



Fakultet for biovitenskap, fiskeri og økonomi

Lipidinnhold hos *Calanus* spp. i havområdene rundt Svalbard og i Polhavet i juli og august

Kan Video Plankton Recorder gi nyttig informasjon om lipidinnhold i sammenheng med fysiske parametere?

Inger-Helen Gylseth

Masteroppgave i fiskeri- og havbruksvitenskap, FSK-3960, mai 2022

Forord

Begynnelsen av masteroppgaven ble litt kronglete da Grønlandstoktet jeg skulle delta på for innsamling av data ble utsatt med ett år. Tusen takk til veilederen min Fredrika Norrbin som løste dette ved å gi meg data som allerede var samlet inn. I tillegg ønsker jeg å takke deg for at jeg fikk delta på et studenttokt om bord i F/F Helmer Hanssen, slik at jeg fikk muligheten til å gjennomføre VPR-prøvetaking selv. Jeg ønsker også å takke min biveileder Einar Magnus Nilssen for å ha veiledet meg i SYSTAT 13 og for å ha gitt meg mange verdifulle tilbakemeldinger.

Thank you so much Derrick Odei Kwame for the DNA-results from 2019, for teaching and guiding me in the DNA-lab and for always being there when I needed you.

Jeg vil også trekke fram familien min som har støttet meg gjennom hele studieløpet. Tusen takk for at dere alltid tok telefonen når jeg ringte og trengte hjelp, veiledning eller bare noen støttende ord. Det setter jeg uendelig pris på. I tillegg må jeg takke vennene jeg har ved siden av studiet som bestandig har støttet og hjulpet meg når jeg har trengt det.

De fem årene jeg har tilbrakt på Norges Fiskerihøgskole har vært fantastisk, og det må jeg takke mine flotte medstudenter for. Allerede på første året skapte vi et inkluderende miljø hvor alle kunne være seg selv og vi jobbet sammen for at alle skulle gjøre det best mulig. Det er ingen tvil om at studietiden ble minneverdig på grunn av dere.

Sammendrag

Calanus finmarchicus, *C. glacialis* og *C. hyperboreus* spiller en nøkkelrolle som beitere i det arktiske økosystemet og utgjør en stor andel av dyreplankton-biomassen i området. For å overleve den næringsfattige vinteren akkumulerer kopepodene større mengder lipider i den korte produksjonsperioden og gjennomfører sesongbasert vertikal migrering hvor de går i dvale. Lipidinnhold er nært knyttet til kopepodenes totale energilager, som er avgjørende for deres adferd og livshistorie-strategi. Arktiske områder er svært utsatt for klimaendringer og endringene kan påvirke blant annet artenes distribusjon og næringstilgang. Derfor er det avgjørende å overvåke lipidinnholdet i arktisk *Calanus*-kopepoder, samt øke kunnskapen om kopepodenes valg av vannmasser.

Formålet med denne undersøkelsen var å studere om Video Plankton Recorder (VPR) kan anvendes som metode til innsamling av data for kartlegging og sammenligning av lipidinnhold i *C. finmarchicus*, *C. glacialis* og *C. hyperboreus*, samt undersøke kopepodenes lipidinnhold i sammenheng med fysiske parametere. Å bruke VPR til dette formålet er nytt, og dermed ble også en tradisjonell metode til kartlegging og sammenligning av lipidinnhold i kopepoder innsamlet med dyreplankton-håv (WP-2) gjennomført. VPR og WP-2 data ble innsamlet på sommeren og sensommeren i 2019 og 2020. Kopepoder innsamlet med WP-2 håv ble genetisk artsbestemt og lipidinnholdet til stadiene CIV, CV og adulte hunner ble beregnet. Resultatene fra WP-2 prøvene viste at det var generelt stor variasjon i prosomlengde, lipidinnhold og relativ kondisjonsfaktor. Overvintringsstadiene hadde akkumulert lipider som forberedelse til dvale, men lipidinnholdet var generelt lavt for *C. glacialis* og *C. hyperboreus*. Det indikerte at *C. finmarchicus* i mange tilfeller hadde oppnådd overvintringsdyktig lipidinnhold, mens de andre artene fortsatt var i en aktiv beitefase. Kopepoder fotografert av VPR kunne ikke arts- eller stadiebestemmes, dermed ble samlet lipidinnhold i *Calanus* undersøkt. Ved å knytte CTD-data til VPR-profiler ble nyttig informasjon om *Calanus* og lipidinnhold i sammenheng med de fysiske parameterne dybde, temperatur, salinitet og Chl *a*- fluorescens undersøkt. Undersøkelsen identifiserte ulike trender: På flere prøvetakings-stasjoner befant kopepodene seg øverst i vannsøylen eller dypere enn 250 m. Dette indikerte at noen kopepoder beitet i det øverste vannlaget mens andre hadde døgn- eller sesongbasert migrert dypere. Dette ble underbygget da forholdet mellom lipidinnhold og dybde indikerte økt lipidinnhold dypere i vannsøylen. Økt lipidinnhold ved lavere temperatur, lavere konsentrasjoner av Chl *a*- fluorescens og økt salinitet ble også observert. Å kunne anvende VPR alene som verktøy til innsamling av data til kartlegging av lipidinnhold samt undersøke sammenhengen mellom

lipidinnhold og fysiske parametere vil være svært effektivt. For at metoden skal fungere tilstrekkelig må kvaliteten på fotograferte kopepoder være så høy at kopepodene kan stadiebestemmes. Da kan lengdeintervaller anvendes til å separere artene. Metoden må derfor videreutvikles for å kunne gi informasjon på artsnivå.

Summary

Calanus finmarchicus, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* play a key role as grazers in the Arctic ecosystem and constitutes a large proportion of the total zooplankton biomass in the area. The copepods accumulate larger amounts of lipids during the short production season before descending to deep waters where they undergo diapause to survive the nutrient-poor winter. Lipid content is closely related to the copepods total energy reserves, which are crucial to their behavior and life history strategy. The Arctic are highly exposed to climate change and the changes can affect *Calanus* species distribution and food availability. It is therefore essential to monitor the lipid content of arctic *Calanus* copepods, as well as increase the knowledge on copepods choice of water masses.

The purpose of this study was to examine whether Video Plankton Recorder (VPR) can be used to map and compare lipid content in *C. finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus*, as well as examine the lipid content of copepods in relation to physical parameters. Using VPR for this purpose is new, and a traditional method for mapping lipid content in copepods collected with a zooplankton net (WP-2) was therefor also conducted. VPR and WP-2 data were collected in the summer and late summer of 2019 and 2020. Copepods collected with WP-2 were genetically specie determined, and lipid content of the stages CIV, CV and adult females were calculated. The results from the WP-2 samples showed a large variation in prosome length, lipid content and relative condition factor. The overwintering stages had accumulated lipids in preparation for diapause, but the lipid content was essentially low for *C. glacialis* and *C. hyperboreus*. This indicated that *C. finmarchicus* had in many cases reached overwintering lipid levels, while the other species were still in an active grazing phase. It was not possible to specie or stage determine the copepods photographed by VPR, thus the total lipid content in *Calanus* was examined. Linked CTD data to VPR profiles gave useful information about *Calanus* and lipid content in relation to the physical parameters depth, temperature, salinity and Chl *a*-fluorescence. This study identified various trends: The copepods were located at the top of the water column or deeper than 250 m at several stations. This indicated that some copepods were

grazing in the upper water layer while others had diel or seasonal migrated deeper. This was substantiated when the relationship between lipid content and depth showed increased lipid content deeper in the water column. Increased lipid content at lower temperature, lower levels of Chl *a*- fluorescence and increased salinity were also observed. Being able to use VPR alone to map lipid content and examine the relationship between lipid content and physical parameters will be very effective. For this method to work adequately the quality of photographed copepods must be high enough so that the copepods can be stage determined. Then length intervals can be used to separate the species. To gather information on species level the method must therefore further develop.

Innholdsfortegnelse

1	Introduksjon	1
1.1	Arktiske havområder	1
1.1.1	Endringer i arktiske områder	2
1.2	Primærproduksjon i Arktis	3
1.3	<i>Calanus</i> i arktiske områder	4
1.3.1	<i>Calanus finmarchicus</i>	5
1.3.2	<i>Calanus glacialis</i>	5
1.3.3	<i>Calanus hyperboreus</i>	6
1.4	Undersøkelse av lipidinnhold i <i>Calanus</i>	7
1.5	Denne undersøkelsen	8
2	Materialer og metoder	9
2.1	Prøvetakingsområder	9
2.2	Biologisk prøvetaking	11
2.2.1	WP2-dyreplanktonhåv og prosessering av biologiske prøver	11
2.3	Video Plankton Recorder	12
2.3.1	Prosessering av VPR-bilder	13
2.4	Hydrografi	14
2.5	Morfologiske målinger og beregning av totalt lipidinnhold	14
2.5.1	Hensyn til forskjeller i målinger av kopepoder i ulike vinkler	15
2.6	Kondisjonsfaktor	17
2.7	DNA-analyse	18
2.7.1	DNA-ekstraksjon	18
2.7.2	PCR og elektroforese	18
2.8	Beregninger, grafisk framstilling og statistiske analyser	20
3	Resultater	21
3.1	Hydrografi og Chl <i>a</i> -fluorescens	21

3.2	Artsbestemmelse fra DNA-analyse	23
3.3	Artsbestemmeelse av kopepoder fra VPR	25
3.4	Prosomlengde og lipidinnhold	26
3.5	Kondisjon.....	30
3.6	Vertikal distribusjon	35
3.7	Lipidinnhold i <i>Calanus</i> fra VPR.....	37
3.8	Lipidinnhold og fysiske parameter	39
4	Diskusjon.....	43
4.1	Artsbestemmelse av <i>Calanus</i>	43
4.2	Lipidinnhold, prosomlengde og kondisjonsfaktor	44
4.3	Tilleggsinformasjon fra VPR.....	48
5	Konklusjoner	51
	Referanseliste	53
6	Appendiks.....	1
6.1	CTD-profiler	1
6.2	Totalt lipidinnhold, prosomlengde og kondisjon.....	8

Tabelliste

Tabell 1	Oversikt over prøvetaking fra 2019.....	10
Tabell 2	Oversikt over prøvetaking fra 2020.....	10
Tabell 3	Resultat fra DNA-analyse av <i>Calanus</i> -kopepoder innsamlet i 2019	23
Tabell 4	Oversikt over antall <i>Calanus finmarchicus</i> , <i>C. glacialis</i> og <i>C. hyperboreus</i> kopepoder identifisert til stadiene CIV-AF i 2019, fordelt på prøvetakings-stasjoner.....	23
Tabell 5	Resultat fra DNA-analyse av <i>Calanus</i> -kopepoder innsamlet i 2020	24
Tabell 6	Oversikt over antall <i>Calanus finmarchicus</i> kopepoder identifisert til stadiene CV og AF i 2020, fordelt på prøvetakings-stasjoner	24

Figurliste

Figur 1 Kart over Barentshavet med de viktigste havstrømmene	1
Figur 2 Prøvetakingsområder fra 2019.....	9
Figur 3 Prøvetakingsområder fra 2020.....	9
Figur 4 Bilde av Video Plankton Recorder (VPR) med utstyrsbeskrivelse	12
Figur 5 Eksempel på VPR-bilder av <i>Calanus</i> -kopepoder fra Bioprospekteringstoktet i 2020/2013	
Figur 6 Ulike målinger gjennomført i bildeanalyse-programvaren ImageJ	14
Figur 7 Forholdet mellom areal av lipidsekk fra siden (x-akse) og areal av lipidsekk målt ovenfra (y-akse) med lineær regresjonslinje og 95 % konfidensintervall. Punktene i plottet er <i>Calanus</i> -kopepoder hvor målinger fra både siden og ovenfra er gjennomført.	16
Figur 8 Eksempel på resultat fra DNA-analyse av <i>Calanus finmarchicus</i> , <i>C. glacialis</i> og <i>C. hyperboreus</i> med G150 forward og reverse primer	20
Figur 9 Resultat fra klassisk diskriminallanalyse hvor de standardiserte morfologiske trekkene bredde av prosom, lengde av urosom, areal av prosom og lipidsekk var ulike variabler brukt til å gruppere kopepoder til artene <i>C. finmarchicus</i> , <i>C. glacialis</i> og <i>C. hyperboreus</i>	25
Figur 10 Forholdet mellom prosomlengde (mm) og totalt lipidinnhold (mg) med lineær regresjonslinje og 95 % konfidensintervall for <i>C. finmarchicus</i> CIV-AF innsamlet med WP-2 håv i 2019.	26
Figur 11 Forholdet mellom prosomlengde (mm) og totalt lipidinnhold (mg) med lineær regresjonslinje og 95 % konfidensintervall for <i>C. glacialis</i> CIV-AF innsamlet med WP-2 håv i 2019.	27
Figur 12 Forholdet mellom prosomlengde (mm) og totalt lipidinnhold (mg) med lineær regresjonslinje og 95 % konfidensintervall for <i>C. hyperboreus</i> CIV-AF innsamlet med WP-2 håv i 2019.	28
Figur 13 Forholdet mellom prosomlengde (mm) og totalt lipidinnhold (mg) med lineær regresjonslinje og 95 % konfidensintervall for <i>C. finmarchicus</i> CIV-AF innsamlet med WP-2 håv i 2019, fordelt på prøvetakings-stasjonene Super stasjon (SS) 3, SS15 og SS24.	29
Figur 14 Relativ kondisjonsfaktor (Krel) for <i>C. finmarchicus</i> CIV-AF.....	31
Figur 15 Relativ kondisjonsfaktor (Krel) for <i>C. glacialis</i> CIV-AF.....	32
Figur 16 Relativ kondisjonsfaktor (Krel) for <i>C. hyperboreus</i> CIV-AF	33
Figur 17 Relativ kondisjonsfaktor (Krel) for <i>C. finmarchicus</i> CV og AF	34

Figur 18 Dybdedistribusjon og antall individer av <i>Calanus</i> -kopepoder identifisert fra VPR ved fire prøvetakingsstasjoner fra 2019	35
Figur 19 Dybde og antall individer av <i>Calanus</i> -kopepoder identifisert fra VPR ved tre prøvetakingsstasjoner fra 2020.....	36
Figur 20 Forholdet mellom prosomlengde (mm) og totalt lipidinnhold (mg) med lineær regresjonslinje og 95 % konfidensintervall for <i>Calanus</i> -kopepoder identifisert fra VPR-bilder i 2019.....	37
Figur 21 Forholdet mellom prosomlengde (mm) og totalt lipidinnhold (mg) med lineær regresjonslinje og 95 % konfidensintervall for <i>Calanus</i> -kopepoder identifisert fra VPR-bilder i 2020.....	38
Figur 22 Prøvetakings-stasjoner fra 2019. Forholdet mellom prosomlengde og standardisert lipidinnhold (mg/mm) (totalt lipidinnhold (mg)/prosomlengde (mm)) for <i>Calanus</i> kopepoder identifisert fra VPR.	39
Figur 23 Prøvetakings-stasjoner fra 2019. Standardisert totalt lipidinnhold (mg/mm) (totalt lipidinnhold (mg)/prosomlengde (mm)) i <i>Calanus</i> i forhold til A) dybde (m), B) temperatur (°C), C) salinitet (PSU) og D) fluorescens ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$).....	40
Figur 24 Prøvetakings-stasjoner fra 2020. Forholdet mellom prosomlengde og standardisert lipidinnhold (mg/mm) (totalt lipidinnhold (mg)/prosomlengde (mm)) for <i>Calanus</i> kopepoder identifisert fra VPR.	41
Figur 25 Prøvetakings-stasjoner fra 2020. Standardisert totalt lipidinnhold (mg/mm) (totalt lipidinnhold (mg)/prosomlengde (mm)) i <i>Calanus</i> i forhold til A) dybde (m), B) temperatur (°C), C) salinitet (PSU) og D) fluorescens ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$).....	42

Forkortelser

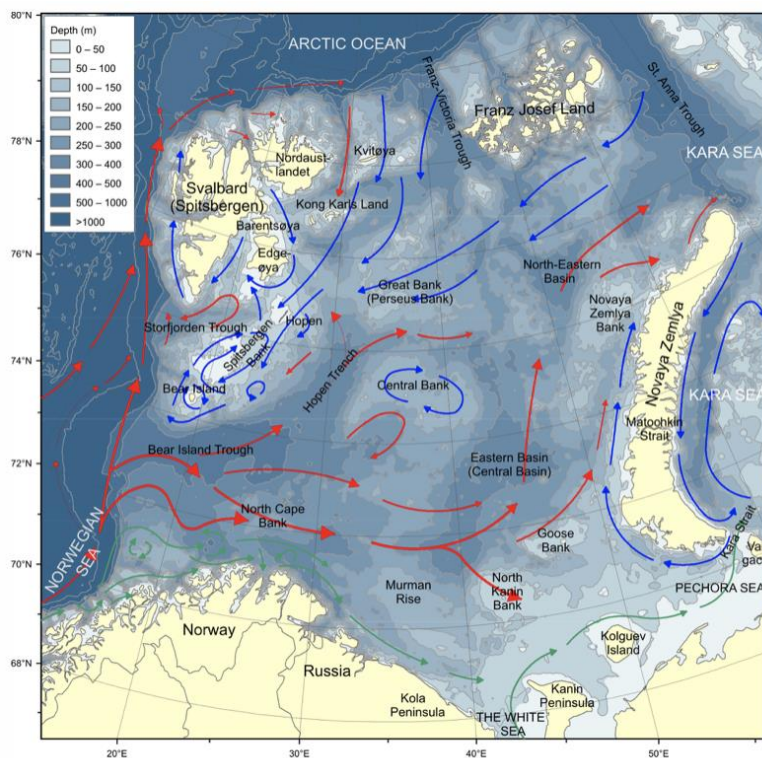
AF/AM	Adult hunkjønn/ adult hankjønn
ANOVA	Analysis of Variance
Chl <i>a</i>	Klorofyll a
CI-CV	Kopepoditt stadier I-V
CTD	Conductivity Temperature Depth sensors
Df	Degree of freedom (Frihetsgrader)
InDel	Insertion/Deletion
Krel	Relativ kondisjonsfaktor
NAC	North Atlantic Current (nordatlantiske strømmen)
NI-NV	Nauplii stadier I-V
PCR	Polymerase chain reaction (Polymerasekjedereaksjon)
PSU	Practical Salinity Unit
ROI	Regions of interests
SE	Standard error (Standardfeil)
SPP	Species pluralis (Arter)
SS	Super stasjon
UTC	Coordinated Universal Time
VPR	Video Plankton Recorder

1 Introduksjon

1.1 Arktiske havområder

Arktisk klima kjennetegnes av varierende havis-dekke, lave temperaturer og sesongvarierende lysforhold med mørketid om vinteren og midnattssol om sommeren (Wielgolsaki & Inouye, 2003). Det nordligste havet er Polhavet, og omfatter de arktiske områdene. Rundt halvparten av havet ligger over kontinentalsokkelen, mens resten består av større dype havområder (Havforskningsinstituttet, 2020a). Dyphavsbasenget nord for Svalbard heter Nansenbassenget, og lengre nord mellom Gakkelryggen og Lomonosovryggen ligger Amundsenbassenget (Jenssen, 2021). Dette er områder som er lite utforsket tidligere. De nordligste områdene av Polhavet er dekket av flerårs-is, men i løpet av vinteren kjøles det øverste vannlaget i større deler av havet ned til frysetemperatur (-1,8 °C), og is formeres. Større deler av Polhavet er dermed dekket av is om vinteren. I løpene av sommeren smelter isen, og marginalisen forsvinner (Rudels, 2001). Det er svært varierende hvor iskanten er, og kan variere årlig med hundrevis av kilometer i Barentshavet (Scott et al., 2000).

Barentshavet er lokalisert nord for Norge med Svalbard og Franz Josefs Land i nord og Novaya Zemlya i øst (Figur 1). En forlengelse av Golfstrømmen, den nordatlantiske strømmen (NAC), transporterer varmere og saltere vann til Barentshavet (Løyning, 2001). Saltholdigheten til Golfstrømmen er 35-36 PSU, og har en opprinnelig temperatur på 15-20 °C. I møte med det kaldere vannet synker temperaturen til rundt 5 °C om vinteren og 10 °C om sommeren (Barentswatch, 2012). I den sørvestlige delen av Barentshavet deler NAC seg i to grener hvor den ene



Figur 1 Kart over Barentshavet med de viktigste havstrømmene. Røde piler viser atlantisk vann, blått viser arktisk vann og grønt er kystvann. Bilde hentet fra Havforskningsinstituttet (2020b).

fortsetter nordover langs kontinentalskråningen, og denne strømmen kalles Vest Spitsbergensstrømmen (Løyning, 2001) (Figur 1). Her møter det varmere atlantiske vannet de arktiske strømmene, som kan ha en temperatur på ± 2 °C og en saltholdighet under 34 PSU (Barentswatch, 2012). Området hvor det kalde og varme vannet overlapper kalles Polarfronten. Den andre grenen av NAC følger Barentshavet østover langs Bjørnøyrenna (Løyning, 2001) (Figur 1). En årsak til den varierende temperaturen og isdekket i området er den ustabile innstrømmingen av atlantisk vann gjennom NAC (Onarheim & Årthun, 2017).

1.1.1 Endringer i arktiske områder

Det er dokumentert en global temperaturøkning av atmosfæren, men det er i arktiske og subarktiske områder hvor størst endring forekommer. Her har temperaturen steget to til fire ganger mer enn det globale gjennomsnittet (Alcaraz et al., 2014). Temperaturøkningen har stor påvirkning på havis-dekket, som har blitt redusert med 40 % de siste tre tiårene (Comiso et al., 2008). Andre endringer som følge av temperaturøkningen er redusert tykkelse på flerårs-isen (Rothrock et al., 1999), tidligere oppbrytning av havis (Regehr et al., 2007) og en forlenget is-fri sesong (Hansen et al., 2003; Johannessen et al., 2004; Morata & Søreide, 2015). Disse endringene kan påvirke de arktiske marine økosystemene gjennom å forandre arters distribusjonsområdet (e.g. Berge et al., 2005; Fleischer et al., 2007) og potensielt føre til regimeskifter i trofiske nivåer (Carstensen & Weydmann, 2012; Duarte et al., 2012). Det er forutsagt at den økte temperaturen vil føre til en borealisering av arktiske dyreplankton-samfunn (Hays et al., 2005). Biogeografiske-endringer har allerede blitt dokumentert for calanoid-koepoder, hvor varmtvanns-bestander har forflyttet seg med en nordlig utvidelse på mer enn 10 graders bredde, samt en reduksjon i antall arter assosiert med kaldere vann (Beaugrand et al., 2002).

Det arktiske marine næringsnett er betegnet som et relativt enkelt næringsnett, og kjennetegnes ved færre forbindelser mellom ulike trofiske nivå. Dette betyr at forflytningen av energi mellom trofiske nivå er sårbare for endringer, både for forandringer i mengde og hvilken retningen energien forflyttes (Findley et al., 2015). Det arktiske marine næringsnett er derfor svært sårbart for endringene som forekommer i området.

1.2 Primærproduksjon i Arktis

Primærprodusenter er viktige fôrkilder for dyreplankton, og de krevende forholdene som lang mørketid og havis som blokkerer lys ute påvirker produksjonssesongens intensitet og lengde. I området er det to hovedtyper primærprodusenter: is-alger og planteplankton. Felles for dem er at de vokser og reproduserer seg gjennom fotosyntese, en prosess hvor de forvandler oppløst uorganisk karbon til organisk materiale (Frey et al., 2021). Dette kalles primærproduksjon, og er avhengig av både lys- og næringstilgjengelighet, som er svært sesongvarierende i arktiske områder (Leu et al., 2010). Havisen reduserer lystilgjengeligheten i området, men er også et viktig habitat for is-alger. Når solen kommer over horisonten om våren vokser is-alger på undersiden av havisen. Dette begynner så tidlig som i mars, og produksjonen fortsetter til isen smelter (Hegseth, 1998). Is-alger bidrar mellom 4 og 26 % av total primærproduksjon i områder som periodevis er påvirket av is (Legendre et al., 1992), men er i perioder hoved-biomassen av alger i enkelte områder (Gradinger, 2009). I perioden etter at is-alger har begynte å vokse øker lysmengden i løpet av dagen, og smelting av havisen forsterkes. Som følge av økt solstråling og oppbrytning av is induseres produksjonen av planteplankton. Ferskvannsutslipp fra issmelting fører til stratifisering av næringsrikt vann, og gjør det mulig for planteplankton å bli igjen i den eufotiske sonen (Wold, 2012). Normalt starter is-algeoppblomstringen før den pelagiske planteplankton-oppblomstringen, noe som forlenger produksjonssesongen (Runge et al. 1991; Vogedes 2014).

Klimaendringene i de arktiske områdene kan påvirke primærproduksjonen. Tidligere oppbrytning av havis og en forlenget is-fri sesong påvirker både lystilgjengeligheten og stratifiseringen av næringsrikt vann (Morata & Søreide, 2015). Dette kan endre dagens regime av primærproduksjon, noe som kan føre til et misforhold mellom produksjonstoppene av is-alger og planteplankton. Dette kan påvirke reproduksjonssyklusen til sentrale arktiske beitere, og igjen påvirke hele det lipid-drevne arktiske marine økosystemet (Søreide et al., 2010).

1.3 *Calanus* i arktiske områder

Kopepoder i slekten *Calanus* er dominerende i dyreplankton-samfunnene i Polhavet og Barentshavet, og utgjør en signifikant del av den totale dyreplankton-biomassen i området (Hirche et al., 1994; Auel & Hagen, 2002; Daase & Eiane, 2007). De spiller en nøkkelrolle i det arktiske økosystemet ved å transportere energi fra primærprodusenter til høyere trofiske nivå (Mumm et al., 1998). Ved å beite på is-alger og planteplankton bygger *Calanus* opp større lipid-reserver som hjelper de å overleve i det arktiske klimaet, og lipidreservene kan utgjøre mellom 50-70 % av deres tørrvekt (Scott et al., 2000; Lee et al., 2006; Visser et al., 2017). Lipidreservene gir dem energi til reproduksjon, til overlevelse i perioder hvor næringstilgangen er lav, til vertikal migrering og til å unngå predatorer (Lee et al., 2006). Av lagrede lipider er fire hovedtyper identifisert i dyreplankton: triglyserider, voksesterer, fosfolipider og diasylglyserol. Dyreplankton med utbredelsesområdet på høyere breddegrad lagrer i størst grad voksesterer, og esterene består av langkjedede primære alkoholer og langkjedede fettsyrer (Lee et al., 2006). Voksesterer lagres som langsiktige metabolske reserver og triglyserider utnyttes ved kortsiktig behov (Hakanson, 1984).

I arktiske områder er det tre *Calanus* arter som dominerer: *Calanus finmarchicus* (Gunnerus, 1765), *C. glacialis* (Jaschnov, 1955) og *C. hyperboreus* (Krøyer, 1838) (Daase & Eiane, 2007; Falk-Petersen et al., 2009). De ligner morfologisk, men har blitt skilt på størrelse (hvor *C. finmarchicus* er minst og *C. hyperboreus* er størst), distribusjonsområdet (som kan overlape) og gjennom livshistorie (Grote, 2016). Lengdemål har tradisjonelt blitt brukt til å separere artene (e.g. Kwasniewski et al., 2003), men metoden kritiseres da det er dokumentert overlappende lengde (Choquet et al., 2018). Siden lengden kan variere avhengig av geografisk utbredelse og det er dokumentert overlappende lengde mellom artene er genetisk artsbestemmelse mest korrekt for å skille artene.

Felles for artene er utviklingen fra klekking av egg. Først består livssyklusen av seks nauplii-stadier (NI-NVI), deretter fem kopepod-stadier (CI-CV) og til slutt et stadium som voksen (AF-hunkjønn og AM-hankjønn). Utviklingen mellom stadiene skjer i hovedsak i løpet av våren og sommeren (Arnkværn, 2005; Grote, 2016). Kopepoder er ektoterme, som betyr at deres fysiologiske funksjoner er avhengig av den omkringliggende temperaturen (Dam, 2012). Arter

som lever i ulike vannmasser kan derfor ha ulik utviklingsrate og størrelsen kan variere (Halvorsen, 2015).

Calanus har tilpasset seg det arktiske klimaet gjennom blant annet døgn- og sesongbasert vertikal migrering (Rabindranath et al., 2010). I løpet av produksjonssesongen befinner de seg i de øverste vannmassene hvor de beiter og akkumulerer lipider som de lagrer i en lipidsekk. Deretter migrerer de til dypere vannmasser for overvintring (Conover, 1988; Schmid et al., 2018). Under overvintringen reduseres metabolismen og lipidreservene utnyttes, noe som gjør det mulig å overleve den næringsfattige perioden (Jónasdóttir, 1999; Schmid et al., 2018).

1.3.1 *Calanus finmarchicus*

C. finmarchicus er den minste av de tre artene, og har senter for distribusjonsområdet vest i Nord-Atlanteren, i Norskehavet og Nordsjøen (Planque, 1996). Distribusjonsområdet er relativt stort, og arten er den dominerende dyreplankton-biomassen sør for Polarfronten i Barentshavet. Arten observeres også i større deler av Polhavet da den transporteres med den atlantiske strømmen langs kontinentalsokkelen og inn i pol-bassenget (Hirsch & Kosobokova, 2007). Distribusjonsområdet til *C. finmarchicus* er preget av forutsigbar årlig våroppblomstring, hvor den forekommer mellom mars og mai (Falk-Petersen et al., 2009). Artens livsløp er ett år, og gyteperioden til *C. finmarchicus* er knyttet til planteplankton-oppblomstringen. Hovedperioden for gytingen er april-mai, eller like etter toppunktet av våroppblomstringen (Diel & Tande, 1992; Astthorsson & Gislason, 2003). *C. finmarchicus* er inntektsgyter, som vil si at reproduksjonen er drevet av eksterne matressurser (Madsen et al., 2008; Swalethorp et al., 2011). I løpet av vår, sommer og høst utvikler kopepodene seg til hoved-overvintringsstadiet CV, som er pre-voksen stadiet (Conover, 1988). CV migrerer i løpet av høsten til dypere vannmasser og går i dvale (Health et al., 2000; Edvardsen et al., 2006). Oppvåkning fra dvalen forekommer normalt i midten/slutten av vinteren, hvor CV utvikler seg til AF/AM, returnerer til havoverflaten og reproduserer (Melle et al., 2014).

1.3.2 *Calanus glacialis*

C. glacialis har senter for distribusjonsområdet langs sokkelen til det arktiske basseng (Falk-Petersen et al., 2009), men arten observeres også i nærliggende hav som Atlanterhavet og Stillehavet da den transporteres med havstrømmene (Jaschnov, 1970; Kosobokova, 1999). Den arktiske arten gyter i områder som ofte er dekket av is om sommeren og høsten, for eksempel langs kontinentalsokkelen, kontinentalskråningen og i fjorder (Falk-Petersen et al., 2009).

