Målinger av krillstimer

Forekomst, dyp og vertikal utstrekning av krillstimene ble registrert gjennom døgnet ved hjelp av "mouse tip logger" i Sonar 5. For å gjøre målingene jevnest mulig mellom de ulike ekkodataene ble alle stimene målt med terskling -75dB på ekkogrammene til 38kHz. Dybden til en krillstim ble satt til å være gjennomsnittet av maks- og minimumsdypene. Dette gjør at en får få stimer som er helt i vannoverflaten. (f.eks en stim fra 10-100m, ender med en dybde på 55m).

2.7.4 Registreringer av luftpustende predatorer

Predatorenes dykkedyp ble målt på dykkets maksdyp med funksjonen "mouse tip logger" i Sonar 5 (terskling -90dB) på ekkodataene til SL. Var det flere predatorer som dykket i nær tilknytning til hverandre ble disse bare registrert som ett målepunkt. Hvis en ikke kunne observere noe vendepunkt / maksdyp for predatordykket ble disse resultatene utelatt.

2.7.5 Target tracking

For å se på fiskeadferden gjennom døgnet utførte jeg automatisk target tracking av enkeltfisk på de akustiske dataene til ML2 i Sonar 5 (terskling -80dB). Ved å utføre target tracking følger man posisjonen til en enkeltorganisme over tid, og kan da observere dens adferd og se hvilket dyp den befinner seg på.

2.7.6 Statistikk

Kolmogorov-Smirnov test (KS-test) er en ikke-parametrisk test. Ikke parametrisk statistikk stiller ikke så strenge krav til datasettet og er en robust test for ikke normalfordelte data som tar lite hensyn til "uteliggere" i datamaterialet.

Student's t-test (T-test) er en parametrisk test. Den brukes til å teste om gjennomsnittsverdier i et normalfordelt datasett er signifikant forskjellige fra hverandre.

3. Resultater

3.1 Vannmassefordelinger / hydrografi

I hele undersøkelsesområdet var det et skille mellom et varmere, ferskere, mer klorofyllrikt overflatevann og de underliggende vannmassene. De fleste CTD profilene bortsett fra de stasjonene som lå nærmest land, viste jevnt over like trender med en viss variasjon i målingene (Fig. 5).

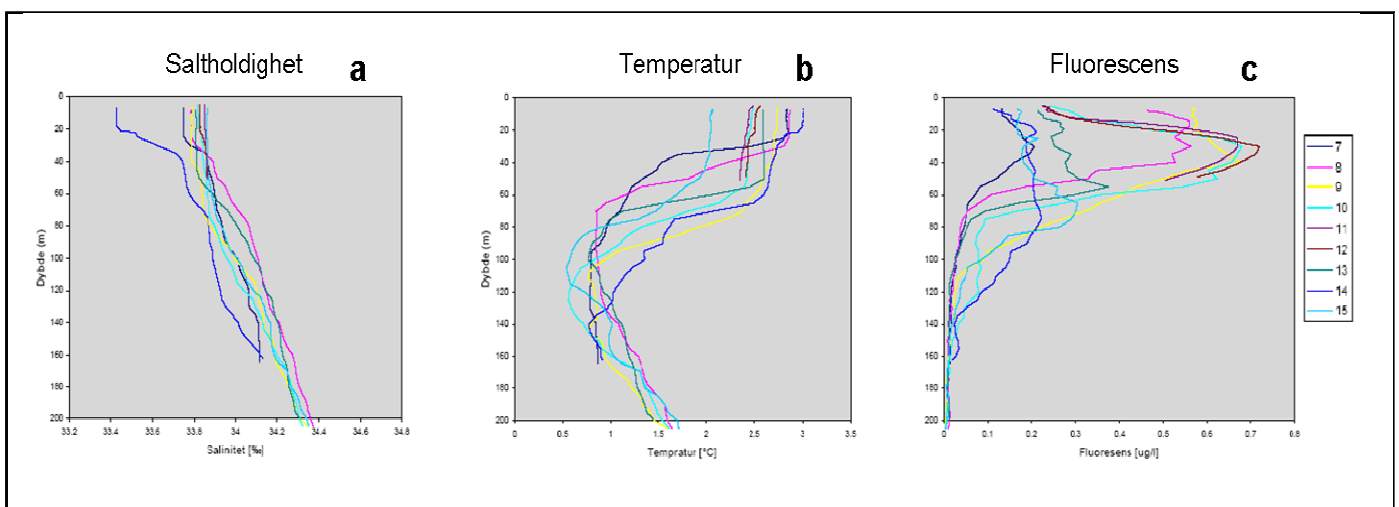
Saltholdigheten var relativt konstant innenfor undersøkelsesområdet og alle profilene viste en gradvis økning med dypet. I de øverste 25m lå målingene mellom 33,75 og 33,86‰, bortsett fra stasjon 14 som hadde 33,4‰.

Temperaturen var høyest i overflaten (2-3 °C), med en termoklin (temperaturskille) som varierte mellom 30 og 90m. De kaldeste vannmassene var mellom 90-150m (minimum 0,5 °C).

Stasjonen nærmest land (St. 14) skilte seg ut med de varmeste og ferskeste målingene i de 50 øverste metrene av vannsøylen. Det var også den eneste profilen som viste en haloklin (saltholdighetsskille) mellom 20 og 40m.

Fluorescensmålingene var høyest over termoklinen innenfor hele undersøkelsesområdet, men verdiene var gjennomgående forholdsvis lave. Maksimumsverdiene på alle stasjonene lå rundt 30-40m (0,18-0,72 µg chla/l). På 100m varierte målingene mellom 0,03 og 0,15 µg chla/l, for så å falle ytterligere og stabilisere seg under 200m (0,005 µg chla/l).

Under 200m var målingene for både saltholdighet, temperatur og fluoresens stabile.



Figur 5. Salt- (a) temperatur- (b) og fluorescensprofilene (c) ved CTD stasjonene 7-15.

3.2 Fangster og identifikasjon av ekkolag

3.2.1 Trålfangster

Havforskningsinstituttets tråldata fra undersøkelsesområdet er fremdeles ikke ferdig systematisert. Jeg kommer derfor bare til å gjengi hovedtrekkene fra fangstene og gi et innblikk i hva som var målet med de ulike tråltrekkene (Tab. 4). Trålingene hadde to mål. Det ene var å undersøke vertikalfordelingen til macrozooplankton, mens det andre var for å identifisere ulike akustiske strukturer for å finne ut av hva vi observerte på ekkogrammene.

Tråldata fra Havforskningsinstituttet viste at det var *E. superba* som dominerte i biomasse i undersøkelsesområdet. Krillstimene bestod kun av *E. superba* og befant seg for det meste i de øverste 100m av vannsøylen. Krill befant seg i alle dybdeintervallene det ble trålt i (0-500m), men mengdene ble redusert kraftig jo dypere det ble trålt.

T. gaudichaudii var også en framtrædende del av macrozooplanktonet i undersøkelsesområdet. Den forekom for det meste i tette ansamlinger i et belte som varierte mellom 20 til 60m. Trålfangstene på dette akustiske laget ga oss tilnærmet bare *T. gaudichaudii*. På de dypere tråltrekkene fikk vi også betydelige mengder *T. gaudichaudii*.

Den mesopelagiske fisken *Electrona antarctica* ble kun fanget i større kvanta på dypt vann utenfor den grunne sokkelen. Her fikk vi flest individer i de dypeste trålhalene mellom 200 og 500m. Over sokkelen ble det kun fanget noen få individer av *E. antarctica*.

Voksen isfisk ble kun fanget i tråltrekk nær bunnen. De vanligste artene var *Champocephalus gunnari*, *Chaenocephalus aceratus* og *Pseudochaenichtys georgianus*.

Det var i tillegg flere andre krillarter som ble fanget i trålene (*Euphausia frigida*, *Euphausia triacanta* og *Thysanoessa macrura*), men disse utgjorde kun små mengder, både i vekt og antall. Vi fikk også små mengder Scyphozoa, med *Periphylla periphylla* og *Atolla atolla* som de mest framtrædende artene.

Ut fra trålfangstene kan en si at *E. superba*, *T. gaudichaudii*, isfiskene *C. gunnari*, *P. georgianus* og *C. aceratus* og den mesopelagiske fisken *E. antarctica* var de mest framtrædende organismene i undersøkelsesområdet som jeg kan forvente å se på ekkogrammene.

Tabell 4. Oversikt over de ulike trålingene som ble gjort i undersøkelsesområdet, og hva som var målet med dem. Med identifikasjon av de ulike artene mener jeg at det ble trålt spesifikt på akustiske strukturer for å finne ut av hva de bestod av.

Trål	St.nr	Dato	Tid	Breddegrad	Lengdegrad	Dyp	Kommentar
Åkratrål	1	18.01.2008	16:39-16:45	53 56.150' S	36 24.290' V	105-75m	Akustisk verifikasjon av krill
Makroplanktontrål	2	19.01.2008	11:57-11:59	53 54.400' S	36 21.540' V	20-0m	Akustisk verifikasjon av krill
Krilltrål	3	19.01.2008	13:17-15:21	53 53.619' S	36 21 473' V	200-20m	Vertikalfordeling av macrozooplankton, nett 1-5
Krilltrål	4	20.01.2008	07:47-08:48	53 38.510' S	36 16.050' V	500-0m	Vertikalfordeling av macrozooplankton, nett 1-5
Makroplanktontrål	5	20.01.2008	14:27-14:34	53 41.160' S	36 22.450' V	26-20m	Akustisk verifikasjon av krill
Krilltrål	6	21.01.2008	00:37-00:41	53 43.720' S	36 18.720' V	40-30m	Akustisk verifikasjon av krill
Krilltrål	7	21.01.2008	06:16-06:20	53 38.010' S	36 23.290' V	30-20m	Akustisk verifikasjon av <i>T. gaudichaudii</i>
Krilltrål	8	21.01.2008	17:15-17:44	53 55.400' S	36 36.930' V	200-0m	Vertikalfordeling av macrozooplankton, nett 1-5
Krilltrål	9	21.01.2008	22:44-23:13	53 54.835' S	36 36.227' V	94-25m	Akustisk verifikasjon av <i>T. gaudichaudii</i>
Åkratrål	10	22.01.2008	03:11-03:41	53 47.580' S	36 31.290' V	210-200m	Akustisk verifikasjon av isfisk
Makroplanktontrål	11	22.01.2008	06:31-06:52	53 45.180' S	36 26.150' V	55-35m	Akustisk verifikasjon av krill
Krilltrål	12	22.01.2008	10:53-11:30	53 45.061' S	36 27.704' V	233-225m	Akustisk verifikasjon av <i>T. gaudichaudii</i>
Makroplanktontrål	13	22.01.2008	21:52-21:57	54 03.330' S	36 02.230' V	35-25m	Akustisk verifikasjon av krill
Krilltrål	14	23.01.2008	02:48-03:00	54 08.630' S	35 52.860' V	225-170m	Akustisk verifikasjon av isfisk

3.2.2 Visuelt observerte luftpustende predatorer

I undersøkelsesområdet observerte jeg følgende luftpustende predatorer; antarktisk pelsseel, sydlig sjøelefant, gulltoppingvin, bøylepingvin (*Pygoscelis papua*), adeliepingvin (*Pygoscelis adeliae*), kongepingvin (*Aptenodytes patagonicus*), vandrealbatross (*Diomedea exulans*), black-browed albatross (*Diomedea melanophris*) og antarktisk skarv (*Phalacrocorax bransfieldensis*).

3.3 Ekkoidentifikasjon av organismer i undersøkelsesområdet

3.3.1 Storskalaforordeling av organismer fra skrogmonterte ekkolodd

Ekkonstruktorene ble identifisert ved hjelp av deres akustiske signatur, TS-verdier og differansen mellom 120 og 38 kHz i den grad det var mulig. For å verifisere ulike ekkolag ble det utført kontrolltrålinger for å bestemme hvilke arter de forskjellige lagene/stimene bestod av.

I de påfølgende skrog-ekkoagrammene (Fig. 6-8) vil jeg vise hovedtrekkene fra de akustiske registreringer i havområdene rundt Sør Georgia og identifisere de ulike komponentene så godt det lar seg gjøre.

Krill var den arten det ble fanget desidert størst biomasse av i trålene. Dette fremgår også av de akustiske registreringene. Under hele toktet så vi ulike former for krillforekomster. Det ble gjort mange trålinger på disse akustiske registreringene (Trål St. 1,2,5,6,11 og 13), og vi fikk tilnærmet bare krill i disse fangstene. Den akustiske signaturen, TS-verdier og differansen mellom 120 og 38 kHz (2-12/16dB) tyder også på at krillen utgjorde disse registreringene.

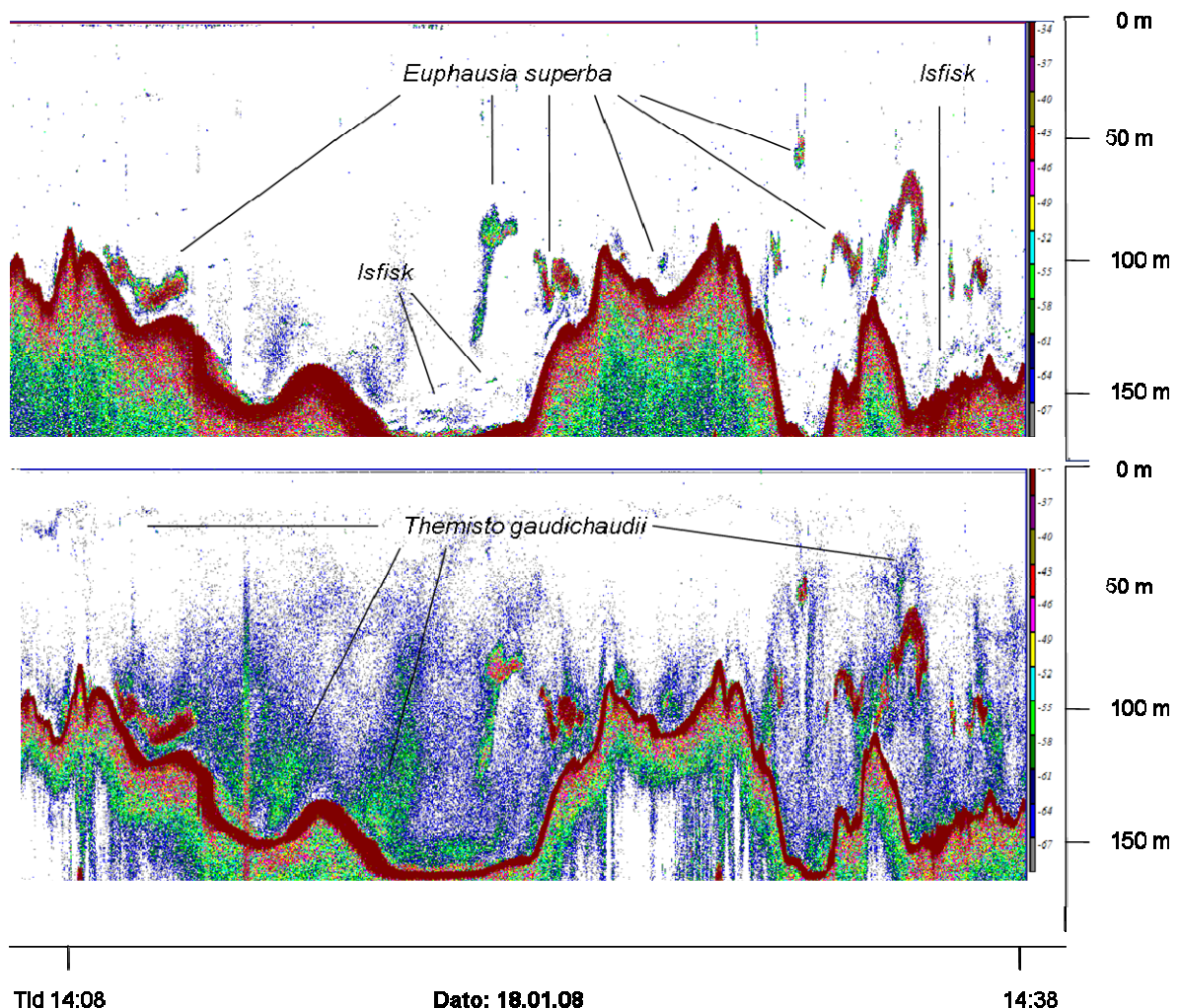
Om dagen viste de akustiske registreringene to hovedmønster for krillens atferd over de grunnere delene av sokkelen (< 300m). Enten var krillen samlet i små tette stimer i de øvre vannmassene (S_v -(41-51)dB) (Fig. 6 og 8c), eller som større og ikke fullt så tette stimer (S_v -(52-72)dB) og slør (S_v -(73-77)dB) dypere i vannmassene eller i tilknytning til bunnen (Fig. 6,7 og 8c). Jo grunnere det var, jo mer kompakte virket disse bunnstimene.

Om natten løste stimene i de øvre vannmassene seg opp, ble større og mer voluminøse (S_v -(45-70)dB). Til tider kunne det se ut som om det bare var et kontinuerlig krill / amfipode slør som inneholdt krillstimer (Fig. 8a,b).

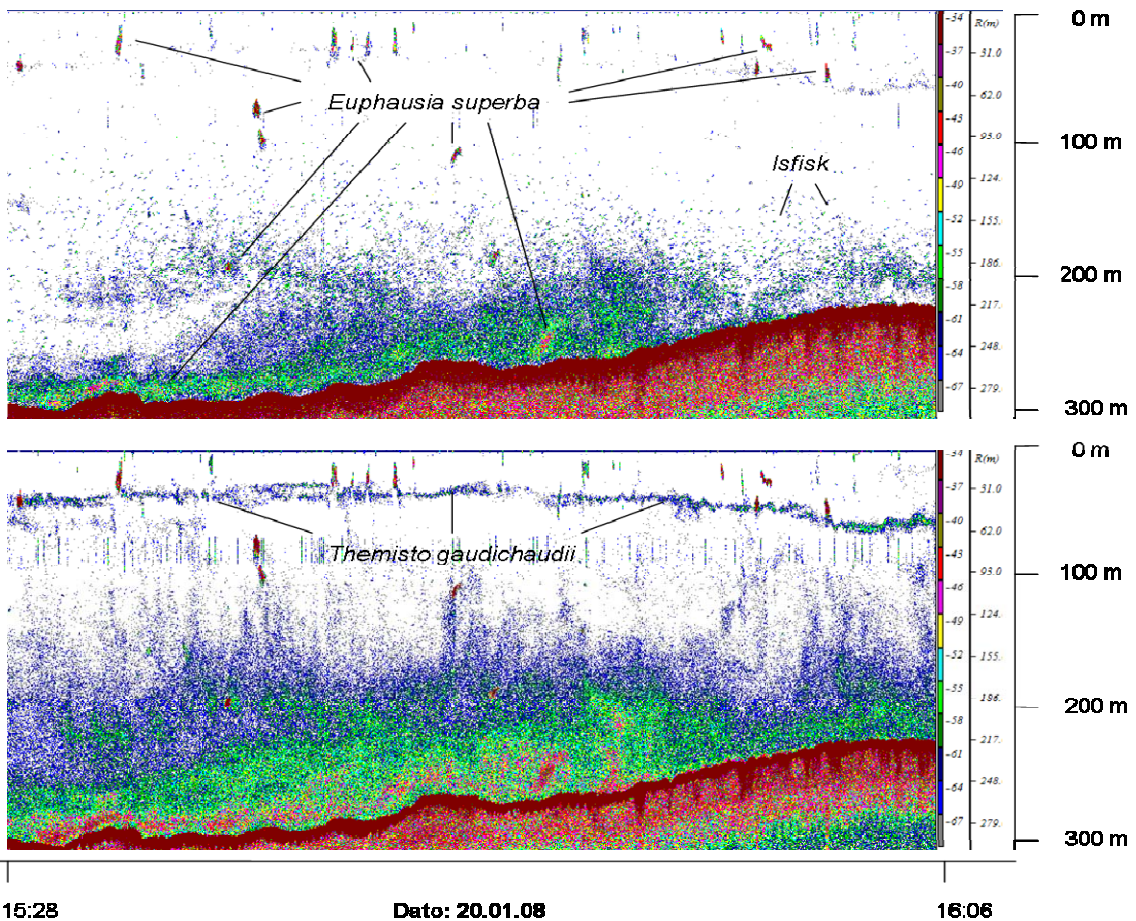
Amfipoden *T. gaudichaudii* var den andre dominerende arten av macrozooplankton i undersøkelsesområdet. Under hele toktet var det store deler av tiden et ekkolag på mellom 20 og 60m (Fig 6-8). Det var lett å skille *T. gaudichaudii* fra krillen på ekkogrammene ved å se på forskjellene mellom 120 og 38 kHz. *T. gaudichaudii* har kun enkelte gange tette nok ansamlinger til å vises på 38 kHz ekkolodd. Det ble trålt flere ganger i dette laget og fangstene bestod tilnærmet bare av *T. gaudichaudii* (Trål St. 7 og 9). Om dagen var laget jevnt over dypere og mer kompakt (S_v -(75-80)dB) enn om natten (S_v -(81-94)dB). Det ble også fanget betydelige mengder *T. gaudichaudii* i dypere trålhal, men her var den mer patchy fordelt (Trål St.12). De dypere liggende amfipoderegistreringene lignet slør på ekkogrammene og var lite kompakte (S_v -(80-87)dB) (Fig. 6 og 8b). I tillegg til trålresultatene antyder den

akustiske signaturen, TS-verdier og differansen mellom 120 og 38 kHz ($> 12/16$ dB) at *T. gaudichaudii* utgjorde disse ekkolagene.

