HELSINGFORS UNIVERSITET

Tulpanmedusor (*Aglantha digitale*) och pilmaskar (Chaetognatha) från Arktis uppvisar inte ljuskänsligt beteende i samband med kortvariga stimuli

En analys av videomaterial från beteendeexperiment med två djurplanktontaxa från Svalbard

Magisteravhandling
Magisterprogrammet i neurovetenskap
Studieinriktning Neurovetenskap

Författare:
Helene Helo

Handledare:
FD Martta Viljanen
FD Sanna Majaneva

27.5.2025
Helsingfors

Arbetets namn: Tulpanmedusor (*Aglantha digitale*) och pilmaskar (Chaetognatha) från Arktis uppvisar inte ljuskänsligt beteende i samband med kortvariga stimuli

Författare: Helene Helo

Månad och år: maj 2025

Sidantal: 105

Nyckelord: djurplanktons fotobiologi, arktisk fotoekologi, arktiska djurplankton, *Aglantha digitale*, tulpanmedusa, Chaetognatha, pilmask, experimentell sinnesbiologi, automatiserad videoanalys

Sammandrag:

Att leva i arktiska hav, där ljusmiljön varierar från konstant dag under sommaren till konstant natt under vintern, ställer höga krav på djurplanktons förmåga att dra nytta av ljuset i omgivningen. Tidigare studier har visat att en del arktiska djurplanktonarter har mycket hög känslighet för ljus, vilket kan möjliggöra att de uppfattar skillnader i ljusets intensitet även under polarnatten. Många djurplanktonarter har även förmågan att reagera på snabba ändringar i ljusets intensitet. Eftersom mänsklig verksamhet och konstgjord belysning förväntas öka på arktiska havsområden finns det ett stort behov av kunskap om hur ändringar i ljusmiljön påverkar arktiska arter. Genom att analysera videomaterial från tidigare beteendeexperiment undersöker jag hur snabba ändringar i ljusets intensitet påverkar två arktiska djurplanktontaxa, tulpanmedusan (*Aglantha digitale*) och pilmaskar (Chaetognatha). Jag använder mig av SLEAP, ett djupinlärningsbaserat program, för att underlätta spårandet av planktonindividernas rörelser under experimenten. För att kartlägga djurens möjliga ljuskänsliga beteenden undersöker jag ifall att tända eller släcka vita LED-ljusstimuli av olika intensiteter har en inverkan på avlagd sträcka, topphastighet eller rörelse mot eller bort från ljuskällan. Jag undersöker också i vilken ställning individen befinner sig i förhållandet till ljuskällan i slutet av behandlingarna samt ifall ändringar i ljusets intensitet påverkar andelen rörliga individer. Resultaten i detta avhandlingsarbete tyder på att tulpanmedusor inte kan uppfatta snabba ändringar i ljusets intensitet, vilket stämmer överens med tidigare forskning. Pilmaskarna i experimentet uppvisar inte heller en entydig eller konsekvent respons till ändringar i ljusets intensitet, fastän tidigare forskning i pilmaskar har funnit snabba reaktioner på minskningar i ljusets intensitet. Jag diskuterar möjliga orsaker till resultaten och föreslår riktlinjer för fortsatt forskning i dessa arktiska arters ljusbiologi.

Innehållsförteckning

1 Inledning 1

1.1 Förflyttning mellan olika djup under ett dygn och olika årstider tyder på att djurplanktonarter kan använda sig av ändringar i mängden ljus för att styra sitt beteende – möjligtvis även under polarnatten i Arktis 1

1.2 Med beteendeexperiment kan enskilda djurplanktonarters känslighet för ljusstimuli av olika slag redas ut 3

1.3 Såväl biologiska faktorer som ljusets olika egenskaper formar djurplanktons beteende och ljuskänsliga system 4

1.4 Introduktion till två köttätande djurplanktontaxa från Arktis – beteende och relevant sinnesbiologi 6

1.4.1 Tulpanmedusan (*Aglantha digitale*) 6

1.4.2 Pilmaskar (Chaetognatha) 7

1.5 Forskningsfrågor och mål för avhandlingen 9

2 Material och metoder 11

2.1 Djuren och beteendeexperimenten 11

2.2 Behandling av bilddata 12

2.3 Dataanalys och statistisk analys 15

2.3.1 Statistisk analys: *Aglantha digitale* 17

2.3.2 Statistisk analys: Chaetognatha 18

3 Resultat 20

3.1 *Aglantha digitale* 20

3.1.1 Kvalitativa observationer 20

3.1.2 Kvantitativa resultat 21

3.2 Chaetognatha 32

3.2.1 Kvalitativa observationer 32

3.2.2 Kvantitativa resultat 34

3.3 Kvalitativ och kvantitativ jämförelse av taxa 44

4 Diskussion 46

4.1 Inget entydigt ljuskänsligt beteende hos tulpanmedusorna och pilmaskarna i experimentet – varför och vad näst? 46

4.1.1 Tulpanmedusorna betedde sig som förväntat, pilmaskarna överraskade; resultaten kan förklaras av både biologiska och tekniska faktorer 46
4.1.2 Felkällor kopplade specifikt till de analysmetoder jag använde 49
4.1.3 Fortsatt experimentell forskning kan bygga på den här undersökningen 51
4.2 Slutsatser 51
4.3 Forskningsetik 53
4.4 Tack 53
4.5 CSC 54
4.6 Användning av artificiell intelligens 54
Källförteckning 55
Bilagor 65
Bilaga A. Metoder 65
Bilaga B. Jupyter Notebook-skript för omvandling av hdf5-filer till csv-filer och för preliminär visualisering, *Aglantha digitale* 69
Bilaga C. Jupyter Notebook-skript för omvandling av hdf5-filer till csv-filer och för preliminär visualisering, Chaetognatha 75
Bilaga D. Jupyter Notebook-skript för behandling och statistisk analys av data, exempel: *Aglantha digitale* 80
Bilaga E. Resultat, *Aglantha digitale* 92
Bilaga F. Resultat, Chaetognatha 97

1 Inledning

1.1 Förflyttning mellan olika djup under ett dygn och olika årstider tyder på att djurplanktonarter kan använda sig av ändringar i mängden ljus för att styra sitt beteende – möjligtvis även under polarnatten i Arktis

Ändringar i ljusförhållanden hör till de viktigaste tidgivarna för dygnsrytm och olika biologiska processer i naturen. I havens djurplanktonsamhällen anses ändringar i mängden ljus under dygnet bidra till bland annat en synkroniserad daglig rörelse mellan ytvatten och djupare vatten, då djurplankton oftast flyttar sig mot djupet under dagen, förmodligen för att undvika seende rovdjur, och närmare ytan under natten, förmodligen för att dra nytta av den stora mängden växtplankton vid ytan (DVM, *diel vertical migration*) (Brierley, 2014). Den massvisa rörelsen av djurplankton som äter fotosyntetiserande växtplankton vid ytan och utsöndrar kol i djupare vatten beräknas bidra starkt till att förflytta kol från atmosfären till havets djup – den så kallade biologiska pumpen (Brierley, 2014). Djurplanktonpopulationernas rörelse mellan olika djup kan även påverka beteendet hos många dykande ryggradsdjur (Hays, 2003). Djurplankton utgör alltså en oumbärligt viktig del av havens näringsvävar och kolets kretslopp. Under vilka omständigheter och på vilket sätt ändringar i mängden ljus styr beteendet hos djurplankton är ett aktivt och mångsidigt forskningsområde (se t.ex. Hobbs m.fl., 2021; Verasztó m.fl., 2018; Last m.fl., 2016).

En intressant fråga inom ämnet är vad som händer nära polerna, det vill säga i miljöer där mängden ljus och dagsljusets periodicitet växlar märkbart mellan olika årstider, till och med från en period av konstant dag till en period av konstant natt. Fältstudier i arktiska djurplanktonarters ljusbiologi har koncentrerat sig på att undersöka DVM och årstidsvariationer. Även om mängden ljus varierar väldigt lite under ett dygn på sommaren i Arktis (Berge m.fl., 2020a), har studier visat att det i arktiska djurplanktonsamhällen förekommer svaga synkroniserade samt osynkroniserade rörelsecykler under sommaren (Wallace m.fl., 2010) och svag synkroniserad rörelse eller synkroniserad rörelse av mindre amplitud till och med under polarnatten, en tid vi människor uppfattar som konstant mörker, men då de relativa ändringarna i mängden ljus är större än under midsommaren (Berge m.fl., 2009; Berge m.fl., 2020a). Ljus från solen som reflekteras från atmosfären då solen inte stiger över horisonten (Cohen m.fl., 2015) eller månljus och norrsken (Last m.fl., 2016; Båtnes m.fl., 2015) kan också fungera som tidgivare under polarnatten. Det finns

dock även relativt nya studier som inte upptäckt en tydlig DVM-signal under polarnatten (se till exempel Grenvald m.fl., 2016). Dessa observationer tyder på att arktiska planktonarter kan ha hög känslighet för ljus och på att olika faktorer inklusive årstiden, tiden på dygnet och till och med artificiella ljuskällor kan ha en betydande effekt på deras beteende, men också på att ämnet fortfarande kräver mera forskning.