Reproduksjonen til *C. glacialis* drives av både interne lipid-lager og eksterne matressurser, som vil si at den både er kapital- og inntektsgyter (Melle & Skjoldal, 1998). Før våroppblomstringen modnes arten og produserer egg drevet av energilageret. Når våroppblomstringen begynner utnytter arten primærproduksjonen til å forsterke eggproduksjonen (Smith, 1990; Jung-Madsen & Nielsen, 2015), og eggproduksjonsratens toppunkt er når klorofyll a (Chl *a*) konsentrasjonen er på det høyeste (Falk-Petersen et al., 2009). Når eggene klekkes utvikler kopepodene seg i løpet av produksjonssesongen til stadiene CIV eller CV, akkumulerer lipider gjennom beite og migrerer til dypere områder og går i dvale (Daase et al., 2013). Nord for polarfronten er *C. glacialis* livssyklus antatt å være toårig, og i varmere områder kan livssyklusen være årlig (Conover & Huntley, 1991; Kosobokova, 1999).

1.3.3 *Calanus hyperboreus*

C. hyperboreus er den største av artene, og er som *C. glacialis* en arktisk art. Senter for distribusjon er Grønlandshavet og dypere områder i den sentrale delen av Polhavet (Ershova et al., 2021). Arten observeres også på større deler av kontinentalsokkelen da den transporteres med havstrømmer (Falk-Petersen et al., 2009). *C. hyperboreus* har en flerårig-livssyklus som kan variere mellom to til seks år (Hirche, 1997; Visser et al., 2017). I løpet av produksjonssesongen utvikler nauplii-larver seg til stadiene CIII eller CIV og gjennomgår sin første overvintring. Arten har typisk tre til fire overvintringer (normalt på 600-3000 m dyp), hvor siste er som AF/AM (Visser et al., 1997). Arten er en kapitalgyter, og gytingen forekommer om vinteren på dypere områder (Falk-Petersen et al., 2009; Melle et al., 2014).

1.4 Undersøkelse av lipidinnhold i *Calanus*

Å undersøke lipidinnholdet i *Calanus* er interessant da det er nært relatert til det individets totale energilager. Energilageret er nøkkelen for å få et bilde på kopepodens tilstand, som er avgjørende for dens adferd og livshistorie-strategi (Vogedes et al., 2010). Mengde akkumulert lipid kan også si noe om næringsstatusen i området, og kan være avgjørende for høyere trofiske nivå. Å kunne undersøke *Calanus* sitt lipidinnhold raskt, effektivt og nøyaktig er derfor av stor interesse.

Lipidinnholdet i *Calanus* har tradisjonelt blitt undersøkt ved å samle kopepoder med for eksempel WP-2 håv (e.g. Hirche & Kattner, 1993; Jónasdóttir, 1999; Bergvik et al., 2012; Jónasdóttir et al., 2019) og deretter estimeres lipidinnhold fra for eksempel billedanalyser eller gasskromatografi (Vogedes et al., 2010). Dette er en inngripende metode som fanger dyreplankton ved spesifikke dybder. En moderne tilnærming for å undersøke dyreplankton er med automatisk eller semi-automatisk prøvetaking (Basedow et al., 2013). Video Plankton Recorder (VPR) (Seascan Inc., USA) ble utviklet på begynnelsen av 1990-tallet, men har siden vært gjennom ulike forbedringer (Davis et al., 2005). VPR har utpreget seg som svært nyttig i undersøkelse av taksonomisk sammensetning og distribusjon langs vannsøylen, og ved å montere instrumenter som CTD kan biologiske og fysiske prosesser i havet knyttes sammen (Basedow et al., 2013). VPR har ikke blitt brukt som verktøy til kartlegging av lipidinnhold hos *Calanus*, men metoden har potensialet til å være svært effektivt. Derfor er det interessant å undersøke om VPR kan brukes til dette formålet, og aller helst kunne anvendes alene til å samle inn data til beregning av lipidinnhold i *Calanus* på artsnivå.

1.5 Denne undersøkelsen

Formålet med denne undersøkelsen er å studere om VPR som metode kan anvendes til innsamling av data for kartlegging og sammenligning av lipidinnhold i *C. finmarchicus*, *C. glacialis* og *C. hyperboreus*, samt undersøke kopepodenes lipidinnhold i sammenheng med fysiske parametere. Å bruke VPR til dette formålet er nytt, og derfor anvendes i tillegg en tradisjonell metode til kartlegging og sammenligning av lipidinnhold i kopepoder, hvor kopepodene er innsamlet med WP-2 håv. Dermed kan lipidinnhold i *Calanus* artene kartlegges i prøvetakings-området uavhengig om VPR som metode fungerer.

I undersøkelsen er det brukt WP-2 og VPR prøver fra tre stasjoner i åpent farvann i sørlige Barentshavet og to stasjoner fra fastis i Nansenbassenget i juli 2019, og tre stasjoner fra iskanten i Framstredet og sør langs eggakanten vest for Svalbard i august 2020. Undersøkelsen har følgende delmål:

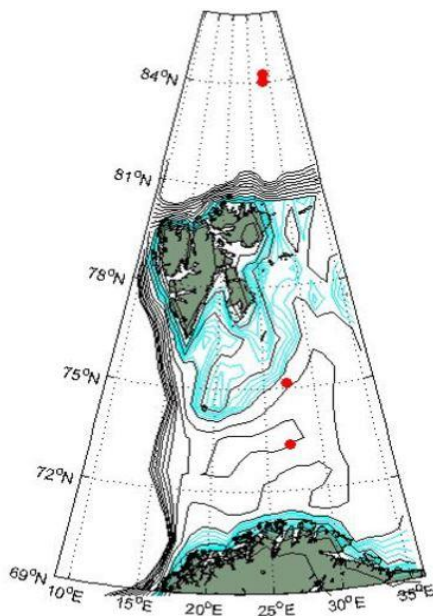
- I) Identifisere ulike vannmasser på prøvetakings-stasjonene, da dette kan ha stor innflytelse på lipidinnhold.
- II) Kartlegge og sammenligne lipidinnholdet til genetisk artsbestemte *Calanus* arter innsamlet med WP-2 håv for å kunne undersøke kopepodenes tilstand i forbindelse med forberedelse til overvintring. Mulig mengde akkumulert lipid er relatert til kopepoders prosomlengde, og derfor undersøkes også *Calanus* prosomlengde. For å kunne sammenligne lipidinnholdet mellom kopepoder med ulik lengde ble relativ kondisjonsfaktor beregnet.
- III) Drøfte om VPR kan anvendes til kartlegging av lipidinnhold i *Calanus*.
- IV) Undersøke om VPR-profiler kan benyttes til å beskrive *Calanus* vertikale distribusjon i vannsøylen, samt undersøke kopepodenes lipidinnhold i sammenheng med de fysiske parameterne dybde, temperatur, salinitet og Chl *a*- fluorescens for å styrke forståelsen av *Calanus* valg av vannmasser.

2 Materialer og metoder

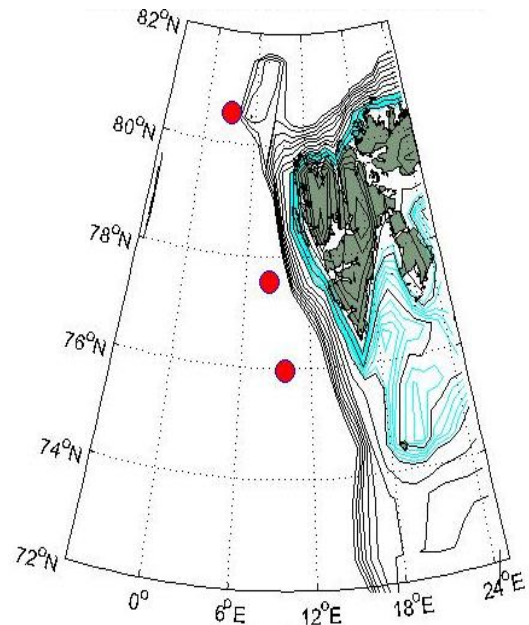
2.1 Prøvetakingsområder

Innsamling av data ble gjennomført på toktet «Bioprospekteringstokt Nordpol» (tokt #2019704) i 2019 (Figur 2) og toktet «Bioprospektering» (tokt #2020705) i 2020 (Figur 3) med forskningsfartøyet F/F Kronprins Haakon. Fartøyet er konstruert som isbryter, og kan gjennomføre alle typer undersøkelser både i åpent farvann og isbelagte områder. Arktis og Antarktis er fartøyets primære operasjonsområder (Havforskningsinstituttet, 2021).

Toktet i 2019 ble gjennomført fra 04.–14. juli. I løpet av toktet ble VPR og WP-2 prøver tatt i fem ulike områder, hvor tre var i åpent farvann sør i Barentshavet (som strekker seg fra ca. 71–75 °N, 26,7–27,5 °Ø) (Tabell 1 og Figur 2) og to i isbelagte områder i Nansenbassenget (84 °N, 28,4 °Ø). På grunn av mangel på tid ble det ikke tatt WP-2 prøve på Stasjon 1 og vanskelige forhold som følge av store mengder is gjorde det ikke mulig å gjennomføre VPR-prøvetaking på Is-stasjon 1, og WP-2 prøven ble kun tatt øverst i vannsøylen. Prøvetakingen i 2020 foregikk fra 08.–17. august, og VPR og WP-2 prøver ble tatt i seks områder (Tabell 2 og Figur 3). Super stasjon 3 var assosiert med iskanten og de andre stasjonene var i åpent farvann.



Figur 2 Prøvetakingsområder fra 2019. X-akse er breddegrad (°N) og y-akse er lengdegrad (°Ø). Området sør på kartet er Norge, og nærmere midten er Svalbard. Prøvetakings-stasjoner er vist som punkter. De to nordligste punktene er is-stasjoner i Polhavet, og de to sørligere punktene er Stasjon 2 og 3.



Figur 3 Prøvetakingsområder fra 2020. X-akse er breddegrad (°N) og y-akse er lengdegrad (°Ø). Området øst på kartet er Svalbard. Prøvetakings-stasjoner er vist som punkter. Nordligste punkt er Super stasjon 3 og den sørligste er Super stasjon 24.

Tabell 1 Oversikt over prøvetaking fra 2019. Prøvetakings-tidspunkt er i lokal tid. Stasjoner hvor ulike prøver ikke kunne gjennomføres er data markert som not available (na)

Stasjonsnavn	Dato	Breddegrad (°N)	Lengdegrad (°Ø)	Dybde (m)	VPR-prøve	VPR prøvetaking (lokal tid)	Dybde VPR (m)	WP-2 prøvetaking (lokal tid)	Dybde WP-2 (m)
1	04.07.2019	71,72	26,75	359,9	VPR1	21:05 - 22:15	350	na	na
2	05.07.2019	74,91	27,91	407	VPR2	15:55 - 17:10	396	13:24	387
3	06.07.2019	75,52	27,91	251	VPR3	04:15 - 05:22	240	02:40	233
Is-stasjon 1	11.07.2019	ca. 84	na	na	na	na	na	na	na
Is-stasjon 2	13.07.2019	84,17	28,81	3998	VPR4	19:03 - 21:33	1000	23:50	300
Is-stasjon 2	14.07.2019	na	na	3998	na	na	na	00:20	30

Tabell 2 Oversikt over prøvetaking fra 2020. Prøvetakings-tidspunkt er i UTC. Stasjoner som er uthevet er fokusert på i denne undersøkelsen.

Stasjonsnavn	Dato	Breddegrad (°N)	Lengdegrad	Dybde (m)	VPR prøvetaking (UTC)	Dybde VPR (m)	WP-2 prøvetaking (UTC)	Dybde WP-2 (m)
Super st 1	08.08.2020	81,37	7,49	428	23:10 - 00:39	417	00:17 - 01:06	405
Super st 3	09.08.2020	80,53	2,94	1470	09:27 - 09:52	600	10:29 - 11:22	500
Super st 4	10.08.2020	80,3	2,17	1858	22:09 - 00:16	1000	02:22 - 04:23	1848
Super st 8	12.08.2020	79,14	2,81	5570	07:58 - 08:45	1000	07:58 - 08:45	500
Super st 15	15.08.2020	77,56	8,27	2317	10:25 - 11:15	1000	10:25 - 11:15	500
Super st 24	17.08.2020	75,96	9,77	2310	12:00 - 14:03	1000	13:03 - 13:52	500

2.2 Biologisk prøvetaking

2.2.1 WP2-dyreplanktonhåv og prosessering av biologiske prøver

Dyreplankton ble samlet inn ved bruk av en modifisert WP-2 håv med 85 μm maskestørrelse, diameter på 0,57 m og en total lengde lik 3,45 m (Norrbin, 1996). Med en hastighet på omtrent $0,50 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ble håven senket ned til rundt 10 m over havbunnen, så dratt opp vertikalt i en hastighet på omtrent $0,25 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$. Dette ble gjennomført i skipets hydrografi-rom, lokalisert på styrbord side. På grunn av store mengder is på Is-stasjon 2 i 2019 ble det brukt en vinsje på akterenden av skipet for å gjennomføre WP-2 prøvetakingen.

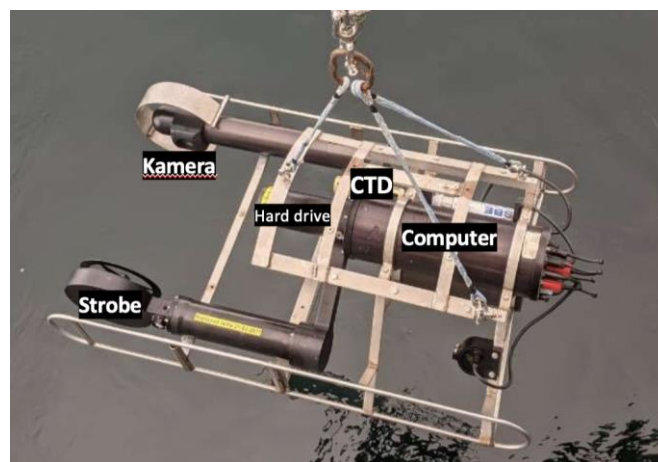
Når nettet med dyreplankton var innhentet ble organismene overført til stamper med sjøvann og lokk, og videre plassert i et mørkt kjølerom med ca. *in situ* temperatur.

Der ble de oppbevart til mikroskopanalyse. Stikkprøver fra stamperne ble overført til grunne kar, og dyreplankton-individer ble sortert ut med «planktonskje» eller pasteurpipetter med stor åpning. Deretter ble de lagt under Zeiss-stereolupe og kopepoder som ble identifisert som *Calanus* ble stadium-bestemt. *Calanus*-kopepodene ble merket numerisk. For fotografering av kopepodene ble de plassert i en petriskål med en dråpe sjøvann. Kopepoden ble justert slik at den lå på siden og/eller ventralt. Til fotografering ble Motic-kamera anvendt, og en kalibreringsslide fra Motic ble benyttet for å få riktig forstørrelse på lupen samt tilsvarende innstilling i Motic-programmet. Det ble tatt minimum ett bilde av alle kopepodene. I 2019 ble antennene kuttet av for DNA-analyse og plassert i cryorør i en vanlig fryser. Resten av kopepodene ble plassert i cryorør og lagret i en biofryser på ca. $-80 \text{ }^\circ\text{C}$. I 2020 ble hele kopepoder oppbevart i biofryser til DNA-analyse. Bildene som ble tatt i mikroskop ble senere brukt til å innhente ulik informasjon om kopepodene. Dette er nærmere beskrevet i avsnitt 2.5 Dataanalyse.

2.3 Video Plankton Recorder

VPR er et optisk undervanns-instrument som består av en taubar kropp med to armer (Figur 4). På den ene armen var et Uniq B/W 1,4 MegaPixel kamera montert, og på den andre armen en strobe med Xenon-pære. Dette gjorde det mulig å ta opplyste bilder. VPR tar høyoppløselige bilder i svart-hvitt av *in situ* dyreplankton og andre partikler, og hastigheten på billedtakingen var omtrent 21 bilder i sekundet. VPR-en som ble brukt i denne undersøkelsen hadde en påmontert Seabird SBE49 CTD (Sea-Bird Scientific, USA), Wetlabs Ecopuck fluorometer (Sea-Bird Scientific, USA) og Ecopuck turbidometer (Sea-Bird Scientific, USA). Med dette utstyret ble det registrert korresponderende fysiske parameter som dybde, salinitet, temperatur og fluorescens til hvert bilde. Bildene og annen data ble lagret på en intern avtakbar minnepenn. VPR-en var festet til en vinsj i hydrografi-rommet på skipets styrbord side, og ble ført opp og ned gjentatte ganger i vannsøylen fra så nærme overflaten som mulig til rundt 10 meter over bunnen i en hastighet på $0,8-0,9 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$. Dette ble gjennomført av skipets mannskap. Fordi skipet drifter på grunn av vind og strømmer vil også VPR-ens posisjon endres, noe som minimerer sjansen for at samme individer fotograferes gjentatte ganger.

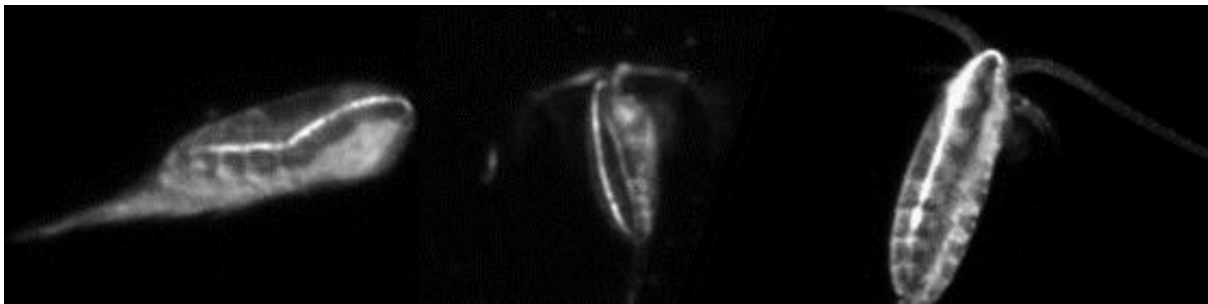
Kalibrering av VPR ble gjennomført i forkant av toktene, og ble utført i Saltvannslaboratoriet på Norges Fiskerihøgskole i Tromsø, Norge. VPR-en ble senket av en kran ned i et kar med sjøvann. En akrylplate med en målegrid ble festet i et stativ på VPR-ens armer, og platen ble ført mellom armene samtidig som bilder ble tatt. Bildene ble prosjektert på en skjerm, slik at en kunne kontrollere at kalibreringsintervallet var korrekt.



Figur 4 Bilde av Video Plankton Recorder (VPR) med utstyrsbeskrivelse. Bilde tatt av Benjamin Paul Mooney om bord i F/F Helmer Hanssen april 2021.

2.3.1 Prosessering av VPR-bilder

Ulike bilder tatt av VPR (av f.eks. marint snø, *Calanus* eller *Chaetognatha*) ble hentet ut som «Regions of Interests» (ROI-er) ved bruk av programvaren Autodeck (Seascan Inc, USA). Programvaren henter ut bilder hvor et objekt/organisme er blitt fotografert (Figur 5). ROI-ene ble lagret på en harddrive i 10-bit tif-format til videre analyse. Navnet på ROI-ene er tiden av døgnet i m·s, noe som gjorde det mulig å knytte bildene opp mot CTD-data. For å sortere ut bilder av *Calanus* ble de manuelt gjennomgått og sortert i IrfanView thumbnails (Irfan Skiljan, Østerrike). Først ble irrelevante bilder slettet (f.eks. bobler og skurrete bilder), deretter ble bilder av *Calanus* sortert til en egen mappe.



Figur 5 Eksempel på VPR-bilder av *Calanus*-kopepoder fra Bioprospekteringsstøttet i 2020.

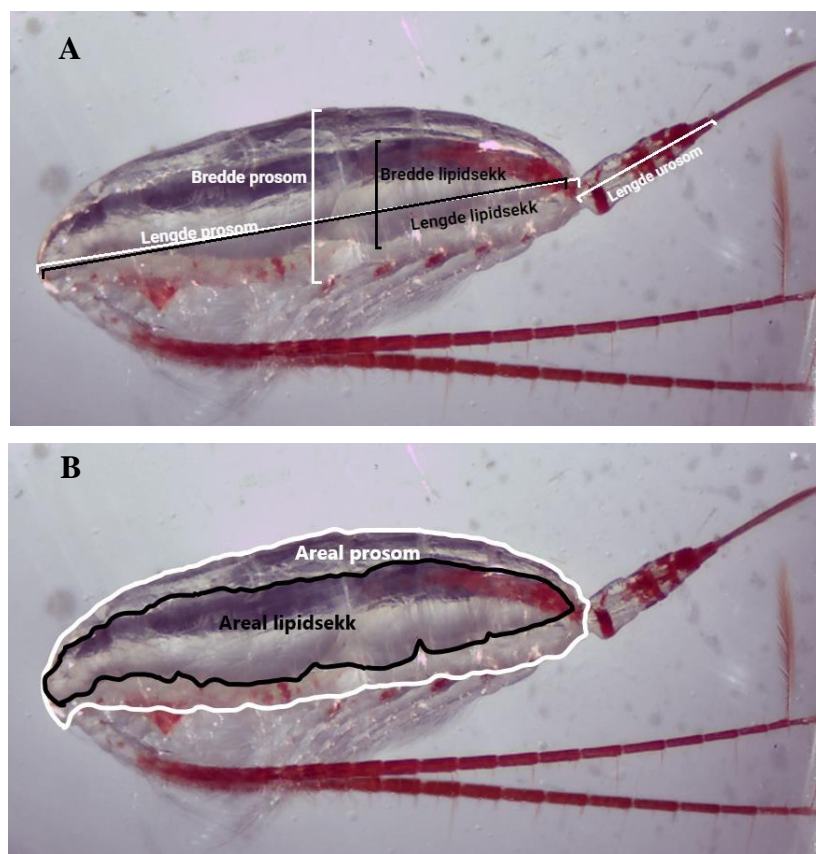
Bildene av *Calanus* ble konvertert fra tif-format til jpeg format i IrfanView 64 (Irfan Skiljan, Østerrike) slik at bildene kunne åpnes i bildeanalyse-programvaren «ImageJ» (Rasband, USA). Analyserings-skalaen i ImageJ ble satt etter kalibreringen av VPR-en, hvor 1 mm på bilde = 41,4938 pixler. Ulike målinger av kopepodene ble deretter gjennomført, og er nærmere beskrevet i avsnitt 2.5 Dataanalyse.

2.4 Hydrografi

CTD-data gjør det mulig å definere ulike vannmasser på de spesifikke lokalitetene ved å måle vanntemperatur, salinitet og fluorescens som en proxy for Chl *a*. På alle prøvetakingsstasjonene ble data fra Seabird SBE49 CTD og Ecopuck fluorometer montert på VPR-en innsamlet. Dette ble brukt til å beskrive hydrografien på prøvetakings-stasjonene.

2.5 Morfologiske målinger og beregning av totalt lipidinnhold

Målinger av *Calanus*-kopepodene innsamlet med WP-2 håv og fotografert i lupe ble gjennomført i ImageJ. For bildene tatt i mikroskop ble pixel-til- μm forholdet beregnet og analyse-skalaen i programmet innstilt deretter. Ved bruk av ulike verktøy i programvaren ble følgende målinger gjennomført: Lengde og bredde av prosom, lengde og bredde av lipidsekk, areal av prosom og lipidsekk og lengde av urosom (Figur 6). Lengde og bredde ble målt på den lengste og bredeste delen av prosomet, og areal av lipidsekk ble målt i lipidsekkens utkant. De ulike målene ble registrert i et Excel-ark.



Figur 6 Ulike målinger gjennomført i bildeanalyse-programvaren ImageJ. A) Lengde og bredde på prosom, lengde og bredde av lipidsekk og lengde urosom. Målt på individets bredeste og lengste del. B) Areal av prosom og lipidsekk. Målt i lipidsekkens utkant.

Arealet av lipidsekk ble transformert til det totale lipidinnholdet (mg) fra likning 1 fra Vogedes et al. (2010):

$$\textbf{Likning 1: } TL = 0,197A^{1,38}$$

TL = Totalt lipidinnhold, A= Areal av lipidsekk.

Diverse størrelsesmål (Figur 6A og 6B) ble brukt til å undersøke om disse morfologiske målingene kan anvendes til artsbestemmelse av *Calanus*-kopepoder. Kopepodene ble også genetisk artsbestemt (se avsnitt 2.7 DNA-analyse og 3.2 Artsbestemmelse fra DNA-analyse), og den genetiske artsbestemmelsen ble brukt som fasit.

2.5.1 Hensyn til forskjeller i målinger av kopepoder i ulike vinkler

For bildene tatt i mikroskop (fra WP-2 prøvene) var omtrent samtlige kopepoder fotografert fra siden, men i tillegg var noen fotografert ovenfra. Det er noen forskjeller i målingene som tas fra siden sammenlignet med ovenfra. For å kunne ta hensyn til disse forskjellene ble det laget en likning som forklarer forholdet mellom areal av lipidsekk målt fra siden og areal av lipidsekk målt ovenfra. I statistikkprogrammet SYSTAT 13 (Crane Software International Ltd, USA) ble en lineær regresjonsanalyse av dette forholdet gjennomført på mikroskopbilder av kopepoder innsamlet med WP-2 håv i 2019.

Regresjonsanalysen identifiserte 7 uteliggere, det vil si punkter som lå mer enn fire standardavvik fra regresjonslinjen. På grunn av deres store påvirkning på likningen ble de fjernet, i tillegg førte det til at residualene ble tilnærmet normalfordelt. Deretter ble analysen gjennomført en gang til. Likningen uten uteliggere som forklarer forholdet mellom areal av lipidsekk fra siden og ovenfra er presentert som likning 2:

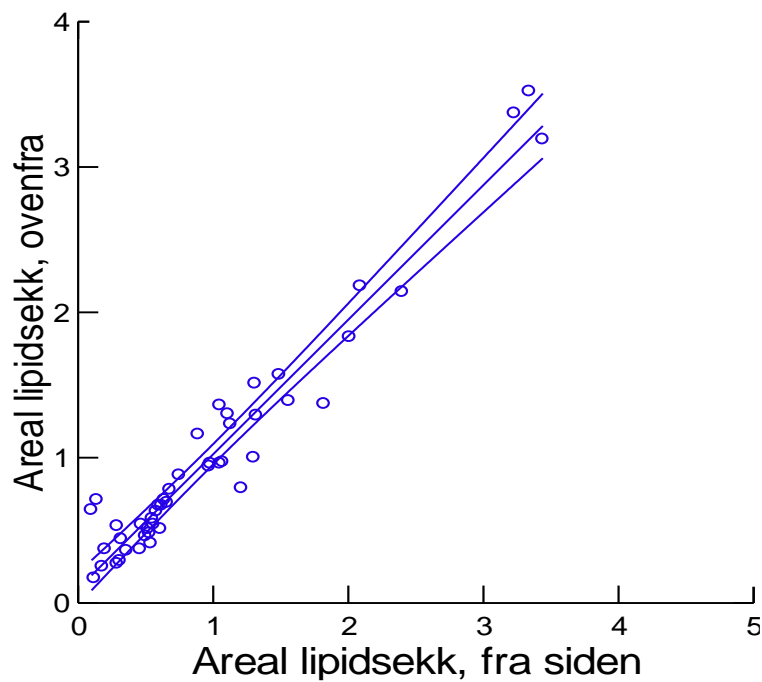
$$\textbf{Likning 2: } y = 0,926x + 0,097 \text{ (Se Figur 7, } n = 180, r^2 = 0,943, SE = 0,190, p < 0,05)$$

y= Areal av lipidsekk ovenfra, x= Areal av lipidsekk fra siden.

Å løse likningen med hensyn på x (areal av lipidsekk fra siden) gir likning 3:

$$\textbf{Likning 3: } x = y - 0,1048$$

Areal av lipidsekk fra VPR-bilder hvor kopepoden er fotografert fra siden måles identisk som mikroskop-bildene. For å kunne måle arealet av lipidsekken til kopepodene fotografert ovenfra ble likning 3 anvendt. Dette gjorde at forskjellen i målinger ovenfra og fra siden ble tatt hensyn til. De fleste bildene tatt av VPR var av kopepoder i andre vinkler enn ovenfra og fra siden, og disse bildene kunne ikke benyttes til å ta målinger av. For eksempel ble totalt 656 bilder av *Calanus*-kopepoder tatt på Super stasjon 24, men kun 102 var i korrekt vinkel.



Figur 7 Forholdet mellom areal av lipidsekk fra siden (x-akse) og areal av lipidsekk målt ovenfra (y-akse) med lineær regresjonslinje og 95 % konfidensintervall. Punktene i plottet er *Calanus*-kopepoder hvor målinger fra både siden og ovenfra er gjennomført.

2.6 Kondisjonsfaktor

Calanus av samme art og på samme stadium kan ha ulik lengde og lipidnivå. For å kunne sammenligne lipidtilstanden til kopepoder med ulik lengde ble kondisjonsfaktorer til ulike stadier beregnet.

Den klassiske likningen som brukes til dette i fiskeri og generell fiske-biologi studier er Fultons kondisjonsfaktor (Fulton, 1904; Nash et al., 2006):

$$\textbf{Likning 4: } K = W/(L^3)$$

K= Fultons kondisjonsfaktor, W=kroppsvekt, L=kroppslengde

I likning 4 følges «*the Cube-law*», hvor volumet er proporsjonalt mot lengden i tredje (L^3). Fultons kondisjonsfaktor har som formål å beskrive kondisjonen til akkurat det individet, hvor et individs avvik fra en hypotetisk ideell vekst måles (Le Cren, 1951). En moderne relativ kondisjonsfaktor (Krel) ble presentert av Le Cren (1951). Den måler individenes avvik fra gjennomsnittlig forutsagt vekt for sin lengde. Krel er definert i Likning 5:

$$\textbf{Likning 5: } Krel = W/(aL^b)$$

Parameterne a ($e^{\text{konstantledd}}$) og b (Stigningen på regresjonslinjen) i Likning 5 kan estimeres fra det lineære logaritmiske forholdet mellom vekt og lengde:

$$\textbf{Likning 6: } W = aL^b \rightarrow \ln W = \ln a + b \ln L$$

Parameter b kan variere mellom art, kjønn og stadier, og må derfor beregnes for hvert vekt-lengdeforhold.

I denne undersøkelsen er relativ lipidkondisjonsfaktor kalkulert fra Likning 5 (LeCren, 1951). Vekt er gitt som totalt lipidinnhold (mg) beregnet fra Likning 1 og lengde som prosomlengde (mm). Parameterne a og b ble bestemt fra lineære regresjonsmodeller tilpasset ln-transformert total lipidvekt og prosomlengde. Forventet kondisjon fra modellen er 1, og verdier over 1 indikerer høyere kondisjon enn forventet, og verdier under 1 indikerer lavere kondisjon enn forventet.

2.7 DNA-analyse

Til artsbestemmelse av *Calanus*-kopepoder ble DNA-analyse av individer innsamlet med WP-2 håv benyttet. I 2019 ble DNA-ekstraksjon gjennomført av kopepod-antenner, og i 2020 av hele kopepoder. Til dette ble HotSHOT-metoden beskrevet av Montero-Paul et al. (2008) anvendt, en modifisert alkalisk lyseringsmetode. Det er en enkel, raskt og effektiv DNA-ekstraksjons-metode som kan brukes til PCR-basert genetisk screening på større prøver av dyreplankton (Montero-Paul et al., 2008). Gjennom DNA-analyse ble 193 kopepoder artsbestemt i 2019 og 208 i 2020.