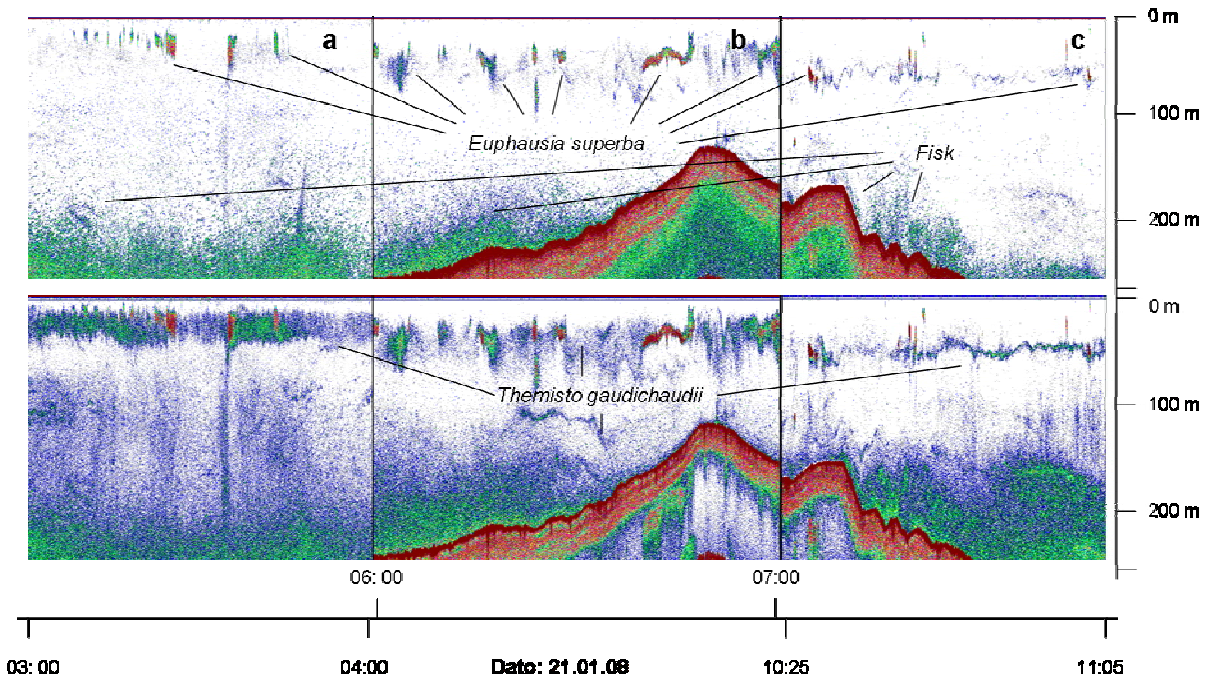
Vi fikk store mengder isfisk i to tråler som ble tauet på akustiske registreringer nær bunnen (Trål St. 10 og 14). I de overliggende vannmassene fikk vi små mengder av juvenile isfisk. Isfisken ble i stor grad observert på ekkogrammene i nær tilknytning til bunnen (Fig. 6,7 og 8b,c), og en så normalt flere fisk om natten enn om dagen. I dypere trålhal utenfor den grunne sokkelen fikk vi små mengder mesopelagisk fisk (Trål St. 4). Det ble også observert slør på ekkogrammene (Fig. 8a), der den akustiske signaturen, TS-verdier og differansen mellom 120 og 38 kHz (< 2 dB) tyder på at disse observasjonene er ulike arter av isfisk og mesopelagisk fisk.



Figur 6. Ekkogram fra skrogmonterte ekkolodd, 18 januar, kl 14:07-14:39. Ekkogrammene viser 120kHz øverst og 38kHz nederst og har en terskling på -70 dB og en dybdeskala fra 0 – 160m.



Figur 7. Ekkogram fra skrogmonterte ekkolodd, 20 januar, kl 15:28-16:06. Ekkogrammene viser 120kHz øverst og 38kHz nederst og har en terskling på -70 dB og en dybdeskala fra 0 – 300m.



Figur 8 a,b,c. Ekkogram fra skrogmonterte ekkolodd. Ekkogrammene viser 120kHz øverst og 38kHz nederst og har en terskling på -70 dB og en dybdeskala fra 0 – 230m. a) Skrogekkolodd, 21 januar, kl 03:02-04:02. b) Skrogekkolodd, 21 januar, kl 06:00-07:00. c) Skrogekkolodd, 21 januar, kl 10:27-11:05.

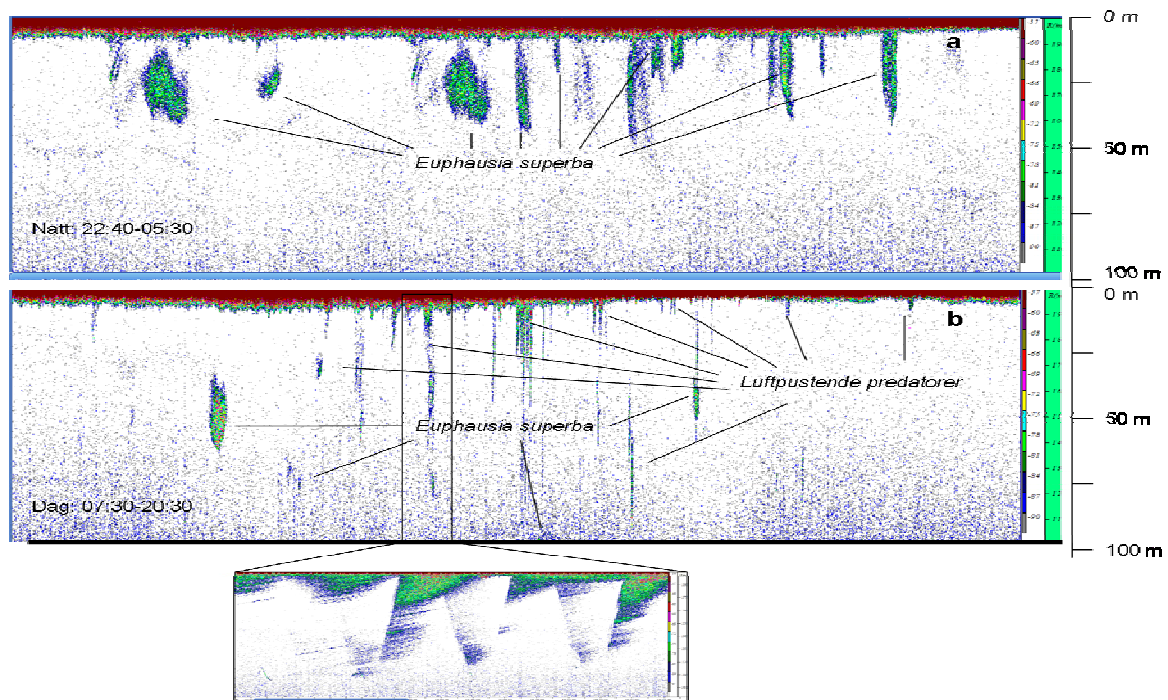
3.3.2 Storskala fordeling av organismer fra Search lander

Search landeren (SL) ”så opp mot” overflaten, og ga informasjon om den akustiske blindsonen som de skrogmonterte ekkoloddene etterlater seg i de øverste 20m. Vi kunne observere både krill og dens predatorers atferd her.

SL1 stod plassert på 206m dyp. Om natten ble det observert krillstimer som befant seg helt i overflaten (S_v $-(78-84)$ dB) (Fig. 9a), men bare et fåtall luftpustende predatorer. Den påfølgende dagen var krillstimene i overflaten fraværende, men det var mange registreringer av dykkende predatorer. Figur 9b viser tydelig at tilnærmet alt man ser av akustisk tilbakespredning, som har sitt utspring fra overflaten, er luftpustende predatorer. Krillstimene er nå færre og mer kompakte og har trukket seg lengre ned i vannmassene. SL1 viste bare den øverste delen av vannsøylen (0-100m). Årsaken til dette skyldes at vi var uheldige med pingraten på 0,5 sekunder, noe som førte til støy (doble ekko) i resten av vannsøylen (100-206m).

SL2 stod plassert på 574m dyp på sokkelkanten. Dette gir oversikt over hva som skjer dypere i vannmassene, men man taper til gjengjeld oppløsning i områdene nærmest overflaten. Nattregistreringene (Fig. 10a) viste heller ikke her mange luftpustende predatorer, men i motsetning til SL1 var det langt færre krillstimer nær overflaten om natten. Om dagen (Fig.10b) ser man at det også her er stor aktivitet fra luftpustende predatorer, men med mange flere krillstimer enn SL1 (Fig. 9b). Under 200m er det svært svake akustiske registreringer. Hvis man senker tersklingen til -110 dB, kan man se at det er små zooplankton som utfører DVM (dypest hver dag kl 14, og nærmest overflaten rundt midnatt).

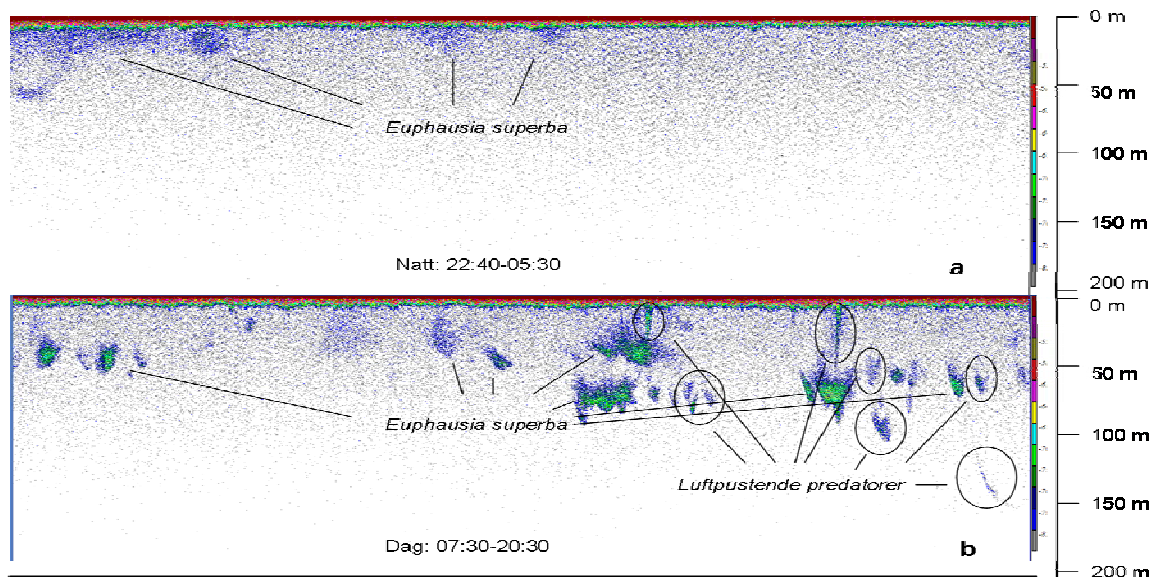
Den store forskjellen i antall stimer en så både mellom dag og natt for utsettingene til SL1 og SL2 viste at krillen var patchy fordelt i undersøkelsesområdet.



Figur 9 a,b. Ekkogram fra SL1 viser de øverste 100m for dag og natt den 19-20. januar (Terskling -93dB).

a) SL1 Natt (22:40-05:30). Ekkogrammet viser at krillstimene går helt opp i overflaten om natten.

b) SL1 Dag (07:30-20:30). Ekkogrammet viser bare 4 krillstimer, og resten av ekkoene en ser på ekkogrammet stammer fra luftpustende predatorer. Den forstørrede boksen viser hvordan luftbobler fra ulike pingvindykk komprimeres når en viser hele ekkogrammet (se Fig. 16 for flere eksempler på ulike dykkeatferder).



Figur 10 a,b. Ekkogram fra SL 2 viser de øverste 200m for dag og natt den 20-21. januar (Terskling -85dB).

a) SL2 Natt (22:40-05:30). Ekkogrammet viser 4 diffuse krillregistreringer denne natten. Det er ingen dykkende predatorer.

b) SL2 Dag (07:30-20:30). Ekkogrammet viser her flere stimer enn for SL1-utsetningen, men all den akustiske tilbakespredningen som er omgitt av svarte ringer stammer her fra luftpustende predatorer og deres luftbobler.

3.4 Etterbehandling av akustiske data

3.4.1 Fordeling av biomasse

Vertikalfordeling av gjennomsnittlige S_v - verdier for dag og natt

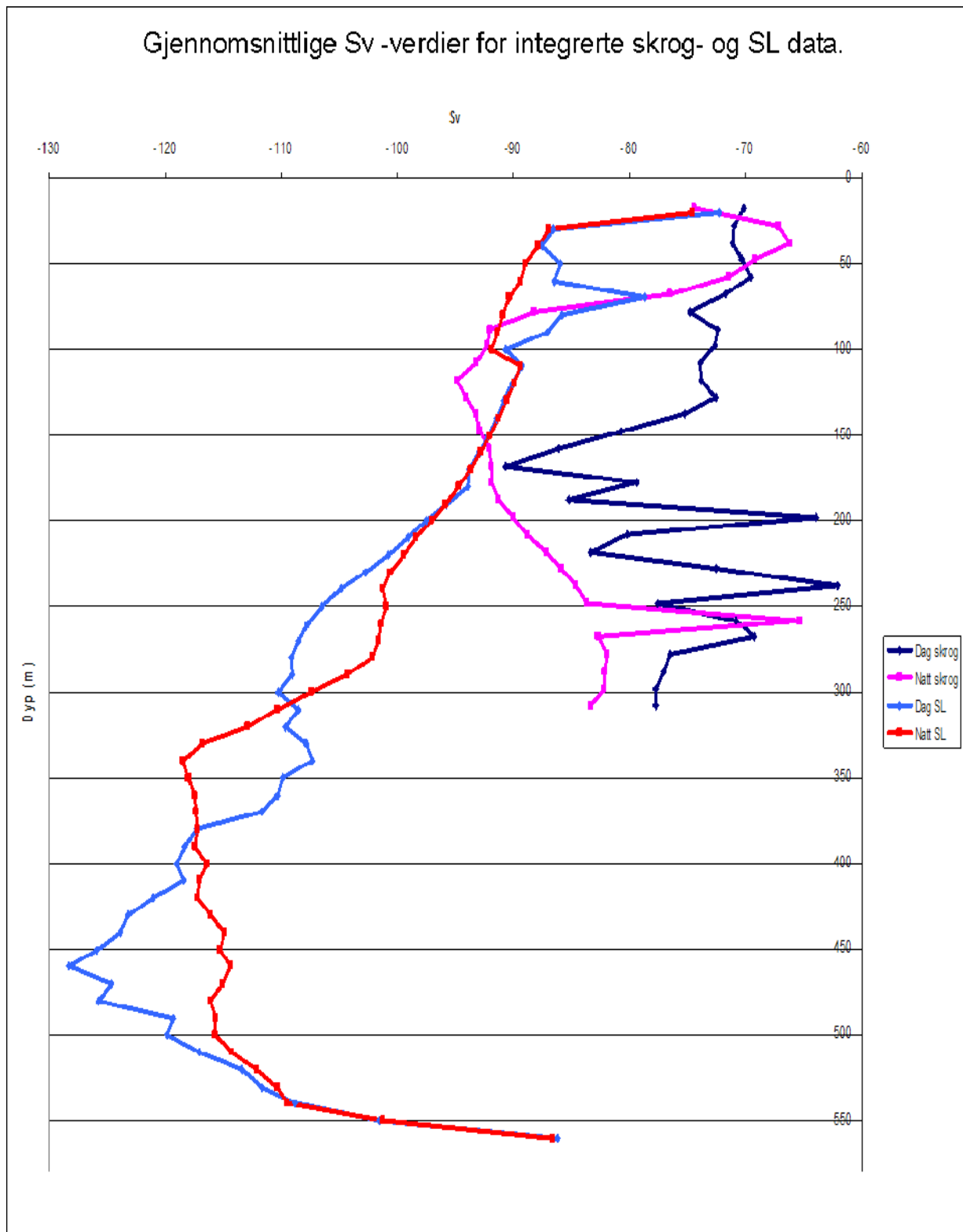
De gjennomsnittlige S_v - verdiene (Fig. 11) forteller oss om biomassens vertikale fordeling i vannsøylen på dagen og om natten. Skrogdata viser gjennomsnittet av alle de akustiske dataene samlet inn fra skrogmonterte ekkolodd i de dagene vi var i undersøkelsesområdet. Videre ble også datasettene til SL1 og SL2 kombinert, og betegnes som SL.

På dagtid viste skrogdata relativt jevne S_v -verdier i de øverste 130m av vannsøylen. Dette var ikke tilfelle for ekkodataene til SL som viste en bimodal fordeling av biomasse i de øvre delene av vannsøylen med to klare S_v - verdi topper på 20 og 70m (Fig.11).

Om natten var det en trend i de øverste 100m av vannsøylen at biomassen økte mot overflaten. S_v - verdiene til skrogdata steg fra 100m til 40m, der den høyeste målingen fant sted, for så å synke igjen til 20m. SL sine S_v - verdier steg hele vegen og hadde en maksimalverdi på 20m.

Fra 200-300m hadde skrogdata høye S_v - verdier i enkelte av dybdeintervallene både dag og natt. Dette er mest sannsynlig bunnrelaterte organismer, mest sannsynlig macrozooplankton og isfisk, som varierer i mengde med vekslende bunndyp (Fig. 6-8).

Jevnt over hadde skrogdata langt høyere S_v - verdier enn SL. Det er imidlertid ikke mulig å foreta en kvantitativ sammenlikning siden det var kun de skrogmonterte ekkoloddene som ble kalibrert. Det er imidlertid viktig å huske på at en økning på 3dB er en dobling av biomasse siden S_v - verdiene er logaritmiske. Det er derfor betydelige forskjeller mellom de ulike dypene med hensyn på biomasse. SL sine økte S_v - verdier nær bunnen skyldes sannsynligvis også bunnrelatert macrozooplankton og isfisk.



Figur 11. Gjennomsnittlige S_v -verdier for integrerte skrog- og SL data.

Vektet middeldyp (WMD)

Resultatene fra de skrogmonterte ekkoloddene og SL2 viste den samme trenden med grunnere middeldyp om natten (54,61-71,86m) enn om dagen (61,41-87,23) (Tab. 5). Dette antyder at organismene i undersøkelsesområdet utfører døgnlige vertikale migrasjoner (DVM).

En T-test viste signifikante forskjeller mellom middeldypet for dag og natt for skrogdata ($p = 0,024$), men viste kun en tilsvarende trend for SL2 (Tab. 6). Når en sammenligner dag- og nattverdiene til skrogdata og SL2 ga en T-test signifikant forskjell mellom vektet middeldyp for begge (henholdsvis $p = 4,9 \cdot 10^{-8}$ og $p = 0,01$) (Tab. 6).

Tabell 5. Vektet middeldyp (WMD) resultater fra skrogdata og SL2.

Data	WMD		Antall integrasjonsruter		
	Dag	Natt	Dag	Natt	Tot
Skrogdata	87,23	71,86	229	63	292
SL2	61,41	54,61	117	69	186

Tabell 6. Statistiske resultater fra en statistisk T-test mellom WMD verdiene til dag og natt for skrogdata og SL2, og sammenligning mellom dag- og nattdata for skrogdata og SL2.