Växlingen i mängden ljus under olika årstider har en inverkan på vilket djup en djurplanktonpopulation befinner sig på (Hays, 2003; Berge m.fl., 2020a; Hobbs m.fl., 2021). Att arktiska växtplanktonätande djurplanktonpopulationer stiger till ytvatten innan algblomningarna börjar på våren och att de sjunker mot djupare vatten då det ännu finns rikligt med föda nära ytan tyder på att andra faktorer än tillgång till föda – som temperaturen eller risken att bli uppäten av en visuellt jagande predator, som alltså använder sig av ljuset i miljön – kan påverka på vilket djup djurplanktonpopulationer befinner sig (Bandara m.fl., 2016).

Det arktiska området förändras i och med att klimatet blir varmare. Då havsisen krymper förväntas mängden mänsklig verksamhet, som fiske och utvinning av fossila bränslen, öka på området (Jaskólski, 2021). Ett varmare Arktis med mindre is och mera dagsljus som når vattnet samt en ökad mängd artificiellt ljus från fartyg kan ha en drastisk effekt på planktonsamhällena i arktiska hav. Till exempel visade Berge m.fl. (2020b) att vanlig arbetsbelysning på ett skepp kan påverka beteendet hos arktiska fisk- och planktonsamhällen ner till ett djup på 200 meter. Mindre is och mera dagsljus kan leda till en effektivare biologisk pump och mera fisk i arktiska vatten (Berge m.fl., 2009; Brierley, 2014). Ändringar i ljusmiljön kan dock leda till störningar i de biologiska processer som är beroende av en viss dygnsrytm och kan därmed vara ett hot för biodiversiteten (Hölker m.fl., 2010).

Plankton utgör en livsviktig del av näringsväven också kring nordpolen, och till exempel är hoppkräftasläktet *Calanus*, som möjligtvis utför DVM även under polarnatten, en viktig födokälla för bland annat fiskar och andra djurplanktonarter (se t.ex. Falk-Petersen m.fl., 2007; Båtnes m.fl., 2015). Att förstå arktiska djurplanktonarters beteende i förhållande till ändringar i mängden ljus är intressant såväl från en sinnesbiologisk som en ekologisk synvinkel, och att förstå planktonsamhällen i detalj kräver forskning på artnivå.

1.2 Med beteendeexperiment kan enskilda djurplanktonarters känslighet för ljusstimuli av olika slag redas ut

En storhet som allmänt mäts i fotoekologiska fältstudier med plankton och manipuleras i experiment är irradians. Irradians är mängden fotoner som en yta tar emot per tidsenhet och mäts oftast antingen i enheten W m^{-2} eller i μmol (fotoner) m^{-2} s^{-1} (Cohen m.fl., 2020). Värdet beräknas ofta för PAR-våglängdsområdet (*photosyntetically active radiation*), som innefattar ljus av de våglängder som möjliggör fotosyntes och, hos många arter, syn (400–700 nm) (Cohen m.fl., 2020). Studier som undersöker ljusets inverkan på djurplanktons beteende kan dock även fokusera på irradiansvärden för ljus av andra våglängdsintervall, som till exempel endast blått ljus (se t.ex. Båtnes m.fl., 2015). Vid havsytan i Kongsfjorden i Svalbard, till exempel, är det maximala PAR-irradiansvärdet cirka 1200 μmol fotoner m^{-2} s^{-1} under den ljusaste tiden vid midsommar och cirka 1 μmol fotoner m^{-2} s^{-1} under den mörkaste tiden av polarnatten (Cohen m.fl., 2020). Märk väl att nära nordpolen har irradiansvärden en spridning över flera storleksklasser, vilket skapar en speciellt utmanande ljusmiljö för organismer som kan utnyttja ljus.

I beteendeexperiment har djurplankton uppvisat diverse sätt att reagera på ljusstimuli, och det finns skillnader mellan arter och mellan kön och utvecklingsstadier inom samma art. Till exempel har såväl negativ som positiv fototaxis påvisats hos olika arter av hoppkräftor (Ma & Johnson, 2017). Förutom relativt långsamma beteenden, som att flytta sig mellan olika djup under ett dygn eller under olika årstider, uppvisar många djurplanktonarter även snabba ändringar i beteendet i samband med ändringar i ljuset i omgivningen (bl.a. Singla, 1974; Goto & Yoshida, 1981; Goto & Yoshida, 1983; Viljanen m.fl., 2024a (förbereds)). Till exempel påbörjar hydromedusor i släktet *Bougainvillia* en simrörelse några sekunder efter att ljus av våglängder mellan 446 och 625 nm släcks, en så kallad ”*off-response*” (Singla, 1974).

Också arktiska arter har studerats experimentellt: Båtnes m.fl. (2015) visade med laboratorieexperiment att hoppkräftor i släktet *Calanus* från Svalbard uppvisar ett negativt fototaktiskt beteende och att responsen aktiveras av väldigt låga ljusnivåer – till exempel $0{,}05 * 10^{-6}$ μmol fotoner m^{-2} s^{-1} för blått ljus, något som motsvarar högst 0,5 % av mängden ljus vid vattenytan under polarnatten. De kom även fram till att det är möjligt att djuren kan uppfatta månljus ner till ett djup på 120–170 m, vilket tyder på att naturlig DVM kan styras även av andra ljuskällor då märkbara variationer i direkt solljus fattas.

Miljeteig m.fl. (2014) studerade effekten av vitt ljus på beteendet hos *C. finmarchicus* och fann att honor och yngre individer uppvisade negativ fototaxis, medan hannar rörde sig mot ljuskällan. Viljanen m.fl. (2024a, förbereds) utförde en liknande studie med skilda experiment för olika arter av hoppkräftor som fångats på olika havsområden och under olika årstider. De använde kortare stimulusperioder (10 sekunder) än Båtnes m.fl. och Miljeteig m.fl. (10 minuter) och fann betydligt högre tröskelvärden (1,4 * 10^{-2} µmol fotoner m^{-2} s^{-1}) för respons än Båtnes m.fl. och Miljeteig m.fl. I och med att relativt plötsliga ändringar i mängden ljus kan påverka djurplankton och att till exempel passerande fartyg kan tänkas vara en källa till kraftiga och plötsliga ändringar i ljusets intensitet i arktiska havsområden är det relevant att även forska i arktiska djurplanktons reaktioner till kortvariga ljusstimuli. Forskning i olika arter är också viktigt, eftersom många olika faktorer kan påverka hur ett plankton reagerar på ljus.

1.3 Såväl biologiska faktorer som ljusets olika egenskaper formar djurplanktons beteende och ljuskänsliga system

Djurplankton är en väldigt heterogen organismgrupp bestående av bland annat kräftdjur, maneter av olika slag, ringmaskar och pilmaskar, och inom gruppen finns diverse ljuskänsliga system samt olika fotoreceptorer och opsiner. Systemen varierar från relativt enkla, dygnsrytmskopplade signaleringsrutter till välutvecklade facettögon och komplicerade visuella nervsystem. Till exempel har planktiska larvstadier av olika havslevande kräftdjur oftast både enkla frontala ögon (”naupliusögon”), som består av tre synceller, och facettögon av varierande komplexitet med projektioner till välutvecklade visuella neuropiler, och larvernas visuella pigment och pigmentens absorbansspektrum kan vara anpassade till det öppna vattnet som larverna lever i och skilja sig från vuxna individers motsvarande strukturer (Cronin m.fl., 2017). De tidigare nämnda hoppkräftorna har naupliusögon och dessutom ljuskänsliga strukturer, så kallade Gicklhorns organ, på bägge sidorna om huvudet, och dessa organ kan, trots att de är enkla och rudimentära, vara homologa till facettögon (Frase & Richter, 2020). Inom de hydrozoiska nässeldjuren finns flera små maneter (se t.ex. Colin m.fl., 2003), och medan nässeldjurs visuella system varierar från enkla ljuskänsliga fläckar till invecklade kameraögon med lins och näthinna, har de flesta små hydrozoer enkla ljuskänsliga fläckar eller små punktögon som består av en gropliknande struktur med synceller, med eller utan lins (översikt av Martin, 2002). Den stora mångfalden av ljuskänsliga system och ljuskänsliga beteenden – såväl långsamma som snabba – hos olika arter tyder på att komparativ och experimentell

forskning i olika djurplanktons sinnesbiologi och beteende kan bidra till ökad förståelse av hur djurplanktonarter reagerar på och drar nytta av ljus i sin omgivning på ett allmänt plan.