2.7.1 DNA-ekstraksjon

Innsamlet *Calanus*-kopepoder og antenner ble oppbevart i en biofryser på rundt -80 °C frem til DNA-ekstraksjon. Kopepoder/antenner ble overført til nummererte 0,2 ml PCR-tuber hvor 50 µl alkalisk lyseringsbuffer ble tilført. Tubene ble lukket, raskt blandet i sentrifuge og inkubert på varmeplate på 95 °C i 30 minutter. Deretter ble prøvene lagt på is for nedkjøling. 50 µl nøytraliseringsløsning ble pipettert i tubene, som så ble blandet i en sentrifuge og lagret på omtrent 4 °C til polymerasekjedereaksjon (PCR), eller ved lavere temperatur ved lengre lagring.

2.7.2 PCR og elektroforese

DNA-ekstraksjonene ble videre klargjort til PCR-reaksjon. En PCR «masterblanding» ble laget i en 2 ml Eppendorf-tube, og masterblandingen brukt i 2019 og 2020 var forskjellig. I 2019 besto masterblandingen av følgende «forward» og «reverse» primere: T4700, T1338, T1966, T3133, T461 og G150. I tillegg besto masterblandingen av kjemikaliene ASTM (en standard for å påvise deteksjon av nukleinsyresekvenser ved PCR-teknikker) og magnesiumklorid. Masterblandingen brukt i 2020 besto av 1X AccuStart™ II PCR ToughMix (Quanta BioSciences), G-150F (forward primer), G-150R (reverse primer) og destillert vann (dH₂O). Nye 0.2 ml PCR-tuber ble klargjort, og masterblanding ble tilsatt i dem (3,74 µl i 2019 og 9,3 µl i 2020) ved bruk av pipette. Deretter ble ekstrahert DNA tilsatt i tubene (1,25 µl i 2019 og 2,5 µl i 2020). Tubene ble tildekket med lokk, raskt blandet i sentrifuge og plassert i en Veriti 96 Well Thermal Cycler (Applied Biosystems) for PCR-behandling. Videre behandling er gjort ulikt for prøvene i 2019 og 2020, og dermed forklart separat.

2019

Etter PCR-reaksjonen ble produktene fjernet fra termosykleren, og PCR-platen ble lagt på is for nedkjøling. Lokket på platen ble fjernet og 45 µl dH₂O ble tilsatt i hvert PCR-produkt til fortynning. En ny PCR-plate ble klargjort, og hver tube ble fylt med 38 µl dH₂O og 2 µl fortynnet PCR-produkt. I et avtrekkskap ble så en løsning bestående av 8,9 µl formamid (HiDi) og 0,1 µl Liz Standard 500 tilberedt til hvert PCR-produkt. Denne løsningen ble så distribuert i tubene på en ny PCR-plate. 1 µl fortynnet PCR-produkt ble pipettert i tubene med allerede 0,9 µl løsning, og platen ble dekt med lokk og sentrifugert. Deretter ble den plassert i en termosyklus i 5 minutter på høy temperatur for DNA-denaturering. Prøvene med denaturert DNA raskt overført til is for nedkjøling. Til slutt ble de genotypet på sekvenseringsmaskin.

Resultatene fra sekvenseringsmaskinen kan leses av alle programvarer som kan lese .fsa filer, som for eksempel GeneMapper og Geneious. Ved å bruke spesifikke referanser for *Calanus* spp. kunne artene *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* og *C. helgolandicus* identifisert.

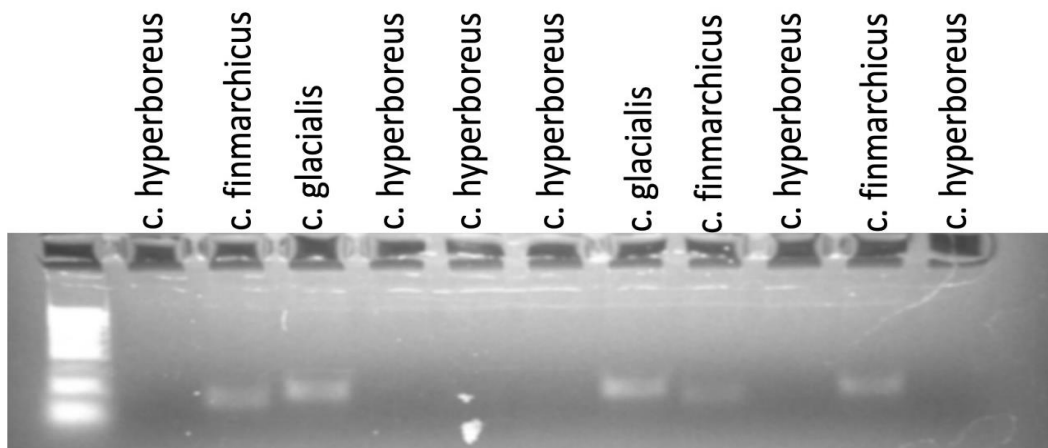
2020

I 2020 ble metoden utviklet av Smolina et al., (2014) benyttet, som består av en kombinasjon av seks molekylære markører type insertion/deletion (InDel). InDel-markører er nukleotidsekvenser, og lengden på sekvensen varierer fra art til art på grunn av nukleotidinnsetting (Insertion) eller -sletting (Deletion). For å skille mellom arter benyttes polymorfisme, og er en polymorfisme av sekvenslengden, der hver markør er dimensjonert til å bestemme arten (Choquet et al.,2021).

Etter termo-behandlingen ble 3 µl Gel Loading Dye tilsatt i hver tube og innholdet i tubene ble blandet i en sentrifuge. I en 2 % agarose-gel farget av ble en 100 bp DNA-stige plassert i en bar og 4 µl PCR-produkt plassert i resten av de tomme barene. PCR-produktene ble separert ved elektroforese på 80 volt i 40 minutter deretter visualisert under UV i gel-dokumentasjonssystemet VWR Smart3. Bilder av resultatene i Smart3 ble tatt og brukt til artsbestemmelse.

Artsbestemmelse fra gel-bilder

En kunne skille de tre ulike *Calanus*-artene ved at de forflyttet seg ulikt under elektroforesen. I Smolina et al., (2014) er det vist at ved bruk av forward og reverse primer G-150 og 100 bp DNA-stige ligger *C. finmarchicus* lavere enn *C. glacialis* på DNA-stigen. *C. hyperboreus* vises ikke på den DNA-stigen, og det ble derfor antatt at tomme barer i gelen er *C. hyperboreus*. Prøver tatt fra atlantiske vannmasser kan derfor være *C. helgolandicus*. Eksempel på resultat fra DNA-analyse er presentert i Figur 8.



Figur 8 Eksempel på resultat fra DNA-analyse av *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* og *C. hyperboreus* med G150 forward og reverse primer. Til venstre er en 100 bp DNA-stige benyttet. 11 kopepoder er DNA-analysert, og forflyttelsen under elektroforesen på 80 volt i 40 minutter viser hvilken art det er. Høyest registrert bar er *C. finmarchicus*, lavere bar er *C. glacialis* og blank bar ble antatt å være *C. hyperboreus*.

2.8 Beregninger, grafisk framstilling og statistiske analyser

Beregninger i denne undersøkelsen ble gjennomført i Microsoft Excel (Microsoft Corp., USA) versjon 2202. Grafisk framstilling ble utført i Excel og SYSTAT 13 (Crane Software International Ltd, USA) og statistisk analyse i SYSTAT 13.

Forskjell i prosomlengde, lipidnivå og relativ kondisjonsfaktor mellom prøvetakings-stasjoner ble testet med Kruskal-Wallis ANOVA. Dersom jeg fant at gruppene ikke var lik ble Dwass-Steel-Chritchlow-Fligner Test for parvis sammenligning gjennomført. Kruskal-Wallis ble brukt da det var minst en gruppe i hver test som ikke var normalfordelt og/eller hadde svært ulik varians.

3 Resultater

3.1 Hydrografi og Chl *a*-fluorescens

CTD-profiler innsamlet i løpet av VPR-prøvetaking er presentert i Appendiks Figur 1-14 sammen med temperatur-salinitetsdiagram. Figurene viser ulike prøvetakingsområdet, hvor hver graf inneholder informasjon om temperatur, salinitet og Chl *a*-fluorescens ved ulike dyp.

2019

Stasjon 1, den sørligste stasjonen i 2019, var 325 m dyp. Ulike typer vannmasser ble registrert på stasjonen: Det øverste vannlaget var varmere og ferskere, identifisert som modifisert atlantisk vann (Appendiks Figur 1). Ned mot 70 m dybde sank temperaturen fra 7,1-4,7 °C og saliniteten steg fra 34,4 PSU til like under 35 PSU. Fra rundt 100 m dybde ble atlantisk vann identifisert, og temperaturen stabil på omtrent 35 PSU og 4,5 °C, og dette vannet ble identifisert som atlantisk (Appendiks Figur 1 og 2). Høyest Chl *a*-fluorescens nivå registrert var 3,48 µg·l⁻¹ ved 14 m dybde.

Dybden på stasjon 2 var 400 m. Den øverste vannmassen var rundt 4,2 °C, og ble identifisert som atlantisk vann. Dypere sank temperaturen, og lavest registrerte temperatur var ved havbunnen (1,7 °C) (Appendiks 3). Salinitets-nivået var jevnt gjennom hele vannsøylen, og varierte fra 34,95- 34,99 PSU (Appendiks Figur 3 og 4). Høyeste Chl *a*-fluorescens ble registrert på 17 m dybde, og var 0,55 µg·l⁻¹.

På stasjon 3 var dybden 245 m. Høyest temperatur ble registrert i de 40 øverste m, og var rundt 4,1 °C. Dette vannet ble identifiseres som atlantisk vann. Dypere ble modifisert atlantisk vann identifisert. Temperaturen sank lengre ned i vannsøylen, og lavest registrert temperatur var ved 200 m dybde (0,5 °C) (Appendiks Figur 5). Salinitets-nivået var jevnt gjennom hele vannsøylen, og varierte mellom 34,86 og 34,99 PSU (Appendiks Figur 5 og 6). Chl *a*-fluorescens nivået var høyest ved overflaten, og høyeste registrerte Chl *a*-fluorescens var på 3,62 µg·l⁻¹.

Is-stasjon 2 var dypere enn 1000 m, som var maksimal dybde komponentene i VPR-en var sertifisert for. Derfor er kun 1000 m av vannsøylen analysert. Stasjonen var assosiert med flere m tykk pakk-is med innslag av flerårs-is. Stasjonen hadde lavere temperatur sammenlignet med de andre tre stasjonene. I det øverste vannlaget var temperaturen rundt -1,8 °C, og ble

identifisert som arktisk vann. Ved rundt 100 m dybde økte temperaturen til omtrent 1,5 °C, og ved 450 m dybde sank temperaturen igjen (Appendiks Figur 7). Saliniteten var lavere i de øverste vannlagene, rundt 34 PSU, og økte til 34,8 PSU ved 200 m dybde (Appendiks Figur 7 og 8). Chl *a*-fluorescens på denne stasjonen var lav (Appendiks Figur 7). I de 50 øverste m varierte Chl *a*-fluorescens mellom 0,13 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ til 0,47 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, og høyeste nivå ble registrert ved 35 m dybde.

2020

Dybden på Super stasjon 3 var 1470 m, men CTD-data var kun registrert for de øverste 600 m. Stasjonen var lokalisert ved iskanten, og var assosiert med mindre mengder havis. Vannmassene på stasjonen var kald. Det øverste vannlaget var polart sjøvann og hadde en temperatur under 0 °C. Temperaturen økte ved til 2,7 °C ved 100 m dybde (mellomliggende vann), og sank så gradvis langs dypet (Appendiks Figur 9). Øverste vannlaget besto av ferskere sjøvann, og fra overflaten ned til 70 m dybde steg saliniteten fra 34 til 34,6 PSU. Fra 150 m stabiliserte salinitetsnivået seg på rundt 34,9 PSU (Appendiks Figur 9 og 10). Ved overflaten var Chl *a*-fluorescens nivået høyest (5,43 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$). Ved omtrent 50 m dybde sank nivået, og var < 0,5 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ dypere i vannsøylen (Appendiks Figur 9).

Dybden på Super stasjon 15 var 2317 m dyp, men CTD-data er kun fra øverste 1000 m. Øverste vannlaget var varmere, og temperaturen lå mellom 7-8 °C. Fra rundt 30 m dybde sank temperaturen ned mot 5 °C, og fra 100 m sank temperaturen jevnlig. Laveste temperatur ble målt ved 1000 m og var -0,23 °C (Appendiks Figur 11 og 12). Øverst var vannlaget ferskere (ca. 33,5 PSU), men økte til 34,9 PSU ved 20 m dybde. Dypere ble atlantisk vann identifisert, hvor salinitetsnivået var mellom 34,9- 35 PSU (Appendiks Figur 11 og 12). Ved 20 m dybde var Chl *a*-fluorescens målt til 1,70 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, og sank til 0,20 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ ved 50 m dybde, og var enda lavere lengre ned vannsøylen (Appendiks Figur 11).

Super stasjon 24 var 2310 m dyp. Det øverste vannlaget var ferskere og varmere, og ble identifisert som modifisert atlantisk vann. Fra overflaten og til 50 m dyp endret temperaturen seg fra 8,6 °C til 5,8 °C (Appendiks Figur 13). Salinitets-nivået ved overflaten var rundt 33 PSU, og økte til 35 PSU ved 50 m dybde, og dette vannlaget ble identifisert som atlantisk vann. Salinitets-nivået var stabilt på 35 PSU til 300 m dybde, og dypere var saliniteten noe lavere (34,9 PSU) (Appendiks Figur 13 og 14). Fra 50 m dybde sank temperaturen, og laveste

registrerte temperatur var $-0,27$ °C. Chl *a*-fluorescens var høyere i det øverste vannlaget, og varierte mellom $0,50$ - 3 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. Fra 80 m dybde var Chl *a*-fluorescens rundt $0,01$ $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$.

3.2 Artsbestemmelse fra DNA-analyse

2019

Artsbestemmelse fra DNA-analyse for kopepoder innsamlet i 2019 er presentert i Tabell 3. Alle tre *Calanus*-artene ble identifisert, og det var generelt jevnt fordelt antall kopepoder fra hver art (Tabell 3). Totalt ble 193 kopepoder artsbestemt. Det var totalt fem kopepoder på stadiet CIII og én identifisert som AM. Videre i studiet ble kun CIV, CV og AF presentert da det var flere kopepoder på disse stadiene (Tabell 4).

Tabell 3 Resultat fra DNA-analyse av *Calanus*-kopepoder innsamlet i 2019. Tre arter ble artsbestemt, *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* og *C. hyperboreus*, og antallet er fordelt på prøvetakings-stasjoner.

Art	Prøvetakings-stasjoner				Totalt
	Stasjon 2	Stasjon 3	Is-Stasjon1	Is-stasjon 2	
<i>C. finmarchicus</i>	27	12	19	11	69
<i>C. glacialis</i>	17	13	14	13	57
<i>C. hyperboreus</i>	13	16	22	16	67
Totalt	57	41	55	40	193

Tabell 4 Oversikt over antall *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* og *C. hyperboreus* kopepoder identifisert til stadiene CIV-AF i 2019, fordelt på prøvetakings-stasjoner. Totalt antall kopepoder skiller seg fra antall i Tabell 3 da stadiene CII, CII, CIII og AM er ekskludert på grunn av lavt antall.

Stasjon	Art	CIV	CV	AF	Totalt
Stasjon 2	<i>C. finmarchicus</i>	14	10	2	26
	<i>C. glacialis</i>	7	10		17
	<i>C. hyperboreus</i>	7	6		13
Stasjon 3	<i>C. finmarchicus</i>		11		11
	<i>C. glacialis</i>	1	12		13
	<i>C. hyperboreus</i>	5	10	1	16
Is-stasjon 1	<i>C. finmarchicus</i>	1	8	10	19
	<i>C. glacialis</i>	3	1	10	14
	<i>C. hyperboreus</i>	12	6	2	20
Is-stasjon 2	<i>C. finmarchicus</i>	2	2	6	10
	<i>C. glacialis</i>	1	2	10	13
	<i>C. hyperboreus</i>		5	10	15
Totalt		53	83	51	187

2020

Resultatet av genetisk artsbestemte kopepoder innsamlet i 2020 er presentert i Tabell 6. Totalt ble 208 kopepoder artsbestemt, av disse var 157 arten *C. finmarchicus* (Tabell 5). På grunn av få kopepoder av de andre artene, særlig hvis de fordeles på stadium, fokuserer resultatet fra 2020 kun på *C. finmarchicus* CV og AF. Totalt 49 kopepoder var på stadiet CV og 20 på AF (Tabell 6).

Tabell 5 Resultat fra DNA-analyse av Calanus-copepoder innsamlet i 2020. Tre arter og antall kopepoder ble identifisert, *C. finmarchicus*, *C. glacialis* og *C. hyperboreus* fordelt på seks prøvetakings-stasjoner. Uthevede stasjoner ble fokusert på i denne undersøkelsen.

Art	Prøvetakings-stasjoner						Totalt
	Super st 1	Super st 3	Super st 4	Super st 8	Super st 15	Super st 24	
<i>C. finmarchicus</i>	36	35	20	11	11	44	157
<i>C. glacialis</i>	1	4	5	1	1	-	12
<i>C. hyperboreus</i>	10	10	6	4	4	5	39
Totalt	47	49	31	16	16	49	208

Tabell 6 Oversikt over antall *Calanus finmarchicus* kopepoder identifisert til stadiene CV og AF i 2020, fordelt på prøvetakings-stasjoner. Totalt antall kopepoder skiller seg fra antall i Tabell 5 da stadiene CII-AM er ekskludert på grunn av lavt antall.

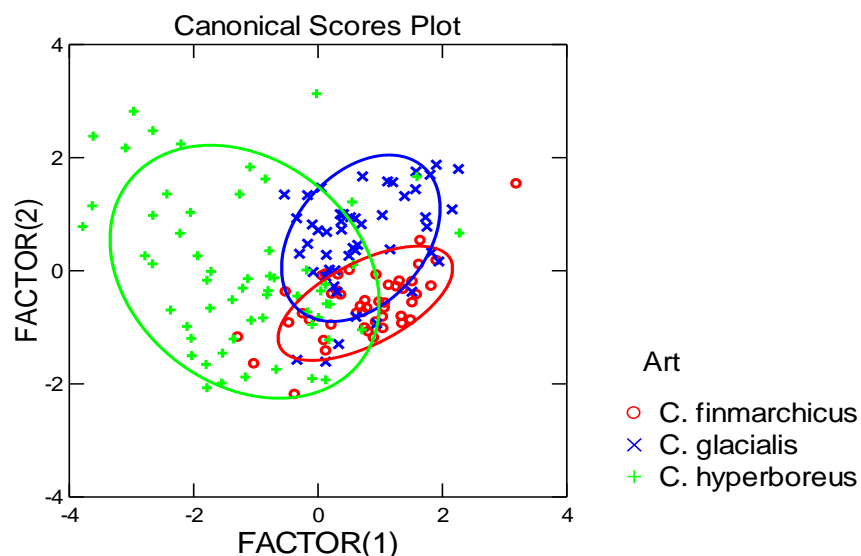
Stasjon	CV	AF	Totalt
SS03	22	9	31
SS15	8	5	13
SS24	19	6	25
Totalt	49	20	69

3.3 Artsbestemme individer fra VPR

Diskriminant-analyse

For å kunne beregne lipidinnhold fra VPR-profiler på arts-nivå er det nødvendig å artsbestemme fotograferte kopepoder. Til dette undersøkte jeg om morfologiske mål kunne anvendes, hvor målene var hentet fra genetisk artsbestemte kopepoder innsamlet med WP-2 håv i 2019, og den genetiske artsbestemmelsen virket som fasit.

Til å undersøke dette ble en diskriminant-analyse gjennomført. Det er en klassifiserings-metode som anvendes når en har observasjoner fra en forhåndsbestemt gruppe med to eller flere variabler. Analysen maksimerer sannsynligheten for at observasjoner korrekt tildeles til ulike grupper. De ulike gruppene jeg hadde var artene *C. finmarchicus*, *C. glacialis* og *C. hyperboreus* (fra genetisk artsbestemmelse), og de ulike variablene var de morfologiske målingene bredde av prosom, lengde av urosom, areal av prosom og areal av lipidsekk. Målene av mikroskopbildene ble gjennomført i ImageJ, og ble standardisert ved å dividere målingene på prosomlengden. Resultatet fra en klassisk diskriminallanalyse viste at samtlige variabler bidro til å gruppere de ulike kopepodene inn i grupper. To ulike tester, Classification Matrix og Jackknifed Classification, grupperte 77 % og 72 % av totalt 155 kopepoder korrekt. Tre ulike statistiske tester ga en p-verdi $<0,001$, noe som tilsier at artene ikke har lik morfologi. Grupperingen av de ulike artene er presentert i Figur 9 og viser at alle gruppene har stort overlapp. Selv om det var statistisk forskjell mellom artene var overlappet så stort at jeg ikke kunne bruke de ulike variablene til å artsbestemme kopepoder fotografert av VPR.



Figur 9 Resultat fra klassisk diskriminallanalyse hvor de standardiserte morfologiske trekkene bredde av prosom, lengde av urosom, areal av prosom og lipidsekk var ulike variabler brukt til å gruppere kopepoder til artene *C. finmarchicus*, *C. glacialis* og *C. hyperboreus*.

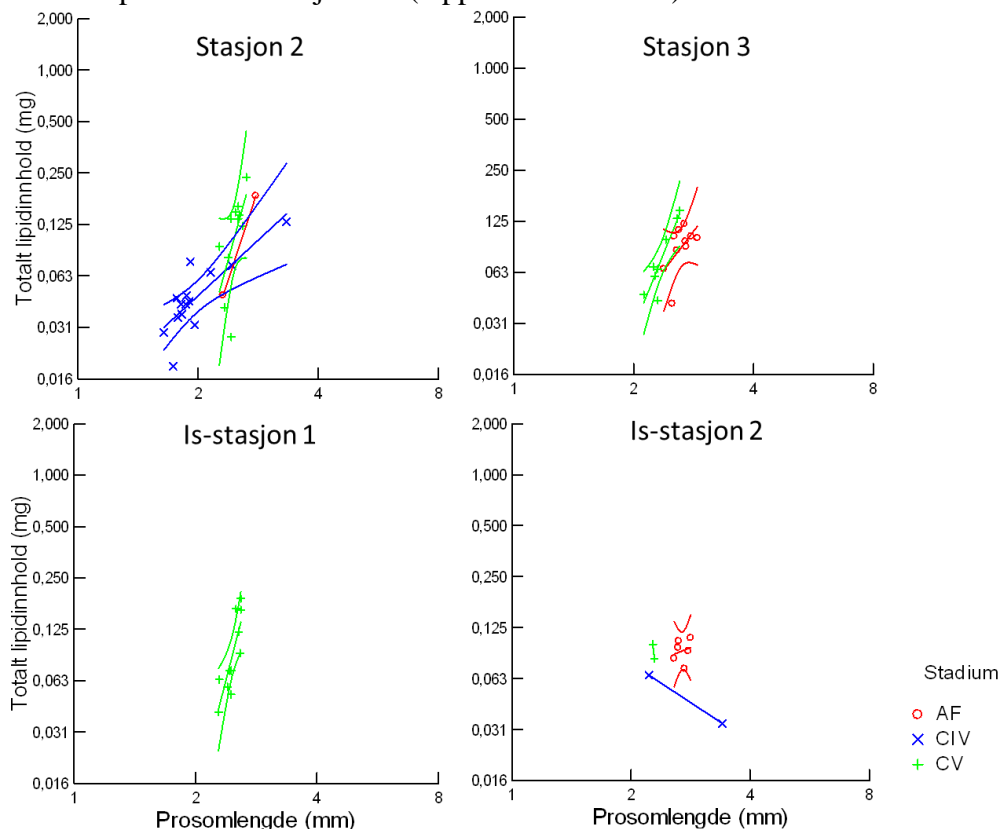
3.4 Prosomlengde og lipidinnhold

2019

Forholdet mellom prosomlengde (mm) og lipidinnhold (mg) er presentert for genetisk artsbestemte kopepoder innsamlet med WP-2 håv. Størrelsesmålene prosomlengde og areal av lipidsekk ble hentet gjennom billedanalyse, og totalt lipidinnhold (mg) ble beregnet med Likning 1. Kopepoder hvor begge målingene kunne gjennomføres er presentert i resultatet, noe som ekskluderte totalt 14 kopepoder.

C. finmarchicus

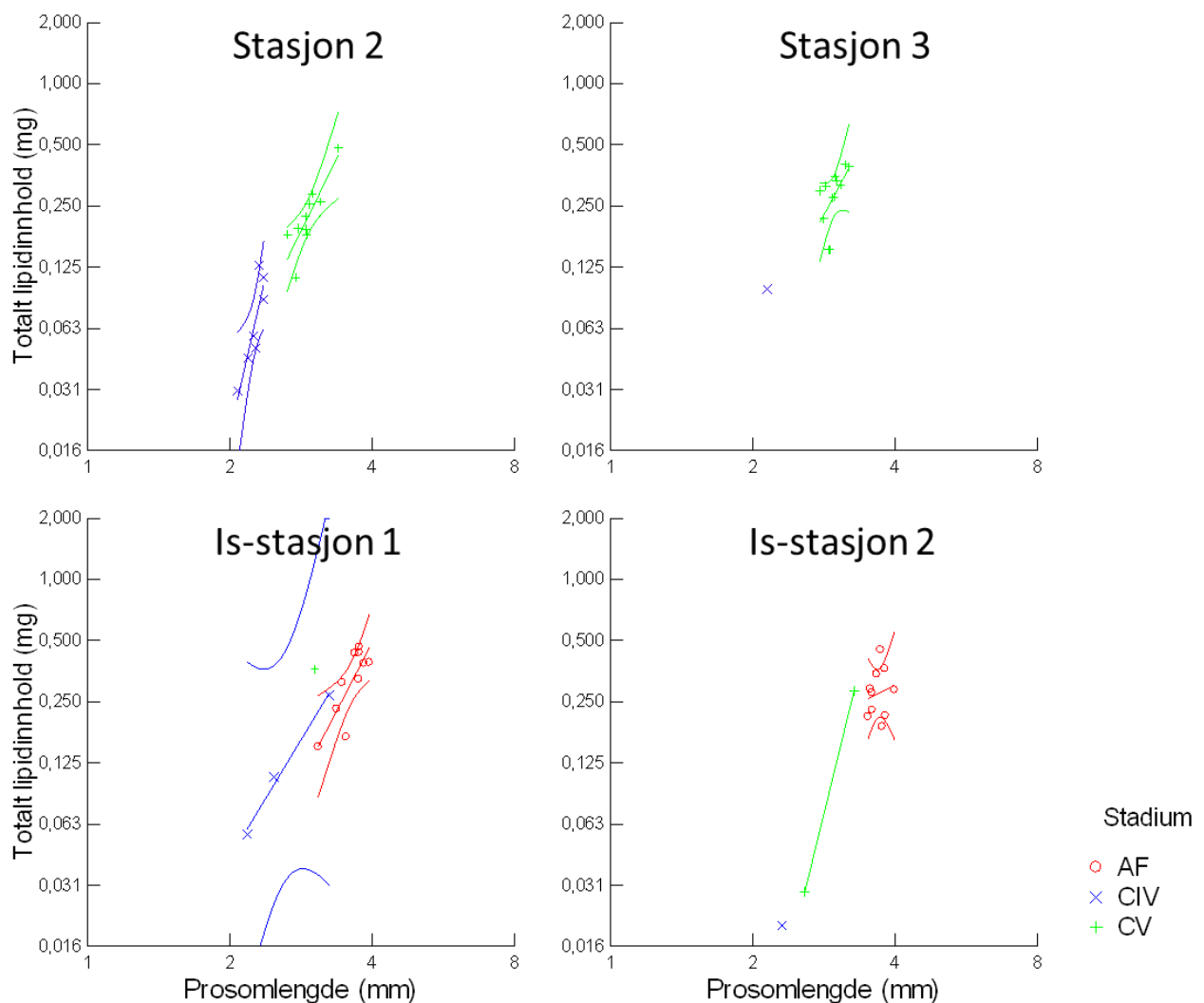
Av de tre artene hadde *C. finmarchicus* kortest prosomlengde. Den generelle trenden for samtlige stadier var at lipidinnholdet økte ved økt prosomlengde, samt stor variasjon i prosomlengde og lipidinnhold (Figur 10). Lipidinnholdet økte fra CIV til CV, men ikke fra CV til AF (Figur 10). Stigningstallet til regresjonslinjene viser hvor mye lipidinnholdet øker ved økt prosomlengde, og CV hadde størst stigningstall (Figur 10). Det betyr at lipidinnholdet økte mest for CV ved økt lengde. Gjennomsnittlig lipidinnhold hos CV var størst på Stasjon 2, og var 0,12 mg (SE=0,06, n=10). Statistisk analyse viste at alle stadiene hadde lik prosomlengde og lipidinnhold på de ulike stasjonene (Appendiks Tabell 1).



Figur 10 Forholdet mellom prosomlengde (mm) og totalt lipidinnhold (mg) med lineær regresjonslinje og 95 % konfidensintervall for *C. finmarchicus* CIV-AF innsamlet med WP-2 håv i 2019, fordelt på fire prøvetakings-stasjoner.