T-test av WMD		
Data	P-verdi	Signifikans
Skrogdata dag vs natt	0,024	S
SL2 dag vs natt	0,061	
Skrogdata vs SL2, dag	$4.86 \cdot 10^{-8}$	S
Skrogdata vs SL2, natt	0.01	S

3.4.2 Fordeling av krill

Dybde- og høydefordeling av krillstimer for dag og natt

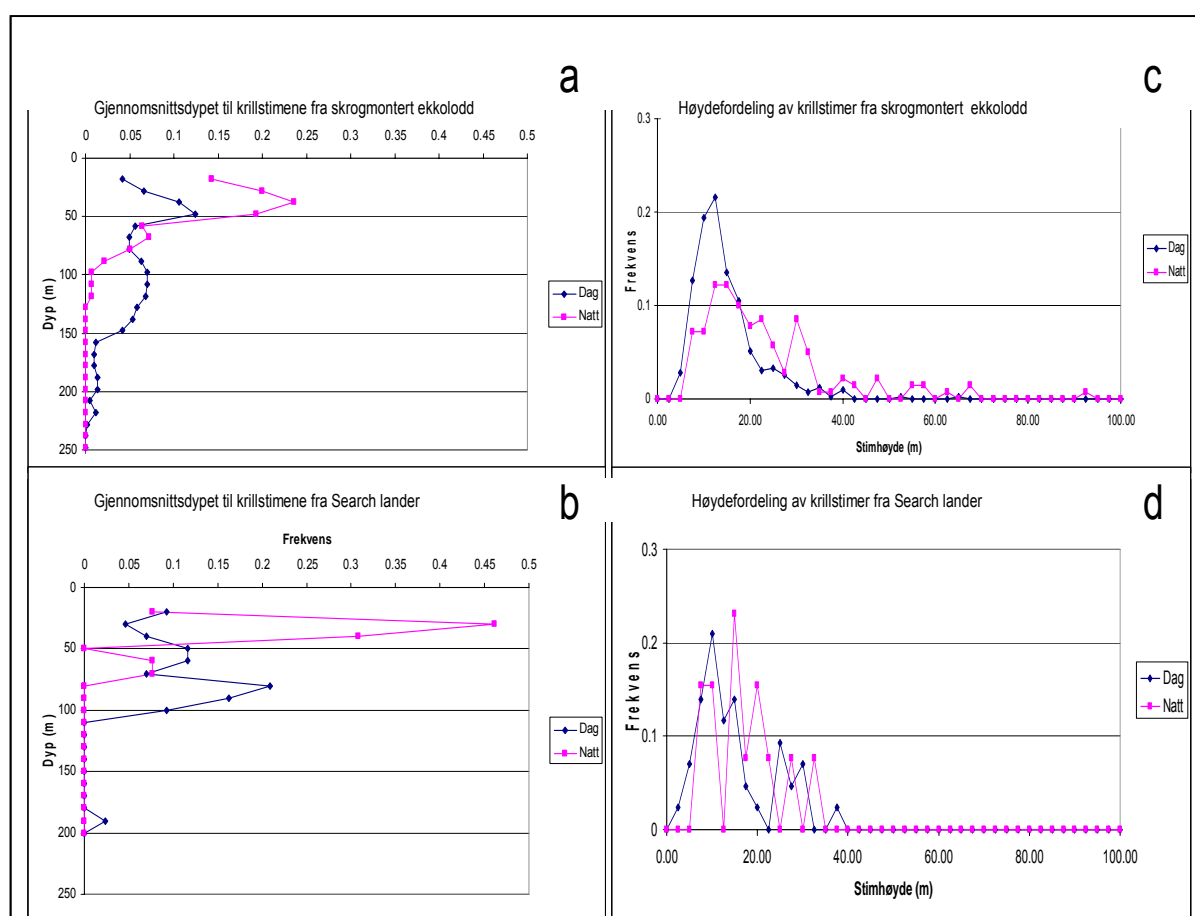
Resultatene for dybdefordeling av krillstimer viste de samme trendene for begge ekkoloddene. Både skrogdata og SL viste at krillstimene oppholdt seg høyere i vannmassene om natten enn på dagen (Fig. 12a,b).

På dagtid viste krillen en bimodal fordeling av stimer i de øvre 100-150m av vannsøylen for skrogdata og SL (Fig. 12a,b). For skrogdata var det en topp på 50 og 90-120m, mens for SL var toppene på 50-60 og 80m. Om natten var derimot tilnærmet alle stimene innenfor de øverste 70m både for skrogdata og SL.

Gjennomsnittsdypet for krillstimene på dagen var 63-83m mens om natten var det 33-38m (Tab. 7). En KS-test ga signifikante forskjeller mellom gjennomsnittsdypet til dag og natt

for skrogdata ($p = < 2.2 \cdot 10^{-16}$) og SL ($p = 6 \cdot 10^{-4}$) (Tab. 8). Hvis man sammenligner dag- og nattverdiene til skrogdata og SL, viste KS-testen signifikant forskjell mellom dagdypene ($p = 1.3 \cdot 10^{-4}$), men ikke nattedypene (Tab.8).

Høydefordelingen til krillstimene viste en gjennomgående høyere frekvens av små stimer (< 30m) på dagen og flere større stimer om natten for begge ekkoloddene (Fig. 8c,d). Dette gjelder også for gjennomsnittshøyden til krillstimene for dag- (8-14m) og nattdata (12-22m) (Tab.7). En KS-test viste kun signifikant forskjell mellom gjennomsnittshøyden til dag- og natstimene til skrogdata ($p = 5.6 \cdot 10^{-12}$) (Tab.8). Det var ingen signifikante forskjeller mellom dag- og nattverdiene til krillstimhøyden for skrogdata og SL (Tab.8).



Figur 12a-d. Dybdefordeling og høydefordeling av krillstimer fra 38kHz skrogekkolodd og SL. Frekvens er henholdsvis antall stimer i hvert dybdeintervall / totalt antall stimer og antall stimer innenfor hvert høydeintervall / totalt antall stimer.

Tabell 7. Gjennomsnittsdyp og høyde på krillstimene til skrogdata og SL.

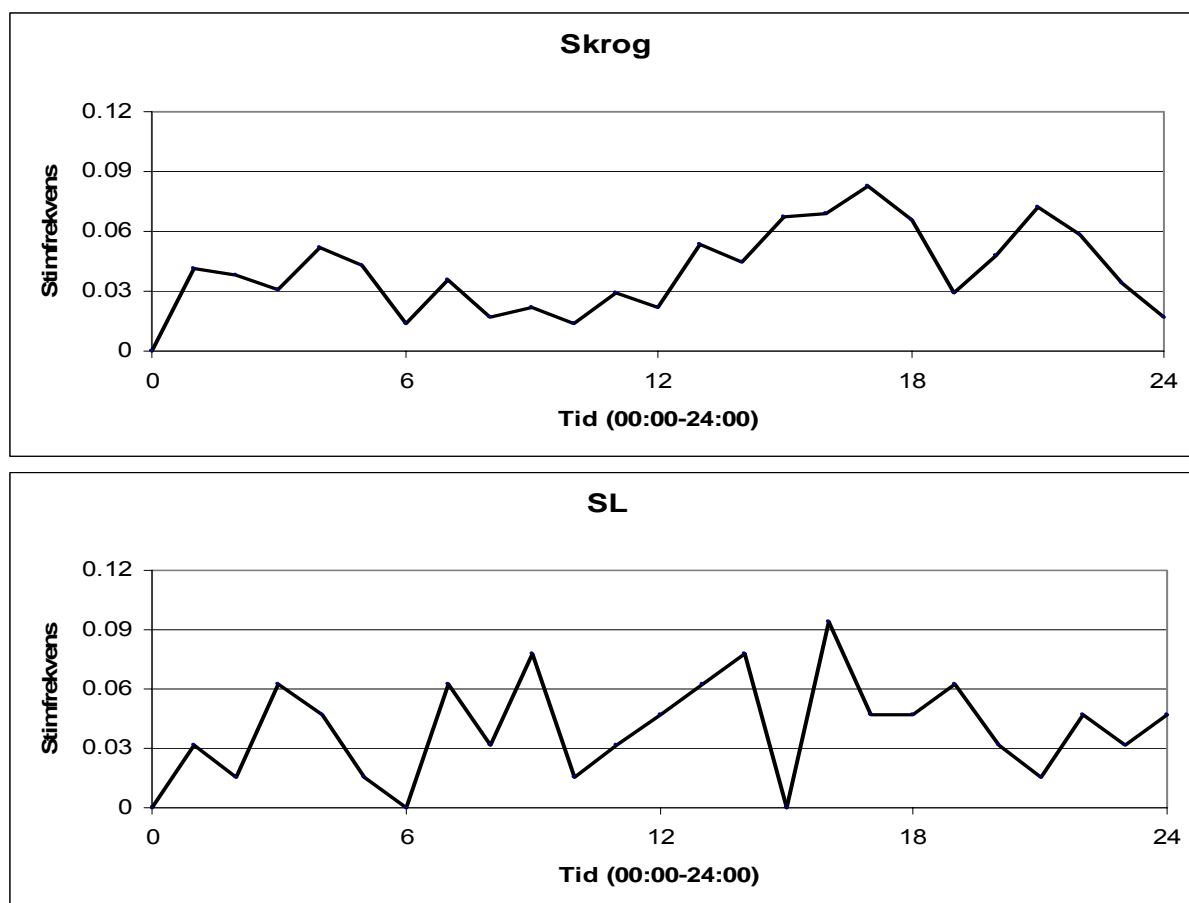
Data	Gjennomsnittsdyp		Gjennomsnittshøyde		Antall krillstimer	
	Natt	Dag	Natt	Dag	Natt	Dag
Skrogdata	38,10m	82,83m	21.74m	13.45m	140	425
SL	33,84m	63,73m	15.64m	13.59m	13	43

Tabell 8. Statistiske resultater fra en KS-test mellom dag- og nattverdiene til gjennomsnittsdyp og høyde på krillstimene til skrogdata og SL, og sammenligning mellom dag- og nattdata til skrogdata og SL.

KS-test				
Data	P-verdi Gjennomsnittsdyp	Signifikans	P-verdi Gjennomsnittshøyde	Signifikans
Skrog dag vs natt	$< 2.2 \cdot 10^{-16}$	S	$5.6 \cdot 10^{-12}$	S
SL dag vs natt	$6 \cdot 10^{-4}$	S	0.3422	
Skrog vs SL2, dag	$1.3 \cdot 10^{-4}$	S	0.3788	
Skrog vs SL2, natt	0.1418		0.5446	

Forekomst av krillstimer gjennom døgnet

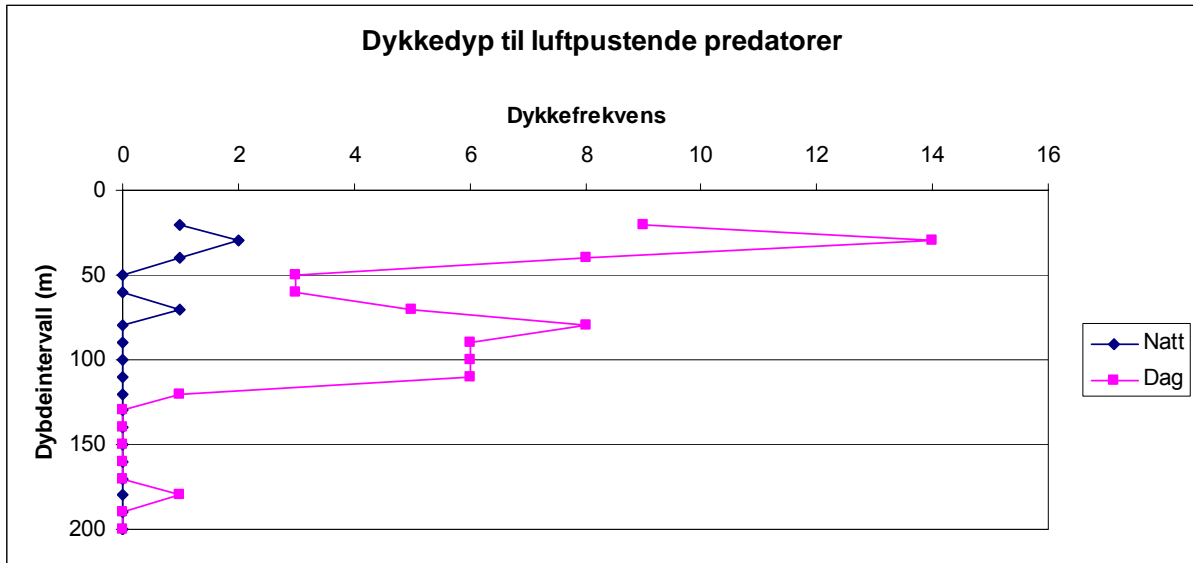
Det var ingen klare mønstre når det kommer til forekomsten av stimer mot tid på døgnet, men det kan virke som om det var gjennomgående flere stimer på dagen enn om natten (Fig. 13a,b). Standardisert i forhold til henholdsvis antall timer med dag- og nattregistreringer, var det 1,4 flere stimer på dagen i forhold til om natten.



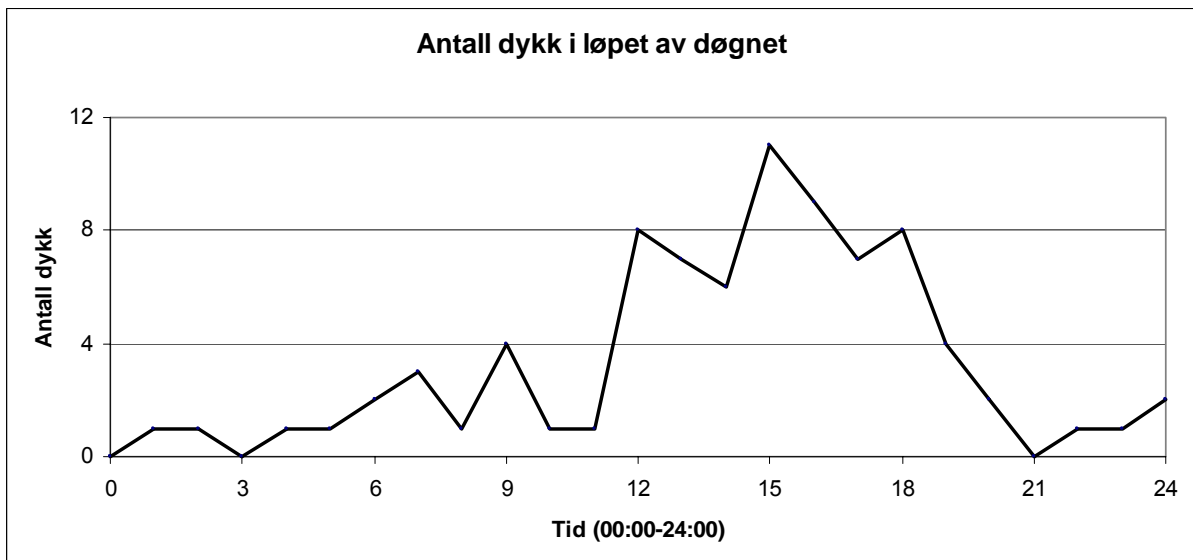
Figur 13a,b. Krillstim frekvens gjennom døgnet for Skrogdata (a) og Search lander (b). Stimfrekvensen er antall stimer i et tidsintervall / på totalt antall stimer. Her er alle stimene som har blitt observert på ekkogrammene til de skrogmonterte ekkoloddene og SL med.

3.5 Fordeling av luftpustende predatorer fra Search lander

Registreringene av luftpustende predatorer viste bare få nattdykk (Fig. 14). Hovedtyngden av alle dykkene (56 av 82) fra de luftpustende predatorene fant sted mellom 12:00 og 18:00 (Fig. 15). I dette tidsintervallet står solen på sitt høyeste og gir dermed mest mulig lys for predatorene som jakter visuelt. Standardisert i forhold til henholdsvis antall timer med dag- og nattregistreringer, var det 5 ganger så mange dykk på dagen i forhold til natten.



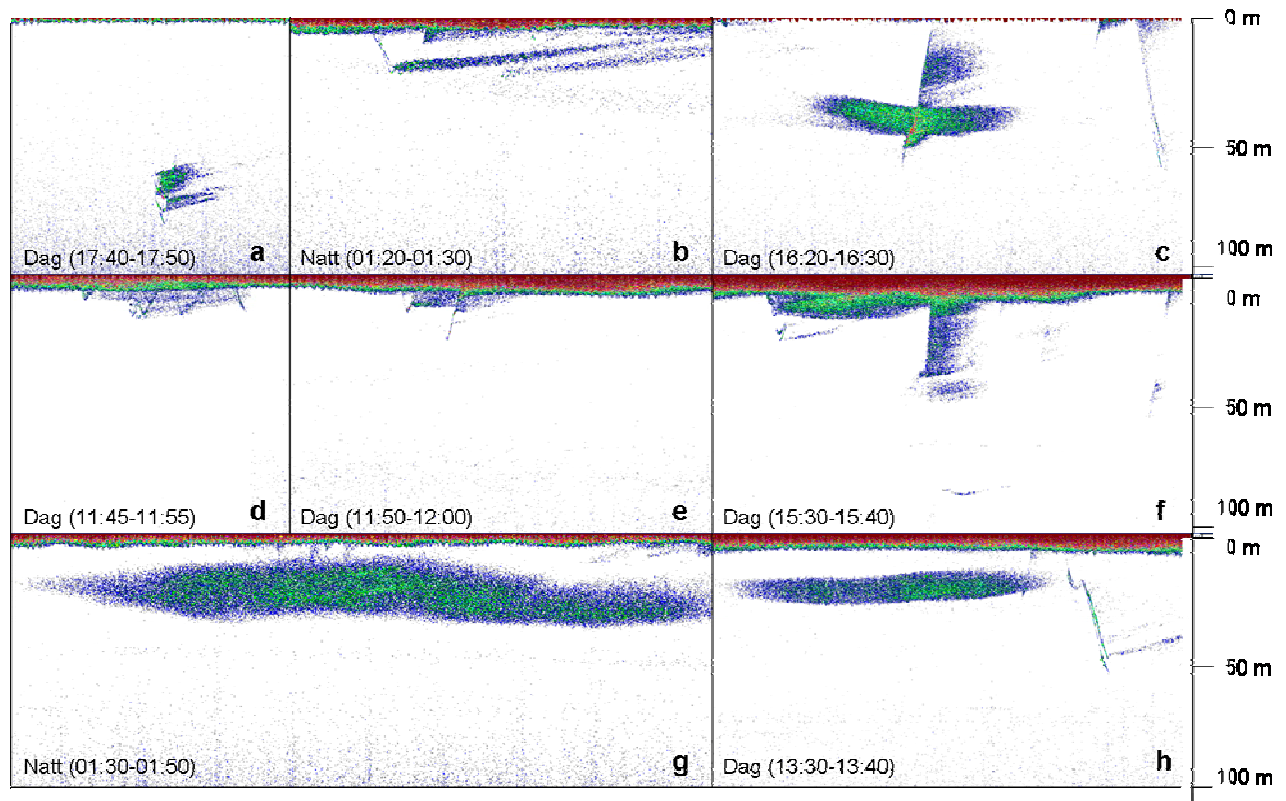
Figur 14. Dykkedyp til luftpustende predatorer fra SL. Dykkefrekvens er antall dykk i hvert dybdeintervall / totalt antall dykk.



Figur 15. Antall dykk fra luftpustende predatorer i løpet av døgnet fra SL.

Det var 2 ulike dykkedyp som skiller seg ut og dette var 20-40m og 70-110m (Fig. 14). Videre var det 3 forskjellige dykkemoduser som var framtrepende (Fig. 16):

- Korte dykk (20-40m), med og uten mye luftbobler når predatoren vender og svømmer opp til overflaten (Fig. 16b,d,e,f).
- ”Stimdykkende” targets (tolket som pingviner) til varierende dybde (Fig. 16 a,b,c,f)
- Lengre dykk (tolket som sel) med sterke ekko, og litt varierende dybde (opp/ned i samme dykk) (Fig. 16h).



Figur 16a-h. Ulike dykkemoduser til luftpustende predatorer fra SL1 (Terskling -75 dB). I de tilfellene jeg nevner antall organismer, har jeg forstørret ekkogrammene i Sonar 5 for å finne dette ut.