Ett exempel på en undersökning som elegant kopplade ihop ett ljuskänsligt nervcellssystem i en djurplanktonart med adaptivt ljuskänsligt beteende är Tosches m.fl. (2014) ringmaskstudie. Tosches m.fl. visade att hjärnceller i unga larver av den havslevande ringmaskarten *Platynereis dumerilii* samtidigt uttrycker gener som kodar för c-opsiner, kryptokromgener, dygnsrytmsrelaterade gener och gener som markerar melatoninproduktion i den dorsala delen av hjärnan och i ciliara fotoreceptorer. Vidare kom de fram till att melatoninsignalering, som delvis kontrolleras av ljus i omgivningen, styr en grupp kolinerga motorneuroner som kontrollerar simciliers aktivitet så att cilierna står stilla oftare och under längre perioder under natten, vilket kan leda till att individerna sjunker mot djupet under natten. De drog slutsatsen att detta kan vara mekanismen som styr larvernas DVM-beteende. Intressant nog har dessa larver, likt några andra havslevande enkla djur, förutom ciliara fotoreceptorer även rabdomera receptorer: Verasztó m.fl. (2018) forskade vidare i de olika receptorerna hos *Platynereis dumerilii* och visade att de ciliara receptorerna aktiveras av UV-ljus men inhiberas av blågrönt ljus, vilket leder till att starkt ultraviolett ljus nära havsytan leder till ett sjunkande beteende, medan blågrönt ljus i djupare vatten inhiberar detta beteende. Det var sedan tidigare känt att rabdomera synceller i djurets ögon (med r-opsin) var känsliga för både UV-ljus och för ljus av längre våglängder, och att aktiveringen av dem leder till positiv fototaxis. De kom fram till att förhållandet mellan mängden UV-ljus och blått ljus är avgörande för i vilken riktning larven simmar, att detta styr på vilket djup djuret befinner sig och att det finns kopplingar mellan dessa två receptorsystem som kan möjliggöra att det c-opsinkopplade systemet slår över det r-opsinkopplade systemet när UV-ljuset blir för starkt. Dessa studier illustrerar å ena sidan hur enkla signaleringsrutter kan ge upphov till effektiva beteenden och å andra sidan hur många olika faktorer, som en arts evolutionshistoria, individens utvecklingsstadium och ljusets olika egenskaper, kan forma ljuskänsliga beteenden. De binder också ihop neurobiologisk, etologisk och ekologisk forskning, forskningsområden som behövs för att ta reda på vilka faktorer påverkar ljuskänsligt beteende.

1.4 Introduktion till två köttätande djurplanktontaxa från Arktis – beteende och relevant sinnesbiologi

1.4.1 Tulpanmedusan (*Aglantha digitale*)

Aglantha digitale, tulpanmedusan, är ett 10–22 mm långt (översikt av Abarientos & Nunez, 2013) nässeldjur i klassen Hydrozoa (se t.ex. Schuchert, 2024). Arten förekommer allmänt i nästan hela Arktis, och i och med klimatförändringen förväntas den få en ännu större utspridning på nordliga havsområden (Pantiukhin m.fl., 2024). *A. digitale* kan utgöra föda för till exempel makrill (Runge m.fl., 1987), och den finnes på olika djup från några tiotals meter till tusentals meters djup (Pantiukhin m.fl., 2024). Undersökningar i Vita havet har visat att populationer håller sig huvudsakligen till relativt grunda vatten (ner till 25 meters djup) under våren och sommaren och befinner sig djupare (minst 50 meter under vattenytan) under hösten och vintern (Pertsova m.fl., 2006). Bandara m.fl. (2016) undersökte årstidens effekt på den vertikala distributionen av olika djurplanktonpopulationer nära Svalbard och fann att populationer av *A. digitale* rör sig mot djupare vatten mellan augusti och oktober, men när och hur populationen rörde sig mot ytan förblev osäkert. Bandara m.fl. kunde inte heller pålitligt förknippa tulpanmedusans migration med rörelsen av hoppkräftor, som utgör föda för arten. Huruvida ljus påverkar tulpanmedusans vertikala distribution under dygnet eller under olika årstider är oklart, och omfattande forskning i artens ljuskänslighet fattas.

A. digitale är ett rovdjur och jagar sitt byte genom bakhållsjakt, det vill säga genom att passivt flyta i vattnet med tentaklerna utsträckta (Colin m.fl., 2003) för att sedan upptäcka bytet vid beröring och möjligen också med hjälp av kemoreceptorer (Mackie m.fl., 2003). Artens neuroanatomi och mekanoreceptorer samt elektrofysiologi och olika nervcellstyper med olika signalsubstanser är väl utforskade (bl.a. Singla, 1978; Singla, 1983; Mackie & Meech, 1995; Norekian & Moroz, 2020). Den uppvisar både en långsam simrörelse och en snabb, spurtande rörelse som förknippas med flykt; båda simsätten styrs av flera system av jätteaxoner (se t.ex. Singla, 1978; Norekian & Moroz, 2020). Arten är mycket känslig för vibrationer i sin omgivning och använder känslosinnet för att kunna fly från fara, men däremot verkar det som att fotoreceptorer och motsvarande delar av nervsystemet saknas helt (Norekian & Moroz, 2020). Trots detta har *A. digitale* observerats utföra DVM med en amplitud på upp till 100 meter (Arai & Fulton, 1973; Mills, 1982, hänvisade i Mills & Vogt, 1984). Det finns dessutom exempel på hydrozoer som har ljuskänsliga egenskaper även om

de inte har specialiserade synorgan: Musio m.fl. (2001) hittade ett rodopsin-liknande protein i sensoriska celler i det ljuskänsliga och relativt enkla djuret *Hydra vulgaris*.

1.4.2 Pilmaskar (Chaetognatha)

Pilmaskar (Chaetognatha) är allmänt och i stora mängder förekommande rovplankton. Pilmaskarna är hoppkräftornas huvudsakliga predatorer, och de utgör ofta den näst största gruppen i uppmätningar av djurplanktonbiomassa med en massa som motsvarar 10–30 % av hoppkräftornas massa (Müller m.fl., 2018). Likt tulpanmedusan har även pilmaskar ett välutvecklat känslosinne; de känner igen och attackerar sitt byte genom att med specialiserade receptorer känna av vibrationer som orsakas av simmande bytesdjur (Feigenbaum & Reeve, 1977; Saito & Kiørboe, 2001). I Arktis är de huvudsakliga arterna *Parasagitta elegans*, *Eukrohnia hamata* och *Pseudosagitta maxima*, varav de vanligaste är *P. elegans* och *E. hamata* (se t.ex. Patuła m.fl., 2023).

Till skillnad från tulpanmedusorna är dock pilmaskarnas ljuskänslighet välkänt. Pilmaskar har två ögon i vilka xenopsin-kodande gener uttrycks, och de uttrycker dessutom kryptokrom- och peropsinkodande gener i hjärnan (Wollesen m.fl., 2023). Ett öga består av en linslös grop med en pigmentcell i mitten och – intressant nog – receptorceller av en ciliar form som sträcker sig in i fördjupningar i pigmentcellen på gropens sidor (Eakin & Westfall, 1964; Goto & Yoshida, 1983). Antalet fördjupningar varierar mellan arter, men syncellernas projektioner i fördjupningarna på olika sidor träffas av olika mängder ljus, vilket kan utgöra grunden till djurets förmåga att bestämma ljuskällans position (Goto & Yoshida, 1983). Sweatt och Forward (1985a) undersökte en pilmaskarts känslighet för ljus av olika våglängder genom att jämföra fototaktiskt beteende hos pilmasken *Sagitta hispida* (nu *Ferosagitta hispida*, se WoRMS, 2025a) då pilmasken belystes med ljus av olika våglängder. De kom fram till att arten, som lever i blågröna vatten, är mest känslig för ljus med våglängden 500 nm, och att det fanns ett mindre maximum i den hypotetiska absorbansfunktionen för dess visuella pigment på cirka 600 nm.

DVM hos pilmaskar är allmänt förekommande och väldokumenterat, men varierar till och med mellan populationer av samma art: till exempel uppvisar många populationer av arten *Parasagitta elegans* tydlig DVM vars amplitud beror på utvecklingsstadium, årstid och plats – men studier i arktiska populationer har inte funnit DVM (Müller m.fl., 2018). Huruvida arktiska pilmaskar förflyttar sig mellan olika djup under olika årstider är oklart: varken Bandara m.fl. (2016) eller Grigor m.fl. (2014) kunde visa att årstiden skulle ha haft

en betydande eller entydig effekt på den vertikala distributionen av arktiska populationer av *P. elegans*, även om Grigor m.fl. fann att unga individer under några sommarmånader verkade befinna sig i grunda vatten för att sedan flytta sig mot djupet i augusti.