C. glacialis

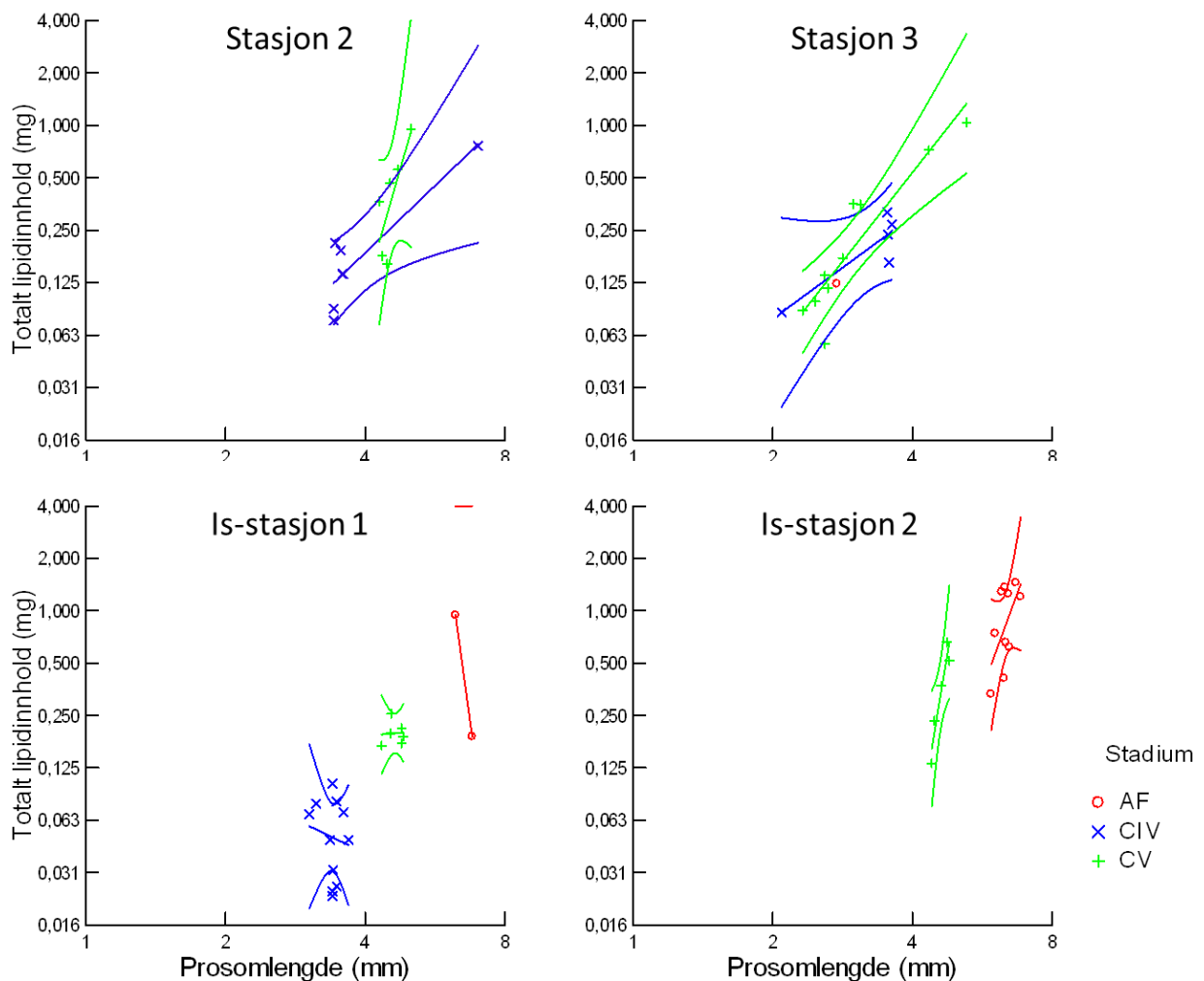
For alle stadier og prøvetakings-stasjoner økte lipidinnholdet ved økt prosomlengde, og størst økning ble observert for CV (Figur 11). Både prosomlengden og lipidinnholdet økte fra stadiet CIV til AF. For CIV var prosomlengden noe høyere på is-stasjonene sammenlignet med de sørligere stasjonene, og ved å kun fokusere på prosomlengde (da ble flere kopepoder inkludert) observertes lengre prosomlengde på is-stasjonene (Appendiks Figur 15). Prosomlengden og lipidinnholdet på prøvetakings-stasjonene var veldig varierende (Figur 11), og statistisk analyse viste at både prosomlengden og lipidinnholdet til kopepoder på same stadium var lik ved de ulike prøvetakings-stasjonene (Appendiks Tabell 1).



Figur 11 Forholdet mellom prosomlengde (mm) og totalt lipidinnhold (mg) med lineær regresjonslinje og 95 % konfidensintervall for *C. glacialis* CIV-AF innsamlet med WP-2 håv i 2019, fordelt på fire prøvetakings-stasjoner.

C. hyperboreus

Prosomlengden til *C. hyperboreus* var lengre sammenlignet med *C. finmarchicus* og *C. glacialis* (Figur 12). Lipidinnholdet økte ved økt prosomlengde for samtlige stadier, for utenom på Is-stasjon 1 (Figur 12). CIV hadde kortest prosomlengde og lavest lipidinnhold, og AF hadde lengst prosomlengde og høyest lipidinnhold (Figur 12). På samtlige prøvetakings-stasjoner var lipidinnholdet varierende, men lipidinnholdet i CIV på Stasjon 3 var signifikant høyere sammenlignet med Is-stasjon 1 (Kruskal-Wallis, Chi-Square test-verdi= 15,3, $p < 0,05$, $df=2$). Variasjonen i prosomlengde var størst på de sørlige prøvetakings-stasjonene (Figur 12). CV på Is-stasjon 1 hadde signifikant kortere prosomlengde enn CV på de andre prøvetakings-stasjonene (Kruskal-Wallis, Chi-Square test-verdi=11,6, $p < 0,05$, $df=3$). På Is-stasjonene var det lengre kopepoder på stadiet AF med høyere lipidinnhold (Figur 12).

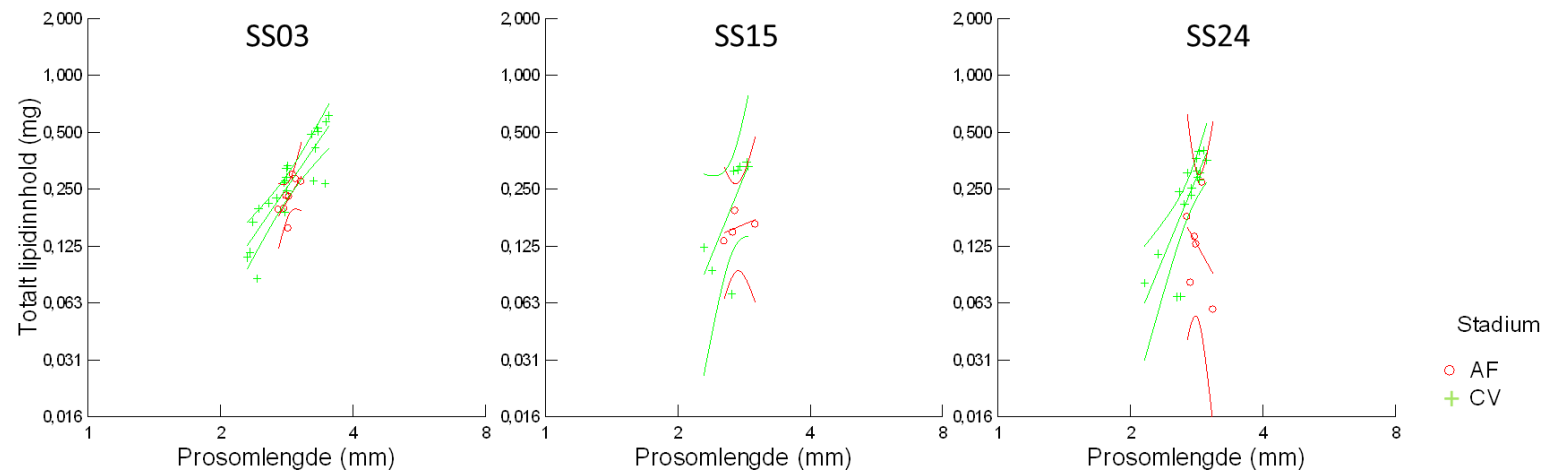


Figur 12 Forholdet mellom prosomlengde (mm) og totalt lipidinnhold (mg) med lineær regresjonslinje og 95 % konfidensintervall for *C. hyperboreus* CIV-AF innsamlet med WP-2 hæv i 2019, fordelt på fire prøvetakings-stasjoner.

2020

C. finmarchicus

Lipidinnholdet økte ved økt prosomlengde, for utenom for AF på Super stasjon 24 (Figur 13). CV hadde generelt høyere lipidinnhold enn AF, og det var stor variasjon i lipidinnhold (Særlig for CV). Statistisk analyse viste at lipidinnholdet i CV var lik på de ulike prøvetakingsstasjonene (Kruskal-Wallis, Chi-Square test-verdi=0,29, $p>0,05$, $df=2$). AF på Super stasjon 3 hadde signifikant høyere lipidinnhold sammenlignet med Super stasjon 15 og 24 (Kruskal-Wallis, Chi-Square test-verdi=10,1, $p<0,05$, $df=2$). Prosomlengden var mindre varierende, men overlappende mellom alle tre stasjonene for både CV og AF (Figur 13).



Figur 13 Forholdet mellom prosomlengde (mm) og totalt lipidinnhold (mg) med lineær regresjonslinje og 95 % konfidensintervall for *C. finmarchicus* CIV-AF innsamlet med WP-2 h v i 2019, fordelt p  pr vetakings-stasjonene Super stasjon (SS) 3, SS15 og SS24.

3.5 Relativ Kondisjonsfaktor

Forholdet mellom prosomlengde og totalt lipidinnhold varierte veldig for alle tre *Calanus* artene og stadiene (Figur 10-13). Til å beregne stadium-spesifikk kondisjonsfaktor ble lineære regresjonslinjer tilpasset til ln-transformert prosomlengde og totalt lipidinnhold til alle tre artene i 2019 (Appendiks Figur 16) og til *C. finmarchicus* i 2020 (Appendiks Figur 17). Til dette ble genetisk artsbestemte kopepoder innsamlet med WP-2 håv anvendt.

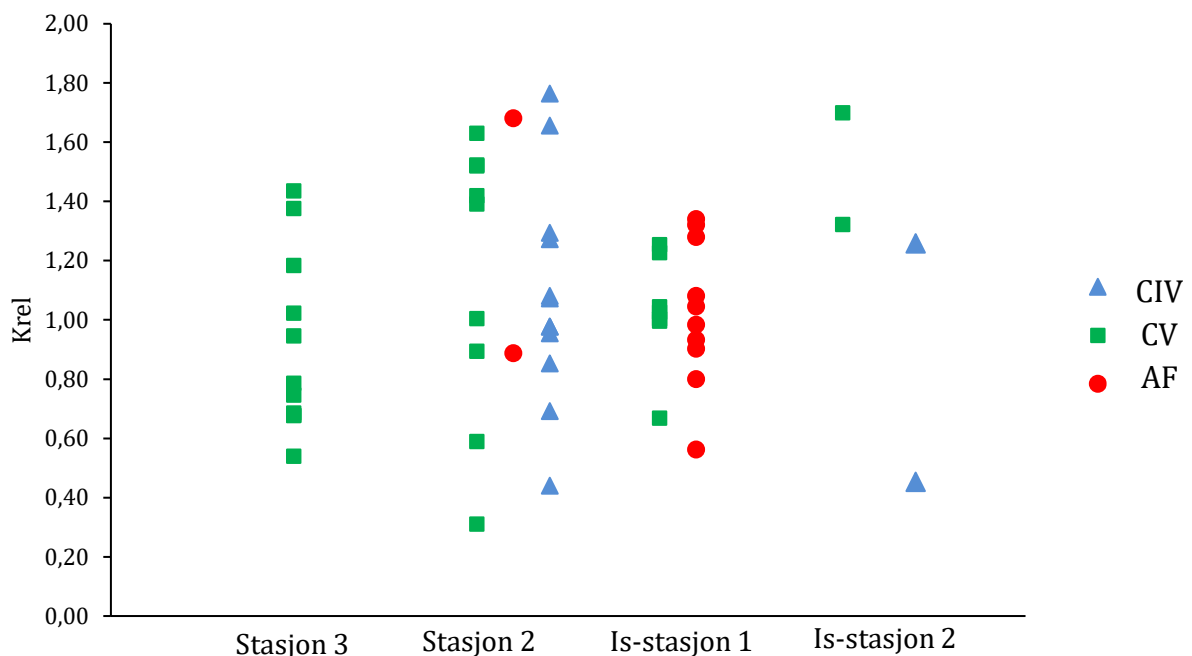
Fra regresjonslikningene ble parameterne a og b fra Krel likningen (Likning 5: $Krel = W/(aL^b)$) kalkulert. Parameter a ble kalkulert som $e^{\text{konstantledd}}$ og b som stigningstallet til regresjonslikningene. Disse parameterne ble brukt i kalkulasjonen av stadium-spesifikk kondisjonsfaktor. Oversikt over a og b parameterne fordelt på art og stadium er presentert i Appendiks Tabell 2. Dersom lipidvekt-prosomlengde forholdet fulgte vanlig lengdevolum og vektrelasjoner burde b (stigning på kurvene) vært tilnærmet 3.

Krel tar hensyn til lengdeforskjeller blant kopepoder på samme stadium, noe som gjør det mulig å undersøke den relative lipidnivå-faktoren hos de ulike stadiene. Krel er beregnet til hvert stadium for en spesifikk art, og kan ikke brukes til å sammenligne på tvers av arter eller stadier.

2019

C. finmarchicus

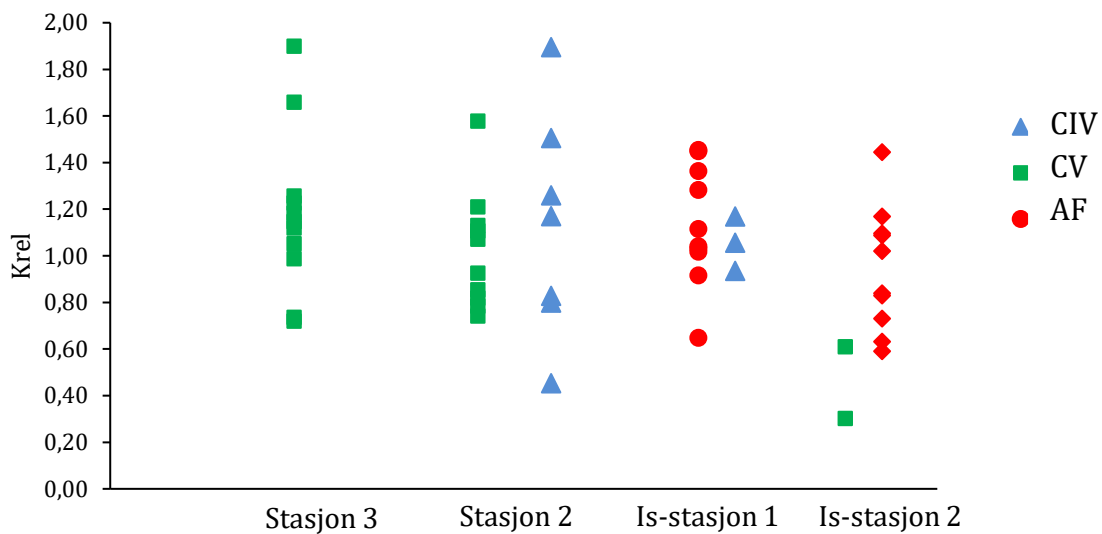
På samtlige prøvetakings-stasjoner var Krel svært varierende (Figur 14). Størst variasjon var på Stasjon 2, hvor Krel for CIV varierte fra 0,44-1,76 og CV fra 0,31-1,63. For CIV og AF var Krel lavere på is-stasjonene sammenlignet med de sørlige stasjonene (Figur 14), men forskjellen var ikke så stor at Krel var signifikant ulik (Appendiks Tabell 1). På Stasjon 2 hadde CIV en gjennomsnittlig Krel lik 1,04 (SE=0,1, n=14), og var dermed rundt forventet kondisjonsfaktor fra modellen. Krel var lik på de ulike prøvetakings-stasjonene for samtlige stadier (Appendiks Tabell 1).



Figur 14 Relativ kondisjonsfaktor (Krel) for *C. finmarchicus* CIV-AF fordelt på fire prøvetakingsstasjoner i 2019.

C. glacialis

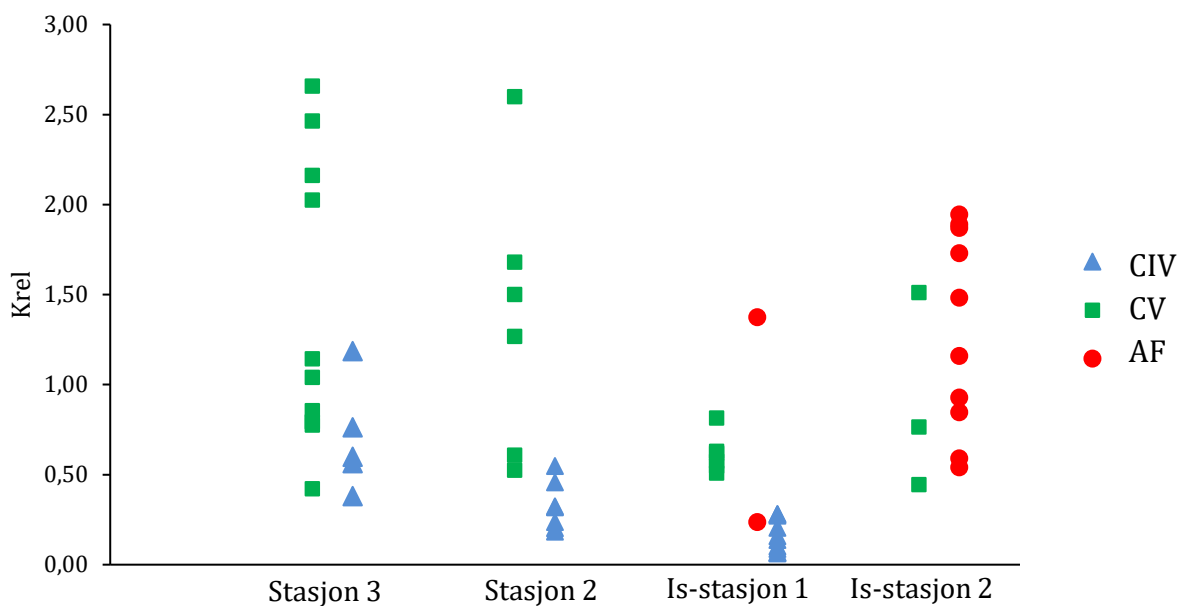
Det var stor variasjon i Krel for alle tre stadier på samtlige prøvetakings-stasjoner (Figur 15). Variasjonen i Krel var større for CIV-koepoder på Stasjon 2 sammenlignet med Is-stasjon 1 (Figur 15). På de sørlige stasjonene (Stasjon 2 og 3) var variasjonen i Krel for CV overlappende, og var signifikant høyere sammenlignet med Krel på Is-stasjon 2 (Kruskal-Wallis, Chi-Square test-verdi=7,49, $p < 0,05$, $df=3$). For CIV og AF var Krel lik på de ulike prøvetakings-stasjonene (Appendiks Tabell 1).



Figur 15 Relativ kondisjonsfaktor (Krel) for *C. glacialis* CIV-AF fordelt på fire prøvetakings-stasjoner i 2019.

C. hyperboreus

CIV hadde lav Krel på samtlige prøvetakings-stasjoner (Figur 16), og bare en kopepoditt på Stasjon 3 hadde Krel >1. På Is-stasjon 1 var Krel for CIV signifikant lavere sammenlignet med Stasjon 3 (Kruskal-Wallis, Chi-Square test-verdi=14,465, $p < 0,05$, $df=2$). Det var stor variasjon i CV Krel, særlig på de sørlige stasjonene (Figur 16), og på Stasjon 3 varierte Krel fra 0,41-2,63. Det var en trend i lavere Krel på is-stasjonene sammenlignet med de sørlige stasjonene for CV (Figur 16), men forskjellen var ikke så stor at den var statistisk signifikant (Appendiks Tabell 1). Gjennomsnittlig Krel for AF var høyest på Is-stasjon 2 (Gjennomsnitt=1,3, SE=0,18, $n=10$), men også for AF var det stor variasjon (Figur 16).

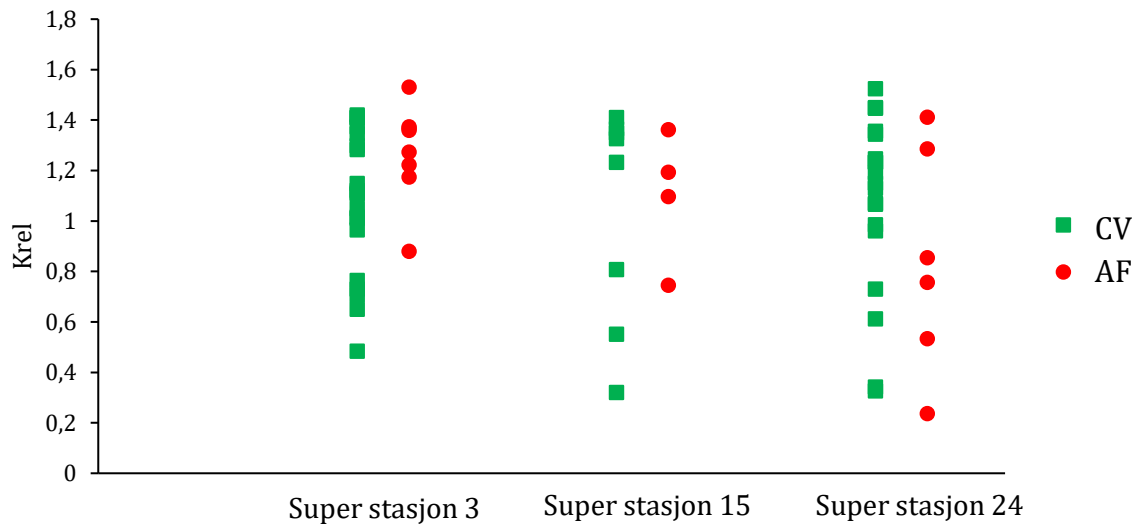


Figur 16 Relativ kondisjonsfaktor (Krel) for *C. hyperboreus* CIV-AF fordelt på fire prøvetakings-stasjoner i 2019.

2020

C. finmarchicus

For både CV og AF var Krel svært varierende på alle prøvetakings-stasjoner. Krel til CV overlapper på alle prøvetakings-stasjonene, og er signifikant lik (Kruskal-Wallis, Chi-Square test-verdi= 0,258, $p>0,05$, $df=2$). På Super Stasjon 24 var Krel mest variert, hvor Krel varierte fra 0,3-1,52 (Gjennomsnitt=1,07, $SE=0,08$, $n=19$). Trenden for Krel til AF var synkende fra den nordligste stasjonen, Super stasjon 3, til den sørligste, Super stasjon 24 (Figur 17). På Super stasjon 3 og 15 var AF Krel for de fleste kopepodene >1 , og derfor høyere enn forventet av modellen. Gjennomsnittlig Krel på Super stasjon 24 var 0,85 ($SE=0,18$, $n=6$). AF Krel var lik på de ulike prøvetakings-stasjonene (Kruskal-Wallis, Chi-Square test-verdi=3,561, $p>0,05$, $df=2$).



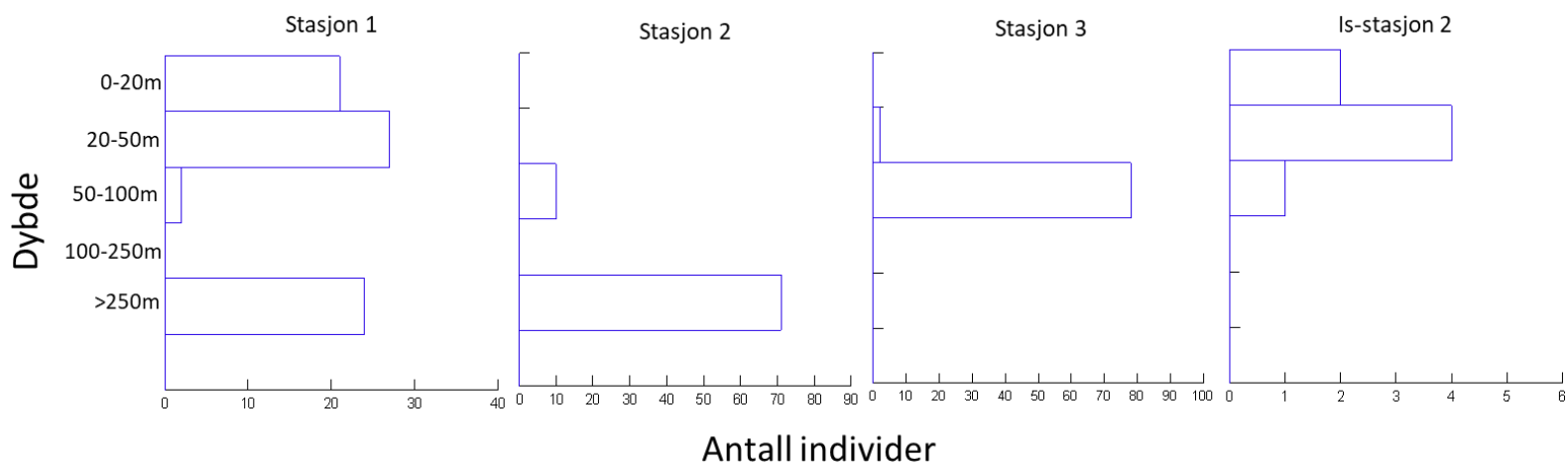
Figur 17 Relativ kondisjonsfaktor (Krel) for *C. finmarchicus* CV og AF, fordelt på tre prøvetakings-stasjoner i 2020.

3.6 Vertikal distribusjon

Resultater fra VPR-profiler hvor dybde og *Calanus*-kopepoder fra VPR-bilder ble knyttet sammen ble brukt til å presentere *Calanus* distribusjon i vannsøylen.

2019

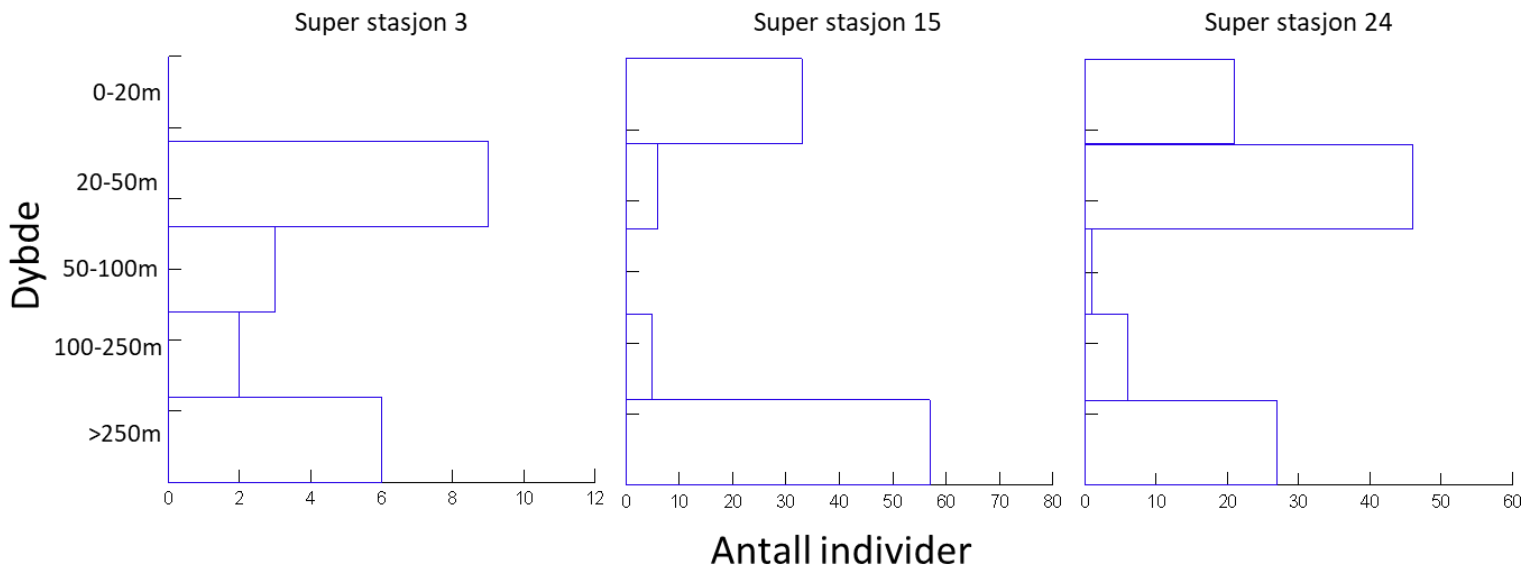
Distribusjonen var varierende på de forskjellige prøvetakings-stasjonene (Figur 18). På den sørligste stasjonen, Stasjon 1, var det en bimodal fordeling i vannsøylen. Størst andel kopepoder oppholdt seg i de 50 øverste m i vannsøylen eller dypere enn 250 m. Det var svært få kopepoder mellom 50-250 m dybde (Figur 18). På Stasjon 2 var ingen kopepoder i den øvre delen av vannsøylen. Noen ble observert mellom 50-100 m dybde, men de fleste >250 m (Figur 18). Stasjon 3 var 250 m dyp, og her oppholdt noen kopepoder seg mellom 20-50 m dybde, men størst andel mellom 50-100 m. På Is-stasjon 2 var det generelt få kopepoder, og de oppholdt seg i de øverste vannlagene (Figur 18) (Merk ett individ på 50-100 m).



Figur 18 Dybde-distribusjon og antall individer av *Calanus*-kopepoder identifisert fra VPR ved fire prøvetakingsstasjoner fra 2019. Merk at x-akse, Antall individer, varierer mellom stasjonene.

2020

På Super stasjon 3 oppholdt ingen kopepoder seg i de 20 øverste m av vannsøylen. Størst andel befant seg mellom 20-50 m i vannsøylen og en større andel >250 m (Figur 19) (Merk at få kopepoder var registrert på stasjonen). På Super stasjon 15 var det en bimodal fordeling i vannsøylen. Kopepodene oppholdt seg i de 50 øverste m av vannsøylen (hvor de fleste var ved overflaten) eller i dypere områder hvor de fleste var >250 m (Figur 19). De fleste kopepodene på Super stasjon 24 var i de 50 øverste m av vannsøylen, hvor størst andel var på dybdeintervallet 20-50 m. Også på denne stasjonen var det flere kopepoder som oppholdt seg dypere enn 250 m (Figur 19).



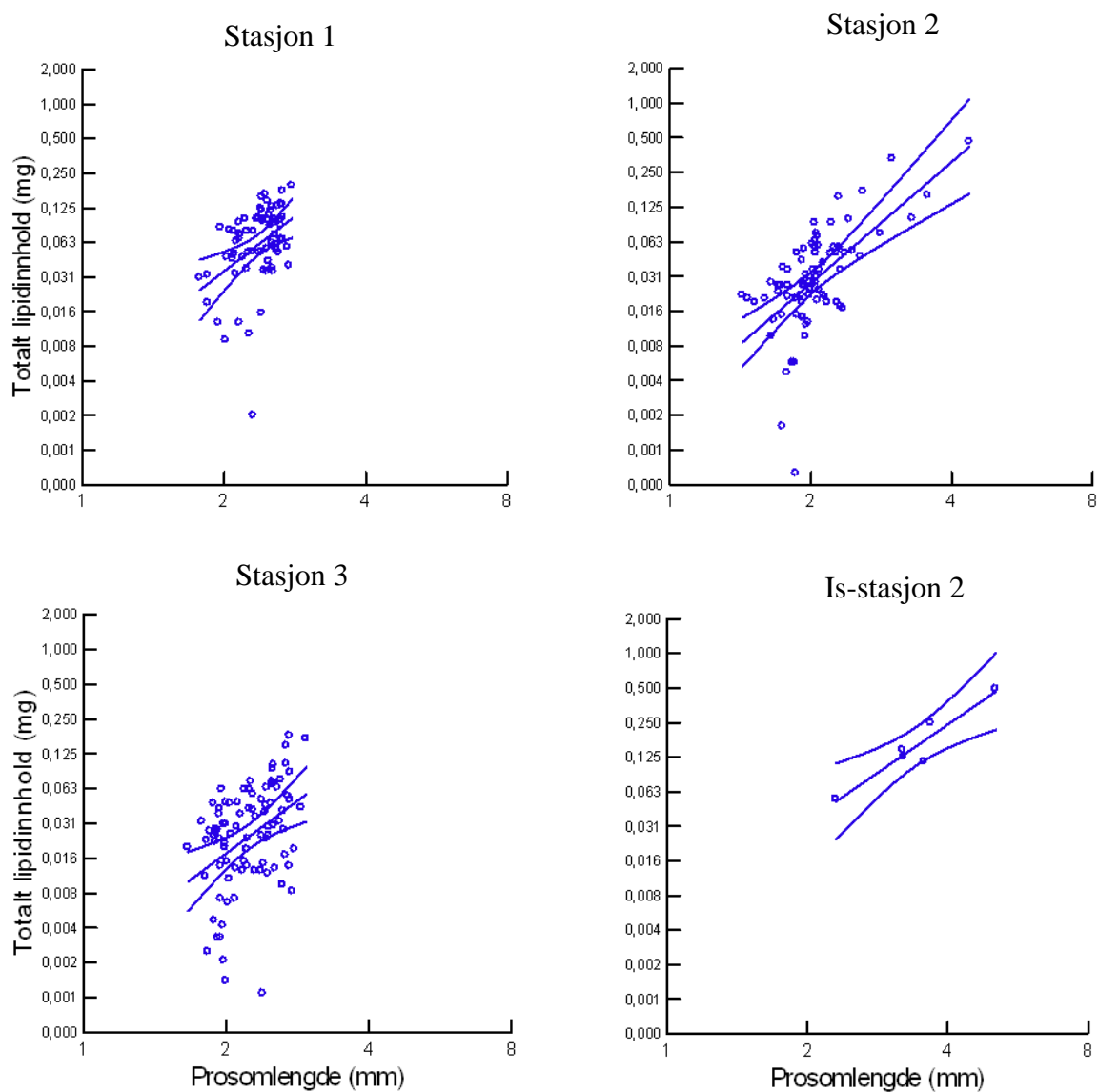
Figur 19 Dybde og antall individer av Calanus-kopepoder identifisert fra VPR ved tre prøvetakingsstasjoner fra 2020. Merk at x-akse Antall individer, varierer mellom stasjonene.