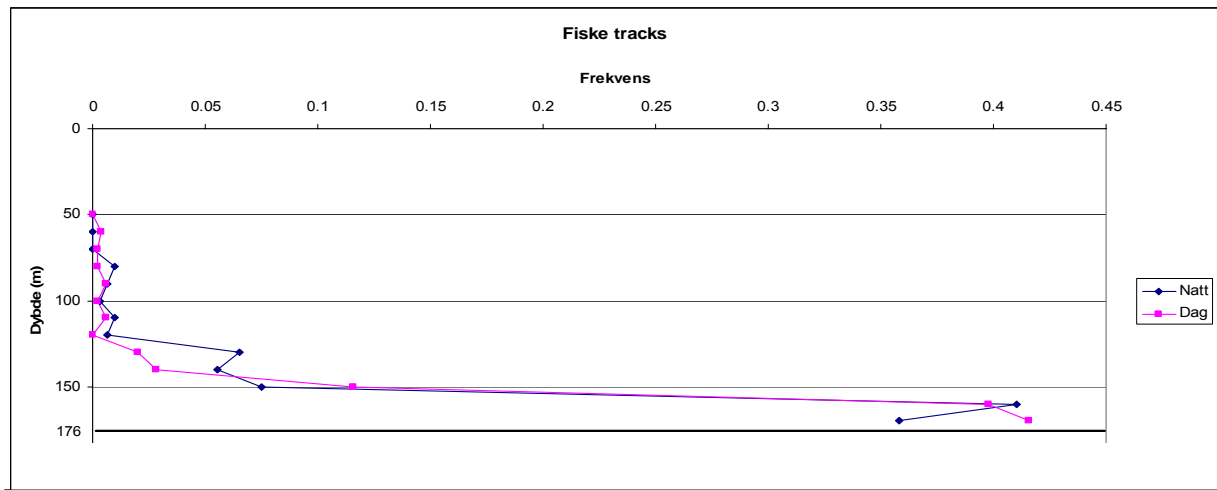
- a) Ekko som trolig kan tilskrives 6 pingviner som dykker tett sammen ned til rundt 80m der de snur samtidig tilbake mot overflaten (V-dykk).
- b) Ekko som trolig kan tilskrives 2 pingviner som dykker ned til rundt 30m, og som slipper ut mye luft i det de snur (V-dykk).
- c) En krillstim på rundt 50m blir angrepet av (sannsynligvis) 3 pingviner som ”skyter” gjennom stimen på veg opp mot overflaten. Til høyre på ekkogrammet kan en også se to pingviner som dykker sammen i rett linje nedover.
- d)/e) Mest sannsynlig sjøfugl, eller pingviner som dykker ned til 5-20m.
- f) Pingviner dykker ned til rundt 30m. Det er også her mye støy fra luftbobler, spesielt i forbindelse med oppstigningen mot overflaten.
- g) En krillstim som ligger mellom 5-30m fra overflaten blir angrepet av luftpustende predatorer fra overflaten.
- h) En krillstim 10-20m under overflaten blir angrepet, trolig av en pingvin. De to kraftige ekkoene man ser går nedover i etapper, er mest sannsynlig to seler.

3.6 Fordeling av fisk fra ML2

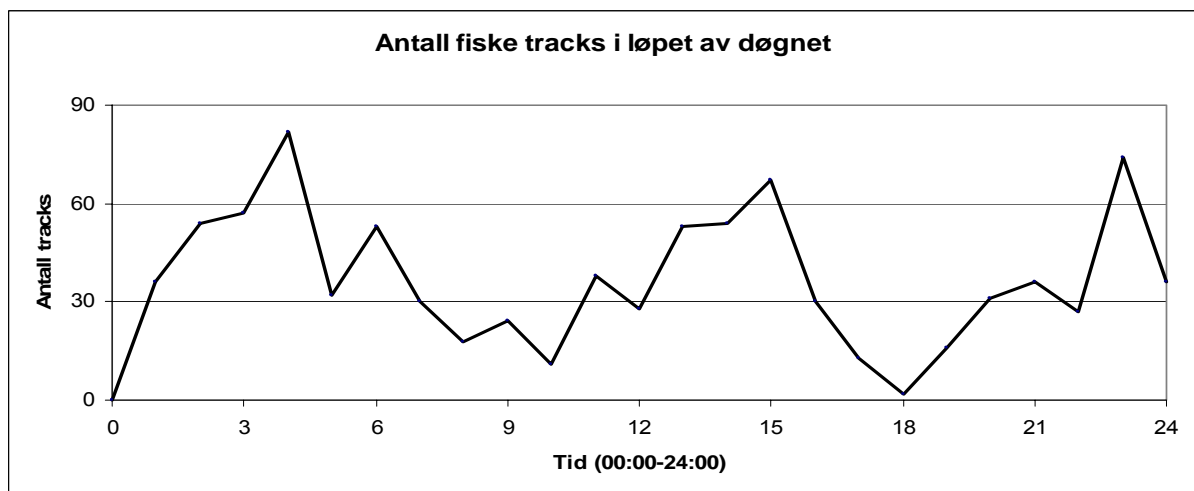
De akustiske dataene fra ML2 ble analysert i Sonar 5 for å finne antall enkeltfisk og på hvilket dyp de befant seg i løpet av døgnet (target tracking). Ekkogrammene ble også analysert visuelt for å skille ulike atferdsmønstre fra hverandre. ML2 "så nedover" fra en posisjon 125m over bunnen og gir god oppløsning av hva som skjer her.

Denne analysen viste at tilnærmet alle fiskene var samlet innenfor et område 60m over bunnen. Det var desidert flest fisk 15m over bunnen, og om natten var det litt flere fisk høyere i vannsøylen (Fig. 15).

Jeg kan ikke se noen klare tendenser for når på døgnet det ble observert flest fisk (Fig. 18). Det kan derimot virke som om det var flere fisk i vannsøylen om natten enn på dagen (Fig. 17). Standardisert i forhold til henholdsvis antall timer med dag- og nattregistreringer er det 1,43 ganger så mange fisk i vannsøylen om natten i forhold til dagen.



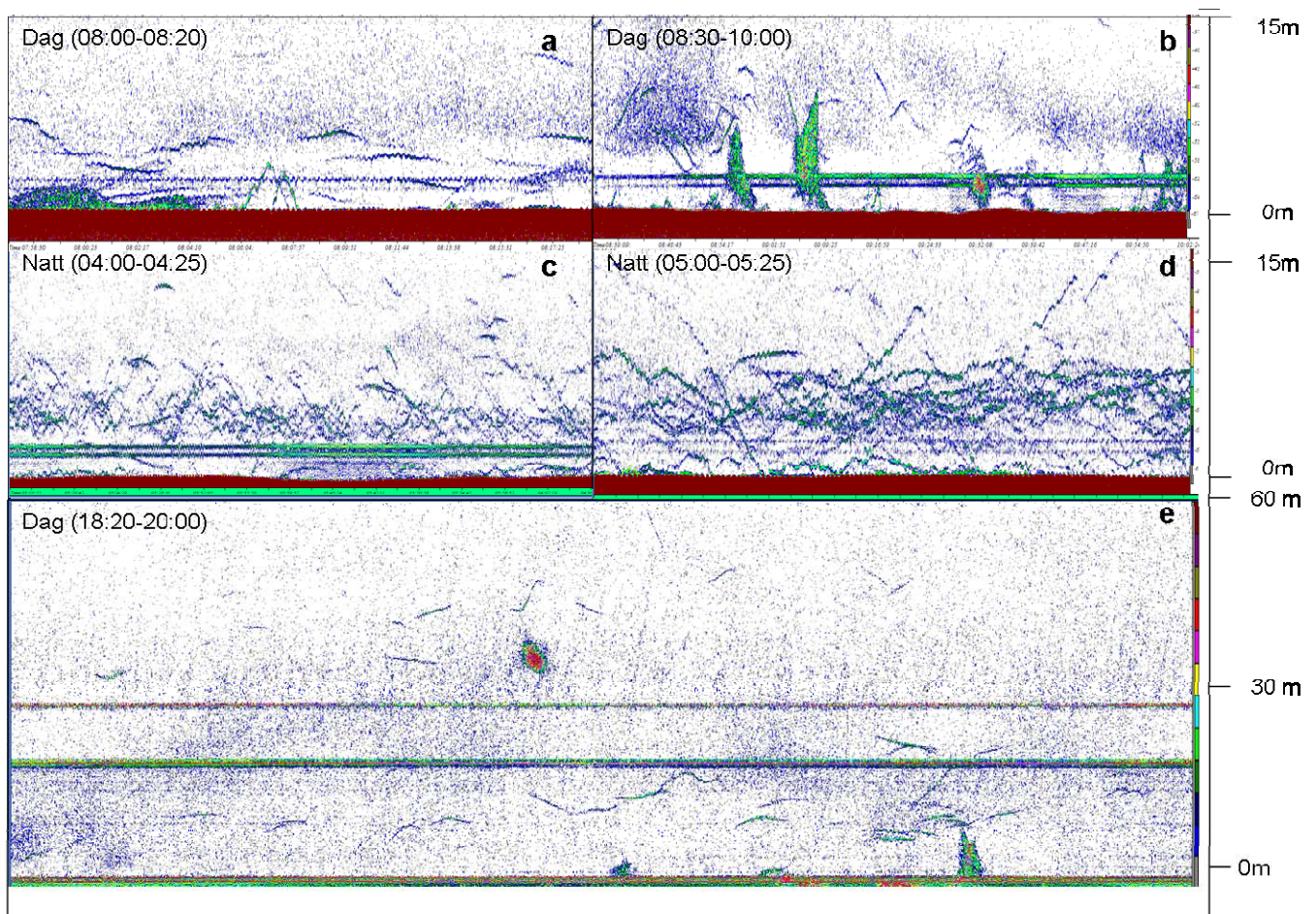
Figur 17. Antall fiske tracks (enkeltfisk) i vannsøylen på dag og natt for ML2. Frekvens er antall fiske tracks i hvert dybdeintervall / totalt antall dag og natt tracks.



Figur 18. Antall fiske tracks (enkeltfisk) i løpet av døgnet fra ML2.

Den visuelle gjennomgangen av ekkogrammene til både ML1 og 2 viste tydelig at det var flere fisk i vannsøylen om natten enn på dagen (Fig. 19). Det var 3 ulike svømmemoduser som var gjengangere på ekkogrammene til ML2 (Fig. 19):

- Enkeltfisk med sterk akustisk styrke som bare henger i ekkostrålen (Fig. 19a,c,e).
- Fiskestimer, og enkeltfisk som ”tar av fra bunnen” (Fig. 19a,c,d,e).
- Enkeltfisk som svømmer raskt vertikalt (Fig. 19d).



Figur 19a-e. Ulik svømmeatferd hos fisk fra ML2 (Tersklng -73 dB).

På utsetningslokaliteten var det 176m dypt, og ML henger 125m over bunnen. De kraftige strekene man ser på fig 19 e) er ekko fra den akustiske utløseren som henger ca 15m over bunnen. Årsaken til at det er flere slike streker er at den akustiske utløseren gir doble ekko, som ses både over og under.

a) Registreringer tolket som isfisk som bare henger i vannsøylen, fisk som stiger opp fra og ned til bunnen og en stim med *C. gunnari*. På dette ekkogrammet er det også små mengder macrozooplankton i vannmassene fiskene oppholder seg.

b) Tre krillstimer i nær tilknytning til bunnen og forekomster av andre former for macrozooplankton. Fisk svømmer nærme og gjennom krillstimene.

c)/d) Typiske trekk med nattregistreringene som av dekker mye fisk i området 0-15m over bunnen. Man ser fisk som letter fra- og lander på bunnen og fisk som har relativt raske vertikale forflytninger både oppover og nedover.

e) Typiske trekk med dagregistreringene. Det er her kun enkelte pelagiske fisk. Man kan også observere to fiskestimer nær bunnen og en krillstim som befinner seg midt i bildet.

4. Diskusjon

4.1 Innledning

De akustiske dataene fra skrogmonterte ekkolodd, Search og Mini lander sammen med tråldata danner grunnlaget for denne oppgaven. I dag utføres de fleste akustiske undersøkelser med skrogmonterte ekkolodd. Det er viktig å fastslå om dette gir et representativt bilde av fordelingen og biomassen til organismene i undersøkelsesområdet. Siden jeg har data fra både skrogmonterte og stasjonære ekkolodd, kan jeg observere om det er noen forskjeller mellom disse datasettene. På denne måten kan man få et bedre innblikk i hva som skjer rundt overflaten og langs bunnen. Dette er områder skrogmonterte ekkolodd ikke fanger opp i like stor grad som landerene. På ekkogrammene til landerene kan man også observere atferden til luftpustende predatorer og isfisk. Dette ga meg en unik mulighet til å studere økosystemet og deres predatorer uten menneskelig påvirkning.

Krillstimer utgjorde de mest framtreende akustiske registreringene i undersøkelsesområdet, men forekomster av amfipoden *T. gaudichaudii*, ble også observert i distinkte ekkolag. Utenfor sokkelen så jeg ansamlinger av mesopelagisk fisk, og over sokkelen ble det observert isfisk nær bunnen. Luftpustende predatorer ble også observert jaktende over sokkelen.

Storskalafordelingen av total akustisk tilbakespredning, bestemt ved hjelp av integrering (Fig. 11), sammenfalt med dybdefordelingen til krillstimene (Fig. 12a,b). Om natten hadde både S_v -verdiene og de spesifikke krillstimverdiene topper mellom 30-50m. På dagtid hadde både krillstim- og S_v -verdiene til SL to topper (under 50m og 70m), og om natten hadde de topper i de øverste 20-30m av vannsøylen. Også andre organismer (spesielt *T. gaudichaudii* og luftpustende predatorer) utgjorde deler av disse akustiske registreringene, men mesteparten av biomassen i de øverste 150m bestod av krill. Dette bekreftes i tillegg av tråldata og viste at det var krillen som utgjorde hovedtyngden av biomassen i området. På bakgrunn av dette vil jeg benytte resultatene fra de integrerte S_v -verdiene og de tilhørende WMD resultatene til å forklare krillens atferd i undersøkelsesområdet.

4.2 Miljøparametere

4.2.1 Temperatur og saltholdighet

Vannmassene i undersøkelsesområdet varierte hovedsakelig på grunn av lokale hydrologiske prosesser. Variasjonen var i stor grad knyttet til områdene nærmest land. Her var overflatevannet jevnt over varmere og ferskere som et resultat av soloppvarming og ferskvannstilførsel fra smeltevann. Temperaturen var høyest i overflaten (2-3 °C) med en termoklin som varierte mellom 30 og 90m. Mellom 90-150m fant vi de kaldeste vannmassene (minimum 0,5 °C). Dette laget stammer fra vinteravkjølt vann og blir kalt Winter Cooled Water (Iversen 2008). Under 200m var målingene for både saltholdighet, temperatur og fluorescens stabile. Disse resultatene stemmer godt overens med Trathan et al. (2003), som rapporterte om varmere og lokalt ferskere vannmasser over sokkelen til Sør Georgia. Havområdene rundt øya bestemmes for det meste av Antarctic Circumpolar Current (ACC), som har mer stabile vannmasser (Murphy et al 2007).

Krill trives i kalde vannmasser -2 til 4 °C (Priddle et al. 1986; Brandon et al. 2000). Siden temperaturen fra CTD målingene aldri oversteg 3 °C, var ikke temperatur en faktor som vil påvirke krillens utbredelse i området.

Salholdighetsverdiene viste også tydelige påvirkninger fra lokale prosesser, men det ble ikke observert noen sammenheng mellom krillfordeling og saltholdighet. Witek et al. (1981) rapporterer at temperatur, saltholdighet og oksygen ikke er faktorer som påvirker distribusjonen av krillstimer, noe som også sammenfaller med mine resultater.

4.2.2 Fluorescens

Fytoplankton (chl-a) hadde i store deler av undersøkelsesområdet en topp på rundt 30-50m og krillstimenens utbredelse så ut til å sammenfalle med dette dypet, spesielt på natten. Dette stemmer overens med litteraturen. *E. superba* spiser primært fytoplankton (Boyd et al. 1984; Price et al. 1988; Haberman et al. 2003), men er også rapportert å ha en mer variert diett inkludert microzooplankton, copepoder og andre euphausiider (Ringelberg 1995).

Alle CTD plottene viste videre en reduksjon i chl-a i de øverste 20m av vannsøylen. De konsistente verdiene fra undersøkelsesområdet antydte en lav tetthet av fytoplankton i overflatevannmassene rundt Sør Georgia.

Krilldistribusjonen sett i lys av fluorescensmålingene, antyder at det rundt Sør Georgia var en sammenheng mellom de høyeste chl-a verdiene og større ansamlinger av krill, noe som også samsvarer med litteraturen (Tarling et al. 2009). Selv om krillen oppholdt seg i

områdene med mest chl-a i undersøkelsesområdet varierte målingene mellom lave og intermediære verdier (0,18-0,72 µg chl-a/l) på 30m. Disse verdiene er i overensstemmelse med litteraturen som rapporterer om at krill okkuperer områder med moderate matkonsentrasjoner 0,5-1,0 µg chl-a/l (Atkinson et al. 2008).

Få tidligere studier har klart å vise en klar og entydig sammenheng mellom krillmengde og miljøparametere (Siegel 2005). Ritz (2000) fant at det bare var batymetri (bunndyp) som ga en sikker pekepinn på krillmengde, med størst mengde i tilknytning til sokkelkanten. Han mener at forholdene rundt sokkelkanten kan representere et ideelt kompromiss mellom mattilgang og predatorunntvikelse. Dette er ikke noe jeg har observert i datasettene mine.

4.3 Ekkogivende organismer knyttet til sokkelen

4.3.1 Krill, *E. superba*

E. superba var den mest framtrædende arten på de akustiske dataene og hadde den desidert største biomassen i trålfangstene i området rundt Sør Georgia. Dette bekreftes også fra tidligere studier (Ward et al. 1995; Atkinson et al. 2001; Brierley et al. 2006; Atkinson et al. 2008).

Krillstimer

Mine resultater, både akustiske- og tråldata, viste at mesteparten av krillen oppholdt seg i monospesifikke stimer. Krill er en obligat stimende art, som tilbringer livet i sosiale stimer (Marr 1962; Hamner et al. 1989; Tarling et al. 2009). Det er også den eneste organismen i Sørishavet som danner tette, store stimer (Miller and Hampton 1989). Dette gjør det normalt relativt enkelt å identifisere og skille krillen ut fra *T. gaudichaudii* og andre macrozooplanktonformer på ekkogrammene.

Både ekkodataene og tråldata viste at krillstimene var patchy fordelt i undersøkelsesområdet. Dette gjelder både horisontalt og vertikalt. Ekkogrammene til SL viste dette tydeligst med lange perioder uten krillstimer (Fig. 6-7). Jeg kunne også observere at skipet passerte områder med store variasjoner i krillbiomasse på ekkogrammene til de skrogmonterte ekkoloddene. Dette stemmer med Siegel (2005) og Brierly et al. (2006), som også har rapportert at krillfordelingen i havområdene rundt Sør Georgia er karakterisert av patchiness.

Det var tydelige forskjeller på hvor store og tette stimene var. Den største stimen vi observerte var over 90m høy, mens de minste bare var noen få meter høye. Den ujevne biomassen mellom stimene har også tidligere blitt rapportert fra en rekke akustiske studier av krill (Miller and Hampton 1989; Hewitt and Demer 1993; Murray et al. 1995; Ross et al. 1996; Lascara et al. 1999; Lawson et al. 2008). Rundt Sør Georgia varierer i tillegg krillmengden mellom årstidene og fra år til år (Collins and Rodhouse 2006).

Stimer er grupper av akvatiske dyr som opprettholdes av sosiale interaksjoner som viser en synkron orientering og bevegelse (Pitcher 1983). For krillen er det både fordeler og ulemper forbundet med stimdannelse (Ritz 1994). Stimfunksjonen kan hjelpe til med å lokalisere mat (Antezana and Ray 1983; Askenes and Giske 1993) eller partnere (Grunbaum 1998), minke individenes svømmekostnader via kollektiv slipstreaming (energibesparelse) (Nicol 1984; Ritz 2000) og gi beskyttelse mot predatorer (Ritz 2000). Men innad i en krillstim vil det alltid bli dannet et ugunstig internt mikromiljø med avfallsprodukter, redusert O_2 , parasitter, sykdom og redusert mattilgang som avhenger av stimens størrelse og kompaktet (Lascara et al. 1999; Hamner and Hamner 2000).