Pilmaskars ljuskänsliga beteende är ett brett utforskat ämne. Sweatt och Forward (1985b) visade i en kombinerad fält- och laboratoriestudie att pilmasken *Ferosagitta hispida* (i Västatlanten) utför DVM och att en minskning av mängden ljus aktiverar en uppåtriktad simrörelse (mot ljuskällan). Intressant nog drog de slutsatsen att *F. hispida* inte uppvisar fototaxis, utan att det är fråga om en slags ljusaktiverad geotaxis med ett tröskelvärde på $10^{16,7}$ fotoner (cirka 8,3 * 10^{-2} μmol fotoner) m^{-2} s^{-1}, under vilket djuren börjar simma uppåt. Pearre (1973) kom fram till att *Sagitta elegans* (nu *Parasagitta elegans*, se WoRMS, 2025b) i nordvästra Atlanten uppvisar en kombination av geo- och fototaxis, där positiv fototaxis (mot ytan) tas över av positiv geotaxis (mot bottnen) då ljusets intensitet blir tillräckligt hög, samt att individer rör sig mot ljuskällan, det vill säga är positivt fototaktiska, i en horisontell bassäng.

Ett ”hoppande och sjunkande” positivt fototaktiskt simmande i en horisontell bassäng samt ett snabbt simmande mot en ljuskälla eller mot den starkare av två ljuskällor då maskarna belystes i 5–10 minuter och sedan utsattes för en mekanisk störning eller en minskning i ljusets intensitet förekom i experiment med pilmasken *Sagitta crassa* (nu *Aidanosagitta crassa*, se WoRMS, 2025c) (Goto & Yoshida, 1981). Goto och Yoshida observerade att ju längre pilmaskarna utsattes för ljus, desto mindre var minskningen i ljuset som krävdes för att pilmaskarna skulle reagera, ju större minskningen i ljusets intensitet var, desto kortare tid behövde maskarna ha utsatts för ljus före det släcktes för att reagera, och ju längre maskarna belystes före en mekanisk störning, desto flera individer vände sig mot ljuskällan efter störningen. Det ”hoppande och sjunkande” simmandet mot ljuskällan var relativt långsamt, och det tog flera minuter för individerna att simma en sträcka på 20 cm, medan det snabba beteendet bestod av att efter minskningen i intensitet vända sig mot ljuskällan på under 0,3 sekunder och sedan simma snabbt mot den (med en hastighet på över 14 cm/s). Då minskningen i intensitet var 90 % räckte det med belysningsperioder på under 10 sekunder för att få fram det snabba beteendet. Senare försök med samma pilmaskart visade att det räckte att ett av två ögon fungerade för att masken skulle reagera på ljus på samma sätt som individer med båda ögonen intakta, men om båda ögonen förstördes försvann förmågan att simma

fototaktiskt, alltså var det fototaktiska beteendet beroende av synceller i ögonen (Goto & Yoshida, 1983).

Både tulpanmedusor och pilmaskar är mjuka och små djur och svårare att behandla, förvara och använda i experiment än till exempel kräftdjur, och därmed är mängden experimentell forskning i dessa djur liten i förhållande till deras biomassa (Viljanen, personlig kommunikation, 2025). Att utforska deras beteende experimentellt hjälper således oss att få en bättre helhetsbild av djurplanktons beteende och att få en inblick i hur relativt kortvariga störningar, som till exempel belysning från ett passerande fartyg, kunde påverka arktiska populationer av dessa taxa.

1.5 Forskningsfrågor och mål för avhandlingen

Med tanke på vilka sorters receptorer och motsvarande nervsystem som hittills beskrivits hos *A. digitale* verkar det osannolikt att arten kan reagera på ljusstimuli. Norekian och Moroz (2020) diskuterar detta i samband med frånvaro av ”skuggreflexen” (*shadow response*), ett beteende som aktiveras av en minskning i ljuset, som påvisats hos andra hydrozoer och som i stället för att vara en flyktrespons till och med kan vara det som möjliggör DVM hos dessa andra arter (Arkett & Spencer, 1986). Däremot har studier i likhet med Båtnes m.fl. (2015) och Miljeteig m.fl. (2014), som utforskar en arts känslighet för och respons till ljusstimuli av gradvis ökande intensitet, vad jag vet, inte tidigare utförts med *A. digitale*.

Många pilmaskarter har undersökts experimentellt, men så vitt jag vet fattas data om arktiska populationers reaktioner på snabba ljusstimuli. Pearre (1973), Goto och Yoshida (1981, 1983) och Sweatt och Forward (1985b) undersökte en relativt långsam respons till ljusstimuli (de observerade situationen efter 3–60 minuter), medan Goto och Yoshida (1981, 1983) observerade en snabb respons till att minska ljusets intensitet. På basen av dessa studier (som inte behandlade arktiska populationer) verkar det sannolikt att även arktiska pilmaskar uppvisar ljuskänsligt beteende och att detta beteende kan uppstå både genom ökningar och minskningar i ljusets intensitet, och att åtminstone snabba minskningar i ljusets intensitet kan aktivera ljuskänsligt beteende.

I denna avhandling kartlägger jag på basen av videor på beteendeexperiment med arktiska tulpanmedusor och pilmaskar (Viljanen m.fl., 2024b) möjligt ljuskänsligt beteende hos dessa taxa. Experimenten planerades av Viljanen m.fl. så att de möjliggör att undersöka

både ökningar och minskningar i ljusets intensitet samtidigt som de undviker att saturera fotoreceptorer. Genom att analysera beteendevariabler undersöker jag hur dessa taxa reagerar både på kortvariga ljusstimuli av olika intensitet och på släckandet av dessa stimuli, det vill säga på en snabb ökning och en snabb minskning av ljusets intensitet. Jag använder ett djupinlärningsbaserat program för att behandla en stor mängd bilder och på så vis analysera beteendet med hög tidsresolution. Mina forskningsfrågor och -hypoteser är följande:

1. Kan ljuskänsligt beteende påvisas hos arktiska tulpanmedusor och pilmaskar i samband med kortvariga (10 sekunders) ljusstimuli? Påverkar en ljusstimulus och dess intensitet mängden och riktningen av rörelse i en population? För att besvara de här frågorna räknar jag den sammanlagda sträckan som individer rör sig under ett experiment, förflyttningen mot eller bortåt från ljuskällan, individernas högsta hastighet samt proportionen av rörliga individer. Jag jämför olika behandlingars inverkan på dessa värden. Min hypotes är att även kortvariga ljusstimuli påverkar djuren och att det finns ett samband mellan tändandet eller släckandet av ljusstimuli av olika intensitet och värdena på de ovannämnda variablerna. På basen av tidigare forskning kunde åtminstone minskningen i ljusets intensitet (när man släcker ljuset) påverka pilmaskarna. Tulpanmedusorna undersöker jag för att kartlägga om någon som helst snabb ljusstimulus påverkar dem.

2. Är individerna vända mot eller bortåt från ljuset i slutet av en stimulusperiod eller i slutet av perioden efter stimulus, och finns det skillnader mellan olika intensiteter? För att besvara den här frågan räknar jag ut en vinkel som beskriver individens ställning i förhållande till ljuset, omvandlar värdet med cosinusfunktionen och jämför resultaten på samma sätt som i punkt 1. Min hypotes är att det finns en skillnad mellan hur djuren ställer sig efter ljusstimulus eller efter att ljuset slocknat och hur de ställer sig annars, men jag tar inte ställning till riktningen i denna skillnad. Om slutsituationerna efter stimulus skiljer sig från slutsituationerna före stimulus, kan det tänkas att stimuli har någon slags effekt på hur djuren ställer sig i förhållande till ljus.

3. Vilka skillnader mellan taxa kan observeras i den här undersökningen? Jag besvarar frågan kvantitativt genom att undersöka en eventuell skillnad i allmänna rörligheten och kvalitativt genom att jämföra mina kvalitativa observationer av båda taxa.

2 Material och metoder

2.1 Djuren och beteendeexperimenten

Min avhandling baserar sig på data från beteendeexperiment med arktiska tulpanmedusor och pilmaskar på Ny-Ålesunds forskningsstation (Kings Bay Marine Laboratory) på Svalbard. Försöksorganismerna samlades ur Kongsfjorden (Svalbard) i januari 2023 av Five m.fl. som en del av det norska Forskningsrådet-projektet 315728 ”Light as a Cue for Life in the Arctic and Northern Seas (LightLife)” (se Viljanen m.fl., 2024b).