3.7 Lipidinnhold i *Calanus* fra VPR

Siden kopepoder fotografert i VPR ikke kunne artsbestemmes er lipidinnhold fra VPR-profilene presentert samlet for *Calanus* artene, fordelt på prøvetakings-stasjoner.

2019

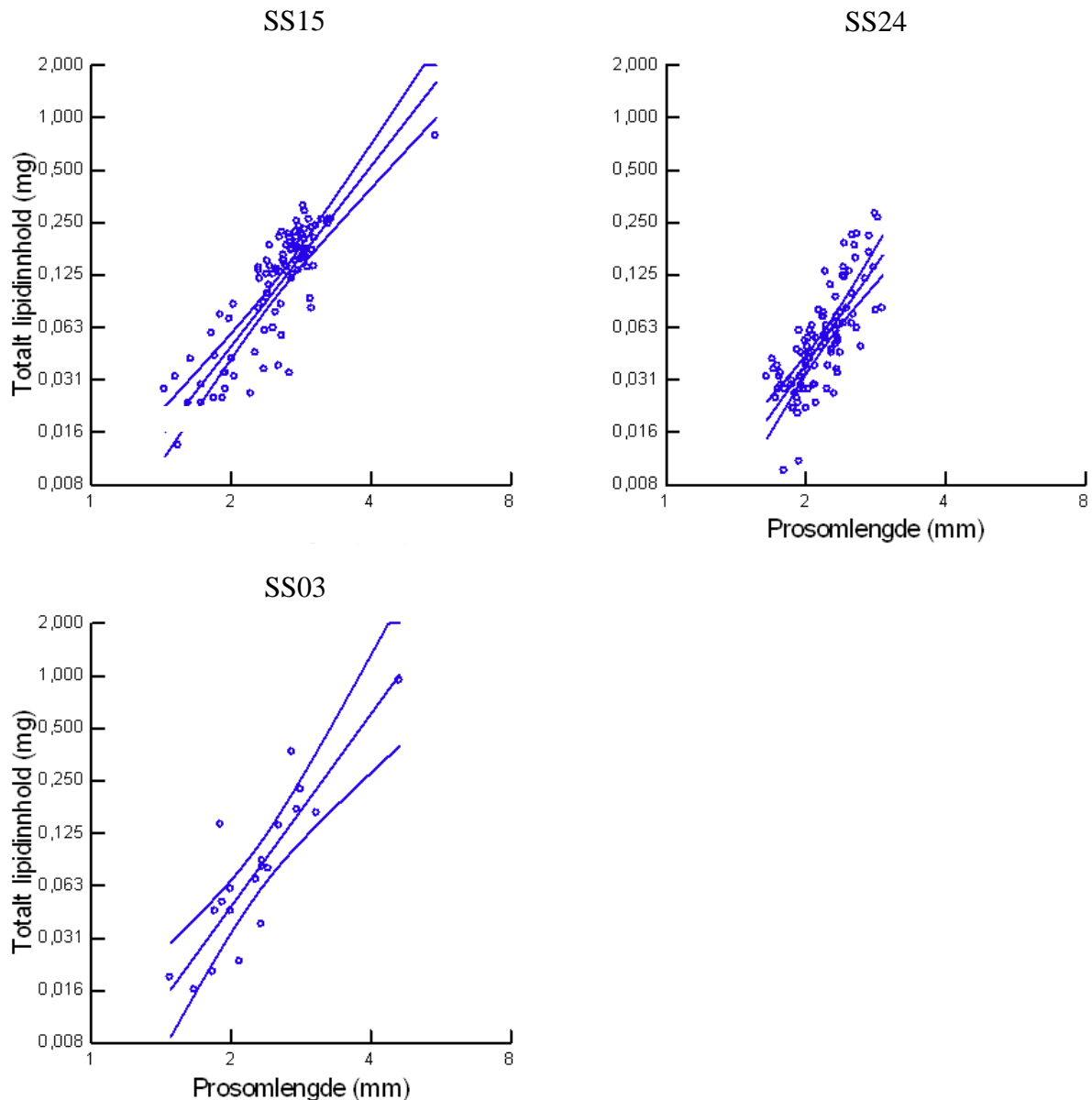
På alle stasjonene var det økt lipidinnhold ved økt prosomlengde (Figur 20). Det var generelt variert lipidinnhold og prosomlengde, og størst variasjon var på Stasjon 2 (Figur 20). Der var gjennomsnittlig prosomlengde 2,08 mm (SE=0,05, n=81) og gjennomsnittlig lipidinnhold 0,04 mg (SE=0,01). Prosomlengden var noe lengre på Is-stasjon 2 (Gjennomsnitt=3,51 mm, SE=0,37, n=6) sammenlignet med de sørligere stasjonene.



Figur 20 Forholdet mellom prosomlengde (mm) og totalt lipidinnhold (mg) med lineær regresjonslinje og 95 % konfidensintervall for *Calanus*-kopepoder identifisert fra VPR-bilder i 2019, fordelt på fire prøvetakingsstasjoner.

2020

På samtlige stasjoner økte lipidinnholdet ved økt prosomlengde, og det var generelt stor variasjon i både prosomlengde og lipidinnhold (Figur 21). Størst variasjon i prosomlengde var på Super stasjon 15, og varierte mellom 1,44–5,52 mm (Gjennomsnitt=2,54 mm, SE=0,05, n=101). På samme stasjonen varierte lipidinnholdet fra 0,002 – 0,31 mg (Gjennomsnitt=0,12 mg, SE=0,01). Minst variasjon i prosomlengde var på den sørligste stasjonen, Stasjon 1 (Figur 21).



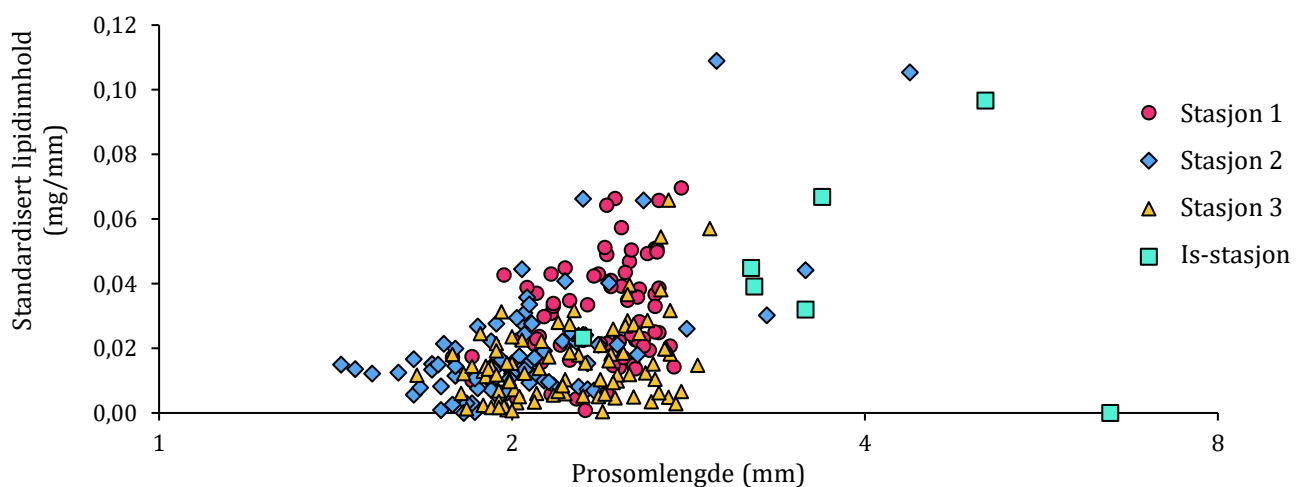
Figur 21 Forholdet mellom prosomlengde (mm) og totalt lipidinnhold (mg) med lineær regresjonslinje og 95 % konfidensintervall for Calanus-kopepoder identifisert fra VPR-bilder i 2020, fordelt på prøvetakings-stasjonene Super stasjon (SS) 15, SS24 og SS03.

3.8 Lipidinnhold og fysiske parameter

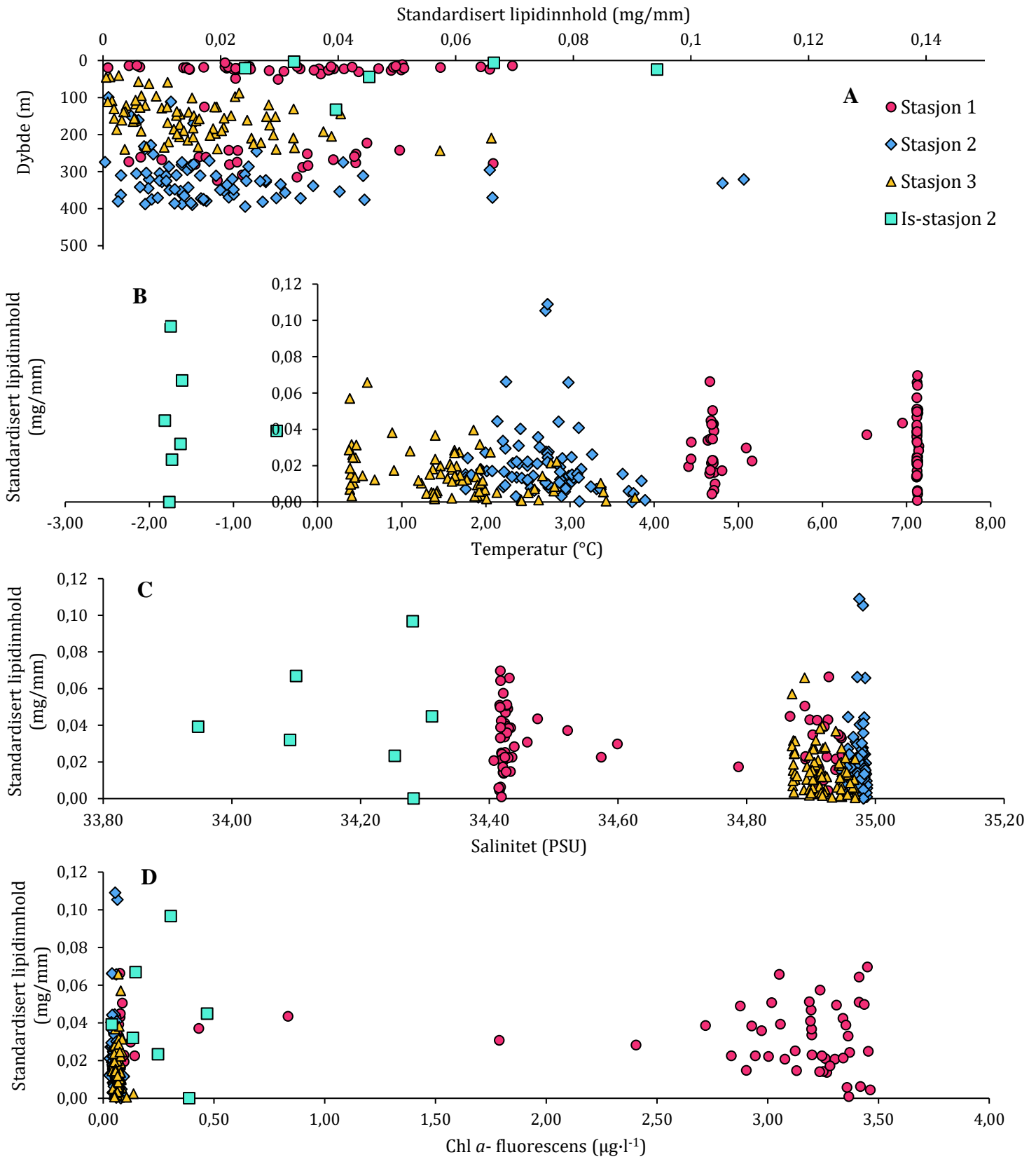
Til undersøkelse av kopepodenes lipidinnhold i sammenheng med fysiske parametere ble VPR-profiler benyttet. CTD-data og fluorescens ble direkte knyttet opp mot bilder av *Calanus*-kopepoder, hvor lipidinnhold var beregnet fra billedanalyse. Siden kopepodene fotografert i VPR ikke kunne artsbestemmes er resultatet samlet for alle *Calanus* artene. For å gjøre lipidinnholdet mer sammenlignbart ble det standardisert ved å dividere på prosomlengden (Figur 22 og 24). Dette gjorde det visuelt enklere å se ulikheter i lipidnivået. Standardisert totalt lipidinnhold ble brukt til å undersøke lipidinnholdets sammenheng med dybde, temperatur, salinitet og Chl *a*-fluorescens.

2019

Lipidinnholdet på de ulike stasjonene var varierende (Figur 22), og det var ikke fremtredende forskjell ved ulike dyp (Figur 23A). På Stasjon 1 var gjennomsnittlig standardisert lipidinnhold ved overflaten (0-20m) $0,03 \pm 0,02$ mg (\pm standardavvik), og >250 m var det $0,03 \pm 0,01$ mg (\pm standardavvik). På Stasjon 1 og 2 var det ikke forskjell i lipidinnholdet ved endret temperatur, men på Stasjon 3 økte lipidinnholdet ved lavere temperatur (Figur 23B). Gjennomsnittlig standardisert lipidinnhold på 2-4 °C var $0,012 \pm 0,009$ mg (n=13) og ved 0-2 °C var det $0,018 \pm 0,013$ mg (n=63). Temperaturen på Is-stasjon 2 var lav og gjennomsnittlig standardisert lipidinnhold på stasjonen var $0,05 \pm 0,02$ mg (n=6) (\pm standardavvik). Det var liten eller ingen forskjell i lipidinnhold ved endret salinitet og Chl *a*-fluorescens på stasjonene (Figur 23C og 23D).



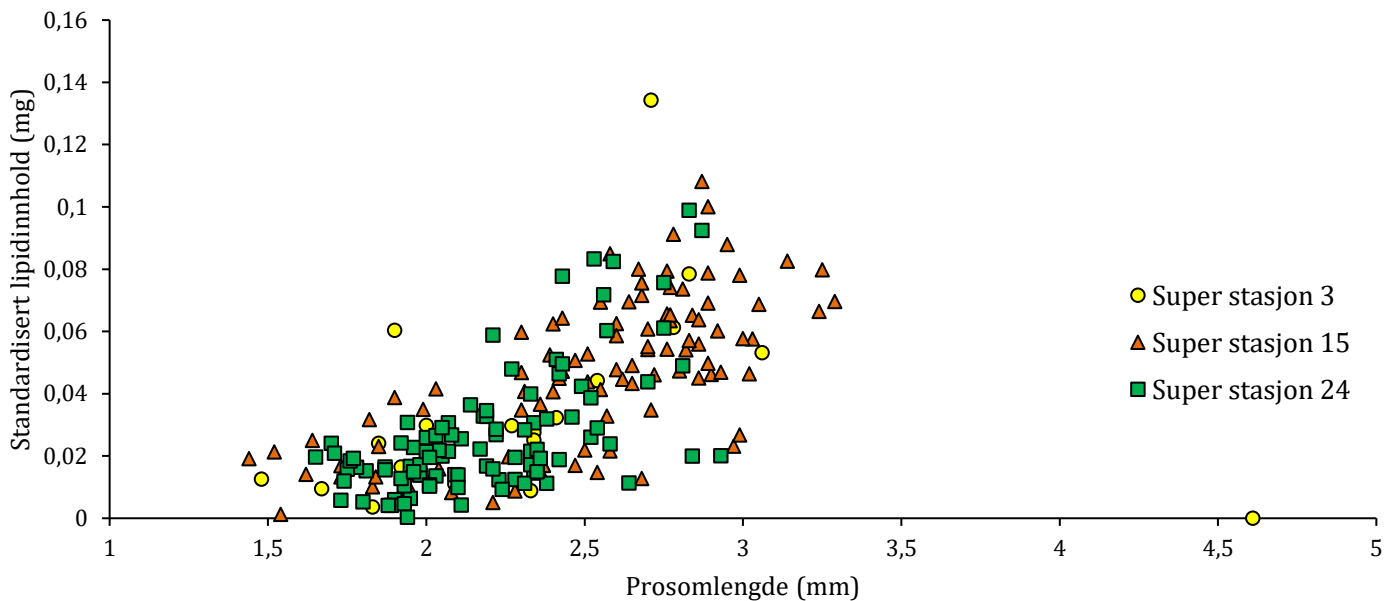
Figur 22 Prøvetakings-stasjoner fra 2019. Forholdet mellom prosomlengde og standardisert lipidinnhold (mg/mm) (totalt lipidinnhold (mg)/prosomlengde (mm)) for *Calanus* kopepoder identifisert fra VPR.



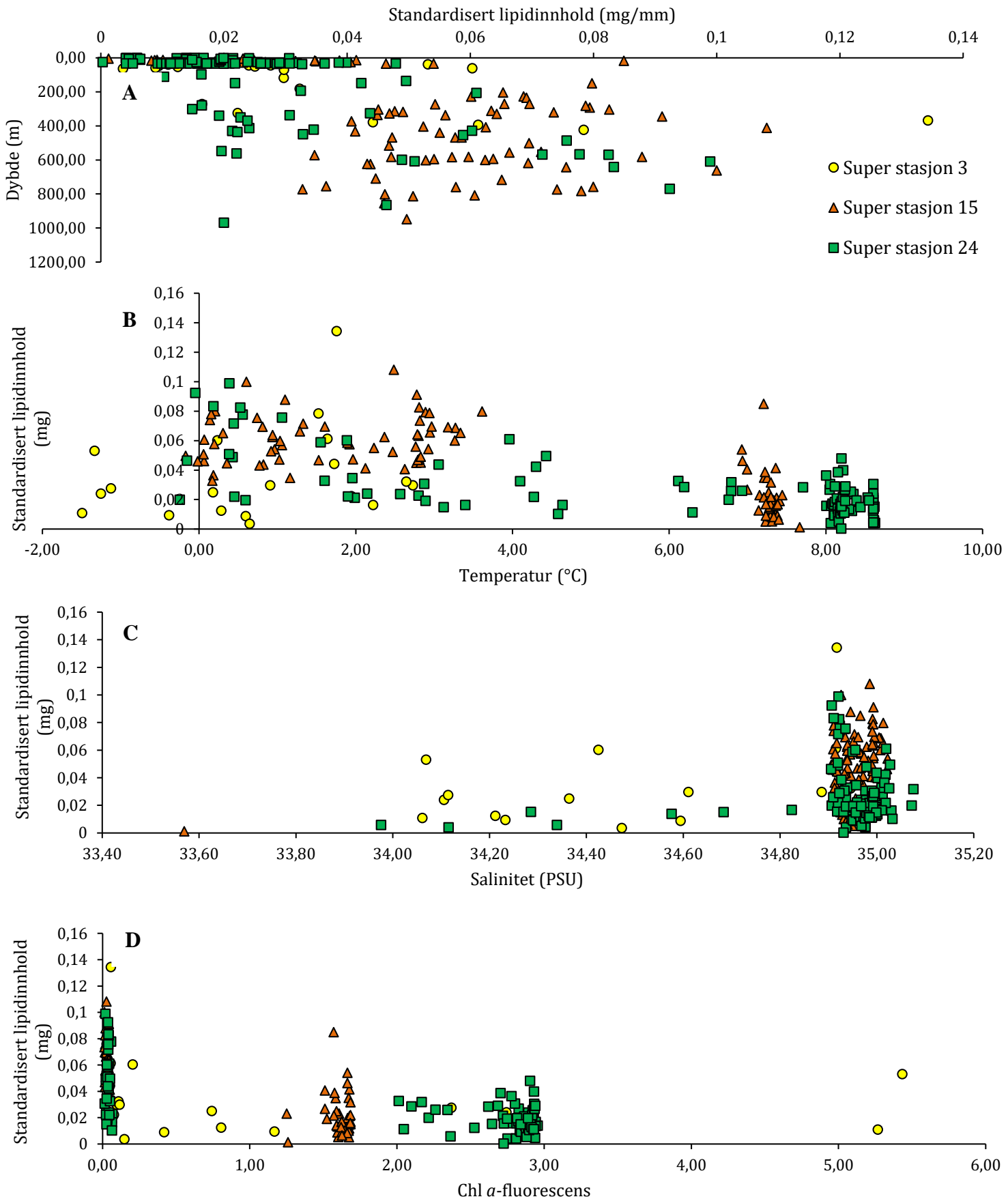
Figur 23 Prøvetakings-stasjoner fra 2019. Standardisert totalt lipidinnhold (mg/mm) (totalt lipidinnhold (mg)/prosomlengde (mm)) i *Calanus* i forhold til A) dybde (m), B) temperatur (°C), C) salinitet (PSU) og D) fluorescens (µg·l⁻¹) ved fire prøvetakings-stasjoner. Symbol og farge for de ulike stasjonene er lik på alle figurene.

2020

På alle stasjonene økte lipidinnholdet ved økt dybde (Figur 25A), og på Super stasjon 3 var gjennomsnittlig standardisert lipidinnhold på 20-50 m dybde $0,02 \pm 0,01$ mg (n=8) (\pm standardavvik) og på >250 m $0,06 \pm 0,04$ mg (\pm standardavvik) (n=6). På Super stasjon 15 tredoblet gjennomsnittlig standardisert lipidinnhold fra 0-20 m (Gjennomsnitt= $0,02 \pm 0,02$, n=33 (\pm standardavvik) til >250 m (Gjennomsnitt= $0,06 \pm 0,02$, n=56) (\pm standardavvik). Lipidinnholdet endret seg ikke ved endret temperatur på Super stasjon 3, men på Super stasjon 15 og 24 økte lipidinnholdet ved lavere temperatur og økt salinitet (Figur 25B og 25C). Gjennomsnittlig standardisert lipidinnhold ved 6-8 °C var $0,02 \pm 0,02$ mg (n=39) (\pm standardavvik) og ved 0-6 °C var det $0,06 \pm 0,02$ mg (n=19) (\pm standardavvik) på Super stasjon 15. På Super stasjon 15 og 24 var det lavere lipidinnhold ved høyere nivå av Chl *a*-fluorescens, men på Super stasjon 3 var det ikke en klar endring i lipidinnhold ved endret Chl *a*-fluorescens nivå (Figur 25D).



Figur 24 Prøvetakings-stasjoner fra 2020. Forholdet mellom prosomlengde og standardisert lipidinnhold (mg/mm) (totalt lipidinnhold (mg)/prosomlengde (mm)) for *Calanus kopepoder* identifisert fra VPR.



Figur 25 Prøvetakings-stasjoner fra 2020. Standardisert totalt lipidinnhold (mg/mm) (totalt lipidinnhold (mg)/prososlengde (mm)) i *Calanus* i forhold til A) dybde (m), B) temperatur (°C), C) salinitet (PSU) og D) fluorescens ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) ved tre prøvetakings-stasjoner. Symbol og farge for de ulike stasjonene er lik for alle figurene.

4 Diskusjon

4.1 Artsbestemmelse av *Calanus*

De tre *Calanus* artene har ulik lengde og volum, og akkumulerer derfor forskjellig mengde lipid. En undersøkelse av Scott et al. (2000) fant gjennomsnittlig lipidnivå for *C. finmarchicus* AF på $0,05 \pm 0,04$ mg, for *C. glacialis* $0,48 \pm 0,1$ mg og for *C. hyperboreus* $1,81 \pm 0,52$ mg (\pm standardavvik). Undersøkelsen illustrerte derfor at lipidnivået var veldig forskjellig mellom artene på samme kopepoditt-stadium. Til kartlegging av lipidinnhold er det derfor avgjørende å kunne artsbestemme *Calanus*-kopepoder. I denne undersøkelsen ble det brukt to ulike metoder til DNA-analyse, hvor metoden brukt i 2019 var mer omfattende og alle tre artene ble identifisert fra genotyping. Metoden brukt i 2020 identifiserte kun *C. finmarchicus* og *C. glacialis*, men tomme barer i gel-bildet ble antatt å være *C. hyperboreus*. Det kan med sikkerhet sies at kopepoden ikke var *C. finmarchicus* eller *C. glacialis*, men ikke at det faktisk var *C. hyperboreus*. Det kan derfor ikke utelukkes at kopepodene i de tomme barene var *C. helgolandicus*, en varmtvanns-art med senter for distribusjonsområdet i sørlige deler av Nord-Atlanteren (Richardson, 2008). Som en respons til økte havtemperaturer forflytter arten seg nordover (Wilson et al., 2016), og arten er observert i inngangen til Barentshavet (Dalpadado et al., 2012). *C. hyperboreus* skiller seg morfologisk fra *C. finmarchicus*, *C. glacialis* og *C. helgolandicus*, og kopepodene i tomme gel-barer burde derfor blitt morfologisk undersøkt og deretter artsbestemt.

Artsbestemmelse av *Calanus*-kopepoder fra VPR

Calanus-kopepoder fotografert fra VPR var ikke mulig å artsbestemme i denne undersøkelsen. VPR-resultatet kunne derfor kun gi informasjon om totalt lipidinnhold hos *Calanus*, og ikke på artsnivå. Selv om diskriminantanalysen viste en signifikant forskjell mellom artene, ble det bestemt at å artsbestemme rundt $\frac{1}{4}$ av kopepodene feil var for mye. Tradisjonelt er prosomlengde ved ulike stadier brukt til å artsbestemme kopepoder (e.g. Kwasniewski et al., 2003; Arnkværn et al., 2005). I min undersøkelse var de fleste bildene av kopepoder tatt i VPR av for lav kvalitet til at det var mulig å stadiebestemme kopepodene, og dermed kunne ikke artene separeres med lengdeintervaller. I tillegg er det funnet svakheter med denne metoden, da det er observert overlappende prosomlengde på alle kopepod-stadier for *C. finmarchicus* og *C. glacialis* (Choquet et al., 2018).

4.2 Lipidinnhold, prosomlengde og kondisjonsfaktor

Et av delmålene i denne undersøkelsen var å kartlegge og sammenligne lipidinnholdet hos arktiske *Calanus* arter, og undersøkelsen viste at *Calanus*-kopepodene hadde akkumulert lipider i løpet av vår og sommer, og lipidinnholdet var varierende mellom artene, ulike stadier og mellom prøvetakings-stasjoner. Lipidinnhold på arts- og stadienivå var kun mulig å kartlegge med den tradisjonelle metoden hvor kopepodene ble innsamlet med WP-2 håv.

Lipidinnhold i *Calanus*-kopepoder fra WP-2 håv

C. finmarchicus

C. finmarchicus er en nøkkelart i lipiddrevne økosystem da den er en viktig næringskilde for blant annet norsk vårgytende sild (*Clupea harengus*) (Dalpadado et al., 2000) og lodde (*Mallotus villosus*) (Dalpadado & Mowbray, 2013). I denne undersøkelsen var både prosomlengden og lipidinnholdet lik for alle prøvetakings-stasjoner, og det var ikke en merkbar forskjell mellom de sørlige stasjonene og is-stasjonene. Jager et al. (2017) dokumenterte en økt maksimal størrelse for *C. finmarchicus* ved lavere temperaturer, men i denne undersøkelsen var det ikke signifikant forskjell i prosomlengde ved is-stasjonene sammenlignet med de sørlige stasjonene i Barentshavet. En forklaring til dette er at *C. finmarchicus*-kopepodene registrert ved is-stasjonene var transportert dit med havstrømmer fra varmere havområder (e.g. Wassmann et al., 2019), og størrelsen var derfor ikke tilpasset det kaldere vannet. Dette er sannsynlig da området ikke er en del av artens hoved-distribusjonsområde (Falk-Petersen et al., 2009). I tillegg er lengden på kopepoden avhengig av næringstilgjengelighet, og maksimal størrelse for *C. finmarchicus* er observert lavere ved lavere næringskonsentrasjon (Jager et al., 2017). Dette kan også forklare lik prosomlengde mellom stasjonene, da våroppblomstringen forekommer senere i isbelagte områder, og næringstilgjengeligheten er generelt lavere der.

Denne undersøkelsen observerte en økning i lipidinnhold fra CIV til CV, men en reduksjon fra CV til AF (Figur 16 og 19). Dette er dokumentert tidligere blant annet av Skottene et al. (2020). Stadiene CIV og CV forbereder seg til overvintring ved å akkumulere mye lipider på relativt kort tid. I overvintrings-fasen utvikler CIV-kopepoder seg til CV, deretter til AF/AM, og denne utviklingen er energikrevende. AF utvikler normalt eggstokker fra januar-mars og forbereder seg til reproduksjon (Falk-Petersen et al., 2009). Forberedelsen og produksjon av egg er svært energikrevende (Rey et al., 1999), og var trolig årsaken til at det var lavere lipidinnhold hos AF i denne undersøkelsen. Det vil si at AF som hadde modnet og startet gytingen hadde mindre

lipider sammenlignet med de tidlig i gytefasen. En undersøkelse av Rey-Rassat et al. (2002) viste at energikostnaden av at kopepoder utvikler seg fra CV til AF, og gjennomgår modning til å være opptil 70 $\mu\text{g C}$. Energifkostnaden er lik uavhengig av lengdeforskjeller mellom kopepoder (Rey-Rassat et al., 2002). I tillegg er det estimert et daglig karbontap på 0,250 $\mu\text{g C}$ under dvalen av Ingvarsdóttir et al. (1999). Jónasdóttir (1999) fant i sin undersøkelse at utvikling av gonader kan koste 50 % av akkumulerte voksester + triacylglyserider, og opptil 45 % kostnad av voksester + triacylglyserider på å migrere vertikalt etter dvalen. Det er derfor helt avgjørende at CIV og CV akkumulerer nok lipid til å overleve hele den næringsfattige vinterperioden, utviklingen til AF/AM stadiet og til den vertikale migreringen. Mayzaud et al. (2015) beregnet totalt lipidnivå per AF i Kongsfjorden på Svalbard sent i august til $0,11 \pm 0,01$ mg (\pm standardavvik). I denne undersøkelsen varierte gjennomsnittlig totalt lipidinnhold i juli 2019 per AF mellom 0,09-0,12 mg, og lipidnivået samsvarte derfor med resultatet til Mayzaud et al. (2015). Lipidinnholdet og Krel til *C. finmarchicus* var veldig varierende på alle prøvetakings-stasjonene. Dette kan indikere at noen kopepoder hadde kommet lengre i forberedelsen til overvintring enn andre. Asynkron avslutning på dvale og vertikal migrering mot overflaten er observert hos flere *Calanus* arter i arktiske områder (Bandara et al., 2021). Asynkron avslutning på dvalen kan forklare den store variasjonen i Krel, hvor kopepoder som avsluttet dvalen tidligere hadde akkumulert større mengder lipider og var nær starten av overvintring, mens kopepoder med lavere Krel var enda i en aktiv beitefase hvor de forberedte seg til overvintring.