Matsøk

Grunbaum (1998) mener at krillen ved å danne stimer, kan øke sin effektivitet når det kommer til å lokalisere mat. Hvis man antar at individene innad i en stim kommuniserer med hverandre, vil en større stim ha en større søkekapasitet for å oppdage områder med økte konsentrasjoner av mat (Grunbaum 1998).

Matsøk kan baseres på mange forskjellige signaler: Temperatur, saltholdighet og kjemiske komponenter (lukter, tettheter av små organismer som fytoplankton (Grunbaum 1998). Fra akvarieforsøk er krillen kjent for å respondere mot lokale fytoplankton gradienter, og bruke dem til å finne ansamlinger av fytoplankton (Hamner et al. 1983; Price 1989; Strand and Hammer 1990).

Undersøkelsene viste at fluorescensen varierte mellom lave og intermediære verdier i de øverste delene av vannsøylen. Dette kan muligens være sterke nok signaler til at stimdannelse kan regnes som en strategi for å finne de mest matrike områdene.

Energisparing

Pelagiske krepsdyr har en kroppsmasse som er relativt tung i forhold til sjøvann, og har derfor et oppdriftsproblem (Ritz 2002). På bakgrunn av dette foreslo Ritz (2002) at ansamlinger hos akvatiske krepsdyr kan være en strategi for å minimalisere energiforbruket. Ritz (2000) testet dette eksperimentelt, og viste at det vekt-spesifikke oksygenopptaket til stimdannende

mysider ble redusert 7 ganger når de dannet sammenhengende stimer, sammenlignet med når de var i usammenhengende små grupper. Årsaken til stimenes energisparing mener han er bestemt av hydrodynamiske prosesser som minimerer individenes synkerater innad i stimene. Bruk av fargemiddel sluppet ut i midten av en stim, viste at stimen genererer en oppdrift, som kan utnyttes av individene for å redusere synkeratene. Det kan videre være mer hydrodynamisk effektivt å svømme i stimer, via kollektiv slipstreaming (Ritz 2000).

Kostnaden med å opprettholde stimene under matsøk er konkurranse. Men siden de er i næringsrike områder får de likevel mer mat i øvre vannlag enn i dypere vannmasser. På nettene løses stimene opp og dette reduserer konkurransen innad i stimen. Ritz (1997) observerte også under tankforsøk med stimende mysider, at stimtettheten økte raskt etter at de var ferdige med måltidet. Han mener at dette skyldes at stimene samlet seg med en gang sultbehovet var dekket for å spare energi (minimere individenes synkerater).

Den største fordelen med å danne stimer er likevel generelt akseptert å være beskyttelse mot predatorer, men matsøk og energisparingen kan være en viktig tilleggsfaktor som styrer stimstrukturene.

Predator beskyttelse

Krill er store og lett synlige for visuelle predatorer, og danner tette og gigantiske ansamlinger som en forsvarsmekanisme mot predasjon (Pitcher 1983; O'Brien 1987; Zhou and Dorland 2004; Cox et al. 2009). Dersom man antar bare visuell predasjon, vil predasjonstrykket være en funksjon av både predatortetthet og lysintensitet og dermed variere med dypet (Aksnes and Giske 1993). For zooplankton som lever av fytoplankton og som blir spist av visuelle predatorer, vil både inntak av mat og mortalitetsrisiko generelt minke med økende dyp (Giske et al. 1994). Risikoen for å bli spist minker også med minkende kroppstørrelse (Giske et al. 1994). I områder med ekstreme forekomster av fytoplankton eller andre partikler, kan disse lagene skjule zooplankton fra visuelle predatorer. Fluorescensmålingene i området ga bare middels høye verdier, så dette gjaldt ikke i undersøkelsesområdet mitt.

I områdene over sokkelen til Sør Georgia er det i tillegg demersale fisk som gir økt predasjonstrykk jo nærmere bunnen zooplanktonet befinner seg. Krillstimene og andre macrozooplankton arter må derfor vokte seg for predasjon både ovenfra og nedenfra. Det er derfor vanlig å anta at det er flere kompakte små stimer på dagen, og at stimene sprer seg utover for å minske konkurransen om maten og blir mer diffuse om natten i ly av mørket.

Ved å observere ekkogrammene visuelt og se på stimtetthetene (S_v) på dag og natt, framstod krillstimene på nattestid som større og mer voluminøse enn på dagen. Jeg testet dette

med å se på høydefordelingen til krillstimene (Fig. 12c,d) og forekomsten av krillstimer mot tid på døgnet (Fig. 13). Høydefordelingen til krillstimene viste at gjennomsnittshøyden var 15-22m om natten og bare 13,5m på dagen. Alle stimdeteksjonsresultatene viste samme trend med større gjennomsnittshøyde om natten, men det var bare signifikant forskjell mellom resultatene for skrogdata. Disse resultatene samsvarer med Witek et al. (1981) og Zhou & Doorland (2004) som viste en spredning av krillstimene i de øvre delene av vannmassene om natten.

Resultatene fra forekomsten av stimer mot tid på døgnet, viste videre at det gjennomgående var flere stimer på dagen enn om natten da det tilnærmet ikke ble observert luftpustende predatorer. Dette underbygger teorien om at stimene løses opp og individene spres i større grad når de føler seg trygge for predatorer og er i næringsrike omgivelser (Grunbaum 1998). Resultatene er i overensstemmelse med Ritz (2002) som rapporterte om at krillstimene ble tettere når det var predatorer tilstede, mens Zhou & Dorland (2004) viste at topografien av stimenes kanter (ruheten) ble forandret avhengig av om det var predatorer til stede eller ikke. Ved å øke stimtettheten oppnår krillen en bedre overvåkningskapasitet og jo tettere stimen er jo raskere forplantes fluktesresponsene innad i stimene (O'Brien 1987).

Predatorer har videre problemer med å skille ut enkeltindivider i stimer (Krakauer 1995), og fangstratene minsker etter hvert som stimstørrelse og tetthet øker (Landeau and Terborgh 1986). Krillpredasjonen er intens i Sørishavet (Pakhomov 2000; Murphy and Reid 2001), med mer enn 100 millioner tonn krill fjernet hvert år av predatorer (Mori and Butterworth 2006). Denne "top-down" kontrollen varierer mye i geografisk utstrekning, med intense "hot-spots" hvor høye konsentrasjoner av krill og predatorer sameksisterer (Murphy and Reid 2001), som i områdene rundt Sør Georgia.

Predasjonstrykket over sokkelen til Sør Georgia varierer mye i løpet av året. På sommeren er det høysesong for hekkende sjøfugl og kastende sel, noe som resulterer i et kraftig predasjonstrykk i havområdet rundt øya. Det er beregnet at antarktisk pelssele (*Arctocephalus gazella*) og gulltoppingvin (*Eudyptes chrysolophus*) står for 75% av krillpredasjonen i områdene rundt Sør Georgia (Atkinson et al. 2001) og Boyd (2002) mener at disse to predatorne alene trenger mellom 6,4 og 17,5 millioner tonn mat her årlig.

Over sokkelen er det sel og pingvin som utgjør hovedtrusselen. Disse har en begrenset og relativt liten søkeradius, og har ofte problemer med å oppdage byttedyr som er langt unna (Hunt et al. 1992). Ved å danne små tette stimer på dagen kan dette være en strategi for å unngå å bli oppdaget.

Den store variabiliteten i predasjonsrisiko indikerer at zooplankton vil ha fordel av et fleksibelt atferdsmønster.

Døgnlige vertikale migrasjoner (DVM)

Stiming er ikke den eneste måten krillen kan unngå trusselen fra predatorene. Vertikal migrasjon til dypere deler av vannsøylen kan også redusere predasjonsrisikoen. I områdene rundt Sør Georgia var det luftpustende predatorer som så ut til å utgjøre den største trusselen for krillen.

Både observasjoner av ekkogrammene, integreringen av de gjennomsnittlige S_v -verdiene, WMD og stimdeteksjonsresultatene viste at krillen oppholdt seg høyere i vannsøylen på dagen enn om natten. På ekkogrammene til SL kan man også observere at stimene strekker seg helt opp til overflaten om natten (Fig. 9a og 10a), noe som aldri ble observert på dagtid. Stimer nær overflaten er relativt vanlig om natten i Antarktis (Nast 1979; Witek et al. 1981).

S_v -verdiene gjennomsnittlige dyp (WMD) viste også at biomassen var høyere i vannsøylen om natten i forhold til dagen (Tab. 5), men det var bare statistisk signifikant forskjell mellom dag- og natt verdiene til skrogdata. For skrogdata var WMD over 15m høyere i vannsøylen om natten enn på dagen, mens det for SL bare skilte rundt 7m. Imidlertid kan det se ut som disse resultatene er påvirket av at SL har registrert mye biomasse i de øverste 20m på dagtid. Dette mønsteret er ikke helt korrekt, siden mesteparten av den akustiske tilbakespredningen i det grunneste dybdeintervallet kommer fra dykkeaktivitet til luftpustende predatorer (Fig. 10b), som integrering ikke er i stand til å skille fra tilbakespredning fra krill.

Stimdeteksjonsresultatene av dybdefordelingen til krillstimene viste at hovedtyngden av biomassen var samlet mellom 30-40m om natten og 60-80m på dagen. Det var en signifikant forskjell mellom stimenes gjennomsnittlige plassering i vannsøylen om natten og på dagen både for skrog og SL (Tab. 8).

Dette stemmer med litteraturen som sier at *E. superba* er kjent som en aktiv vertikalvandrer (Godlewski and Klusek 1987; Miller and Hampton 1989; Demer and Hewitt 1995; Lascara et al. 1999; Siegel 2005; Taki et al. 2005; Brierley et al. 2006; Cresswell et al. 2009). DVM hos plankton tilskrives normalt det at de vil unngå visuelt jaktende predatorer på dagen, og utnytte de næringsrike overflatelagene om natten (Robison 2003; Collins and Rodhouse 2006). Man kan med andre ord si at de velger sitt dagdyp ut fra en avveining mellom ønsket om å spise og selv unngå å bli spist.

Jo dypere man beveger seg nedover i vannmassene, jo mørkere blir det, noe som reduserer predatorenes evne til å lokalisere og fange byttedyr (Askenes and Giske 1993). Dette gjelder både for de luftpustende predatorerne og fiskepredatorene (O'Brien 1987; Zhou and Dorland 2004; Cox et al. 2009). DVM er observert hos mange zooplanktonarter, og adferden blir tolket som et kompromiss mellom energiinntak og predasjonsunnvikelse (Iwasa 1982; De Robertis 2002; Burrows and Tarling 2004).

Andre studier har vist ulike migrasjonsmønstre for krillen i området. Tarling et al. (2009) fant ingen tegn til DVM for krillen i områder rundt Sør Georgia, mens Godlewski (1996) fant at krillstimene befant seg dypere i vannmassene om natten enn på dagen (revers DVM). Dette så jeg ingen tendenser til i min undersøkelse.

Registreringer nær bunnen

Over de grunnere delene av sokkelen (< 300m) observert vi ofte krillstimer som gikk helt ned til bunnen på dagtid (Fig. 6-7 og 19b). Tidligere studier har også observert at krill, *E. superba*, har en vertikal distribusjon som går fra overflaten og helt ned til bunnen (Everson 1977; Kock 1985; Grøhsler 1994).

På ekkogrammene fra de skrogmonterte ekkoloddene ble det observert udefinerbare slør langs bunnen (Fig. 6-8). Disse akustiske registreringene var vanskelig å definere ut fra akustisk signatur og forskjellene mellom 120 og 38 kHz. Trålinger i disse lagene viste at fangsten bestod av en blanding av ulike arter krill, amfipoder, chaetognater og juvenile isfisk. Krill er rapportert å forekomme i mere uregelmessige ansamlinger og lag (Kalinowski and Witek 1985; Watkins and Murray 1998). Inne i slike uregelmessige ansamlinger er det vanskeligere å skille krillen fra andre organismer (Watkins and Brierley 2002).

Bimodal fordeling

På dagtid observert jeg at krillstimene fordelte seg over to spesifikke dyp. Den bimodale fordeling av krillstimene var tydelig på stimdeteksjonsresultatene til dybdefordelingen av krillstimene (Fig. 12a,b). Her så man at en del av krillstimene ble værende i de risikofylte overflatelagene < 50m, mens resten returnerte til dypere og tryggere vannmasser på dagen (80-120m).

Etter predasjon er det mat som er den viktigste faktoren som påvirker DVM til zooplankton (Liu et al. 2003). Bimodal fordeling hos zooplankton kan være et resultat av at sultne organismer vil forbli i områder med høyere næringstilgang for å øke fødeopptaksraten, mens mette individer vil svømme ned til mørkere områder hvor de er mindre utsatt for

visuelle predatorer. Slike mønster forklarer ofte avveiningen dyrene har mellom å være trygg og mett eller utrygg og sulten (Huntley and Brooks 1982; Flik and Ringelberg 1993). Det ble ikke observert noen form for bimodal fordeling på natten, da viste alle de akustiske dataene en økning i biomasse mot overflaten.

4.3.2 Amfipoden, *T.gaudichaudii*

På bakgrunn av de akustiske registreringene og tråltrekkene, ble det dokumentert betydelige mengder av den hyperiide amfipoden, *Themisto gaudichaudii*, i undersøkelsesområdet. Dette stemmer også overens med litteraturen som rapporterer at dette er en art som er tilstede med tidvis stor biomasse i havområdene rundt Sør Georgia (Kane 1966; Atkinson and Peck 1988; Atkinson 1990; Ward et al. 1995; Pakhomov and McQuaid 1996a).

T. gaudichaudii er omtalt som en altetende, visuell predator (Hopkins 1985). *T. gaudichaudii* oppholdt seg i området med den høyeste primærproduksjonen for å jakte på macrozooplankton som lever av fytoplankton. Dietten består blant annet av copepoder, fiskelarver, chaetognater, pteropoder og euphausiider (Pakhomov and Perissinotto 1996d). Siden *T. gaudichaudii* er kjent for å danne tette ansamlinger (Hardy and Gunter 1935; Pakhomov and McQuaid 1996a), kan det i enkelte tilfeller være vanskelig å skille den fra krill. Hovedtyngden av de akustiske lagene med *T. gaudichaudii* befant seg mellom 30-60m, men jeg observert også ekkolag bestående av *T. gaudichaudii* i dypere vannlag, ofte i forbindelse med bunnen over sokkelen til Sør Georgia.

Amfipodelagene utførte døgnlige vertikale migrasjoner, og jeg observert også gjennomgående flere amfipodeansamlinger i tilknytning til bunnen på dagtid. Kane (1966) og Everson (1980) har også rapportert om DVM for *T. gaudichaudii* i Antarktis.

T. gaudichaudii er en stor amfipode som blir utsatt for betydelig predasjon fra mange av de luftpustende predatorene i området og av ulike fiskearter (Nemoto and Yoo 1970; Permitin and Tarverdieva 1972; Bost et al. 1994; Kock et al. 1994; Brierley and Watkins 1996). Man kan derfor anta at det er predasjonsunnvikelse som er årsaken til de vertikale migrasjonene.

T. gaudichaudii kan være en alternativ matkilde for predatorer som ellers jakter krill (f.eks gulltoppingvin). Dette vises spesielt i år med lite krill (Brierley and Watkins 1996).

Det var store forskjeller i mengden av amfipoder som var til stede, og hvor amfipodelaget var i vannsøylen (Fig. 6-8). De akustiske registreringene nær bunnen som jeg har definert som amfipoder, var også patchy fordelt. Litteraturen rapporterer også at *T.*

gaudichaudii er kjent for å ha patchy distribusjon med tettheter som noen ganger lokalt blir veldig høye (Kane 1966; Atkinson 1990).

Jeg hadde gjennomgående få problemer med å skille de akustiske registreringene av *T. gaudichaudii* fra krill. Amfipodelagene var distinkte og ulike krill observasjonene.

4.3.4 Fisk

Ulike fiskearter er vanskelig å skille fra hverandre akustisk. Isfisken mangler luftfylt svømmeblære og gir derfor relativt svake ekko (Grøhler 1994; Barrera-Oro 2002; Frolkina 2004). Fisk som mangler svømmeblære har bare et tilbakespredningsareal som tilsvarer 1/10 av en like stor fisk med svømmeblære (Foote 1980b),

De akustiske registreringene viste få pelagiske fisk, noe som er et kjennetegn på det antarktiske økosystemet (Barrera-Oro 2002). Isfisken defineres som demersale organismer og er knyttet til sokkelen (Kock 2005; Clarke et al. 2008a), mens mesopelagisk fisk for det meste befinner seg i tilknytning til dypere vannmasser utenfor sokkelen og lever et pelagisk liv (Barrera-Oro 2002).

Isfisk

Isfiskene som ble fanget i størst kvanta i tråltrekkene var: *Champscephalus gunnari*, *Chaenocephalus aceratus* og *Pseudochaenichtys georgianus*. Mine resultater viste at isfisken oppholdt seg i de dypere delene av vannmassene, med flest fisk i området 0-15m over bunnen. Alle artene er kjent for å ha en bentho-pelagisk livsstil (Kock 2005; Clarke et al. 2008a), som innebærer at de lever i tilknytning til bunnen og beveger seg opp i de frie vannmassene. Isfisk knyttet til bunnen kunne ofte observeres på ekkogrammene fra de skrogmonterte ekkoloddene når CTD sonden nærmet seg bunnen, noe som førte til at relativt store mengder fisk ble skremt opp fra bunnen. På ekkogrammene til ML kunne man også se flere tilfeller av at enkeltfisk og fiskeansamlinger steg opp fra bunnen. Isfiskene er rapportert å være tallrike og jevnt utbredt over sokkelen til Sør Georgia (Frolkina 2004; Reid et al. 2007; Clarke et al. 2008a).

Isfisken utførte døgnlige vertikale migrasjoner (DVM) i undersøkelsesområdet. Ekkogrammene viste tydelig at isfisken migrerte opp i vannsøylen om natten. Dagekkogrammene viste for det meste enkeltfisk og noen stimer med *C. gunnari*, mens det om natten var mye fisk i vannsøylen nær bunnen (Fig. 19). Analysene av isfiskens plassering i vannsøylen i løpet av døgnet (target tracks) (Fig. 17) viste likevel ingen **statistiske** forskjeller mellom hvor fisken oppholdt seg på dagen og om natten. *C. gunnari*, *P. georgianus* og *C.*

aceratus har lik morfologi, økologi og adferd, og er kjent for å utføre DVM for å jakte på pelagiske byttedyr (Eastman 2005).

Hovedpredatorene til isfisk er luftpustende predatorer som utgjør en stor trussel over sokkelen til Sør Georgia. For å beskytte seg mot piscivore (fiskespisende) predatorer tilbringer isfisken mindre tid i vannsøylen på dagen når lysforholdene er gode enn om natten. Dette tyder på at isfiskens DVM for det meste styres av predatorunngivelse.

De akustiske dataene viste flere store isfisk nær bunnen enn høyere i vannsøylen (Fig. 19). Trålresultatene viste at det var utelukkende juvenile i de øvre delene av vannsøylen, og voksne større individer like over bunnen. Det er også tidligere kjent at isfiskens størrelsesklasser har ulik fordeling, jo større de blir, jo mer tid tilbringer de på bunnen (Frolkina 2004; Fishbase 2009b).

C. gunnari er den mest strømlinjeformede av isfiskene i området, noe som antyder at den har en mer pelagisk livsstil enn de andre artene (Trunov et al. 2000; Fanta et al. 2003a). Vi observerte stimer av *C. gunnari* over sokkelen, noe også Frolkina (2004) har observert. *C. gunnari* oppholder seg i ulike deler av vannmassene til ulike stadier av livet. Som larver lever de pelagisk i de øverste 100m av vannsøylen, mens de som juvenile (6cm) trekker ned til 75m over bunnen. Individer som er 15-20cm befinner seg store deler av døgnet pelagisk, mens voksne fisk (25-39cm) oppholder seg mer i tilknytning til bunnen (Frolkina 2004). Store voksne individer (40-50cm) ”letter” bare sjelden fra bunnen (Lyubimova 1980).

P. georgianus og *C. aceratus* har også larver og juvenile individer som oppholder seg i de øvre delene av vannmassene, men er mindre tilpasset et pelagisk liv i voksen alder (Reid et al. 2007; Clarke et al. 2008a).