En detaljerad beskrivning av den fysiska uppsättningen och av relevant utrustning finns i Five (2024). Beteendeexperimenten planerades och genomfördes av Five och metoderna baserade sig delvis på Miljeteig m.fl. (2014) och Båtnes m.fl. (2015). Sammanfattat såg uppsättningen ut så här: Bassängen var ett 40 cm x 10 cm x 10 cm stort akvarium i glas med vatten upp till en nivå på cirka 1 cm. Vattnet var grunt för att minimera rörelsen i den tredje dimensionen och endast få fram rörelse i förhållande till ljuskällan, som låg till sidan om bassängen. Bassängen belystes underifrån med nära-infrarött ljus (emissionstopp vid 850 nm) med filter som filtrerade ut ljus utanför IR-området (0 % transmission till ca 790 nm) och täcktes av ljusblockerande material med undantag av sidan där ljuskällan (vitt LED-ljus, se Viljanen m.fl., 2024b för emissionsspektrumet) och ett filterhjul med en ljusspridande platta befann sig. Till skillnad från uppsättningen i Five (2024) fanns inte små inklippta hål i plattan, utan ljuset var jämnt och diffust. Experimentet filmades ovanifrån med en videokamera inställd på nattläge.

Pilmaskarna och tulpanmedusorna hölls skilt och hade skilda beteendeexperiment. Djuren anpassade sig till mörker i minst 24 timmar i plastkärl i ett rum med temperaturen 1 °C, varefter de flyttades till experimentbassängen (fortsättningsvis i mörker). Djuren fick anpassa sig till bassängen i minst 10 minuter före första stimulus. En stimulusperiod tog tio sekunder, och stimuli gavs genom att fjärrstyrt använda olika inställningar av ljusfilterhjulet och belysa bassängen med olika intensiteter med två minuters mellanrum. Varje behandling upprepades så att djuren utsattes för samma behandling under tre på varandra följande stimulusperioder. Filterhjulet styrdes med hjälp av ett datorprogram och stimulusperioden startades för hand. Intensiteten på stimuli steg mot slutet av experimentet med undantag för de två sista filtervärdena, enligt följande ordning: $1{,}7 * 10^{-7}$, $1{,}6 * 10^{-6}$, $1{,}6 * 10^{-5}$, $1{,}5 * 10^{-4}$, $1{,}3 * 10^{-3}$, 0,014, 0,13, 1,2, 12, $1{,}3 * 10^{-3}$ och 0 μmol

fotoner m^{-2} s^{-1}. Den näst sista behandlingen fungerade som kontroll efter den högsta intensiteten (för att kontrollera för utsättning för ljus under experimentet) och den sista som mörkerkontroll, under vilken filterhjulet vände sig utan att ljuskällan lyste på djuren. Intensiteten fastställdes genom att mäta med en spektrometer kopplad till en optisk fiber vid väggen närmast ljuskällan (inne i akvariet) och mättes i μW cm^{-2} s^{-1}, och intensiteten för ljusstimuli vid olika filter omvandlades till μmol fotoner m^{-2} s^{-1} enligt värdena i Miljeteig m.fl. (2014). Samma metoder användes i Viljanen m.fl. (2024a, förbereds).

Min insats innefattade att framställa spårdata ur videorna på tulpanmedusorna och pilmaskarna, behandla och analysera dessa data samt av att vidareutveckla analysmetoderna.

2.2 Behandling av bilddata

De ursprungliga videofilerna och information om experimenten finns tillgängliga på databasen DataverseNO (se Viljanen m.fl., 2024b). Jag laddade ner videorna och behandlade dem med hjälp av verktyget FFmpeg (ffmpeg.org) för att avskaffa eventuell interlacing i videon, skära bort området utanför bassängen ur bilden och minska bildfrekvensen från 50 till 12,5 bilder per sekund. Att minska bildfrekvensen till detta värde bibehöll tillräckligt med information för att organismernas rörelse kunde spåras och analyseras och minskade avsevärt på antalet bilder som behövde behandlas. Jag spårade planktonindividernas rörelse under experimenten med hjälp av version 1.3.3 av det djupinlärningsbaserade programmet SLEAP (Pereira m.fl., 2022). I programmet tränade jag modeller som jag använde för att förutspå individers positioner från bild till bild. Då jag behandlade de ursprungliga videofilerna med FFmpeg, skapade klipp och valde parametrar till modellerna arbetade jag för det mesta enligt ett protokoll som skapades av Viljanen och användes i Viljanen m.fl. (2024a, förbereds).

Jag började träningsarbetet med att följa instruktionerna på SLEAP-programmets webbsida (sleap.ai) och manuellt pricka in individerna och deras olika ”kroppsdelar” på 20 bilder, som jag valde systematiskt genom att låta programmet ta fram ett sampel på 20 bilder med jämna mellanrum ur hela videon (metoden *stride*). Hos *Aglantha* prickade jag in två punkter, en ”framdel” vid djurets framspets och ”kroppen” vid matspjälkningsorganen (figur 14 i bilaga A) för att bilda ett ”skelett” (*skeleton*, en struktur i SLEAP). ”Skelettet” hos pilmaskarna bestod däremot av tre punkter: huvudet, ”mitten” och

stjärten (figur 15 i bilaga A). ”Mitten” var inte en specifik anatomisk struktur utan en uppskattning av det ställe på kroppen där maskens svängande simrörelse börjar, och allmänt taget valde jag inte ”kroppsdelarna” för att de representerade en anatomisk helhet utan för att jag bedömde dem som tydliga, relativt entydiga visuella punkter på individerna.

Antalet tulpanmedusaindivider som syns på videon visade sig vara tio. Enligt databasen skulle 15 pilmaskindivider ha använts i experimentet, men jag lyckades flitigt sökande till trots endast hitta högst 11 individer på varje bild. Med de 20 manuellt märkta bilderna tränade jag var sin första modell för både *Aglantha digitale* och Chaetognatha. Jag valde ”kroppen” som positionsbestämmande kroppsdel (*anchor*) för tulpanmedusorna och huvudet för pilmaskarna, eftersom dessa delar var lättast att urskilja med ögat och förmodligen lättast för även SLEAP att känna igen. Jag tränade modellerna som *multi-animal top-down*-modeller och använde i allmänhet de färdiga inställningarna för modellparametrarna. Jag ändrade värdet på parametern *rotation min angle* till –180 och på *rotation max angle* till 180 för att möjliggöra att känna igen alla möjliga ställningar i xy-planet. Efter denna grundläggande träning lät jag SLEAP förutspå individers och kroppsdelars plats i videorna samt rita upp spår, det vill säga följa individerna från bild till bild, på hela tulpanmedusavideon och hela pilmaskvideon. De första modellerna visade sig vara otillräckliga för att kunna hitta och placera alla individer och deras kroppsdelar samt för att kunna spåra individer pålitligt. Jag provade således på olika metoder för att vidareutveckla modellerna. Detaljerade beskrivningar av modellparametrarna och skript jag använde för att förutspå med SLEAP, inklusive teknisk information om tränings- och inferenskörningarna, ingår inte som material i den här avhandlingen, men finns tillgängliga på begäran.

Eftersom varje ljusstimulus i beteendeexperimenten aktiverades för hand uppstod det variation i de verkliga tidpunkterna för början och slutet av varje behandling. För att kompensera det här klippte jag i likhet med metoderna i Viljanen m.fl. (2024a, förbereds) antingen den första och sista sekunden eller de två första sekunderna (beroende på hur stor fördröjningen var) ur alla klipp så att det tio sekunder långa intervallet förkortades med sammanlagt två sekunder och blev till ett åtta sekunders intervall. Dessutom fanns det dokumenterade undantag i när stimulusintervallet på 10 sekunder började (se Viljanen m.fl., 2024b), och jag tog dessa undantag i beaktande. Varje filtervärde (intensitet) representerades av sammanlagt nio klipp (tre tekniska upprepningar per behandling och

tre skilda klipp per upprepning: före stimulus, under stimulus och efter stimulus), och alltsammans skapade jag 99 klipp per taxon.

När jag hade framställt klippen och kände till bildintervallen för alla klipp fortsatte jag med att träna modellerna. Hos *Aglantha digitale* valde jag med hjälp av att generera slumpmässiga tal som motsvarade enskilda åtta sekunders videoklipp i en Microsoft Excel-tabell ut tre 101 bilders intervall, där varje intervall motsvarade ett slumpmässigt valt klipp från experimentet (se tabell 5 i bilaga A). Jag använde fortfarande hela *Aglantha*-videon, nu med automatiskt inprickade individer, för att korrigera och manuellt pricka in kroppsdelar på sammanlagt 303 bilder som motsvarade dessa tre klipp. Dessa korrigeringar använde jag för att träna den slutliga *Aglantha*-modellen. Genom att använda tre exempel av 101 konsekventa bilder försökte jag träna en modell som innehöll så mycket detaljerad information av små ändringar i ställningar och position som möjligt.