C. glacialis

C. glacialis har en betydningsfull rolle i det lipidbaserte næringsnettet på arktisk sokkel, og er et viktig bytte for blant annet polartorsk (*Boreogadus saida*) (Hop & Gjøsæter, 2013; Bouchard & Fortier, 2020) og alkekonge (*Alle alle*) (Boehnke et al., 2015). I min undersøkelse ble det observert lengre prosomlengde på is-stasjonene, men det var liten forskjell i lipidinnholdet og Krel mellom is-stasjonene og de sørlige stasjonene (Figur 11 og 15). *C. glacialis* er en arktisk art, og en årsak til at kopepodene på is-stasjonene er lengre sammenlignet med de i sørlige Barentshavet er at den kalde temperaturen har ført til en langsommere vekst og dermed en lengre lengde. Generelt sett har *C. glacialis* en toårig livssyklus nord for polarfronten og en årlig i resten av dens distribusjonsområde (Conover, 1988). Søreide et al. (2010) undersøkte *C. glacialis* utvikling i Rijpfjorden på Svalbard, og undersøkelsen demonstrerte at en populasjon nord for polarfronten kan ha en årlig livssyklus dersom populasjonen får optimalisert reproduksjon og vekst som følge av først en oppblomstring av is-alger og deretter av

planteplankton. Livshistorien til *C. glacialis* populasjonene i denne undersøkelsen kan derfor være ulik, hvor populasjoner assosiert med havis kan ha en årlig livssyklus og de i åpent farvann en toårig. CIV og CV er hoved-overvintringsstadier til *C. glacialis* (Madsen et al., 2001), og i min undersøkelse ble det vist at disse kopepodene hadde akkumulert en god del lipider i løpet av produksjonssesongen. Lipidinnholdet var lavere sammenlignet med nivået observert av Scott et al. (2000), som fant gjennomsnittlig lipidinnhold i CIV lik $0,04 \pm 0,02$ mg, i CV lik $0,4 \pm 0,2$ mg og i AF lik $0,48 \pm 0,1$ mg (\pm standardavvik) i Kongsfjorden på Svalbard sent i september 1997. I min undersøkelse var lipidinnholdet lavere i CV og AF, men prøvetakings-tidspunktet for undersøkelsen av Scott et al. (2000) er over to måneder senere. Kopepodene i min undersøkelse skulle derfor trolig fortsette å beite og akkumulere lipider.

Mengde akkumulert lipid var varierende innad stasjonene. Dette kan blant annet indikere at noen av kopepodene har hatt større beitesuksess enn andre. *C. glacialis* kan fremskynde utvikling av gonader og produksjon av egg fra lipidreservene. For å kunne utnytte denne fordelten er arten avhengig av å akkumulere nok lipider i produksjonssesongen. Dette gjør at utviklingen fra nauplii til overvintringsstadier kan begynne tidligere, og jo tidligere kopepoden når overvintringsstadier desto tidligere kan de migrere dypere for å redusere risikoen for predatorer (Søreide et al., 2010). Wold (2012) observerte økende antall CI i begynnelsen av juni, som trolig kom fra egg gytt i april i løpet av is-algeoppblomstringen. Deretter ble et større antall CI observert i juli, som trolig var gytt i mai under planteplanktonoppblomstringen. Ulik gyteperiode kan forklare forskjellene i mengde akkumulert lipid i denne undersøkelsen. Kopepoder med høyere Krel kan ha begynt å beite tidligere, og dermed fått et forsprang i akkumulering av lipider. Krel var høyere for CV på de sørlige prøvetakings-stasjonene. CTD-profilene viste at dette var områder med forekomster av Chl *a*- fluorescens, og en tidligere produksjonssesong i sør har gitt kopepodene i området lengre tid til å beite sammenlignet med kopepodene på is-stasjonene. Reproduksjonen til *C. glacialis* i de sørligste områdene av arktisk vann starter normalt i april, og i juli er det forventet at AF er på slutten av reproduksjonssesongen (Tande & Henderson, 1988). Det ble identifisert kopepoder på stadiene CIV og CV på samtlige prøvetakings-stasjoner, men AF ble kun identifisert på is-stasjonene. Årsaken til dette var sannsynligvis at reproduksjonssesongen var over på de sørlige prøvetakings-stasjonene, og AF hadde allerede gytt og dødd.

C. hyperboreus

Den største av de tre artene var *C. hyperboreus*, og den større størrelsen viser til dens flerårige-livssyklus. *C. hyperboreus* kan derfor gjennomgå flere overvintringer, og hoved-overvintringsstadier er CIII-CV (Kvile et al., 2019). Første overvintring er som CIII, og sommeren etter utvikler kopepodene seg til stadiet CIV. Deretter overvintrer de enda en gang, og i løpet av den tredje sommeren vokser de raskt og utvikler seg til CV. I løpet av vinteren utvikler CV seg til AF/AM og reproduserer på dype områder på slutten av vinteren og den påfølgende våren (Falk-Petersen et al., 2009). *C. hyperboreus* er en kapitalgyter, og lipidreservene er avgjørende for artens reproduksjonssuksess med tanke på antall egg gytt (Halvorsen, 2015; Schultz et al., 2020). Å gyte på vinteren sørger for at egg og nauplii er til stede før oppblomstringen av is-alger og planteplankton (Schultz et al., 2020). Akkumulering av lipider som forberedelse til overvintring er derfor avgjørende for flere kopepod-stadier av *C. hyperboreus*. Denne undersøkelsen viste at CIV og CV hadde begynt akkumulering av lipider, men lipidinnholdet var relativt lavt, og Krel og lipidinnholdet var lavere på is-stasjonene sammenlignet med de sørlige stasjonene. Dette kommer trolig av at produksjonssesongen begynner senere lengre nord, og kopepodene i de sørlige områdene har hatt lengre tid til å beite. På is-stasjonene var det AF med store lipidreserver, og disse hadde ikke investert all lagret energi på reproduksjon. *C. hyperboreus* kan gyte to sesonger på rad, og AF med mye akkumulert lipid kan velge å spare på lipidreservene i løpet av den første vinteren for deretter migrere vertikalt om våren og bygge opp lipidreservene til enda en produksjonssesong. I den andre produksjonssesongen investerer AF all lagret energi til reproduksjon før de dør (Halvorsen, 2015).

Lipidinnhold i *Calanus*-kopepoder fra VPR

En viktig del av denne undersøkelsen var å studere om VPR kunne anvendes som verktøy til innsamling av data til kartlegging av lipidinnhold hos *Calanus*. Undersøkelsen viste at det var mulig å innhente informasjon som kunne brukes til beregning av lipidinnhold i kopepoder. Siden det ikke var mulig å artsbestemme kopepodene fra morfologiske målinger og det ikke var mulig å stadiebestemme kopepodene på grunn av for lav bildekvalitet ble lipidinnholdet i *Calanus*-artene presentert samlet. Resultatet fra VPR-analysene viste varierende lipidinnhold på stasjonene, men felles for alle stasjonene var økt lipidinnhold ved økt prosomlengde. Dette samsvarer med at ved økt kopepodlengde og volum kan større mengde lipider akkumuleres. Lipidinnholdet kan være veldig varierende for en art hvor kopepoder er på ulike stadier, men i

tillegg er det stor forskjell i mulig lipidinnhold mellom artene. Ved å beregne mengde (abundance) *Calanus* i områder kan informasjonen brukes til å si noe om næringstilgjengeligheten til predatorer som beiter på *Calanus*. For dette formålet hadde det vært fordelaktig å kunne skille mellom arter og stadier, da predatorer har ulike bytter som hoveddiett. Proslengden var generelt større på Is-stasjon 2 sammenlignet med de sørligere stasjonene, og årsaken var sannsynligvis at de større artene *C. glacialis* og *C. hyperboreus* var mer utbredt i det området (Tabell 3).

4.3 Tilleggsinformasjon fra VPR

Adveksjon av Atlantisk vann langs norsk sokkel og inn i Barentshavet har en betydningsfull påvirkning på vannmassene i området (Wassmann et al., 2019). Flere av prøvetakingsstasjonene i denne undersøkelsen var assosiert med atlantisk vann, og det næringsrike vannet kan ha stor innflytelse på kopepodenes lipidinnhold og valg av vannmasser. En del av denne undersøkelsens formål var å studere kopepodenes lipidinnhold i sammenheng med fysiske parametere. Et delmål var å undersøke om VPR-profiler kunne benyttes til å beskrive *Calanus* vertikale distribusjon i vannsøylen, samt undersøke kopepodenes lipidinnhold i sammenheng med de fysiske parameterne dybde, temperatur, salinitet og Chl *a*- fluorescens for å styrke forståelsen av *Calanus* valg av vannmasser. Ved å knytte bilder av kopepoder fotografert av VPR mot dybden bildene ble tatt på var det mulig å beskrive *Calanus* vertikale distribusjon. Ved å knytte lipidinnhold beregnet av *Calanus*-kopepoder fotografert av VPR direkte opp mot CTD og fluorescens data ble ulike trender i valg av vannmasser observert.

Vertikal distribusjon

Resultatene fra VPR-analysene ga en samlet vertikal distribusjon for *Calanus*-artene. Felles for flere prøvetakings-stasjoner var en bimodal fordeling i vannsøylen. Fordelingen hadde et toppunkt øverst i vannsøylen, så et nytt toppunkt på >250 m dybde. Dette viser sannsynligvis at noen kopepoder var i en aktiv beitefase øverste i vannsøylen (0-50 m) og andre hadde døgn- eller sesongbasert migrert dypere. Totalt lipidinnhold i forhold til dybde viste en tendens til økt lipidinnhold dypere i vannsøylen på Stasjon 3 i 2019 og på Super stasjon 15 og 24 i 2020. Disse kopepodene hadde trolig akkumulert nok lipid til overvintring, og hadde derfor migrert dypere for å igangsette dvalen. Dette samsvarer med den svært varierende Krel observert for alle tre arter, hvor kopepoder som hadde oppnådd høyt nok lipidinnhold til overvintring hadde høyere Krel. Det var derimot ikke økt lipidinnhold i dypere vannmasser på alle stasjonene. Døgnbasert vertikal migrering er en strategi kopepoder har utviklet for å redusere risikoen fra predatorer.

Predatorer som fisk søker etter bytter visuelt, og dermed migrerer kopepoder dypere om dagen for å unngå visuell predasjon, og migrerer mot overflaten når det er mørkt for å beite (Rabindranath et al., 2010). Årsaken til at kopepoder med lavt lipidinnhold hadde migrert dypere i min undersøkelse kan derfor antas å være for å unngå predasjon. På grunn av den korte produksjonssesongen er kopepodene avhengig av å akkumulere nok lipider på kort tid, og må derfor velge mellom å akkumulere lipider eller unngå predasjon om dagen. På høyere breddegrad er det observert døgnbasert vertikal migrasjon i større grad på sensommeren og høsten (Rabindranath et al., 2010). Da er forskjell i lysforhold i løpet av dagen større og primærproduksjonens topp har allerede vært.

En svakhet ved bruk av VPR for å beskrive vertikal distribusjon er at den ikke sier noe om ulike arters vertikale distribusjon. Rabindranath et al. (2010) undersøkte sesong- og døgnbasert vertikal migrering hos *Calanus* arter ved seks ulike områder i august 2008. Undersøkelsen viste at alle tre artene oppholdt seg grunnere enn 50 m på en is-stasjon, men i Kongsfjorden på Svalbard oppholdt *C. glacialis* og *C. hyperboreus* seg dypere enn 200 m. Undersøkelsen viste ikke bare forskjeller mellom artene, men også mellom kopepoditt-stadier. På et område ble en bimodal fordeling av *C. finmarchicus* observert, hvor CI-CIV stadier ble funnet i overflaten og CV og AF/AM ble funnet dypere. Det hadde derfor vært fordelaktig for denne undersøkelsen å kunne identifisere hvor i vannsøylen de ulike artene og stadiene oppholdt seg.

Lipidinnhold i sammenheng med temperatur og salinitet

Temperatur påvirker en rekke forhold som blant annet veksthastighet (Campbell et al., 2001) og størrelse for *Calanus*. Marshall & Orr (1958) dokumenterte økt oksygenforbruk ved økt temperatur, og viser at økte temperaturer er mer energikrevende for *Calanus* arter. Weydmann et al. (2015) undersøkte temperaturens påvirkning på egg-utvikling og klekkesuksess hos *C. finmarchicus* og *C. glacialis*. Undersøkelsen viste en økning i egg-utviklingens hastighet ved økt temperatur, men ikke en endring i klekkesuksessen. Å kunne innhente informasjon om *Calanus* i sammenheng med temperatur er derfor av stor interesse. I min undersøkelse ble det fokusert på lipidinnholdet i *Calanus* arter ved ulike temperaturer. Resultatene fra 2019 viste ingen forskjeller i lipidinnhold ved ulike temperaturer, selv om CTD-profilene viste endret temperatur gjennom vannsøylen. Resultatene fra 2020 viste økt lipidinnhold ved lavere temperatur på Super stasjon 15 og 24. Hydrografien på Super stasjon 15 og 24 i 2020 besto i øverste vannlaget av ferskere overflatevann med høyere temperaturer. Lengre ned i vannsøylen sank temperaturen i tillegg til at saliniteten økte til rundt 35 PSU. Dette kommer trolig av at det

tyngre atlantiske vannet hadde lagt seg under overflatevannet. Høyere temperatur i overflatevannet kan øke avkommenes utviklingsrate og fører til at overvintringsstadiene kan nå raskere (Halvorsen, 2015). En av årsakene til at lipidinnholdet i min undersøkelse var lavere i overflatevannet var at kopepodene fremdeles beitet og forberedte seg til overvintring. Kopepoder som hadde utviklet seg til overvintringsstadiene og hadde akkumulert nok lipider til å gå i dvale hadde derfor migrert dypere, til kaldere og saltere vann.

Resultatet hadde vært styrket hvis VPR-profilene kunne si noe om ulike arter eller stadiers valg av ulik temperatur og salinitet. Dette vil være ekstra interessant å undersøke videre med tanke på økt temperatur som følge av klimaendringer. Det er registrert en pol-basert forflyttelse av kopepoder på mer enn 1100 km de siste 50 årene (Richardson, 2008), og derfor er det viktig å kunne kartlegge hvilke arter som oppholder seg i ulike områder.

Lipidinnhold i sammenheng med Chl *a*- fluorescens

Calanus-artene har tilpasset seg det arktiske klimaet ved å bygge opp lipid-reserver raskt under den korte, men intense primærproduksjonsperioden. Lipidnivået i kopepoder er derfor nært knyttet til primærproduksjonen. Prøvetakings-stasjonene i min undersøkelse hadde varierte mengde Chl *a*-fluorescens. Høyere nivå av Chl *a*-fluorescens ble registrert i det øvre vannlaget identifisert som atlantisk eller modifisert atlantisk vann på flere prøvetakings-stasjoner. Det ble observert en konsentrasjon av kopepoder ved høyere Chl-*a* fluorescens nivå (Figur 23D og 25D), og viser kopepoder som utnyttet den gode næringstilgangen. På Is-stasjon 2 var det lavt Chl *a*- fluorescens nivå, men kopepodene på stasjonen hadde akkumulert lipider. Dette er trolig fordi kopepodene hadde beitet på is-alger. Det ble ikke tatt fluorescens-prøver under isen, men her ville trolig Chl *a*-fluorescens nivået vært markant høyere på grunn av konsentrasjon av is-alger. På Super stasjon 15 og 24 ble det registrert høyere lipidinnhold ved lavere Chl *a*-fluorescens nivå (Figur 29). Det er rimelig å anta at dette var kopepoder som hadde migrert dypere og hadde akkumulert nok lipider til overvintring. Kopepodene som oppholdt seg ved høyere nivå av Chl *a*- fluorescens var trolig i siste fase av forberedelse til overvintring, da prøvetakingen forekom relativt sent i produksjonssesongen (august 2020). Det ble ikke registrert en endring i lipidinnhold ved endret Chl *a*- fluorescens nivå på Super stasjon 3. Stasjonen var den nordligste i 2020 og var lokalisert ved iskanten. Produksjonen forekommer derfor senere i dette området sammenlignet med de andre prøvetakings-stasjonene, og en trend i forholdet mellom lipidinnhold og Chl *a*-fluorescens ville trolig forekommet senere i sesongen.

5 Konklusjoner

Størrelsen på prøvetakingsområdet i denne undersøkelsen var stort, med ulike typer vannmasser. Sørlige områder rundt Svalbard var assosiert med varmere og saltere atlantisk vann, i motsetning til is-stasjonene som var assosiert med kaldt arktisk vann. Undersøkelsen underbygger tidligere konklusjoner som viser at *Calanus* arter har tilpasset seg det arktiske klimaet ved å akkumulere lipider i løpet av produksjonssesongen. Det ble registrert stor variasjon i prosomlengde, lipidinnhold og Krel for alle tre arter, og felles for dem var økt lipidinnhold ved økt prosomlengde. Data fra WP-2 prøver viste at overvintringsstadier hadde akkumulert lipider som forberedelse til dvale, men lipidinnholdet var generelt lavt for *C. glacialis* og *C. hyperboreus*. Det kunne tolkes til at *C. finmarchicus* i mange tilfeller hadde oppnådd overvintringsdyktig lipidinnhold, mens de andre artene fortsatt var i en aktiv beitefase. Denne undersøkelsen viste at VPR kan anvendes til kartlegging av samlet lipidinnhold for *Calanus*, men ikke på arts- og stadienivå. Det ble også vist at VPR kan gi nyttig informasjon om *Calanus* i sammenheng med fysiske parametere. VPR-profiler kartla *Calanus* vertikale distribusjon i vannsøylen. På flere prøvetakings-stasjoner var det en bimodal fordeling i vannsøylen, hvor kopepoder befant seg øverst i vannsøylen eller dypere enn 250 m. Undersøkelsen identifiserte også ulike trender i lipidinnhold i sammenheng med fysiske parametere. Fordelingen av lipidinnhold i forhold til dybde indikerte økt lipidinnhold dypere i vannsøylen. I 2019 var det ingen forskjell i lipidinnhold ved ulik temperatur og salinitet, men i 2020 ble det registrert økt lipidinnhold ved lavere temperatur og høyere salinitet for to prøvetakings-stasjoner. Det ble ikke observert endret lipidinnhold ved endret Chl *a*- fluorescens nivå i 2019, men i 2020 økte lipidinnholdet ved lavere konsentrasjon av Chl *a*- fluorescens på to prøvetakings-stasjoner. De ulike trendene indikerte at lipidrike kopepoder hadde begynt sesongmigrasjonen mot større dyp for overvintring og kopepoder med lite lipid var enda i en aktiv beitefase.

Arktiske områder er svært utsatt for klimaendringer, og derfor er det avgjørende å kunne overvåke lipidinnholdet i arktisk *Calanus*. Bruk av VPR til innsamling av data til kartlegging av lipidinnhold er en ikke-inngripende metode og kan knytte lipidinnholdet direkte til fysiske parametere. For å få et tilstrekkelig resultat fra denne metoden må den betydelig utvikles. Kvaliteten på bildene av fotograferte kopepoder må være så høy at kopepoditt-stadier kan identifiseres. Da kan lengdeintervaller anvendes til å separere artene.

Referanseliste

- Alcaraz M., Felipe, J., Grote, U., Arashkevich, E., & Nikishina, A. (2014). Life in a warming ocean: thermal thresholds and metabolic balance of arctic zooplankton. *Journal of Plankton Research*, 36(1), 3–10. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt111>
- Arnkværn, G., Daase, M., & Eiane, K. (2005). Dynamics of coexisting *Calanus finmarchicus*, *Calanus glacialis* and *Calanus hyperboreus* populations in a high-Arctic fjord. *Polar Biology*, 28(7), 528-538. <https://doi.org/10.1007/s00300-005-0715-8>
- Astthorsson, O., & Gislason, A. (2003). Seasonal variations in abundance, development and vertical distribution of *Calanus finmarchicus*, *C. hyperboreus* and *C. glacialis* in the East Icelandic Current. *Journal of Plankton Research*, 25(7), 843-854. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.7.843>
- Auel, H., & Hagen, W. (2002). Mesozooplankton community structure, abundance and biomass in the central Arctic Ocean. *Marine Biology*, 140(5), 1013-1021. <https://doi.org/10.1007/s00227-001-0775-4>
- Bandara, K., Varpe Ø., Maps, F., Ji, R., Eiane, K., & Tverberg, V. (2021). Timing of *Calanus finmarchicus* diapause in stochastic environments. *Ecological Modelling*, 460, 109739. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109739>
- Barentswatch. (2012). Havstrømmer. Hentet fra <https://www.barentswatch.no/artikler/Havstrommer1/>
- Basedow, S., Tande, K., Norrbin, M., & Kristiansen, S. (2013). Capturing quantitative zooplankton information in the sea: Performance test of laser optical plankton counter and video plankton recorder in a *Calanus finmarchicus* dominated summer situation. *Progress in Oceanography*, 108, 72-80. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2012.10.005>
- Beaugrand, G., Reid, P., Ibanez, F., Lindley, J., & Edwards, M. (2002). Reorganization of North Atlantic Marine Copepod Biodiversity and Climate. *Science (American Association for the Advancement of Science)*, 296(5573), 1692-1694. <https://doi.org/10.1126/science.1071329>
- Berge, J., Johnsen, G., Nilsen, F., Gulliksen, B., & Slagstad, D. (2005). Ocean temperature oscillations enable reappearance of blue mussels *Mytilus edulis* in Svalbard after a 1000 year absence. *Marine Ecology. Progress Series*, 303, 167-175. <https://doi.org/10.3354/meps303167>
- Bergvik, M., Leiknes, &, Altin, D., Dahl, K., & Olsen, Y. (2012). Dynamics of the Lipid Content and Biomass of *Calanus finmarchicus* (copepodite V) in a Norwegian Fjord. *Lipids*, 47(9), 881-895. <https://doi.org/10.1007/s11745-012-3700-3>
- Boehnke, R., Gluchowska, M., Wojczulanis-Jakubas, K., Jakubas, D., Karnovsky, N., Walkusz, W., . . . Błachowiak-Samołyk, K. (2014). Supplementary diet components of little auk chicks in two contrasting regions on the West Spitsbergen coast. *Polar Biology*, 38(2), 261-267. <https://doi.org/10.1007/s00300-014-1568-9>
- Bouchard, C., & Fortier, L. (2020). The importance of *Calanus glacialis* for the feeding success of young polar cod: A circumpolar synthesis. *Polar Biology*, 43(8), 1095-1107. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02643-0>

- Campbell, R., Wagner, M., Teegarden, G., Boudreau, C., & Durbin, E. (2001). Growth and development rates of the copepod *Calanus finmarchicus* reared in the laboratory. *Marine Ecology. Progress Series*, 221, 161-183.
<https://doi.org/10.3354/meps221161>
- Carstensen, J., & Weydmann, A. (2012). Tipping Points in the Arctic: Eyeballing or Statistical Significance? *Ambio*, 41(1), 34-43.
- Comiso, J., Parkinson, C., Gersten, R., & Stock, L. (2008). Accelerated decline in the Arctic sea ice cover. *Geophysical Research Letters*, 35(1), L01703-N/a.
<https://doi.org/10.1029/2007GL031972>
- Conover, R. (1988). Comparative life histories in the genera *Calanus* and *Neocalanus* in high latitudes of the northern hemisphere. *Hydrobiologia*, 167-168(1), 127-142.
<https://doi.org/10.1007/BF00026299>
- Conover, R., & Huntley, M. (1991). Copepods in ice-covered seas—Distribution, adaptations to seasonally limited food, metabolism, growth patterns and life cycle strategies in polar seas. *Journal of Marine Systems*, 2(1), 1-41. [https://doi.org/10.1016/0924-7963\(91\)90011-I](https://doi.org/10.1016/0924-7963(91)90011-I)
- Choquet, M., Burckard, G., Skreslet, S., Hoarau, G., & Søreide, J. E. (2021). No evidence for hybridization between *Calanus finmarchicus* and *Calanus glacialis* in a subarctic area of sympatry. *Limnology and Oceanography*, 66(S1), S314–S325.
<https://doi.org/10.1002/lno.11583>
- Choquet, M., Kosobokova, K., Kwaśniewski, S., Hatlebakk, M., Dhanasiri, A., Melle, W., Daase, M., Svensen, C., Søreide, J. E., & Hoarau, G. (2018). Can morphology reliably distinguish between the copepods *Calanus finmarchicus* and *C. glacialis*, or is DNA the only way? *Limnology and Oceanography, Methods*, 16(4), 237-252.
<https://doi.org/10.1002/lom3.10240>
- Daase, M., & Eiane, K. (2007). Mesozooplankton distribution in northern Svalbard waters in relation to hydrography. *Polar Biology*, 30(8), 969-981.
<https://doi.org/10.1007/s00300-007-0255-5>
- Daase, M., Falk-Petersen, S., Varpe, O., Darnis, G., Søreide, J. E., Wold, A., Leu, E., Berge, J., Philippe, B., & Fortier, L. (2013). Timing of reproductive events in the marine copepod *Calanus glacialis*: A pan-Arctic perspective. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70(6), 871-884. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0401>
- Dalpadado, P., Ellertsen, B., Melle, W., & Dommasnes, A. (2000). Food and feeding conditions of Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus*) through its feeding migrations. *ICES Journal of Marine Science*, 57(4), 843-857.
<https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0573>
- Dalpadado, P., Ingvaldsen, R., Stige, L., Bogstad, B., Knutsen, T., Ottersen, G., & Ellertsen, B. (2012). Climate effects on Barents Sea ecosystem dynamics. *ICES Journal of Marine Science*, 69(7), 1303-1316. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss063>
- Dalpadado, P., & Mowbray, F. (2013). Comparative analysis of feeding ecology of capelin from two shelf ecosystems, off Newfoundland and in the Barents Sea. *Progress in Oceanography*, 114, 97-105. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.05.007>

- Dam, H. G. (2012). Evolutionary adaptation of marine zooplankton to global change. *Annual Review of Marine Science*, 5(1), 349-370. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121211-172229>
- Davis, C., Thwaites, F., Gallager, S., & Hu, Q. (2005). A three-axis fast-tow digital Video Plankton Recorder for rapid surveys of plankton taxa and hydrography. *Limnology and Oceanography, Methods*, 3(2), 59-74. <https://doi.org/10.4319/lom.2005.3.59>
- Diel, S., & Tande, K. (1992). Does the spawning of *Calanus finmarchicus* in high-latitudes follow a reproducible pattern. *Marine Biology*, 113(1), 21-31. <https://doi.org/10.1007/BF00367634>
- Duarte, C. M., Agustí, S., Wassmann, P., Arrieta, J. M., Alcaraz, M., Coello, A., Marbà, N., Hendriks, I. E., Holding, J., García-Zarandona, I., Kritzberg, E., & Vaqué, D. (2012). Tipping Elements in the Arctic Marine Ecosystem. *Ambio*, 41(1), 44-55. <https://doi.org/10.1007/s13280-011-0224-7>
- Edvardsen, A., Pedersen, J., Slagstad, D., Semenova, T., & Timonin, A. (2006). Distribution of overwintering *Calanus* in the North Norwegian Sea. *Ocean Science*, 2(2), 87-96. <https://doi.org/10.5194/os-2-87-2006>
- Ershova, E., Kosobokova, K., Banas, N., Ellingsen, I., Niehoff, B., Hildebrandt, N., & Hirche, H. (2021). Sea ice decline drives biogeographical shifts of key *Calanus* species in the central Arctic Ocean. *Global Change Biology*, 27(10), 2128-2143. <https://doi.org/10.1111/gcb.15562>
- Falk-Petersen, S., Mayzaud, P., Kattner, G., & Sargent, J. R. (2009). Lipids and life strategy of Arctic *Calanus*. *Marine Biology Research*, 5(1), 18–39. <https://doi.org/10.1080/17451000802512267>
- Findlay, H., Gibson, G., Kędra, M., Morata, N., Orchowska, M., Pavlov, A., . . . Logvinova, C. (2015). Responses in Arctic marine carbon cycle processes: Conceptual scenarios and implications for ecosystem function. *Polar Research*, 34(1), 1-27. <https://doi.org/10.3402/polar.v34.24252>
- Fleischer, D., Schaber, M., & Piepenburg, D. (2007). Atlantic snake pipefish (*Entelurus aequoreus*) extends its northward distribution range to Svalbard (Arctic Ocean). *Polar Biology*, 30(10), 1359-1362. <https://doi.org/10.1007/s00300-007-0322-y>
- Frey, K. E., Comiso, J. C., Cooper, L. W., Grebmeier, J. M. & Stock, L. V. (2021). Arctic Ocean Primary Productivity: The Response of Marine Algae to Climate Warming and Ice Decline. Hentet fra: <https://arctic.noaa.gov/Report-Card/Report-Card-2019/ArtMID/7916/ArticleID/839/Arctic-Ocean-Primary-Productivity-The-Response-of-Marine-Algae-to-Climate-Warming-and-Sea-Ice-Decline>
- Fulton, T. W. (1904). The rate of growth of fish. 22nd Annual Report of the Fishery Board of Scotland 1904 (3),141-241.
- Gradinger, R. (2009) Sea-ice algae: Major contributors to primary production and algal biomass in the Chukchi and Beaufort Seas during May/June 2002. *Deep-Sea Research. Part II, Topical Studies in Oceanography*, 56(17), 1201–1212. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.10.016>
- Grote, U. (2016). *Calanus glacialis* and *C. finmarchicus* in a warming Arctic. (Doktoravhandling). UiT Norges arktiske universitet, Tromsø <https://doi.org/10.1007/s00300-013-1417-2>