Ut fra ekkogrammene til ML kunne jeg studere de ulike isfiskenes adferd. Svømmeteknikken til isfiskene er labriform. Dette vil si at de for det meste bare bruker roterende brystfinner for å holde seg stasjonære. Hvis de skal forandre posisjon i vannsøylen, tar de noen korte raske slag med halen. Noen ganger beveget fiskene seg raskt vertikalt, men for det meste ”hang” de stille i ekkostrålen. Det var ett tilfelle der en enkelt fisk oppholdt seg over 7000 ping innenfor ekkostrålen, noe som tilsvarer rett i underkant av en time. Dette stemmer overens med litteraturen som sier at isfisken har en veldig lav metabolsk rate, er relativt innaktive, dorse og stillestående selv når de er i pelagialen (Fishbase 2009b; Fishbase 2009c). Disse observasjonene er i overensstemmelse med at isfisk er en bakholdsangriper som sitter på sine store pelviske finner og venter på at byttedyr skal svømme forbi (Fanta et al. 2003a). Når dette skjer, angriper de plutselig. Isfisken er i utgangspunktet en visuell predator, men mange kan også benytte seg av taktile sanser for å fange byttedyr (Fanta et al. 2003a).

Mindre isfisk jakter mer aktivt i pelagialen, og dette kan man blant annet se ved stimene til *C. gunnari* (Fig. 19a,b). Stimene er mest sannsynlig en antipredasjonstilpasning mot andre fisk og luftpustende predatorer.

Isfisk utnytter mange forskjellige matressurser (Frolkina 2001; Frolkina 2003; Frolkina 2004), men fisk i alle størrelseskategorier spiser i sommerperioden pelagiske krepsdyr, hvor krillen, *E. superba*, er den viktigste komponenten (Shust 1998). Mageinnhold til fisk jeg undersøkte om bord bestod i all hovedsak krill. Prosentandelen av krill i dietten til *C. gunnari* kan nå 100 % (Kozlov 1985), men man finner ofte at krill bare består av rundt 60 % og amfipoder (i hovedsak *T. gaudichaudii*) står for 35 % (Frolkina 2004). *P. georgianus* har også en diett dominert av krill på sommeren (Clarke et al. 2008). *T. gaudichaudii* og fisk (isfisk og Notothenider) konsumeres også, men dette utgjør bare en liten del av dietten (Clarke et al. 2008) til *P. georgianus*. Dietten til *C. aceratus* består i hovedsak av krill, og mindre deler pelagiske krepsdyr og demersale fiskearter (Reid et al. 2007). Jo større isfisken blir, jo større blir andelen av fisk i dietten.

Tilgjengeligheten av krill for demersale fisk har historisk blitt forklart på to måter: Den vertikale utbredelsen av krill når bunnen (Everson 1977; Kock 1985; Grøhler 1994), og demersale fisk migrerer opp i vannsøylen for å spise (Everson 1977; Kock 1985; Foster and Montgomery 1993). Dette fenomenet har også blitt demonstrert i senere tid ved bruk av videokamera (Gutt and Siegel 1994) og ekkolodd. Jo grunnere lokalitet, jo sterkere blir den benthopelagiske koplingen, og krillen kan bli tilgjengelig for demersale fisk via en kombinasjon av begge mekanismene. I mine data kan man se begge ”mekanismene” i aksjon. På dagtid var det vanlig, spesielt over de grunneste delene av sokkelen, å se krillstimer som gikk helt ned til bunnen, og om natten vandret fisken opp i vannsøylen.

Konsentrasjonene av isfisk rundt Sør Georgia avhenger av tilstedeværelsen av stor krillbiomasse over sokkelen (Frolkina 2004), og isfiskens levevilkår og forplantningssuksess ser ut til å bli påvirket av dårlige krillår i områdene rundt Sør Georgia (Kock et al. 1994; Everson et al. 1997; Everson et al. 1999). Siden det bare er *C. gunnari* av isfiskartene som danner stimer/ansamlinger, er det vanskelig å danne seg et bilde av hvor mye fisk det er i området. Flesteparten av de voksne isfiskene lever i nær tilknytning til bunnen, der de er vanskelig å oppdage akustisk fra skipets ekkolodd. Det er vanskelig å si noe om mengdene jeg observerte på ekkodataene til ML, men jeg så at isfisken utgjorde en stor del av den akustiske tilbakespredningen nær bunnen.

Mesopelagisk fisk

Trålfangstene inneholdt små mengder mesopelagisk fisk. Det finnes mange ulike arter mesopelagisk fisk i havområdene rundt Sør Georgia, men *Electrona antarctica* var den arten vi fikk flest av i tråltrekkene. Dette samsvarer med litteraturen som rapporterer om at *E. antarctica* muligens er den vanligste mesopelagiske fisken sør for polarfronten (Fishbase 2009a).

E. antarctica ble fanget i små kvanta på dypt vann utenfor den grunne sokkelen (< 300m). Jeg observerte kun distinkte akustiske registreringer av mesopelagisk fisk utenfor sokkelen (Fig. 8a) og i forbindelse med sokkelkanten. Dette samsvarer med tidligere studier som også har vist at mesopelagisk fisk lever pelagisk i områdene utenfor sokkelen til Sør Georgia (Barrera-Oro 2002).

Tråldata viste at det ble fanget få individer over sokkelen, noe som også er i overensstemmelse med litteraturen. Det er sjelden rapportert om tilstedeværelse av mesopelagisk fisk over den grunne delen av sokkelen, men det hender at noen individer blir ført hit med vannmassene (Linkowski et al. 1983; Duhamel et al. 2000).

Ekkogrammene fra områdene utenfor sokkelen viste at fisken normalt holder seg dypere enn 200m om dagen, mens deler av populasjonen søker opp i vannsøylen om natten. Mesopelagisk fisk er kjent for å utføre DVM (Robison 2003). Det antas at mesopelagisk fisk velger sitt dagdyp ut fra en avveining mellom ønsket om å spise og selv unngå å bli spist (Daniels and Lipps 1982). De utnytter således vannmasser hvor lysintensiteten er tilstrekkelig lav til at piscivorene ikke kan predatere effektivt på dem.

Siden den mesopelagiske fisken ble observert dypere enn 200m på dagen, oppholdt de seg utenfor hovedfordelingen til krillstimene i området. Krillstimene hadde et gjennomsnittsdyp på 63-83m på dagen, og ut fra stimdeteksjonsresultatene til skrog og SL er det kun noen få stimer dypere enn 200m. Man kan derfor si at utbredelsen og mengdene av den mesopelagiske fisken rundt Sør Georgia ikke utgjør noen stor predasjonstrussel for krillen, sammenlignet med de andre predatorerne i området.

4.3.5 Luftpustende predatorer

Artene av luftpustende predatorer som ble observert visuelt i undersøkelsesområdet var: Sel (antarktisk pelssel og sydlig sjøelefant), sjøfugl (vandrealbatross, black-browed albatross, antarktisk skarv og ulike petreller) og pingvin (gulltopp-, adelic-, bøyle- og kongepingvin). Disse predatorerne kan være fra uker til måneder ute på det åpne havet for å jakte, men i hekke- og kasteperiodene er de mer knyttet til havområdene nær koloniene. Dette fører til et stort predasjonstrykk over sokkelen til Sør Georgia (Atkinson et al. 2001; Barlow and Croxall 2002; Boyd 2002; Xavier et al. 2003a).

Vi så ingen hval mens vi var i undersøkelsesområdet, selv om det ofte blir observert ulike arter i havområdene rundt Sør Georgia. De er derimot ikke lenger en dominerende del av predatorregimet rundt øya. Populasjonene av hval har blitt systematisk jaktet til nær utryddelse i løpet av de siste 200 årene (Baker and Clapham 2004). Jeg kommer derfor ikke til å nevne hval videre i oppgaven.

Alle de luftpustende predatorerne er avhengige av synet for å jakte, og muligheten for å oppdage byttedyr avhenger av solens plassering på himmelen og byttedyrenes dyp (Jansen et al. 1998). De luftpustende predatorerne ble kun observert på de akustiske dataene fra SL, og 56 av 82 dykk ble gjort midt på dagen mellom kl 12:00 og 18:00. Det var ingen nattdykk dypere enn 80m, mens på dagen dykket de helt ned til 180m.

Det er vanskelig å artsbestemme predatorerne på ekkogrammene, men ut fra kjennskap om artene kan man skille ulike predatorgrupper fra hverandre. Jeg kommer kun til å omtale tre grupper: Sel, sjøfugl og pingvin.

Sel

Sel utgjør ikke noe stort predasjonstrykk i undersøkelsesområdet ut fra mine akustiske observasjoner. Jeg observert kun få ekko med akustisk signatur som kunne ligne på sel. Dette samsvarer ikke med litteraturen, som sier at antarktisk pelssel både jakter over og utenfor sokkelen til Sør Georgia (Staniland et al. 2004). Siden vi ikke kan artsbestemme predatorerne man ser på ekkogrammene, brukte jeg litteraturhenvisninger for å eliminere sel fra ekkodataene.

Sør Georgia huser tilnærmet halvparten av verdens populasjon av sydlig sjøelefant (McCann and Rothery 1988). De er kjent for å jakte lengre fra land og ofte i dypere områder enn antarktisk pelssel. Elefantsele er en eksepsjonelt god dykker (1000-1400m (Jonker and Bester 1994; Slip et al. 1994; Collins and Rodhouse 2006)) og spiser ofte store demersale fisk utenfor den grunne sokkelen og i sokkelskråningen. Utenfor sokkelen jakter sydlig sjøelefant

for det meste på pelagisk fisk (Brown et al. 1999). På bakgrunn av dette tolker jeg at den sydlige elefantselen jakter lengre fra øya og oppholder seg utenfor undersøkelsesområdet mitt.

Det ble observert store mengder antarktisk pelssel i undersøkelsesområdet, og i følge Reid (1995) holder 95% av verdens populasjon til på Sør Georgia. Antarktisk pelssel spiser nesten bare krill i områdene rundt Sør Georgia (Reid and Arnould 1996a; Iverson et al. 1997; Atkinson et al. 2001), men også isfisk og mesopelagisk fisk (Reid 1995; Reid and Arnould 1996a; Reid et al. 1996b). Antarktisk pelssel er videre kjent for å ha et regulært jaktmønster knyttet til krillens DVM (Croxall et al. 1985).

De hannlige antarktiske pelsselene er bare tilstede på øya frem til parringen er ferdig (McCann 1980), og var reist ut på havet igjen når vi var i undersøkelsesområdet. De kan derfor utelukkes som ekkogivende dyr i denne studien.

Tidligere studier har vist at det er en relativt stor variasjon i jaktteknikkene til lakterende (ammende) antarktisk pelssel rundt Sør Georgia (Boyd 1999). Under ammeperioden, som varer rundt 4 måneder, blir valpene værende alene igjen i kolonien når mødrene drar ut på havet for å skaffe mat (Doidge et al. 1986; Bengtson 1988; Costa et al. 1989). Disse jaktturene varer mellom 2-8 dager, og blir stort sett etterfulgt av 1-2 dager på land for å gi valpen melk (Boyd et al. 1991; McCafferty et al. 1998). Avhengig av lengden på jaktturene, utnytter selen enten kontinentalsokkelen eller mer oseaniske jaktmarker. Selen som jakter over sokkelen, har flere dykk som ofte er dypere enn de som jakter oseanisk (Staniland et al. 2004).

Antarktisk pelssel kan dykke ned til 200-300m, men 95 % av dykkene er vanligvis grunnere enn 50m (Boyd 1992; Boyd et al. 1997). Boyd og Croxall (1992) observert at lakterende antarktisk pelssel utførte V-formete dykk (beskrives med en kort tid på maksdypet), og 60% av dykkene var < 20m. De grunne dykkene skiller seg ut fra de dypere dykkene ved at de har mer langsom opp- og nedadstigning. Selene er så vidt jeg vet ikke kjent for å jakte i flokk, og har et mer irregulært svømmemønster i forhold til pingvinenes.

Flere studier har vist at 74-84% av dykkene til antarktisk pelssel blir utført om natten (Croxall et al. 1985; Boyd et al. 1991; Boyd and Croxall 1992). Croxall (1985) viste at mange av dykkene ble utført rundt soloppgang og solnedgang, og at dykkeaktiviteten minket raskt utover formiddagen for så å øke igjen gradvis utover ettermiddagen. Croxall (1985) mente at pelsselen jaktet om natten for å utnytte krillen som utføre DVM. Dette gjør at den ikke trenger å dykke like dypt som på dagen for å komme til matkilden, og på denne måten spare energi.

Ekkoene til de luftpustende predatorerne viste tilnærmet ingen dype dykk, få dykk under 50m med sterk akustisk tilbakespredning og omtrent ingen nattdykk. På bakgrunn av dette og at selene ikke jakter i flokk, har mer irregulære svømmemønster og sterkere akustisk tilbakespredning enn de andre luftpustende predatorerne i området, finner jeg det lite sannsynlig at dykkeprofilene på mine ekkogrammer var sel.

Sjøfugl

Sjøfuglene man ser på ekkogrammene er mest sannsynlig ulike albatrosser og petreller. Akustisk er disse dykkene karakterisert som raske dykk, ofte med mye støy helt i overflaten (5-20m). Dette stemmer godt overens med fuglenes dykkekapasitet kjent fra litteraturen. Albatross dykker regelmessig ned til 3-5m og av og til ned til 6-12m (Prince et al. 1994; Huin and Prince 1997), mens dykkende petreller kan nå gjennomsnittsdyp på rundt 30m (maksimalt 40-50m) (Bocher et al. 2000).

Antarktisk skarv har de lengste (5-6min (Casaux and Barrera-Oro 2006)) og dypeste (125m (Croxall et al. 1991; Kato et al. 1992; Wanless and Harris 1993; Casaux et al. 2001)) dykkene som er kjent for flygende fugler i Antarktis. De spiser nesten bare (99%) demersale fisk (Casaux et al. 2001; Casini et al. 2006). Begge Search landerene var plassert dypere enn 200m. Dette vil si at det er umulig for skarven å dykke ned til bunnen her, og de kan derfor utelukkes som ekkogivende organismer.

Albatross og petreller er kjent for å spise pelagiske organismer, i hovedsak euphausider (spesielt *E. superba*), blekksprut og isfisk (Xavier et al. 2003a; Xavier et al. 2003b). Jeg observerte også black-browed albatross og ulike petreller spise krill når trålraster ble dumpet fra skipet. Ut fra ekkogrammene så det ut som om noen av fuglene dykket i områder der det var krill.

Selv om de fleste sjøfugl okkuperer redet i kolonien om natten, er det noen som av og til eller regelmessig forblir ute på havet. Eksempler på dette er albatrosser (Weimerskirch and Wilson 1992) og storm-petreller (Grubb 1974).

Jeg observerte ikke så mange dykk fra sjøfugl på ekkogrammene. Albatross og petreller utgjør dermed bare en liten del av predasjonstrykket på krillen i undersøkelsesområdet.

Pingvin

De akustiske resultatene antydte at det var pingvinene som stod for det største predasjonstrykket på krillen i undersøkelsesområdet. Dette stemmer godt overens med litteraturen. Pingvinene jakter for det meste over de grunnere delene av kontinentalsokkelen til Sør Georgia (< 300m), mens noen jakter helt ut til 2000m dybdekonturen (Williams et al. 1992; Barlow and Croxall 2002; Bevan et al. 2002; Tanton et al. 2004).

Pingvindykkene som ble observert på ekkogrammene, bestod som regel av flere individer som dykket raskt ned til jaktdypet, for så å vende tilbake mot overflaten. Synkron eller sosial jaktteknikk har blitt observert hos bøylepingvin (Copeland 2008), adieliepingvin (Takahashi et al. 2004) og sørlig klippehopperpingvin (*Eudyptes chrysocome chrysocome*) (Tremblay and Cherel 1999).

Copeland (2008) observerte flere ulike grupper bøylepingvin som jaktet separat på en stor krillstim. Hver pingvingruppe organiserte seg på overflaten før de dykket samtidig. De ulike pingvingruppene angrep stimen i små atskilte grupper i stedet for å jakte alle på en gang og individuelt. Dette kan tyde på at pingvinene har visuell kontakt under dykket, og at de jakter koordinert, både for å oppdage og fange byttedyrene. Dette er observert av Tremblay og Cherel (1999) for sørlig klippehopperpingvin.

Pingvinene er raske svømmere, har små bevegelsesutslag og slipper ofte ut store mengder luft på slutten av dykkene når de er på veg tilbake mot overflaten (Copeland 2008). Dette gjør at de akustisk gir klare, rene streker, ofte med distinkte luftbobler som stiger opp i forbindelse med dykket (Fig. 16). Trathan et al. (2008) bekrefter dette videre ved å beskrive at kongepingviner generelt har lineære svømmemønster når de ikke søker etter, jakter eller fanger byttedyr.

Chappell et al. (1993) viste at adieliepingviner vanligvis dykker med en rask, konstant fart til det ønskelige dypet, for så å snu og returnere tilbake til overflaten. De oppholder seg kun en kort periode på maksdypet når de dykker. Dette betegnet han som V-formete ”søkedykk”. Videre beskrev han U-formede ”vellykkede” dykk. Her tilbringer pingvinene mer tid i området med mat og jakter på enkeltorganismer både vertikalt og horisontalt (Chappell et al. 1993).

V-formede dykk var framtrædende i resultatene mine. Jeg så få eksempler på U-formede dykk. Selv når pingvinene observerte krillstimer, virket det ikke som om de tilbrakte mer tid i disse områdene. Jeg observerte pingviner med V-formede dykk som snur midt inne i tette krillstimer. De fleste krillstimene blir angrepet fra undersiden av pingviner som ”skyter” gjennom stimene på veg opp mot overflaten. Dette har kanskje sammenheng med at det er

lettere å observere byttedyr når de har havoverflaten som bakgrunn. Byttedyrene vil da fremtre som mørke silhuetter mot havoverflaten.

Pingvin er avhengige av synet både for å jakte og orientere seg på havet (Jansen et al. 1998). De jakter derfor mest aktivt på dagen når lysforholdene er på sitt beste, og er lite på overflaten i denne perioden (Croxall et al. 1993; Green et al. 1998).

Det typiske mønsteret er derfor å være ute på havet og jakte midt på dagen og på land om natten, og dette gjelder for adalie- (Yeates 1971), bøyle- og ringpingvin (*Pygoscelis antarctica*) (Trivelpiece et al. 1986). Noen arter dykker også om natten (f.eks gulltoppingvin) (Croxall et al. 1988). Jeg observerte i tillegg bøylepingviner som jaktet på nettene, men det var rundt båten som var opplyst av lyskastere i nær tilknytning til pingvin kolonien.

Hvis man ser på dykkedybene til de luftpustende predatorerne, er det to dyp som skiller seg ut som attraktive jaktdyp på dagtid (30 og 80m) (Fig. 14). Disse dypene samsvarer med den bimodale utbredelsen av krillstimenens gjennomsnittlige dybde i undersøkelsesområdet (50-60m og 80-120m) på dagtid (Fig. 12a,b). Både adalie-, gulltopp- og bøylepingviner er kjent for å ha en sommerdiett som for det meste består av krill, men også *T. gaudichaudii* og ulike fiskearter (f.eks *C. gunnari*) er vanlige byttedyr (Brierley and Watkins 1996; Atkinson et al. 2001; Reid et al. 2005).

Adaliepingvinen fanger mesteparten av byttedyrene sine på relativt grunt dyp, og flesteparten av dykkene finner sted når lysforholdene er gode (Chappell et al. 1993). Gulltopp- og bøylepingvin er i tillegg kjent for å ha dykkedyp som korrelerer med distribusjonen av deres byttedyr (krill, amfipoder og isfisk) (Croxall et al. 1983).

Gulltopp-, adalie- og bøylepingvin jakter nærmere land og dykker ikke så dypt som kongepingvinen (maks 150m) (Collins and Rodhouse 2006). Kongepingvinen har lange jaktturet under hekkeperioden. Tratan et al. (2008) fant ut at de gjennomsnittlig var borte fra kolonien i 18,56dager, og at de jaktet lengre fra øya enn mange av de andre pingvinene i området. Alle kongepingvinene i hans studie svømte direkte til Polar Frontal Zone (PFZ), og startet ikke å jakte før de kom fram. På bakgrunn av dette, og at dietten domineres av mesopelagisk fisk og små mengder blekksprut (Rodhouse et al. 1998), kan jeg utelukke dem som ekkogivende organismer i undersøkelsesområdet.