I fallet Chaetognatha tränade jag den slutliga modellen genom att korrigera 100 bilder med automatiskt inprickade individer. Dessa valde jag med en funktion i SLEAP som väljer ut slumpmässiga bilder från hela videon. Det här sättet krävde mindre manuellt arbete än metoden jag använde för *Aglantha digitale*, tog i beaktande bilder med en större utspridning över olika ljusintensiteter och positioner och verkade till synes producera ungefär lika goda resultat i den slutliga modellen. Märk väl att jag fattade beslut om olika sätt att träna modellerna endast på basen av praktiska observationer och funderingar, och denna avhandling innehåller inte någon datavetenskaplig utvärdering av modellernas kvalitet och prestation.

Slutligen lät jag SLEAP förutspå individer, kroppsdelar och spår med de färdiga modellerna direkt på alla åtta sekunders klipp som motsvarade behandlingarna i beteendeexperimentet. För bägge taxa skapade jag alltså 99 stycken åtta sekunders klipp med förutspådda data. Sedan korrigerade jag manuellt de automatiskt inprickade positionerna och såg till att spåren var sammanhängande. Korrigeringsarbetet innebar att manuellt flytta på inprickade kroppsdelar eller att skapa en del eller alla kroppsdelar hos en individ om de fattades samt att kopiera dessa nya inprickningar, ibland identiskt från bild till bild om individens ställning inte ändrades mellan två på varandra följande bilder. I tabell 6 (bilaga A) finns kriterier jag skapade för att göra korrigeringsprocessen så konsekvent och lätt att upprepa som möjligt. Efter korrigerandet exporterade jag spåren och positionerna från enskilda klipp som hdf5-filer.

Eftersom *Aglantha digitale*-individer tack vare sin form och storlek alltid var möjliga att hitta, urskilja och identifiera på videon kunde jag följa med varje enskild individ från det första klippet till det sista och därmed bevara identiteten hos individerna från behandling till behandling. Jag skapade inte spår på SLEAP mellan klippen, utan följde själv med varje individ från slutet på det föregående klippet till början av det följande och bokförde vilket spår som tillhörde vilken individ i varje klipp. På detta vis kunde jag med säkerhet koppla ihop data från varje klipp med en viss identitet och ta fram statistik på individnivå över hela experimentet. Detta lyckades inte i pilmaskarnas fall, och därmed korrigerade och analyserade jag endast en upprepning per behandling ur pilmaskexperimentet (se nästa kapitel).

2.3 Dataanalys och statistisk analys

Jag modifierade och använde ett Python-baserat program som skapats tidigare under forskningsprojektet för att läsa in hdf5-filerna och framställa materialet i csv-form så att det gick att analysera statistiskt. Det ursprungliga programmet (https://github.com/marttavi/Five_MSc_2024) som användes av Five (2024) kunde användas endast för analyser med en inprickad kroppsdel per individ, så jag ändrade programmet så att det gick att använda i analyser med flera kroppsdelar (bilagorna B och C).

Med hjälp av koordinat- och bildnummerdata samt en millimeter-per-pixel-skala som baserade sig på bassängens längd (40 cm) och dess längd i pixlar på bilden beräknade jag individuella värden för total avlagd sträcka under behandlingen och högsta hastighet under behandlingen. Dessutom räknade jag ut förflyttningen i x-riktning, det vill säga skillnaden mellan ”kroppens” (tulpanmedusor) eller huvudets (pilmaskar) x-koordinatvärden på första bilden och motsvarande värden på sista bilden. Denna variabel beskriver huruvida djuren rör sig mot eller bortåt från ljuset, eftersom avståndet till ljuset beskrivs av avstånd på x-axeln, och kan fungera som ett mått på eventuell fototaxis. Också Viljanen m.fl. (2024a, förbereds) och Five (2024) undersökte dessa tre variabler i sina studier som behandlade andra arter. För att kunna räkna ut hastigheten i millimeter per sekund dividerade jag antalet bilder per klipp med bildhastigheten (12,5 bilder per sekund). Alla klipp var ungefär åtta sekunder långa, men på grund av att klippen måste bildas på basen av bildnummer (se tabell 5 i bilaga A) kunde antalet bilder per klipp variera, dock med högst en bild. Hos tulpanmedusorna var alla klipp 101 bilder långa, men

hos pilmaskarna kunde klipp bestå av antingen 101 eller 102 bilder, så jag använde värdet 101,5 för alla pilmaskanalyser.

Jag kalkylerade även kroppens ställning (en vinkel i förhållande till x-axeln, kroppsvinkeln) på den sista bilden, det vill säga åt vilket håll individen var riktad i slutet av en behandling. Vinkeln ges i grader och motsvarar vinklar på en enhetscirkel: till exempel beskriver en kroppsvinkel på 45 grader en individ som ser uppåt och åt höger (höger är mot ljuset), medan exempelvis en vinkel på 225 grader beskriver en individ som ser neråt och åt vänster (bortvänt från ljuset). För att räkna ut vinkeln använde jag koordinaterna för ”kroppen” och ”framdelen” för beräkningar med *Aglantha digitale* och ”mitten” och huvudet för beräkningar med Chaetognatha. Eftersom en individ som ser mot ljuset kan beskrivas av en kroppsvinkel nära 0° men även av en kroppsvinkel nära 360° omvandlade jag vinkelvärdena med cosinusfunktionen ($\cos(\theta)$, där θ är kroppsvinkeln) före statistisk analys för att undvika att hitta skillnader mellan vinklar som egentligen beskriver lika ställningar. Detta ledde naturligtvis till att information om individens ställning i y-riktning förlorades och att vinklar som skilde sig stort i y-riktning kunde få liknande värden. Information om huruvida individen är riktad mot ljuset eller bort från det bibehölls: värden på cosinusfunktionen varierar mellan 1 och –1, och i detta fall beskriver 1 att individen är riktad rakt mot ljuset och –1 att individen är riktad rakt bort från ljuset, medan värden nära 0 beskriver riktningar som är varken mot eller bort från ljuset.

Utöver dessa numeriska variabler skapade jag även en kategorisk variabel, ”rörlighet”, för att kunna undersöka ifall behandlingarna hade en inverkan på andelen rörliga individer i samplet. Den här variabeln antog två möjliga värden: ”stilla” och ”rörlig”. Om djuret förflyttade sig minst en sträcka som motsvarade längden på en individ, det vill säga om den totala avlagda sträckan under ett klipp var minst lika stor som detta värde, klassade jag individen som ”rörlig”. Jag undersökte rörligheten på basen av rörelsen hos ”kroppen” hos tulpanmedusorna och hos huvudet hos pilmaskarna. Att mäta längder på individer ur bilderna i videomaterialet visade sig vara svårt, då individerna kunde vända sig även i den tredje dimensionen och således förvränga mätningar eller befinna sig delvis under andra individer eller fast i en bassängkant, så jag använde ett litteraturbaserat värde för att uppskatta om en individ verkligen rört på sig eller om det endast handlat om små variationer i placeringen av en kroppsdel. För *Aglantha digitale* använde jag värdet 12 mm (Abarientos & Nunez, 2013) och för Chaetognatha 29 mm, ett värde som motsvarar den

nedre ändan av en utbredning av medellängder som beräknats för äldre individer hos den arktiska pilmasken *Parasagitta elegans* (Grigor m.fl., 2014).

Jag använde Python (huvudsakligen version 3.9.19) med paketen Pandas 2.2.2 (The pandas development team, 2024; McKinney, 2010) och Numpy 1.26.4 (Harris m.fl., 2020) för att behandla data och Seaborn 0.13.2 (Waskom, 2021) och Matplotlib 3.8.4 (Hunter, 2007) för att skapa figurer. Jag gjorde dessutom små tillägg i figurerna med Microsoft Word.

Jag använde Scipy 1.10.1 (Virtanen m.fl., 2020) för att testa ifall samplen verkade härstamma från en normalt fördelad population. Data för alla numeriska variabler pekade på att samplen härstammar från en icke-normalt fördelad population (Shapiros–Wilks test (Shapiro & Wilk, 1965), $p < 0{,}05$; data visas inte här). All hypotesprövning baserade sig därmed på icke-parametriska test som undersökte skillnader i fördelningar mellan sampel, det vill säga de tog inte ställning till en viss parameter (som medeltal eller median). *Post-hoc*-prövningen bestod av parvis prövning av sampel med korrigering av p-värden, och testen var alltid tvåsidade. Testen utförde jag med Python-paketen Scipy (Virtanen m.fl., 2020) och Statsmodels 0.14.0 (Seabold & Perktold, 2010) och med R-paketet *stats* 4.1.3 (R Core Team, 2022) med data som jag behandlat med *tidyverse* (Wickham m.fl., 2019). Ett exempel på min Python-analyskod finns i bilaga D.