- Halvorsen, E. (2015). Significance of lipid storage levels for reproductive output in the Arctic copepod *Calanus hyperboreus*. *Marine Ecology. Progress Series*, 540, 259-265. <https://doi.org/10.3354/meps11528>
- Hakanson, J. (1984). The long and short term feeding condition in field-caught *Calanus pacificus*, as determined from the lipid content. *Limnology and Oceanography*, 29(4), 794-804. <https://doi.org/10.4319/lo.1984.29.4.0794>
- Hansen, A., Nielsen, T., Levinsen, H., Madsen, S., Thingstad, T., & Hansen, B. (2003). Impact of changing ice cover on pelagic productivity and food web structure in Disko Bay, West Greenland: A dynamic model approach. *Deep-sea Research. Part I, Oceanographic Research Papers*, 50(1), 171-187. [https://doi.org/10.1016/S09670637\(02\)00133-4](https://doi.org/10.1016/S09670637(02)00133-4)
- Havforskningsinstituttet. (2020a). Arktis og Polhavet. Hentet fra <https://www.hi.no/hi/temasider/hav-og-kyst/hav-kyst-og-fjord/arktis-og-polhavet>
- Havforskningsinstituttet. (2020b). Barentshavet. Hentet fra <https://www.hi.no/hi/temasider/hav-og-kyst/hav-kyst-og-fjord/barentshavet>
- Havforskningsinstituttet. (2021). Kronprins haakon. Hentet fra <https://www.hi.no/hi/om-oss/fasiliteter/vare-fartoy/kronprins-haakon>
- Hays, G., Richardson, A., & Robinson, C. (2005). Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology & Evolution (Amsterdam)*, 20(6), 337-344. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.03.004>
- Heath, M., Fraser, J., Gislason, A., Hay, S., Jónasdóttir, S., & Richardson, K. (2000). Winter distribution of *Calanus finmarchicus* in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 57(6), 1628-1635. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0978>
- Hegseth, E. (1998). Primary production of the northern Barents Sea. *Polar Research*, 17(2), 113-123. <https://doi.org/10.1111/j.1751-8369.1998.tb00266.x>
- Hirche, H. (1997). Life cycle of the copepod *Calanus hyperboreus* in the Greenland Sea. *Marine Biology*, 128(4), 607-618. <https://doi.org/10.1007/s002270050127>
- Hirche, H., Hagen, W., Mumm, N., & Richter, C. (1994). Mesozooplankton and microzooplankton distribution and production of dominant herbivorous copepods during spring. *Polar Biology*, 14(7), 491-503.
- Hirche, H., & Kattner, G. (1993). Egg-production and lipid-content of *Calanus glacialis* in spring- Indication of a food-dependent and food-independent reproduction mode. *Marine Biology*, 117(4), 615-622. <https://doi.org/10.1007/BF00349773>
- Hirche, H., & Kosobokova, K. (2007). Distribution of *Calanus finmarchicus* in the northern North Atlantic and Arctic Ocean—Expatriation and potential colonization. *Deep-sea Research. Part 2. Topical Studies in Oceanography*, 54(23), 2729-2747. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.08.006>
- Hop, H., & Gjørseter, H. (2013). Polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea. *Marine Biology Research*, 9(9), 878-894. <https://doi.org/10.1080/17451000.2013.775458>
- Ingvarsdóttir, A., Houlihan, D., Heath, M., & Hay, S. (1999). Seasonal changes in respiration rates of copepodite stage V *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). *Fisheries Oceanography*, 8(S1), 73-83. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.1999.00002.x>

- Jager, T., Salaberria, I., Altin, D., Nordtug, T. & Hansen B. H. (2017). Modelling the dynamics of growth, development and lipid storage in the marine copepod *Calanus finmarchicus*. *Marine Biology* 164 (1). <https://doi.org/10.1007/s00227-016-3030-8>
- Jaschnov, W. (1970). Distribution of *Calanus* Species in the Seas of the Northern Hemisphere. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie Und Hydrographie*, 55(2), 197-212. <https://doi.org/10.1002/iroh.19700550203>
- Jenssen, E. V. (2021). På tokt til lite utforskede deler av Polhavet. Hentet fra <https://www.npolar.no/nyhet/pa-tokt-til-lite-utforskede-deler-av-polhavet/>
- Johannessen, O., Bengtsson, L., Miles, M., Kuzmina, S., Semenov, V., Alekseev, G., Naguryi, A., Zakharov, V., Bobylev, L., Pettersson, L., Hasselmann, K., Cattle, H. (2004). Arctic climate change: Observed and modelled temperature and sea-ice variability. *Tellus. Series A, Dynamic Meteorology and Oceanography*, 56(4), 328-341. <https://doi.org/10.3402/tellusa.v56i5.14599>
- Jónasdóttir, S. (1999). Lipid content of *Calanus finmarchicus* during overwintering in the Faroe-Shetland Channel. *Fisheries Oceanography*, 8(S1), 61-72. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.1999.00003.x>
- Jónasdóttir, S., Wilson, R., Gislason, A., & Heath, M. (2019). Lipid content in overwintering *Calanus finmarchicus* across the Subpolar Eastern North Atlantic Ocean. *Limnology and Oceanography*, 64(5), 2029-2043. <https://doi.org/10.1002/lno.11167>
- Jung-Madsen, S., & Nielsen, T. (2015). Early development of *Calanus glacialis* and *C. finmarchicus*. *Limnology and Oceanography*, 60(3), 934-946. <https://doi.org/10.1002/lno.10070>
- Kosobokova, K. (1999). The reproductive cycle and life history of the Arctic copepod *Calanus glacialis* in the White Sea. *Polar Biology*, 22(4), 254-263. <https://doi.org/10.1007/s003000050418>
- Kvile, K., Ashjian, C., & Ji, R. (2019). Pan-Arctic Depth Distribution of Diapausing *Calanus* Copepods. *The Biological Bulletin (Lancaster)*, 237(2), 76-89. <https://doi.org/10.1086/704694>
- Kwasniewski, S., Hop, H., Falk-Petersen, S., & Pedersen, G. (2003). Distribution of *Calanus* species in Kongsfjorden, a glacial fjord in Svalbard. *Journal of Plankton Research*, 25(1), 1-20. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.1.1>
- Lee, R. F., Hagen, W. & Kattner, G. (2006). Lipid storage in marine zooplankton. *Marine Ecology. Progress Series (Halstenbek)*, 307, 273–306. <https://doi.org/10.3354/meps307273>
- Legendre, L., Ackley, S., Dieckmann, G., Gulliksen, B., Horner, R., Hoshiai, T., . . . Sullivan, C. (1992). Ecology of sea ice biota .2. Global significance. *Polar Biology*, 12(3-4), 429-444. <https://doi.org/10.1007/BF00243114>
- Leu, E., Wiktor, J., Soreide, J., Berge, J., & Falk-Petersen, S. (2010). Increased irradiance reduces food quality of sea ice algae. *Marine Ecology. Progress Series*, 411, 49-60. <https://doi.org/10.3354/meps08647>
- Le Cren, E. (1951). The Length-Weight Relationship and Seasonal Cycle in Gonad Weight and Condition in the Perch (*Perca fluviatilis*). *The Journal of Animal Ecology*, 20(2), 201-219. <https://doi.org/10.2307/1540>

- Løyning, T. (2001). Hydrography in the north–western Barents Sea, July–August 1996. *Polar Research*, 20(1), 1-11. <https://doi.org/10.1111/j.1751-8369.2001.tb00034.x>
- Madsen, S., Nielsen, T., & Hansen, B. (2001). Annual population development and production by *Calanus finmarchicus*, *C-glacialis* and *C-hyperboreus* in Disko Bay, western Greenland. *Marine Biology*, 139(1), 75-93. <https://doi.org/10.1007/s002270100552>
- Madsen, S., Nielsen, T., Tervo, O., & Soderkvist, J. (2008). Importance of feeding for egg production in *Calanus finmarchicus* and *C. glacialis* during the Arctic spring. *Marine Ecology. Progress Series*, 353, 177-190. <https://doi.org/10.3354/meps07129>
- Marshall, S., & Orr, A. (1958). On the Biology of *Calanus Finmarchicus* X. Seasonal Changes in Oxygen Consumption. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 37(2), 459-472. <https://doi.org/10.1017/S002531540002381X>
- Mayzaud, P., Falk-Petersen, S., Noyon, M., Wold, A., & Boutoute, M. (2015). Lipid composition of the three co-existing *Calanus* species in the Arctic: Impact of season, location and environment. *Polar Biology*, 39(10), 1819-1839. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1725-9>
- Melle, W., Runge, J., Head, E., Plourde, S., Castellani, C., Licandro, P., . . . Chust, G. (2014). The North Atlantic Ocean as habitat for *Calanus finmarchicus*: Environmental factors and life history traits. *Progress in Oceanography*, 129, 244-284. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.04.026>
- Melle, W., & Skjoldal, H. (1998). Reproduction and development of *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* in the Barents Sea. *Marine Ecology. Progress Series*, 169, 211-228. <https://doi.org/10.3354/meps169211>
- Montero-Pau, J., Gomez, A. & Munoz, J. (2008). Application of an inexpensive and high-throughput genomic DNA extraction method for the molecular ecology of zooplanktonic diapausing eggs. *Limnology and Oceanography, Methods*, 6(6), 218–222. <https://doi.org/10.4319/lom.2008.6.218>
- Morata, N. & Søreide, J. (2015). Effect of light and food on the metabolism of the Arctic copepod *Calanus glacialis*. *Polar Biology*, 38(1), 67-73. <https://doi.org/10.1007/s00300-013-1417-2>
- Mumm, N., Auel, H., Hanssen, H., Hagen, W., Richter, C., & Hirche, H. (1998). Breaking the ice: Large-scale distribution of mesozooplankton after a decade of Arctic and transpolar cruises. *Polar Biology*, 20(3), 189-197. <https://doi.org/10.1007/s0030000050295>
- Nash, R., Valencia, A., & Geffen, A. (2006). The origin of Fulton's condition factor - Setting the record straight. *Fisheries (Bethesda)*, 31(5), 236-238.
- Norrbin, F. (1996). Timing of diapause in relation to the onset of winter in the high-latitude copepods *Pseudocalanus acuspes* and *Acartia longiremis*. *Marine Ecology. Progress Series*, 142(1/3), 99–109. <https://doi.org/10.3354/meps142099>
- Onarheim, I., & Årthun, M. (2017). Toward an ice-free Barents Sea. *Geophysical Research Letters*, 44(16), 8387-8395. <https://doi.org/10.1002/2017GL074304>
- Planque, B., Hays, G., Ibanez, F., & Gamble, J. (1997). Large scale spatial variations in the seasonal abundance of *Calanus finmarchicus*. *Deep-sea Research. Part I, Oceanographic Research Papers*, 44(2), 315-326.

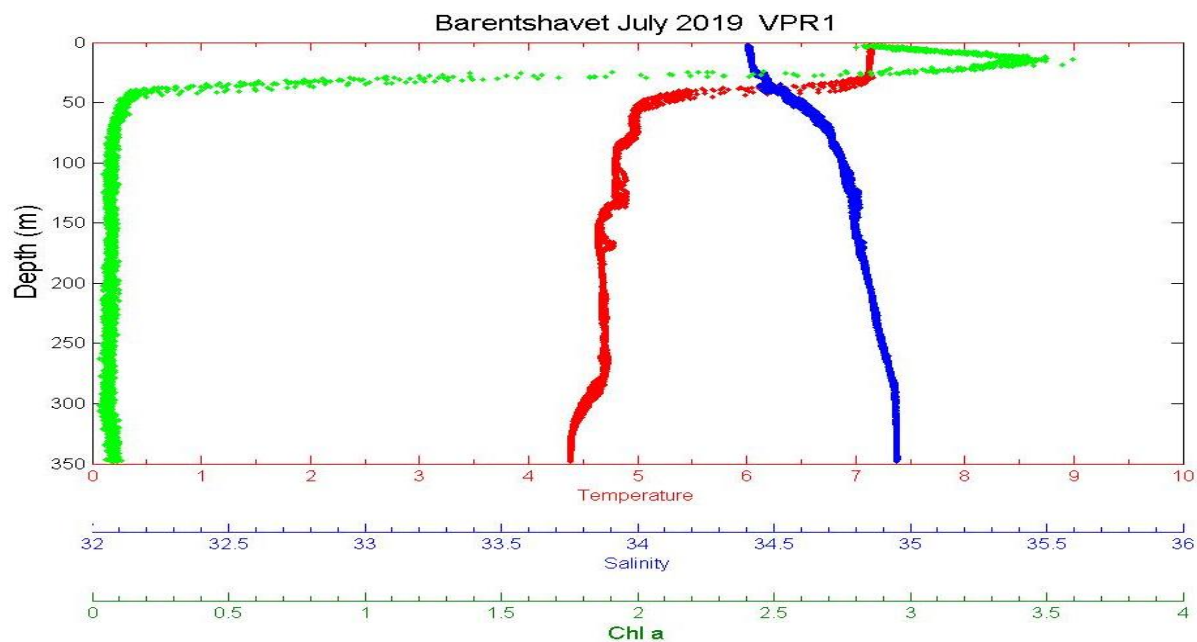
- Rabindranath, A., Daase, M., Falk-Petersen, S., Wold, A., Wallace, M., Berge, J., & Brierley, A. (2010). Seasonal and diel vertical migration of zooplankton in the High Arctic during the autumn midnight sun of 2008. *Marine Biodiversity*, *41*(3), 365-382. <https://doi.org/10.1007/s12526-010-0067-7>
- Rasband, W. S. (1997–2022). ImageJ. Versjon 1.53o. U.S. National Institutes of Health, Bethesda, MD, USA, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>
- Regehr, E., Lunn, N., Amstrup, S., & Stirling, I. (2007). Effects of Earlier Sea Ice Breakup on Survival and Population Size of Polar Bears in Western Hudson Bay. *The Journal of Wildlife Management*, *71*(8), 2673-2683. <https://doi.org/10.2193/2006-180>
- Rey, C., Carlotti, F., Tande, K., & Hygum, B. (1999). Egg and faecal pellet production of *Calanus finmarchicus* females from controlled mesocosms and in situ populations: Influence of age and feeding history. *Marine Ecology. Progress Series*, *188*, 133-148. <https://doi.org/10.3354/meps188133>
- Rey-Rassat, C., Irigoien, Harris, R., & Carlotti, F. (2002). Energetic cost of gonad development in *Calanus finmarchicus* and *C-helgolandicus*. *Marine Ecology. Progress Series*, *238*, 301-306. <https://doi.org/10.3354/meps238301>
- Rothrock, D., Yu, Y., & Maykut, G. (1999). Thinning of the Arctic sea-ice cover. *Geophysical Research Letters*, *26*(23), 3469-3472.
- Rudels, B. (2001). Arctic Basin Circulation. *Encyclopedia of Ocean Sciences*, 177-187. <https://doi.org/10.1006/rwos.2001.0372>
- Richardson, A. (2008). In hot water: Zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science*, *65*(3), 279-295. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn028>
- Runge, J., Therriault, J., Legendre, L., Ingram, R., & Demers, S. (1991). Coupling between ice microalgal productivity and the pelagic, metazoan food web in southeastern Hudson Bay: A synthesis of results. *Polar Research*, *10*(2), 325-338.
- Schmid, M., Maps, F., & Fortier, L. (2018). Lipid load triggers migration to diapause in Arctic *Calanus* copepods—insights from underwater imaging. *Journal of Plankton Research*, *40*(3), 311-325. <https://doi.org/10.1093/plankt/fby012>
- Schultz, M., Nielsen, T., & Moller, E. (2020). The importance of temperature and lipid accumulation for initiation and duration of *Calanus hyperboreus* spawning. *Journal of Plankton Research*, *42*(2), 159-171. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbaa003>
- Scott, C., Kwasniewski, S., Falk-Petersen, S., & Sargent, J. (2000). Lipids and life strategies of *Calanus finmarchicus*, *Calanus glacialis* and *Calanus hyperboreus* in late autumn, Kongsfjorden, Svalbard. *Polar Biology*, *23*(7), 510-516. <https://doi.org/10.1007/s0030000000114>
- Skottene, E., Tarrant, A., Altin, D., Olsen, R., Choquet, M., & Kvile, K. (2020). Lipid metabolism in *Calanus finmarchicus* is sensitive to variations in predation risk and food availability. *Scientific Reports*, *10*(1), 22322. <https://doi.org/10.1038/s4159802079165-6>
- Smith, S. (1990). EGG-PRODUCTION AND FEEDING BY COPEPODS PRIOR TO THE SPRING BLOOM OF PHYTOPLANKTON IN FRAM STRAIT, GREENLAND SEA. *Marine Biology*, *106*(1), 59-69. <https://doi.org/10.1007/BF02114675>

- Smolina, I., Kollias, S., Poortvliet, M., Nielsen, T., Lindeque, P., Castellani, C., Møller, E. F., Blanco-Bercial, L. & Hoarau, G. (2014). Genome- and transcriptome-assisted development of nuclear insertion/deletion markers for *Calanus* species (Copepoda: Calanoida) identification. *Molecular Ecology Resources*, 14(5), 1072-1079. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12241>
- Swalethorp, R., Kjellerup, S., Duenweber, M., Nielsen, T., Moller, E., Rysgaard, S., & Hansen, B. (2011). Grazing, egg production, and biochemical evidence of differences in the life strategies of *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* in Disko Bay, western Greenland. *Marine Ecology. Progress Series*, 429, 125-144. <https://doi.org/10.3354/meps09065>
- Søreide, J., Leu, E., Berge, J., Graeve, M., & Falk-Petersen, S. (2010). Timing of blooms, algal food quality and *Calanus glacialis* reproduction and growth in a changing Arctic. *Global Change Biology*, 16(11), 3154-3163. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02175.x>
- Tande, K., & Henderson, R. (1988). Lipid composition of copepodite stages and adult females of *Calanus glacialis* in arctic waters of the Barents Sea. *Polar Biology*, 8(5), 333-339. <https://doi.org/10.1007/BF00442024>
- Visser, A., Gronning, J., & Jonasdottir, S. (2017). *Calanus hyperboreus* and the lipid pump. *Limnology and Oceanography*, 62(3), 1155-1165. <https://doi.org/10.1002/lno.10492>
- Vogedes, D. (2014). *Calanus* Spp. in the Arctic Ecosystem - a Story on Predation, Distribution and Methodology (Doktoravhandling). Universitetet i Tromsø, Tromsø.
- Vogedes, D., Varpe, Ø., Søreide, J. E., Graeve, M., Berge, J., & Falk-Petersen, S. (2010). Lipid sac area as a proxy for individual lipid content of arctic calanoid copepods. *Journal of Plankton Research*, 32(10), 1471–1477. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq068>
- Wassmann, P., Slagstad, D., & Ellingsen, I. (2019). Advection of Mesozooplankton Into the Northern Svalbard Shelf Region. *Frontiers in Marine Science*, 6(458), 1-10. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00458>
- Weydmann, A., Zwolicki, A., Muś, K., & Kwaśniewski, S. (2015). The effect of temperature on egg development rate and hatching success in *Calanus glacialis* and *C. finmarchicus*. *Polar Research*, 34(1), 23947-8. <https://doi.org/10.3402/polar.v34.23947>
- Wielgolaski, F. E. & Inouye, D. W. (2003). High Altitude Climates. In: Schwartz, M.D. (eds) Phenology: An Integrative Environmental Science. *Tasks for Vegetation Science*, 39, 195-205. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0632-3_13
- Wilson, R., Heath, M., & Speirs, D. (2016). Spatial Modeling of *Calanus finmarchicus* and *Calanus helgolandicus*: Parameter Differences Explain Differences in Biogeography. *Frontiers in Marine Science*, 3, 1-15. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00157>
- Wold, A. (2012). *Calanus glacialis*: The Role of Lipids in the Life Cycle and for the Arctic Pelagic Food Web (Doktoravhandling). Universitetet i Tromsø, Tromsø.

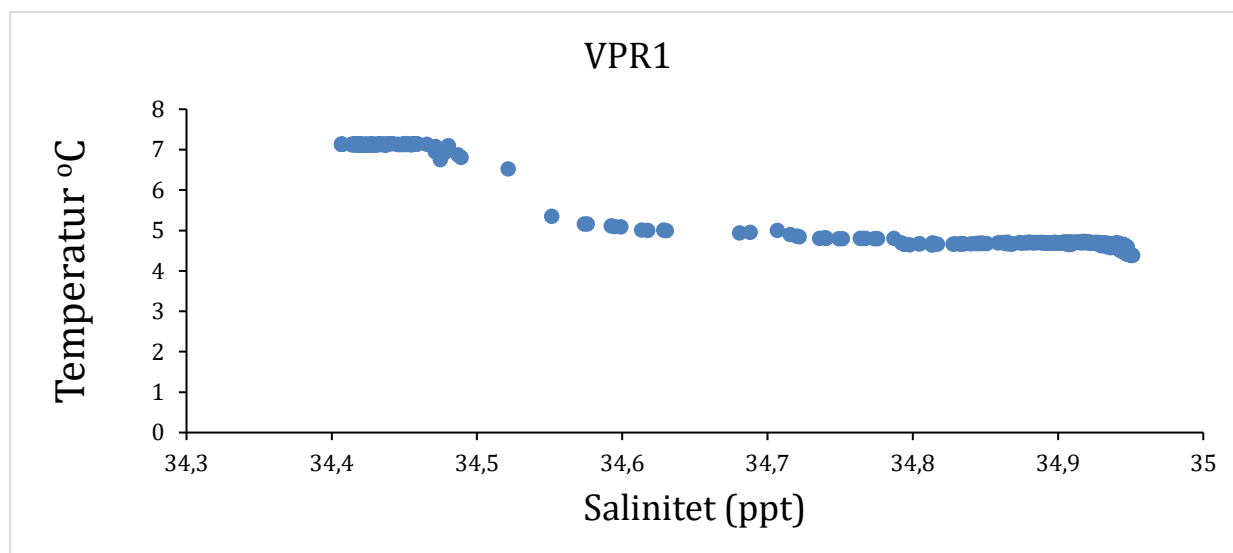
6 Appendiks

6.1 CTD-profiler

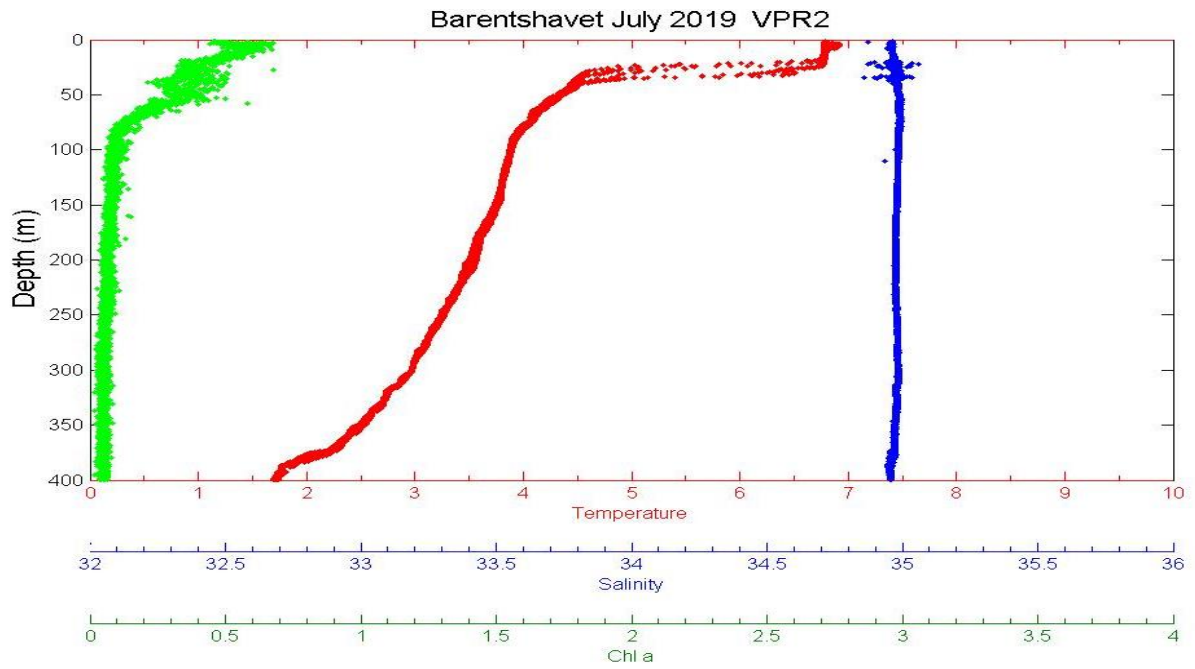
2019



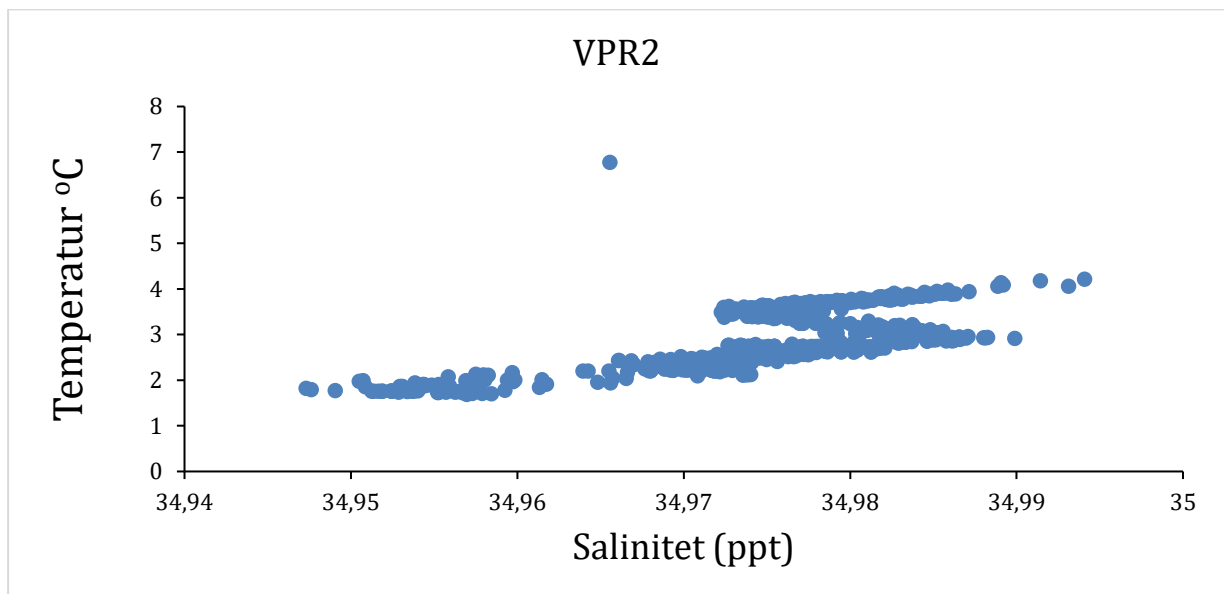
Appendiks Figur 1 CTD-profil fra Stasjon 1, 2019



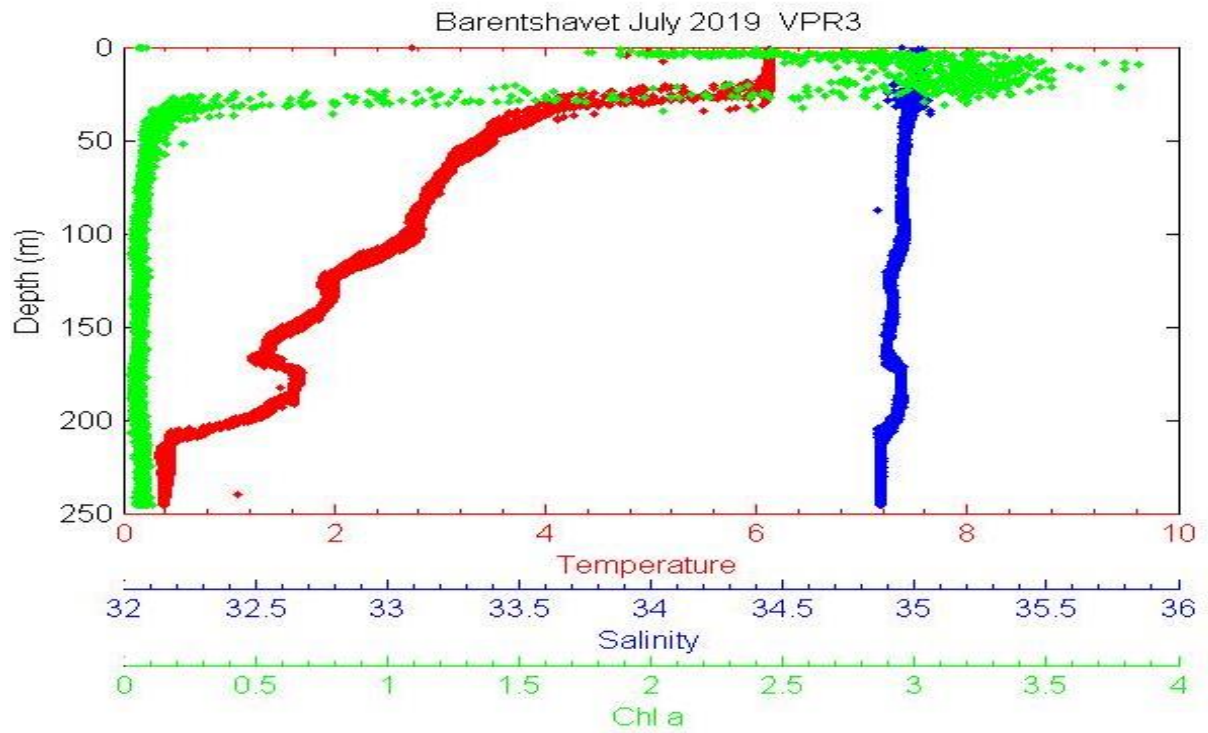
Appendiks Figur 2 Forhold mellom temperatur og salinitets, Stasjon 1, 2019.



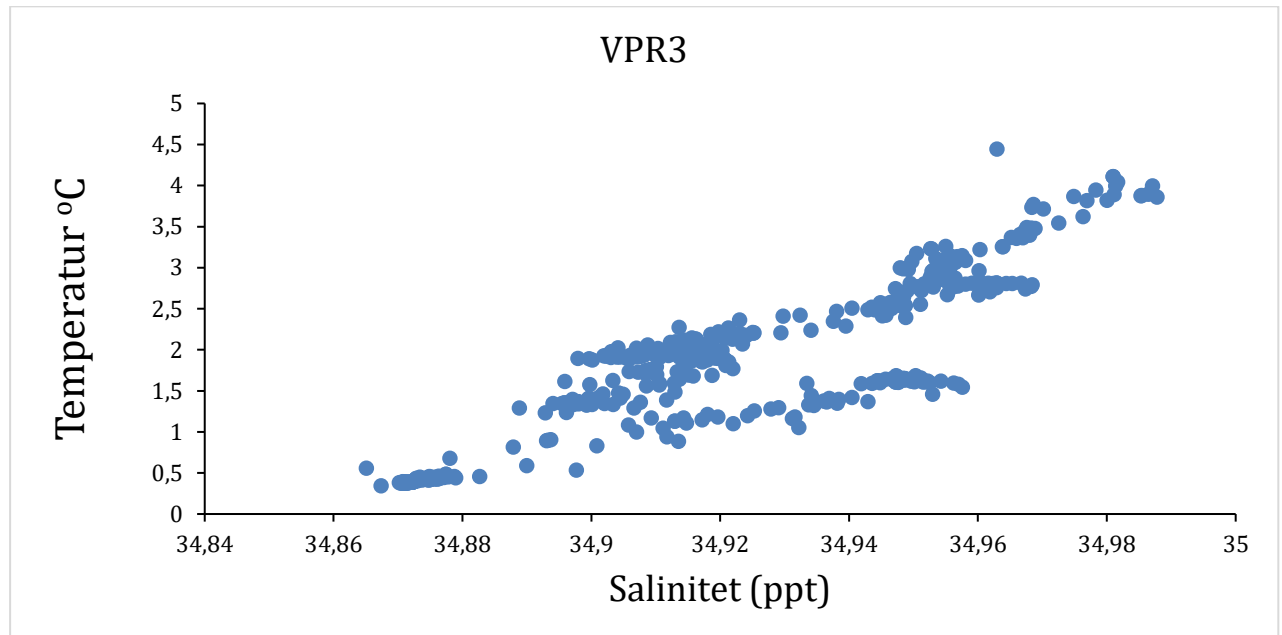
Appendiks Figur 3 CTD-profil fra Stasjon 2, 2019.