Ut fra svømmemønster, dykkedyp, diett, jaktområder og den akustiske signaturen til de ulike dykkene, kan man anta at de fleste dykkene jeg observerte på ekkogrammene til SL ble utført av adalie-, gulltopp- eller bøylepingviner. Det betyr at det er disse pingvinene som står for det største predasjonstrykket på krillen i undersøkelsesområdet.

5 Referanser

- Aksnes, D. L. and J. Giske (1993). "A theoretical model of aquatic visual feeding." Ecology Model. **67**: 233-250.
- Antezana, T. and K. Ray (1983). "Aggregation of *Euphausia superba* as an adaptive group strategy to the Antarctic ecosystem." Ber. Polarforsch. **4**: 199-215.
- Askenes, D. L. and J. Giske (1993). "A theoretical model of aquatic visual feeding." Ecology Model.(67): 233-250.
- Atkinson, A. (1990). The ecology of zooplankton around the island of South Georgia.
- Atkinson, A. and J. M. Peck (1988). "A summer-winter comparison of zooplankton in the oceanic area around South Georgia." Polar Biology **8**(463-473).
- Atkinson, A., V. Siegel, E. Pakhomov and P. Rothery (2004). "Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean." Nature **432**(7013): 100-103.
- Atkinson, A., V. Siegel, E. A. Pakhomov, P. Rothery, V. Loeb, R. M. Ross, L. B. Quetin, K. Schmidt, P. Fretwell, E. J. Murphy, G. A. Tarling and A. H. Fleming (2008). "Oceanic circumpolar habitats of Antarctic krill." Mar. Ecol. Prog. Ser. **362**: 1-23.
- Atkinson, A., M. Whitehouse, J. Priddle, G. Cripps, P. Ward and M. Brandon (2001). "South Georgia, Antarctica: a productive, cold water, pelagic ecosystem." Marine Ecology. Progress series(Halstenbek) **216**: 279--308.
- Baker, C. S. and P. J. Clapham (2004). "Modelling the past and future of whales and whaling." Ecology and Evolution **19**(7).
- Balk, H. and T. Lindem (2008/2009). Sonar 5 Pro.
- Barlow, K. E. and J. P. Croxall (2002). "Seasonal and interannual variation in foraging range and habitat of macaroni penguins *Eudyptes chrysolophus* at South Georgia." Marine Ecology-Progress Series **232**: 291-304.
- Barrera-Oro, E. (2002). "The role of fish in the Antarctic marine food web: differences between inshore and offshore waters in the southern Scotia Arc and West Antarctic Peninsula." Antarctic Science **14**(4): 293-309.
- Bengtson, J. L. (1988). "Long-term trends in the foraging patterns of female Antarctic fur seals at South Georgia. Antarctic Ocean and Resources Variability." Springer Verlag, Berlin: 286-291.
- Bevan, R. M., P. J. Butler, A. J. Woakes and I. L. Boyd (2002). "The energetics of gentoo penguins *Pygoscelis papua* during the breeding season." Funct Ecol(16): 175-190.
- Bocher, P., Y. Cherel and K. Hobson (2000). "Complete trophic segregation between South Georgian and common diving petrels during breeding at Iles Kerguelen." Marine Ecology-Progress Series(208): 249-264.
- Bost, C. A., P. Koubbi, F. Genevois, L. Ruchon and V. Ridoux (1994). "Gentoo penguin *Pygoscelis papua* diet as an indicator of planktonic availability in the Kerguelen Island." Polar Biology **14**: 147-153.
- Boyd, C. M., M. Heyraud and C. N. Boyd (1984). "Feeding of the Antarctic krill *Euphausia superba*." J Crust Biol **4** **1**: 123-141.
- Boyd, I. L. (1999). "Foraging and provisioning in Antarctic fur seals: interannual variability in time-energy budgets." Behav Ecol **10**: 198-208.
- Boyd, I. L. (2002). "Estimating food consumption of marine predators: Antarctic fur seals and macaroni penguins." Journal of Applied Ecology **39**(1): 103-119.
- Boyd, I. L. (2002). "Integrated environment-prey-predator interactions off South Georgia: implications for management of fisheries." Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems **12**(1): 119-126.
- Boyd, I. L. and J. P. Croxall (1992). "Diving Behavior of Lactating Antarctic Fur Seals." Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie **70**(5): 919-928.

- Boyd, I. L., N. J. Lunn and T. Barton (1991). "Time Budgets and Foraging Characteristics of Lactating Antarctic Fur Seals." Journal of Animal Ecology **60**(2): 577-592.
- Boyd, I. L., D. J. McCafferty and T. R. Walker (1997). "Variation in foraging effort by lactating Antarctic fur seals: response to simulated increased foraging costs." Behavioural Ecology Sociobiology(40): 135-144.
- Boyd, I. L. C., J. P. (1992). "Diving behaviour of lactating Antarctic fur seals." Canadian Journal of Zoology(70): 919-928.
- Brandon, M. A., E. J. Murphy, P. N. Trathan and D. G. Bone (2000). "Physical oceanographic conditions to the northwest of the sub-Antarctic Island of South Georgia." Journal of Geophysical Research-Oceans **105**(C10): 23983-23996.
- Brandon, M. A., E. J. Murphy, M. J. Whitehouse, P. N. Trathan, A. W. A. Murray, D. G. Bone and J. Priddle (1999). "The shelf break front to the east of the sub-Antarctic island of South Georgia." Continental Shelf Research **19**(6): 799-819.
- Brierley, A. S., D. A. Demer, J. L. Watkins and R. P. Hewitt (1999). "Concordance of interannual fluctuations in acoustically estimated densities of Antarctic krill around South Georgia and Elephant Island: Biological evidence of same-year teleconnections across the Scotia Sea." Marine Biology **134**(4): 675-681.
- Brierley, A. S., R. A. Saunders, G. Bone Douglas, J. Murphy Eugene, P. Enderlein, G. Conti Stephane and A. Demer David (2006). "Use of moored acoustic instruments to measure short-term variability in abundance of Antarctic krill." Limnology and Oceanography: Methods **4**: 18-29.
- Brierley, A. S. and J. L. Watkins (1996). "Acoustic targets at South Georgia and the South Orkney Islands during a season of krill scarcity." Marine Ecology Progress Series **138**: 51-61.
- Brierley, A. S. and J. L. Watkins (1996). "Acoustic targets at South Georgia and the South Orkney islands during a season of krill scarcity." Marine Ecology-Progress Series **138**(1-3): 51-61.
- Brown, D. J., I. L. Boyd, G. C. Cripps and P. J. Butler (1999). "Fatty acid signature analysis from milk of Antarctic fur seals and Southern elephant seals from South Georgia: implications for diet determination." Marine Ecology-Progress Series(187): 251-263.
- Burrows, M. T. and G. Tarling (2004). "Effects of density dependence on diel vertical migration of populations of northern krill: A genetic algorithm model." Marine Ecology Progress Series **277**: 209-220.
- Casaux, R. and E. Barrera-Oro (2006). "Shags in Antarctica: their feeding behaviour and ecological role in the marine food web." Antarctic Science **18**(1): 3-14.
- Casaux, R., M. Favero, P. Silva and A. Baroni (2001). "Sex differences in diving depths and diet of Antarctic shags at the South Shetland Islands." Journal of Field Ornithology(72): 22-29.
- Casini, M., M. Cardinale and J. Hjelm (2006). "Inter-annual variation in herring, *Clupea harengus*, and sprat, *Sprattus sprattus*, condition in the central Baltic Sea: what gives the tune?" Oikos **112**(3): 638-650.
- Chappell, M. A., V. H. Shoemaker, D. N. Janes, T. L. Bucher and S. K. Maloney (1993). "Diving Behavior During Foraging in Breeding Adelie Penguins." Ecology **74**(4): 1204-1215.
- Clarke, S., W. D. K. Reid, M. A. Collins and M. Belchier (2008). "Biology and distribution of South Georgia icefish (*Pseudochaenichthys georgianus*) around South Georgia and Shag Rocks." Antarctic Science **20**(4): 343-353.
- Clarke, S., W. D. K. Reid, M. A. Collins and M. Belchier (2008a). "Biology and distribution of South Georgia icefish (*Pseudochaenichthys georgianus*) around South Georgia and Shag Rocks." Antarctic Science **20**(4): 343-353.

- Collins, M. A. and P. G. K. Rodhouse (2006). "Southern ocean cephalopods." Advances in Marine Biology, Vol 50 **50**: 191-265.
- Collins, M. A., J. C. Xavier, N. M. Johnston, A. W. North, P. Enderlein, G. A. Tarling, C. M. Waluda, E. J. Hawker and N. J. Cunningham (2008). "Patterns in the distribution of myctophid fish in the northern Scotia Sea ecosystem." Polar Biology **31**(7): 837-851.
- Copeland, K. E. (2008). "Concerted Small-Group Foraging Behavior in Gentoo Penguins *Pygoscelis Papua*." Marine Ornithology **36**(2): 193-194.
- Costa, D., J. Croxall and D. Callan (1989). "Foraging Energetics of Antarctic Fur Seals in Relation to Changes in Prey Availability " Ecology **70**(3): 596-606.
- Cox, M. J., D. A. Demer, J. D. Warren, G. R. Cutter and A. S. Brierley (2009). "Multibeam echosounder observations of swarms of Antarctic krill (*Euphausia superba*) provide new insight to interactions between krill and air breathing predators." Mar. Ecol. Prog. Ser.(378): 199-209.
- Cox, M. J., D. A. Demer, J. D. Warren, G. R. Cutter and A. S. Brierley (2009). "Multibeam echosounder observations reveal interactions between Antarctic krill and air-breathing predators." Marine Ecology-Progress Series **378**: 199-209.
- Cresswell, K. A., G. A. Tarling, S. E. Thorpe, M. T. Burrows, J. Wiedenmann and M. Mangel (2009). "Diel vertical migration of Antarctic krill (*Euphausia superba*) is flexible during advection across the Scotia Sea." Journal of Plankton Research **31**(10): 1265-1281.
- Croxall, J., R. W. Davis and J. O'Connell (1983). "Diving patterns in relation to diet of Gentoo and Macaroni Penguins at South Georgia." Condor **90**: 157-167.
- Croxall, J., Y. Naito, A. Kato, P. Rothery and D. Briggs (1991). "Diving patterns and performance in the Antarctic blue-eyed shag *Phalacrocorax atriceps*." journal of Zoology of London(225): 177-199.
- Croxall, J. P., D. R. Briggs, A. Kato, Y. Naito, Y. Watanuki and T. D. Williams (1993). "Diving pattern and performance in the macaroni penguins *Edyptes chrysolophus*." J Zool (London) **230**: 31-47.
- Croxall, J. P., R. W. Davis and M. J. O'Connell (1988). "Diving Patterns in Relation to Diet of Gentoo and Macaroni Penguins at South Georgia." Condor **90**(1): 157-167.
- Croxall, J. P., I. Everson, G. L. Kooyman, C. Ricketts and R. W. Davis (1985). "Fur-Seal Diving Behavior in Relation to Vertical-Distribution of Krill." Journal of Animal Ecology **54**(1): 1-8.
- Daniels, R. A. and J. H. Lipps (1982). "Distribution and Ecology of Fishes of the Antarctic Peninsula." Journal of Biogeography **9**(1): 1-9.
- De Robertis, A. (2002). "Size - dependent visual predation risk and the timing of vertical migration: an optimization model." Limnology and Oceanography(47): 925-933.
- Demer, D. A. and R. P. Hewitt (1995). "Bias in acoustic biomass estimates of *Euphausia superba* due to diel vertical migration." Deep Sea Research (Part I, Oceanographic Research Papers) **42**(4): 455-475.
- Doidge, D. W., T. S. McCann and J. P. Croxall (1986). "Attendance behaviour of Antarctic fur seals. Fur seals: maternal strategies on land and at sea." Princeton University Press, Princeton.: 102-114.
- Duhamel, G., P. Koubbi and C. Ravier (2000). "Day and night mesopelagic fish assemblages off the Kerguelen Islands (Southern Ocean)." Polar Biology **23**(2): 106--112.
- Eastman, J. T. (2005). "The nature of the diversity of Antarctic fishes." Polar Biology **28**: 93-107.
- Engas, A., R. Skeide and C. W. West (1997). "The 'MultiSampler': A system for remotely opening and closing multiple codends on a sampling trawl." Fisheries Research **29**(3): 295-298.

- Everson, I. (1977). "The living resources of the Southern Ocean " FAO GLO/SO/77/1, Rome, pp 1-156
- Everson, I., K. H. Kock and G. Parkes (1997). "Interannual variation in condition of the mackerel icefish." Journal of Fish Biology **51**(1): 146-154.
- Everson, I., G. Parkes, K. H. Kock and I. L. Boyd (1999). "Large variations in natural mortality rate of marine fish and its effect on multispecies management: the mackerel icefish (*Champscephalus gunnari*) a practical example." J Appl Ecol(36): 591-603.
- Everson, I. and P. Ward (1980). "Aspects of Scotia Sea zooplankton." Biol. J. Linnean. Soc. **14**: 93-101.
- Fanta, E., L. Donatti, S. Romao, A. Vianna and T. Zaleski (2003a). "Food detection and the morphology of some sensory organs in the Antarctic blackfin icefish *Chaenocephalus aceratus*." Antarctic biology in a global context. Blackhuys, Leiden: 107-112.
- Fishbase (2009a). "<http://www.fishbase.gr/Summary/SpeciesSummary.php?id=6984>." Retrieved: 20.07.09.
- Fishbase (2009b). "<http://www.fishbase.gr/Summary/speciesSummary.php?ID=474&genusname=Champscephalus&speciesname=gunnari&lang=English>." Retrieved: 20.08.09.
- Fishbase (2009c). "<http://www.fishbase.gr/Summary/speciesSummary.php?ID=7048&genusname=Lepidonotothen&speciesname=larseni&lang=English>." Retrieved: 20.10.09.
- Flik, B. J. G. and J. Ringelberg (1993). "Modeling the patterns of zooplankton diel vertical migration." J. Plancton Res **20**: 1463-1487.
- Foote, K. G. (1980b). "Importance of swimbladder in acoustic scattering by fish: a comparison of gadoid and mackerel target strength." J. Acoust. Soc. Am(67): 2084-2093.
- Foster, B. A. and J. C. Montgomery (1993). "Planktivory in benthic nototheniid fish in McMurdo Sound, Antarctica." Environmental Biology of Fishes **36**(313-318).
- Frolkina, Z. A. (2001). "Daily Vertical Migrations of Mackerel Icefish *Champscephalus gunnari* off South Georgia Island and Its Annual Distribution by Depths." Journal of Ichthyology **43**(2): 2003.
- Frolkina, Z. A. (2003). "Diurnal Vertical Migrations of Mackerel Icefish (*Champscephalus gunnari*, *Chaenichthyidae*) in the Region of the South Georgia Island and Its Distribution by the Depth During a Year." Journal of Ichthyology **43**(2): 178.
- Frolkina, Z. A. (2004). "Peculiarities of Distribution and Biology of Mackerel Icefish *Champscephalus gunnari* (*Channichthyidae*) in the Region of South Georgia Island in Different Seasons." Journal of Ichthyology **44**(8): 600-610.
- Giske, J., D. L. Aksnes and O. Fiksen (1994). "Visual predators, environmental variables and zooplankton mortality risk." Vie et milieu. Paris **44**(1): 1-9.
- Godlewska, M. (1996). "Vertical migrations of krill (*Euphausia superba* Dana)." Polish Archives of Hydrobiology. **43**(1): 9-63.
- Godlewska, M. and Z. Klusek (1987). "Vertical-Distribution and Diurnal Migrations of Krill - *Euphausia-Superba* Dana - from Hydroacoustical Observations, Sibex, December 1983 January 1984." Polar Biology **8**(1): 17-22.
- Green, K., R. Williams and M. G. Green (1998). "Foraging ecology and diving behaviour of macaroni penguins *Edyptes chrysolophus* at Heart Island." Mar Ornithol(26): 27-34.
- Grubb, T. C. (1974). "Olfactory navigation to the nesting burrow in Leach's Petrel (*Oceanodroma leucorhoa*)." Anim Behav **22**: 192-202.
- Grunbaum, D. (1998). "Schooling as a strategy for taxis in a noisy environment." Evolutionary Ecology [Evol. Ecol.]. **12**(5): 503-522.

- Grøhslser, T. (1994). "Feeding habitats as indicators of ecological niches: Investigations of Antarctic fish conducted near Elephant Island in Late autumn/winter 1986." Archive of Fishery and Marine Research **42**(17-34).
- Gutt, J. and V. Siegel (1994). "Benthopelagic aggregations of krill (*Euphausia superba*) on the deeper shelf of the Weddell Sea (Antarctic)." Deep Sea Research (Part I, Oceanographic Research Papers) **41**(1): 169-178.
- Haberman, K. L., R. M. Ross and L. B. Quetin (2003). "Diet of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana): II. Selective grazing in mixed phytoplankton assemblages." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **283**(1-2): 97-113.
- Hamner, W. M. and P. P. Hamner (2000). "Behavior of Antarctic krill (*Euphausia superba*): schooling, foraging, and antipredatory behavior." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **57**(Suppl 3): 192--202.
- Hamner, W. M., P. P. Hamner and B. S. Obst (1989). "Field observations on the ontogeny of schooling of *Euphausia superba* furciliae and its relationship to ice in Antarctic waters." Limnology and Oceanography. **34**(2): 451-456.
- Hamner, W. M., P. P. Hamner, S. W. Strand and R. W. Gilmer (1983). "Behaviour of Antarctic krill, *Euphausia superba*: Chemoreception, feeding, schooling, and molting." Science **220**: 433-435.
- Hardy, A. C. and E. R. Gunter (1935). "The plankton of the South Georgia whaling grounds and adjacent waters, 1926-1927." Discovery Rep. **11**: 1-456.
- Hewitt, R. P. and D. A. Demer (1993). "Dispersion and Abundance of Antarctic Krill in the Vicinity of Elephant-Island in the 1992 Austral Summer." Marine Ecology-Progress Series **99**(1-2): 29-39.
- Hewitt, R. P., J. Watkins, M. Naganobu, V. Sushin, A. S. Brierley, D. Demer, S. Kasatkina, Y. Takao, C. Goss, A. Malyshko, M. Brandon, S. Kawaguchi, V. Siegel, P. Trathan, J. Emery, I. Everson and D. Miller (2004). "Biomass of Antarctic krill in the Scotia Sea in January/February 2000 and its use in revising an estimate of precautionary yield." Deep Sea Research (Part II, Topical Studies in Oceanography) **51**(12-13): 1215-1236.
- Hewitt, R. P., J. Watkins, M. Naganobu, V. Sushin, A. S. Brierley, D. Demer, S. Kasatkina, Y. Takao, C. Goss, A. Malyshko, M. Brandon, S. Kawaguchi, V. Siegel, P. Trathan, J. Emery, I. Everson and D. Miller (2004b). "Biomass of Antarctic krill in the Scotia Sea in January/February 2000 and its use in revising an estimate of precautionary yield." Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography **51**(12-13): 1215-1236.
- Hofmann, E. E., J. M. Klinck, R. Locarnini, B. Fach and E. Murphy (1998). "Krill transport in the Scotia Sea and environs." Antarctic Science [Antarct. Sci.]. **10**(4): 406-415.
- Hopkins, T. L. (1985). "Food web of an Antarctic midwater ecosystem." Marine Biology **89**: 197-212.
- Huin, N. and P. Prince (1997). "Diving behaviour of grey-headed albatross." Antarctic Science(9): 243-249.
- Hunt, G. L., D. Heinemann and I. Everson (1992). "Distributions and Predator-Prey Interactions of Macaroni Penguins, Antarctic Fur Seals, and Antarctic Krill near Bird-Island, South Georgia." Marine Ecology-Progress Series **86**(1): 15-30.
- Huntley, M. and E. R. Brooks (1982). "Effects of age and food availability on diel vertical migration of *Calanus pacificus*." Marine Biology **71**(23-31).
- Iversen, S. A. (2008). "Akes 1 - Survey report."
- Iverson, S. J., J. P. Arnould and I. L. Boyd (1997). "Milk fatty acid signatures indicate both major and minor shifts in the diet of lactating Antarctic fur seals." Canadian Journal of Zoology(75): 265-274.
- Iwasa, Y. (1982). "Vertical migration of zooplankton - a game between predator and prey." American Naturalist(120): 171-180.