2.3.1 Statistisk analys: *Aglantha digitale*

Eftersom jag kunde skapa experimentomfattande data om tulpanmedusaindividernas identitet kunde jag dra nytta av de tekniska upprepningarna i beteendeexperimentet. För varje variabel som jag undersökte valde jag för varje behandling och klipptyp att använda individens medianresultat för att raka ut extrema värden och få fram så representativa data som möjligt. Detta innebar i praktiken att jag tog fram de uppmätta värden enskilt för varje individ och valde det mittersta värdet för varje behandling och klipptyp. Jag valde att använda medianen i stället för medelvärdet eftersom jag ville basera mina analyser på verkliga uppmätta data. I de statistiska analyserna bestod alltså observationerna i varje behandling av medianerna av varje enskilda individs resultat för en viss variabel.

De statistiska analyserna av numeriska variabler (total avlagd sträcka, topphastighet, rörelse i x-riktning och cosinusfunktionen av kroppsvinkeln) gick ut på att först testa hypotesen att fördelningen i variabelns värden inte skilde sig mellan före stimulus-

perioderna, det vill säga att experimentets gång inte påverkade fördelningen av variabelns värden då när individerna inte nyligen hade utsatts för tändandet eller släckandet av ljuset. Jag använde Friedmans test (Friedman, 1937), eftersom mina data inte härstammade från en normalt fördelad population, mina sampel var beroende av varandra (de innehöll samma individer) och observationerna kunde delas in i block (varje individ bildade ett block). Hypotesen kullkastades inte för någon av variablerna (se tabell 2), och därmed bildade jag ett sampel (per variabel) med varje individs medianvärde av alla före stimulus-resultat, som sedan fungerade som en ”referensfördelning” som jag kunde testa resultat från stimulus- och efter stimulus-perioderna mot. Med andra ord kunde jag alltså testa om det fanns ett samband mellan att tända ljuset (ökning av intensitet, stimulus) eller att släcka ljuset (minskning av intensitet, efter stimulus) och värdena på en viss variabel genom att testa om värdena skilde sig från värdena i referensfördelningen.

För att jämföra andelen rörliga individer mellan behandlingar med ljusstimuli av olika intensitet använde jag Cochrans Q-test (Cochran, 1950), eftersom den kategoriska variabeln ”rörlighet” antog två värden, ”rörlig” eller ”stilla” och de parade samplen kunde delas in i block (individer).

2.3.2 Statistisk analys: Chaetognatha

På grund av pilmaskarnas smala form och tendens att simma längs eller ligga stilla vid bassängkanten uppstod det problem med att pricka in individerna på några klipp. Under några behandlingar syntes inte alla individer samtidigt på bilden, och på åtminstone ett klipp (12 μmol fotoner m^{-2} s^{-1}, första repetitionen, efter stimulus) fattades samtidigt två individer. På grund av det här kunde jag inte följa upp identiteten på alla individer från klipp till klipp på ett pålitligt sätt, och därför fattas experimentomfattande data för vilken individ som är vilken. På grund av den här bristen valde jag att i stället för att korrigera och analysera alla tekniska upprepningar att endast använda den första tekniska upprepningen. För 12 μmol fotoner m^{-2} s^{-1} och kontrollen för ljusutsättning ($1{,}3 * 10^{-3}$ μmol fotoner m^{-2} s^{-1}) använde jag undantagsvis upprepning 2 respektive 3, eftersom de andra upprepningarna hade färre synliga individer än den valda upprepningen. Eftersom identiteterna inte behölls från klipp till klipp var jag tvungen att välja icke-optimala statistiska metoder för pilmaskdata (se Resultat och Diskussion).

Liksom med tulpanmedusorna bildade jag en ”referensfördelning” för de numeriska variablerna av värdena från före stimulus-perioderna. Nu bestod varje observation av det enda uppmätta värdet för en individ i varje behandling, och eftersom data om identitet fattades, kunde jag inte dela in resultaten i block på basen av identitet. Jag använde Kruskals–Wallis test (Kruskal & Wallis, 1952), som lämpar sig för data som inte härstammar från en normalt fördelad population och som inte kräver att individerna kan identifieras i samplen, men som förutsätter att proverna är oberoende, vilket inte stämmer för mina data. Inga statistiskt betydande skillnader i före stimulus-perioderna fanns mellan intensitetvärdena (tabell 4), det vill säga verkade experimentets gång inte påverka variabelns värde före stimulus, och därmed bildade jag ett sampel (per variabel) med varje uppmätta värde från före stimulus-perioderna som jag använde som ”referensfördelning” (n = 118 för cosinusfunktionen av kroppsvinkeln, n = 120 för övriga variabler).

3 Resultat

3.1 *Aglantha digitale*

3.1.1 Kvalitativa observationer

Alla tio tulpanmedusor rörde på sig åtminstone under en del av experimentet, och jag observerade ingen anmärkningsvärd kvalitativ skillnad i beteendet hos olika individer. Individerna verkade spendera en stor del av tiden i ett passivt tillstånd utan aktiva simrörelser. Vattendjupet i bassängen var tillräckligt stort för att åtminstone mindre individer kunde simma ovanför eller under varandra, men individer stötte också ofta på varandra och kunde även befinna sig fast i andra individer i några tiotals sekunder.

Då individer rörde på sig simmade de antingen med långsamma, pulserande simrörelser, ofta i cirklar på ett litet område, eller i relativt raka linjer med den spurtande simrörelsen (figur 1). Individer flöt också ofta passivt vidare efter en period av simmande. All dokumenterad rörelse bestod alltså inte av aktivt simmande. Dessutom knuffades individer ibland till av en annan individ, vilket ofta resulterade i att den knuffade individen antingen flyttades passivt i bassängen eller spurtade iväg, till synes på grund av den fysiska kontakten. Utöver dessa beteenden observerade jag även att individer ibland simmade och stötte med klockspetsen mot bassängkanten med lugna, pulserande simrörelser. Detta beteende kunde pågå i några sekunder till några minuter, med ett rekord på hela 27 minuter.

Figur 1. Exempelbild på tulpanmedusornas rörelse under experimentet.

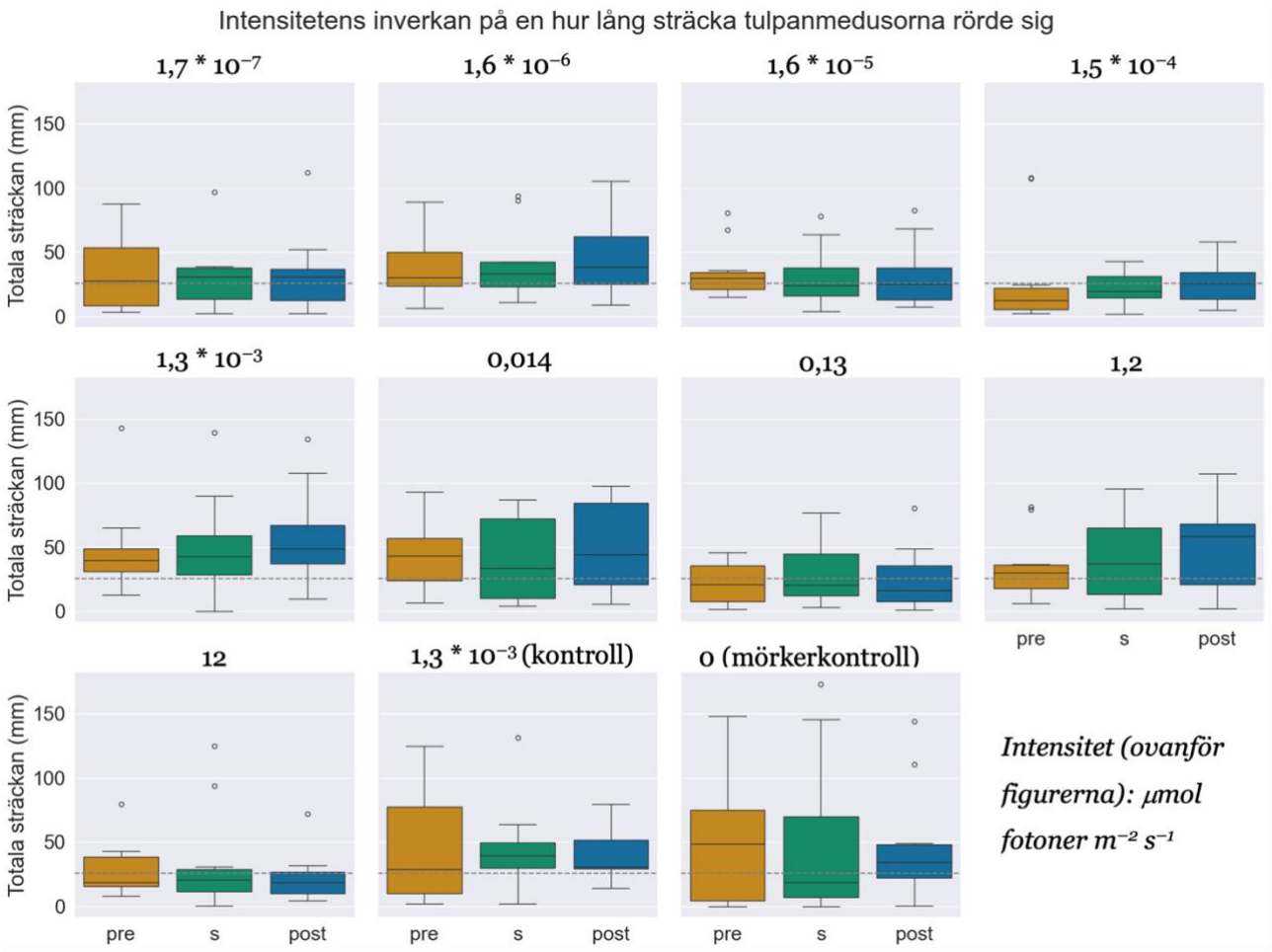
Tulpanmedusorna kunde ligga stilla, simma aktivt i raka eller cirkulära banor eller flyta passivt vidare i vattnet efter en period av aktivt simmande eller efter fysisk kontakt med en annan manet. De gråa pilarna beskriver individens ungefärliga position och ställning med tio bilders mellanrum. Pilarna riktar sig från ”kroppen” till ”framdelen” med pilens mittpunkt på ”kroppen”. Spårdata (färggranna linjer) baserar sig på ”kroppens” position. Längre mellanrum mellan pilar på ett spår innebär högre hastighet och en mörkare färg på pilen uppstår då pilar samlas på varandra, det vill säga då individen hålls på samma ställe. Exempelbilden visar spårdata över rörelse efter stimulus F7 (intensitet 0,014 μmol fotoner m^{-2} s^{-1}), första upprepningen. Till exempel visar det orangefärgade spåret (”track_1”) en spurtande simrörelse som övergår i passivt flytande. Observera att y-axeln på bilden är uppochner, vilket är en följd av det i y-riktning inverterade pixelkoordinatsystemet i SLEAP. Egenskapen togs i beaktande i analyserna. Ljuskällan ligger till höger.