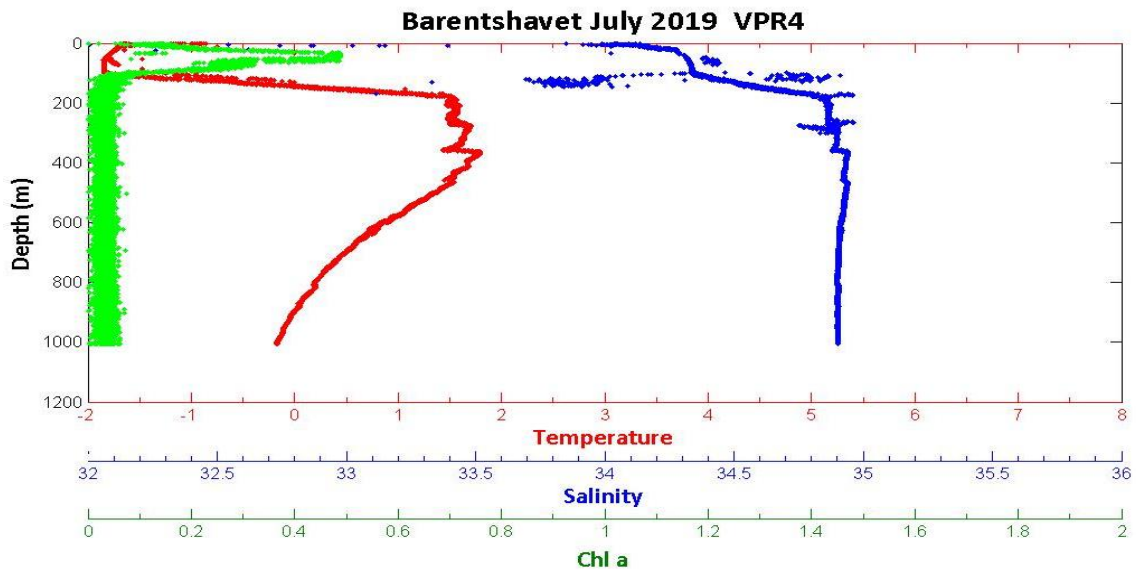
Appendiks Figur 4 Forhold mellom temperatur og salinitets, Stasjon 2, 2019.



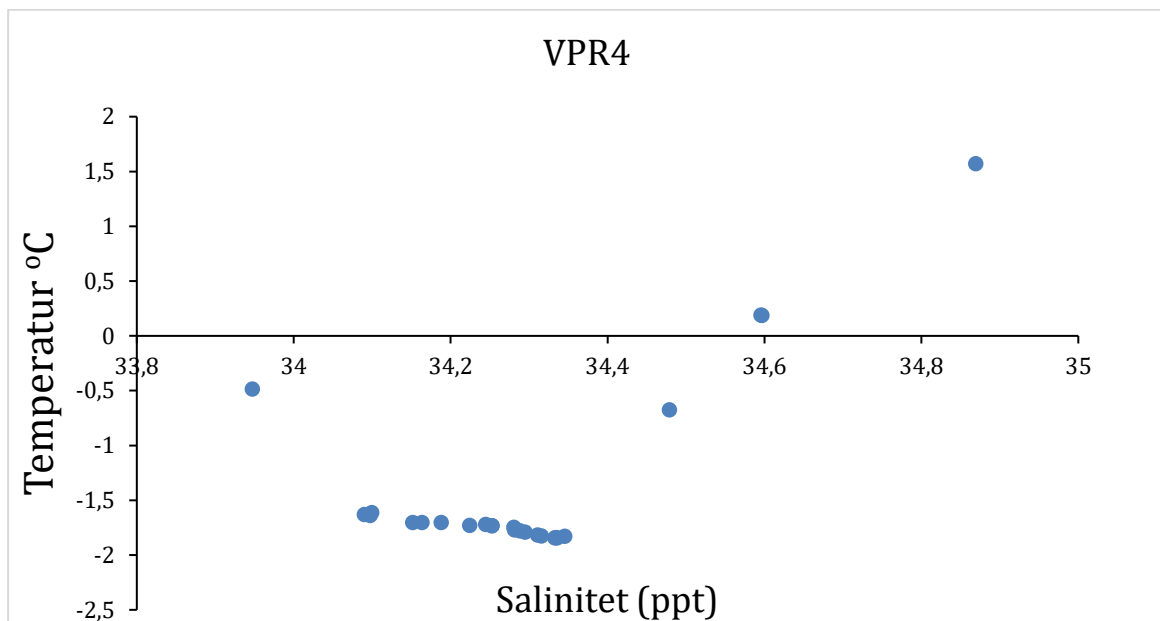
Appendiks Figur 5 CTD-profil fra Stasjon 3, 2019.



Appendiks Figur 6 Forhold mellom temperatur og salinitets, Stasjon 3, 2019.

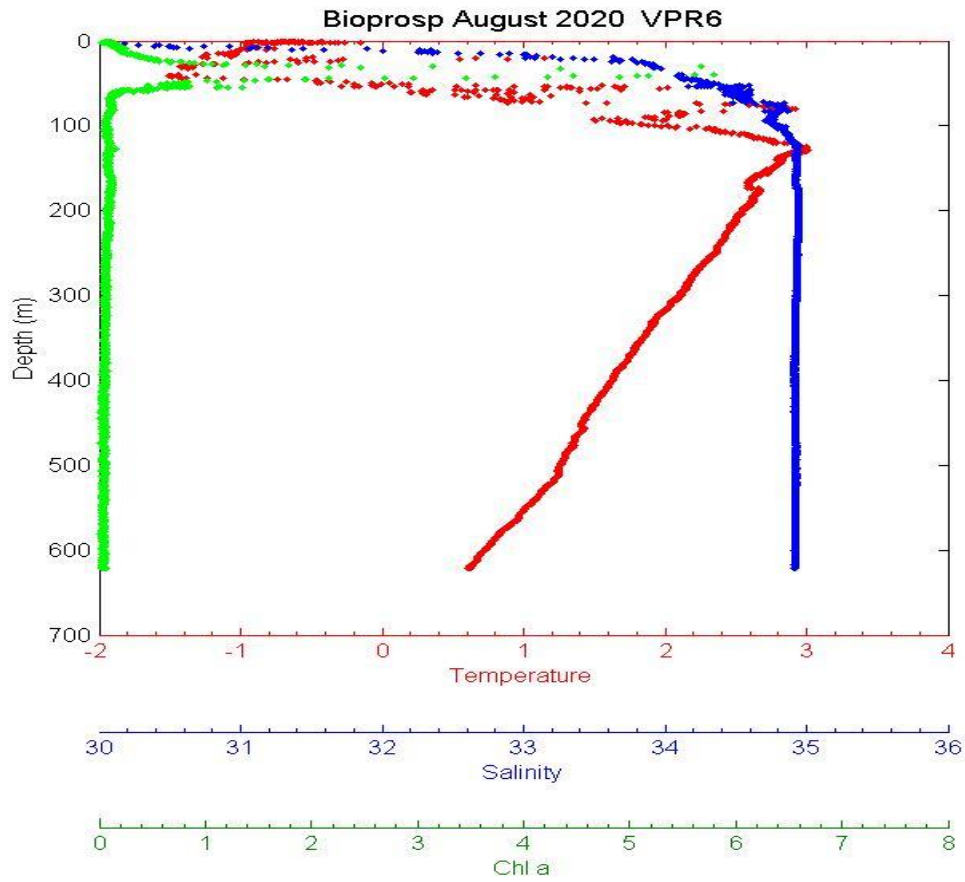


Appendiks Figur 7 CTD-profil fra Is-stasjon 2, 2019.

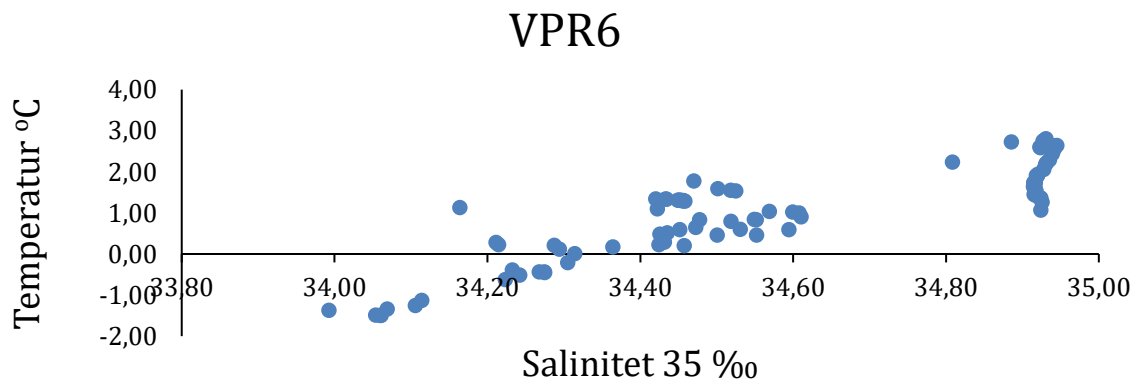


Appendiks Figur 8 Forhold mellom temperatur og salinitets, Is-stasjon 1, 2019.

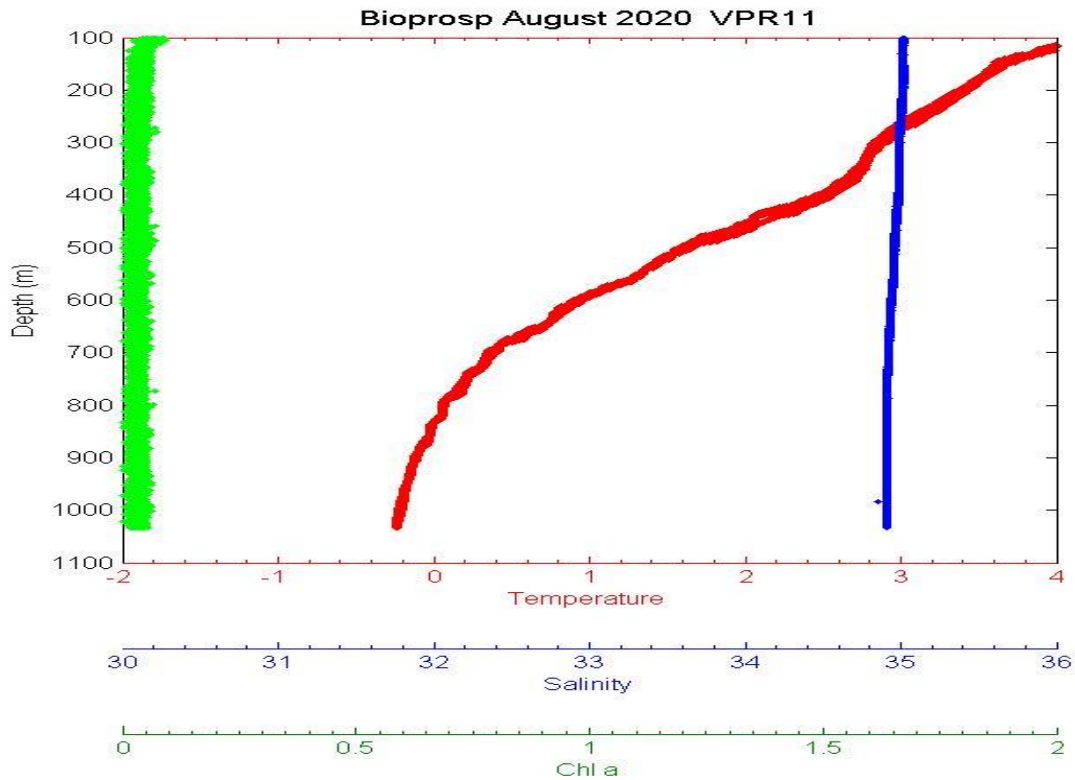
2020



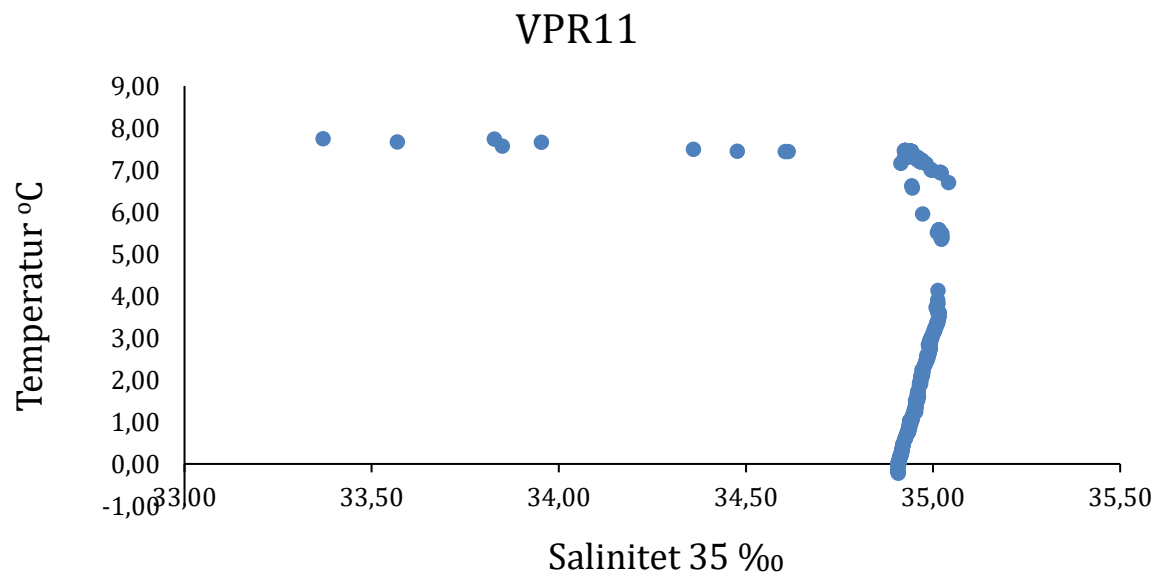
Appendiks Figur 9 CTD-figur for super stasjon 3, 2020.



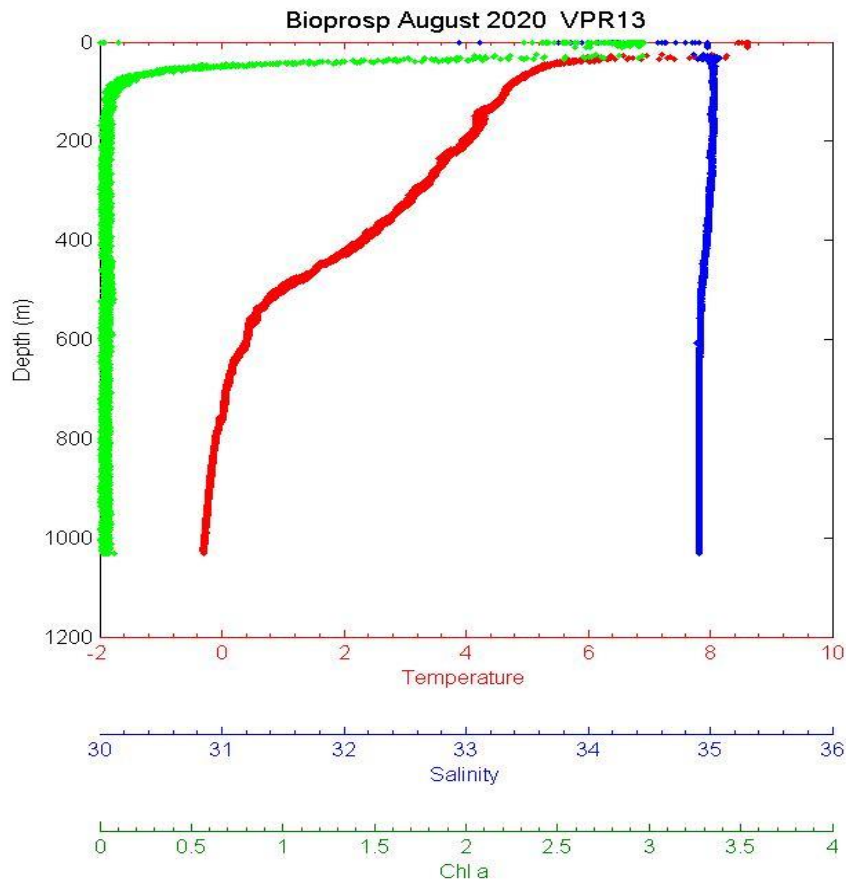
Appendiks Figur 10 Forholdet mellom temperatur og salinitet, Super stasjon 3, 2020.



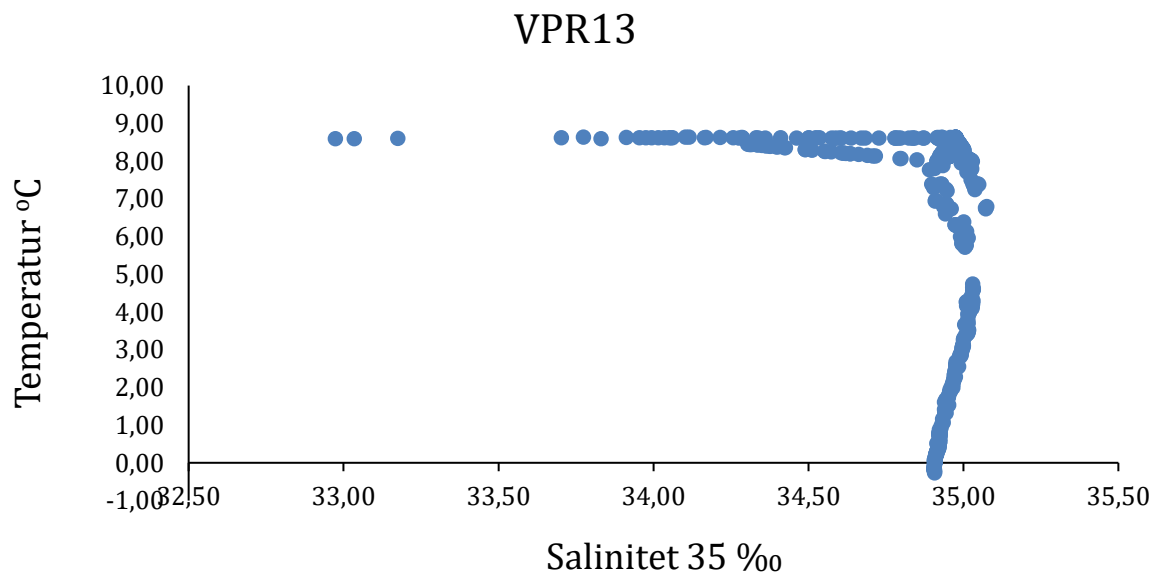
Appendiks Figur 11 CTD-figur for super stasjon 15, 2020. *0-100m dybde mangler data.



Appendiks Figur 12 Forholdet mellom temperatur og salinitets, Super stasjon 24, 2020



Appendiks Figur 13 CTD-figur for Super stasjon 24, 2020.

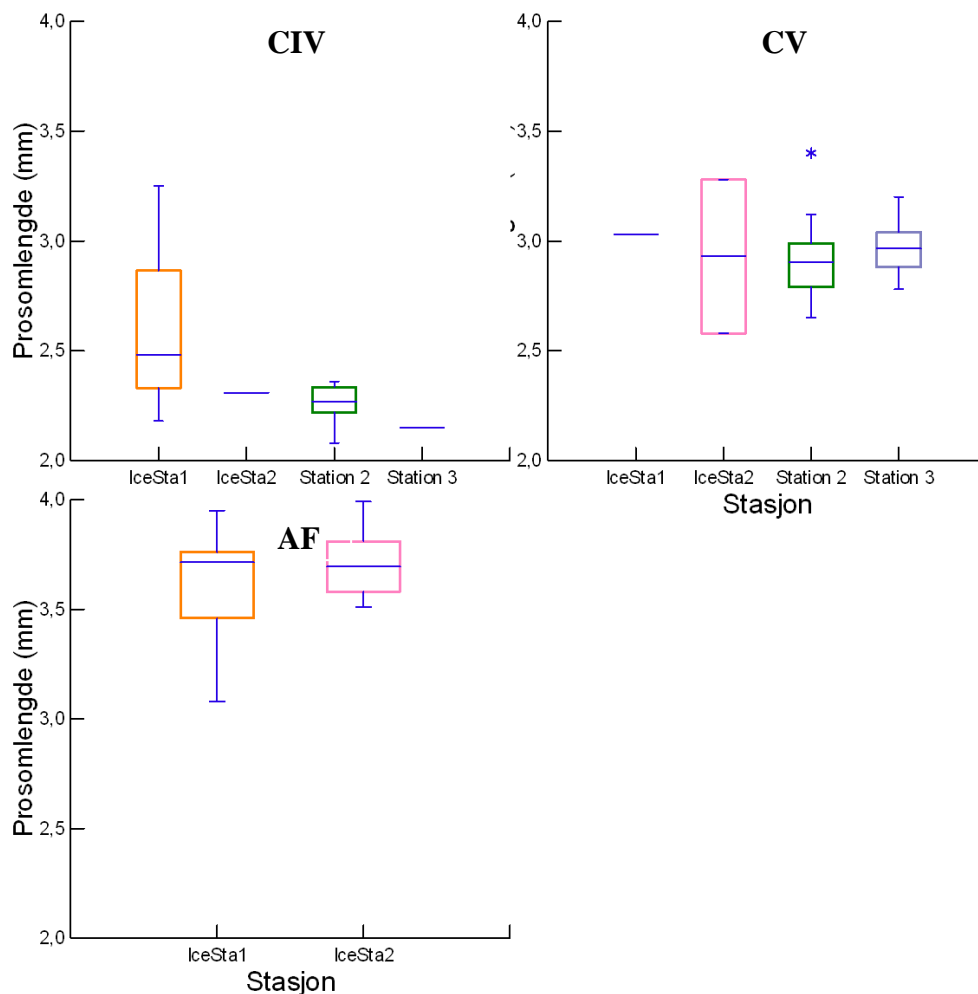


Appendiks Figur 14 Forholdet mellom temperatur og salinitets, Super stasjon 24, 2019.

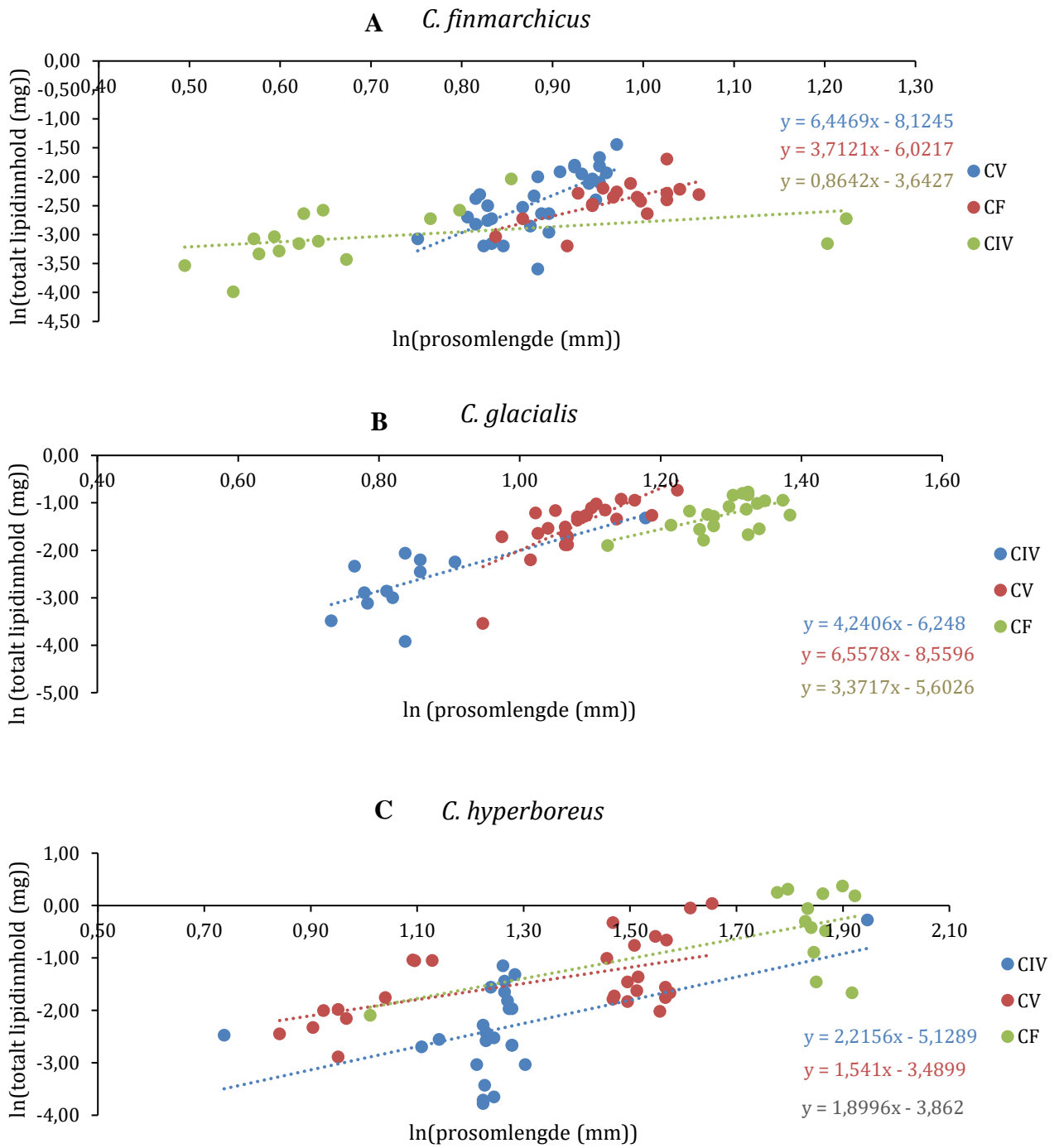
6.2 Totalt lipidinnhold, prosomlengde og kondisjon

Appendiks Tabell 1 Resultat fra Kruskal-Wallis-analyser som sammenligner total lipidinnhold, prosomlengde og relativ kondisjonsfaktor (Krel) mellom prøve-takingsstasjoner fra 2019. Stadiene CIV-AF for *C. finmarchicus*, *C. glacialis* og *C. hyperboreus* er presentert. Analyser som viste forskjell mellom stasjonene er uthevet. df= Degree of freedom.

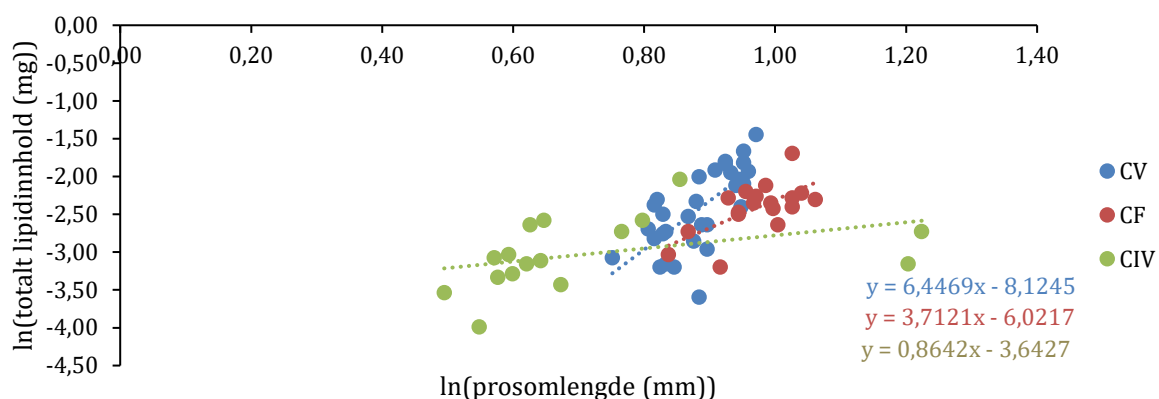
	Stadie	Totalt lipidinnhold			Prosomlengde			Krel		
		Chi-Square	p-verdi	df	Chi-Square	p-verdi	df	Chi-Square	p-verdi	df
<i>C. finmarchicus</i>	CIV	0.006	>0.05	1	3.630	>0.05	1	0,227	>0,05	1,00
	CV	3.902	>0.05	2	5.630	>0.05	3	5,884	>0,05	3,00
	AF	0.0032	>0.05	2	1.005	>0.05	2	0,505	>0,05	2,00
<i>C. glacialis</i>	CIV	3.652	>0.05	3	2.837	>0.05	3	2,51	>0,05	2,00
	CV	5.164	>0.05	3	0.596	>0.05	1	7,489	<0,05	3,00
	AF	1.120	>0.05	1	0.281	>0.05	1	2,286	>0,05	1,00
<i>C. hyperboreus</i>	CIV	15.280	<0.05	2	2.566	>0.05	2	14.465	<0.05	2,00
	CV	3.764	>0.05	3	11.608	<0.05	3	6,055	>0.05	3,00
	AF	1.154	>0.05	1	0.185	>0.05	1	1,411	>0.05	2,00



Appendiks Figur 15 Prosomlengde (mm) fordelt på prøvetakings-stasjon 2019 for *C. glacialis*. Øvre og nedre boks-nivå indikerer 25 % og 75 % kvartiler. Strek i midten av boksen indikerer median. Øvre og nedre utstikker indikerer kvartilgruppe 1 og 4. Uteliggere er presentert som punkter.



Appendiks Figur 16 Lineære modeller tilpasset ln-transformert totalt lipidinnhold (mg) og prososlengde (mm) data for CIV-AF, fordelt på genetisk artsbestemte A) *C. finmarchicus*, B) *C. glacialis* og C) *C. hyperboreus* innsamlet med WP-2 håv i 2019. Linje representerer lineær regresjonslinje for ulike stadier, og likning til regresjonslikningene er presentert i figuren.



Appendiks Figur 17 Lineære regresjonslinjer tilpasset ln-transformert totalt lipidnivå og prosomlengde data for genetisk artsbestemt CIV-AF C. finmarchicus innsamlet med WP-2 håv i 2020. Linje representerer lineær regresjonslinje for ulike stadier, og likning til regresjonslikningene er presentert i figuren..

Appendiks Tabell 2 Oversikt over a og b parameter kalkulert for CIV-AF stadier for C. finmarchicus, C. glacialis og C. hyperboreus fra 2019 og 2020. a og b parameterne er hentet fra vekt-lengde likningen $W=aL^b$, og er beregnet fra lineær regresjonslikning til ln-transformert totalt lipidinnhold og prosomlengde. Parameter a var kalkulert som $e^{\text{konstantledd}}$ og b som stigningstallet til de lineære regresjonslikningene.

2019	Stadium	a	b
<i>C. finmarchicus</i>	CIV	0,0262	0,86
	CV	0,0003	6,45
	AF	0,0024	3,71
<i>C. glacialis</i>	CIV	0,0019	4,24
	CV	0,0002	6,56
	AF	0,0037	3,37
<i>C. hyperboreus</i>	CIV	0,0059	2,22
	CV	0,0305	1,54
	AF	0,0210	1,90
2020			
<i>C. finmarchicus</i>	CV	0,0205	2,42
	AF	0,0023	4,15