- Jansen, J. K., P. L. Boveng and J. L. Bengtson (1998). "Foraging modes of chinstrap penguins: contrasts between day and night." Marine Ecology-Progress Series **165**: 161-172.
- Jonker, F. S. and M. N. Bester (1994). "The diving behaviour of adult southern elephant seal, *Mirounga leonina*, cows from Marion Island." South Africa Journal of Antarctic Research(24): 75-93.
- Kalinowski, J. and Z. Witek (1985). "Scheme for classifying Antarctic krill." BIOMASS Handbook Ser **27**: 1-12.
- Kane, J. E. (1966). "The distribution of *Parathemisto gaudichaudii* (Guer.), with observations on its life-history in the 0° to 20° E. sector of the Southern Ocean." 'Discovery' Rep. **34**: 163-198.
- Kato, A., J. Croxall, Y. Watanuki and Y. Naito (1992). "Diving patterns in male and female blue-eyed cormorants *Phalacrocorax atriceps* at South Georgia." Marine Ornithology(19): 117-129.
- Kock, K. H. (1985). "Krill consumption by Antarctic notothenioid fish." Springer(437-444).
- Kock, K. H. (2005). "Antarctic icefishes (Channichthyidae): a unique family of fishes. A review, Part II." Polar Biology **28**(12): 897--909.
- Kock, K. H., S. Wilhelms and I. Everson (1994). "Variations in the diet composition and feeding intensity of mackerel icefish *Champscephalus gunnari* at South Georgia (Antarctica)." Mar Ecol Prog Ser **108**: 43-57.
- Kozlov, A. (1985). "The Regularities of Trophic Interrelationship between Mass Species of Antarctic Fishes and Plankton crustaceans."
- Krakauer, D. C. (1995). "Groups Confuse Predators by Exploiting Perceptual Bottlenecks - a Connectionist Model of the Confusion Effect." Behavioral Ecology and Sociobiology **36**(6): 421-429.
- Landeau, L. and J. Terborgh (1986). "Oddity and the Confusion Effect in Predation." Animal Behaviour **34**: 1372-1380.
- Lascara, C. M., E. E. Hofmann, R. M. Ross and L. B. Quetin (1999). "Seasonal variability in the distribution of Antarctic krill, *Euphausia superba*, west of the Antarctic Peninsula." Deep-Sea Research (Part I, Oceanographic Research Papers) **46**(6): 951-984.
- Lawson, G. L., P. H. Wiebe, C. J. Ashjian and T. K. Stanton (2008). "Euphausiid distribution along the Western Antarctic Peninsula - Part B: Distribution of euphausiid aggregations and biomass, and associations with environmental features." Deep-Sea Res. II **55**: 432-454.
- Linkowski, T. B., P. Presler and C. Zukowski (1983). "Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay (King georg Island, South Shetland Islands)." Polish Polar Reasearch(4): 79-95.
- Liu, S. H., S. Sun and B. P. Han (2003). "Diel vertical migration of zooplankton following optimal food intake under predation." Journal of Plankton Research **25**(9): 1069-1077.
- Lyubimova, T. G. (1980). "The main Biological features of Three Fish Species of the Chaenichthyidae Family from the Scotia Sea." Ecological-Biological Characteristitics of Mass Commercial Species of Antarctic and Notal Fishes: 14-19.
- Mackintosh, N. A. (1972). "Life Cycle of Antarctic Krill in Relation to Ice and Water Conditions." Discovery Reports **36**: 1-93.
- Mackintosh, N. A. (1973). "Distribution of post-larval krill in the Antarctic." Discovery Rep. **36**: 35-156.
- Maclennan, D. N. and J. E. Simmonds (1992). Fisheries Acoustics, Chapman & Hall, 2-6 Boundery Row, London SE18HN, UK.

- Madureira, L. S. P., I. Everson and E. J. Murphy (1993a). "Interpretation of Acoustic Data at 2 Frequencies to Discriminate between Antarctic Krill (*Euphausia-Superba* Dana) and Other Scatterers." Journal of Plankton Research **15**(7): 787-802.
- Madureira, L. S. P., P. Ward and A. Atkinson (1993b). "Differences in Backscattering Strength Determined at 120 and 38 kHz for 3 Species of Antarctic Macroplankton." Marine Ecology-Progress Series **93**(1-2): 17-24.
- Marr, J. W. S. (1962). "The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana)." Discovery Rep. **32**: 464 pp.
- McCafferty, D. J., I. L. Boyd, T. R. Walker and R. I. Taylor (1998). "Foraging responses of Antarctic fur seals to change in the marine environment." Mar Ecol Prog Ser **166**: 285-299.
- McCann, T. S. (1980). "Territoriality and breeding behaviour of adult male Antarctic fur seals, *Arctocephalus gazella*." Journal of Zoology, London **192**: 295-310.
- McCann, T. S. and P. Rothery (1988). "Population size and status of the southern elephant seal (*Mirounga leonina*) at South Georgia." Polar Biology **8**(305-309).
- Meredith, M. P., M. A. Brandon, E. J. Murphy, P. N. Trathan, S. E. Thorpe, D. G. Bone, P. P. Chernyshkov and V. A. Sushin (2005). "Variability in hydrographic conditions to the east and northwest of South Georgia, 1996-2001." Journal of Marine Systems **53**(1-4): 143-167.
- Meredith, M. P. and J. C. King (2005). "Rapid climate change in the ocean west of the Antarctic Peninsula during the second half of the 20th century." Geophysical Research Letters **32**(19).
- Miller, D. G. M. and I. Hampton (1989). Biology and ecology of the Antarctic krill. Cambridge, England, SCOR.
- Miller, D. G. M. and I. Hampton (1989). "Krill Aggregation Characteristics - Spatial-Distribution Patterns from Hydroacoustic Observations." Polar Biology **10**(2): 125-134.
- Miller, D. G. M. and I. Hampton (1989). "Krill aggregation characteristics: spatial distribution patterns from hydroacoustic observations." Polar Biol. **10**: 125-134.
- Mori, M. and D. S. Butterworth (2006). "A first step towards modelling the krill-predator dynamics of the Antarctic ecosystem." CCAMLR Science **13**: 217-277.
- Murphy, E. J. and K. Reid (2001). "Modelling Southern Ocean krill population dynamics: biological processes generating fluctuations in the South Georgia ecosystem." Marine Ecology Progress Series **217**: 175-189.
- Murphy, E. J., J. L. Watkins, M. P. Meredith, P. Ward, P. N. Trathan and S. E. Thorpe (2004). "Southern Antarctic Circumpolar Current Front to the Northeast of South Georgia: Horizontal advection of krill and its role in the ecosystem." Journal of Geophysical Research. C. Oceans **109**(C1): [np].
- Murphy, E. J., J. L. Watkins, K. Reid, P. N. Trathan, I. Everson, J. P. Croxall, J. Priddle, M. A. Brandon, A. S. Brierley and E. Hofmann (1998). "Interannual variability of the South Georgia marine ecosystem: biological and physical sources of variation in the abundance of krill." Fisheries Oceanography **7**(3-4): 381-390.
- Murphy, E. J., J. L. Watkins, P. N. Trathan, K. Reid, M. P. Meredith, S. E. Thorpe, N. M. Johnston, A. Clarke, G. A. Tarling, M. A. Collins, J. Forcada, R. S. Shreeve, A. Atkinson, R. Korb, M. J. Whitehouse, P. Ward, P. G. Rodhouse, P. Enderlein, A. G. Hirst, A. R. Martin, S. L. Hill, I. J. Staniland, D. W. Pond, D. R. Briggs, N. J. Cunningham and A. H. Fleming (2007). "Spatial and temporal operation of the Scotia Sea ecosystem: a review of large-scale links in a krill centred food web." Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences **362**(1477): 113-148.

- Murray, A. W., J. L. Watkins and D. G. Bone (1995). "A biological acoustic survey in the marginal ice-edge zone of the Bellinghausen Sea." Deep Sea Res. **42**(4-5): 1159-1175.
- Nast, F. (1979). "The vertical distribution of larval and adult krill (*Euphausia superba* Dana) on a time station south of Elephant Island, South Shetlands." Meeresforschung **27**: 103-118.
- Nemoto, T. and K. L. Yoo (1970). "An amphipod (*Parathemisto gaudichaudii*) as a food of the Antarctic Sei Whale." Sci Rep Whales Res Inst Tokyo **22**: 153-158.
- Nicol, S. (1984). "Population structure of daytime surface swarms of the euphausiid *Meganyctiphanes norvegica* in the Bay of Fundy." Mar. Ecol. Prog. Ser. **18**: 241-251.
- O'Brien, D. P. (1987). "Description of escape responses of krill (Crustacea: Euphausiacea), with particular reference to swarming behavior and the size and proximity of the predator." Journal of crustacean biology. Washington DC. **7**(3): 449-457.
- Pakhomov, E. A. (2000). "Demography and life cycle of Antarctic krill, *E. superba*, in the Indian sector of the Southern Ocean: long-term comparison between coastal and open ocean regions." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **57**: 68-90.
- Pakhomov, E. A. and C. D. McQuaid (1996a). "Distribution of surface zooplankton and seabirds across the Southern Ocean." Polar Biology **16**(4): 271-286.
- Pakhomov, E. A. and R. Perissinotto (1996d). "Trophodynamics of the hyperiid amphipod *Themisto gaudichaudi* in the South Georgia region during late austral summer." Marine Ecology-Progress Series **134**(1-3): 91-100.
- Permitin, Y., E. (1970). "The consumption of krill by Antarctic fish." Antarctic ecology **1**(177-182).
- Permitin, Y., E. and M. J. Tarverdieva (1972). "The food of some Antarctic fish in the South Georgia area." J Ichthol **12**(1): 104-114.
- Pitcher, T. (1983). "Heuristic definitions of shoaling behaviour." Anim Behav **31**: 611-613.
- Price, H. J. (1989). "Swimming behaviour of krill in response to algal patches: Amesocosm study." Limnology and Oceanography **34**: 649-659.
- Price, H. J., K. R. Boyd and C. M. Boyd (1988). "Omnivorous feeding behaviour of the Antarctic krill *Euphausia superba*." Marine Biology **97**: 67-77.
- Priddle, J., R. B. Heywood and E. Theriot (1986). "Some Environmental-Factors Influencing Phytoplankton in the Southern-Ocean around South Georgia." Polar Biology **5**(2): 65-79.
- Prince, P., N. Huin and H. Weimerskirch (1994). "Diving depths of albatrosses." Antarctic Science(6): 353-354.
- Quetin, K. B. and R. M. Ross (1991). "Behavioral and physiological characteristics of the Antarctic krill, *Euphausia superba*." American Zoology **31**: 49-63.
- Reid, K. (1995). "The Diet of Antarctic Fur Seals (*Arctocephalus-Gazella* Peters 1875) During Winter at South Georgia." Antarctic Science **7**(3): 241-249.
- Reid, K. and J. P. Y. Arnould (1996a). "The diet of Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* during the breeding season at South Georgia." Polar Biology(16): 105-114.
- Reid, K., S. L. Hill, T. C. D. Diniz and M. A. Collins (2005). "Mackerel icefish *Champscephalus gunnari* in the diet of upper trophic level predators at South Georgia: implications for fisheries management." Marine Ecology-Progress Series **305**: 153-161.
- Reid, K., P. N. Trathan, J. P. Croxall and H. J. Hill (1996b). "Krill caught by predators and nets: Differences between species and techniques." Marine Ecology Progress Series **140**(1-3): 13-20.
- Reid, W. D. K., S. Clarke, M. A. Collins and M. Belchier (2007). "Distribution and ecology of *Chaenocephalus aceratus* (Channichthyidae) around South Georgia and Shag Rocks (Southern Ocean)." Polar Biology **30**: 1523-1533.

- Ringelberg, J. (1995). "Changes in Light-Intensity and Diel Vertical Migration - a Comparison of Marine and Fresh-Water Environments." Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom **75**(1): 15-25.
- Ritz, D. (1994). "Social aggregations in pelagic invertebrates." Advances in Marine Biology **30**: 155-216.
- Ritz, D. A., Ed. (1997). Costs and benefits as a function of group size: experiments on a swarming mysid, Paramesopodopsis rufa Fenton. Animal groups in three dimensions, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ritz, D. A. (2000). "Is social aggregation in aquatic crustaceans a strategy to conserve energy?" Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **57**: 59-67.
- Ritz, D. A. (2002). "Comment on Alonzo and Mangel (2001) survival strategies and growth of krill: avoiding predators in space and time." Marine Ecology Progress Series **244**: 307-308.
- Robinson, B. H. (2003). "What drives the diel vertical migrations of Antarctic midwater fish?" Journal of the Marine Biological Association of the UK **83**(03): 639--642.
- Robison, B. H. (2003). "What drives the diel vertical migrations of Antarctic midwater fish?" Journal of the Marine Biological Association of the UK **83**(03): 639--642.
- Rodhouse, P. G., O. Olsson, P. Anker-Nilssen and A. W. A. Murray (1998). "Cephalopod predation by the king penguin *Aptenodytes patagonicus* from South Georgia." Marine Ecology-Progress Series **168**: 13-19.
- Ross, R. M., L. B. Quetin and C. M. Lascara (1996). Distribution of Antarctic krill and dominant zooplankton west of the Antarctic Peninsula. . Foundations for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula, AGU Antarctic Research Series. . R. M. R. e. al. Washington, American Geophysical Union, : 199-217.
- Shust, K. (1998). "Fishes and Fish Resources of Antarctic Region."
- Siegel, V. (2005). "Distribution and population dynamics of *Euphausia superba*: summary of recent findings." Polar Biology **29**(1): 1--22.
- Simmonds, J. and D. MacLennan (2005). "Fisheries Acoustics Theory and Practice." 2 ed. Blackwell, New York, USA.
- Simrad (2009). "<http://www.simrad.com/>." Retrived: 20.09.09.
- Slip, D. J., M. A. Hindell and H. R. Burton (1994). "Diving behaviour of southern elephantseal from Mcquarie Island: an overview." Berkeley: University of California Press: 253-270.
- SRRB (2008). "<http://www.srrb.noaa.gov/>." Retrived: 20.05.08.
- Staniland, I. J., K. Reid and I. L. Boyd (2004). "Comparing individual and spatial influences on foraging behaviour in Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella*." Marine Ecology Progress Series [Mar. Ecol. Prog. Ser.] **275**: 263-274.
- Strand, S. W. and W. M. Hammer (1990). "Schooling behavior of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in laboratory aquaria: Reactions to chemical and visual stimuli." Marine biology, Berlin, Heidelberg. **106**(3): 355-359.
- Takahashi, A., K. Sato, J. Nishikawa, Y. Watanuki and Y. Naito (2004). "Synchronous diving behaviour of Adelie penguins." Journal of Ethology **22**: 5-11.
- Takahashi, M. I., T. (1997). "The summer diet of demersal fish at the South Shetland Islands." Antarctic Science **9**: 407-413.
- Taki, K., T. Hayashi and M. Naganobu (2005). "Characteristics of seasonal variation in diurnal vertical migration and aggregation of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the Scotia Sea, using Japanese fishery data." Ccamlr Science **12**: 163-172.
- Tanton, J. L., K. Reid, J. P. Croxall and P. N. Trathan (2004). "Winter distribution and behaviour of gentoo penguins *Pygoscelis papua* at South Georgia." Polar Biology(27): 299-303.

- Targett, T. E. (1981). "Trophic ecology and structure of costal Antarctic fish communities." Mar Ecol Prog Ser **4**(243-263).
- Tarling, G. A., T. Klevjer, S. Fielding, J. Watkins, A. Atkinson, E. Murphy, R. Korb, M. Whitehouse and R. Leaper (2009). "Variability and predictability of Antarctic krill swarm structure." Deep-Sea Research I **56**(11): 1994-2012.
- Torgersen, T. (1995). "Akustiske studier av fisk og makroplankton over kontinentalsokkelen og det østlige Norskehavet. mars 1992; fordeling, adferd og metodiske problemer." Hovedfagsoppgave i Marin Zoologi. Biologisk Institutt, Oslo.
- Trathan, P. N., C. Bishop, G. Maclean, P. Brown, A. Fleming and M. A. Collins (2008). "Linear tracks and restricted temperature ranges characterise penguin foraging pathways." Marine Ecology-Progress Series **370**: 285-294.
- Trathan, P. N., A. S. Brierley, M. A. Brandon, D. G. Bone, C. Goss, S. A. Grant, E. J. Murphy and J. L. Watkins (2003). "Oceanographic variability and changes in Antarctic krill (*Euphausia superba*) abundance at South Georgia." Fisheries Oceanography **12**(6): 569-583.
- Trathan, P. N., I. Everson, D. G. M. Miller, J. L. Watkins and E. J. Murphy (1995). "Krill biomass in the Atlantic." Nature **373**(6511): 201--202.
- Tremblay, Y. and Y. Cherel (1999). "Synchronous underwater foraging behavior in penguins." Condor **101**(1): 179-185.
- Trivelpiece, W. Z., J. L. Bengtson, S. G. Trivelpiece and N. J. Volkman (1986). "Foraging behaviour of gentoo and chinstrap penguins as determined by new radiotelemetry techniques." Auk **103**: 777-781.
- Trunov, I. A., Z. A. Froklina and M. P. Konstantinova (2000). "Vertical distribution of the Antarctic icefish *Champsocephalus gunnari* and *Nototheniops larseni* on the shelf of South Georgia (Antarctic)." J Ichthol **40**: 150-154.
- Wanless, S. and M. Harris (1993). "Use of mutually exclusive foraging areas by adjacent colonies of blue eyed shags (*Phalacrocorax atriceps*) at South Georgia." Colonial Waterbirds(16): 176-182.
- Ward, P., A. Atkinson, A. W. A. Murray, A. G. Wood, R. Williams and S. A. Poulet (1995). "The summer zooplankton community at South Georgia: biomass, vertical migration and grazing." Polar Biology **15**: 195-208.
- Watkins, J. L. and A. S. Brierley (2002). "Verification of the acoustic techniques used to identify Antarctic krill." ICES Journal of Marine Science **59**(6): 1326-1336.
- Watkins, J. L. and A. W. A. Murray (1998). "Layers of Antarctic krill, *Euphausia superba*: Are they just long krill swarms?" Marine Biology **131**(2): 237-247.
- Watkins, J. L., A. W. A. Murray and H. I. Daly (1999). "Variation in the distribution of Antarctic krill *Euphausia superba* around South Georgia." Marine Ecology Progress Series **188**: 149-160.
- Weimerskirch, H. and R. P. Wilson (1992). "When do wandering albatrosses *Diomedea exulans* forage?" Mar Ecol Prog Ser **86**: 297-300.
- Wenneck, T. d. L., T. Falkenhaus and O. A. Bergstad (2008). "Strategies, methods and technologies adopted on the R.V. G.O. Sars MAR-ECO expedition to the Mid-Atlantic Ridge in 2004." Deep-Sea Research II **55**(1-2): 6-28.
- Whitehouse, M., J. Priddle and M. Brandon (1999). "Chlorophyll/nutrient characteristics in the water masses to the north of South Georgia, Southern Ocean." Polar Biology **23**(6): 373-382.
- Whitehouse, M. J., J. Priddle and C. Symon (1996). "Seasonal and annual change in seawater temperature, salinity, nutrient and chlorophyll a distributions around South Georgia, South Atlantic." Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers **43**(4): 425-443.

- Williams, T. D., D. R. Briggs, J. P. Croxall, Y. Naito and A. Kato (1992). "Diving pattern and performance in relation to foraging ecology in the gentoo penguin *Pygoscelis papua*." J Zool(277): 211-230.
- Witek, Z., A. Kalinowski, A. Grelowski and N. Wolnomiejski (1981). "Studies of aggregations of krill (*Euphausia superba* " Meeresforschung(28): 228-243.
- Xavier, J. C., J. P. Croxall and K. Reid (2003a). "Interannual variation in the diets of two albatross species breeding at South Georgia: Implications for breeding performance." Ibis **145**(4): 583-610.
- Xavier, J. C., J. P. Croxall, P. N. Trathan and A. G. Wood (2003b). "Feeding strategies and diets of breeding grey-headed and wandering albatrosses at South Georgia." Marine Biology **143**(2): 221-232.
- Yeates, G. W. (1971). "Diurnal activity in the Adelie penguin (*Pygoscelis adeliae*) at Cape Royds, Antarctica." J Nat Hist **5**: 103-112.
- Zhou, M. and R. D. Dorland (2004). "Aggregation and vertical migration behavior of *Euphausia superba*." Deep Sea Research (Part II, Topical Studies in Oceanography) **51**(17-19): 2119-2137.