Jag kunde inte observera att de stimuli som användes i experimentet skulle ha haft någon omedelbar eller fördröjd verkan på beteendet hos *Aglantha digitale*. De kvantitativa resultaten stöder denna uppfattning.

3.1.2 Kvantitativa resultat

Total avlagd sträcka. Att belysa tulpanmedusorna med vitt ljus av olika intensiteter hade inte en betydande inverkan på den sammanlagda sträckan som tulpanmedusorna flyttade sig under responsperioden (figur 2). Det högsta medianvärdet (medianvärdet betyder här medianen av alla individers medianresultat) för sammanlagda sträckan under en stimulusperiod var 42,65 mm (1,3 * 10^{-3} μmol fotoner m^{-2} s^{-1}), medan det lägsta medianvärdet var 18,67 mm (mörkerkontrollen), men inget tydligt samband fanns mellan intensitet och total avlagd sträcka, och stimulusperioderna skilde sig inte heller från referensfördelningen (Friedmans test, $\chi^2 = 9{,}74$, $p = 0{,}55$, $n = 10$, frihetsgrader 11). Då jag

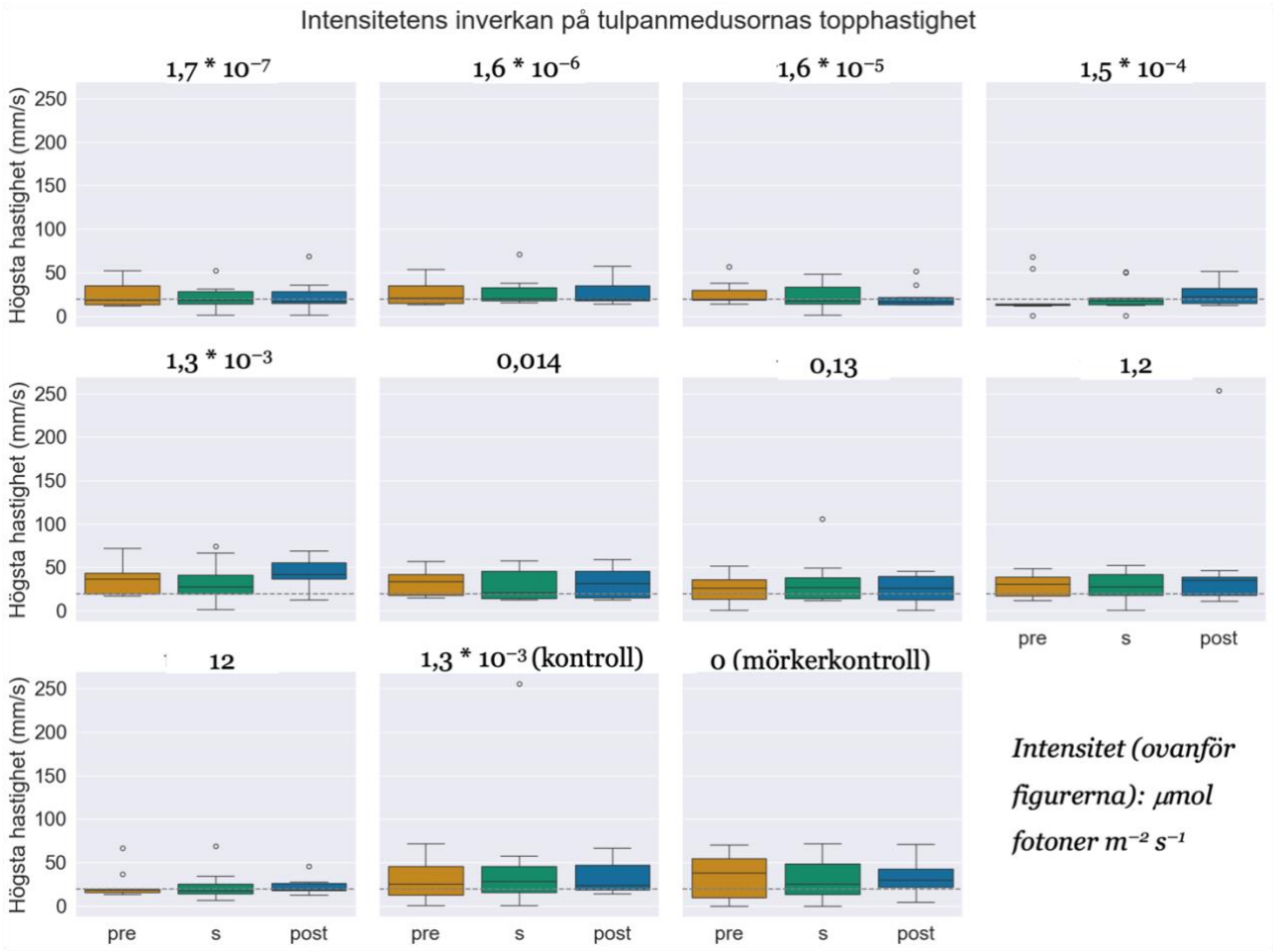
jämförde responsperioderna efter att ljuset släcktes, fann jag att åtminstone en efter stimulus-period skilde sig signifikant från de andra eller från referensfördelningen (Friedmans test, $\chi^2 = 21{,}91$, $p = 0{,}03$, $n = 10$, frihetsgrader 11), men parade Wilcoxon-test (Wilcoxon, 1945) av de enskilda sampelparen var inte statistiskt signifikanta ($p > 0{,}05$ för alla sampelpar). Det är möjligt att det var intensiteten 1,2 µmol fotoner m^{-2} s^{-1} som orsakade det första testresultatet, eftersom dess medianvärde 58,73 mm var tydligt större än andra efter stimulus-perioders medianer, eller 0,13 µmol fotoner m^{-2} s^{-1}, vars median var tydligt mindre än de andras 16,45 (figur 2). Medianer, minima och maxima för olika behandlingar finns i tabell 7 (bilaga E).



Figur 2. Intensitetens inverkan på den totala sträckan som tulpanmedusorna rörde sig.

Styrkan av ljusstimuli hade ingen betydande inverkan på den sammanlagda sträckan som tulpanmedusorna rörde sig under stimulusperioden. Den streckade linjen motsvarar medianen av alla värden i ”referensfördelningen”. Morrhåren beskriver en spridning på 1,5 kvartilavstånd och bollarna motsvarar enskilda individer som ligger utanför denna spridning. ”Pre” = före stimulus, ”s” = stimulus, ”post” = efter stimulus. N = 10 för alla behandlingar.

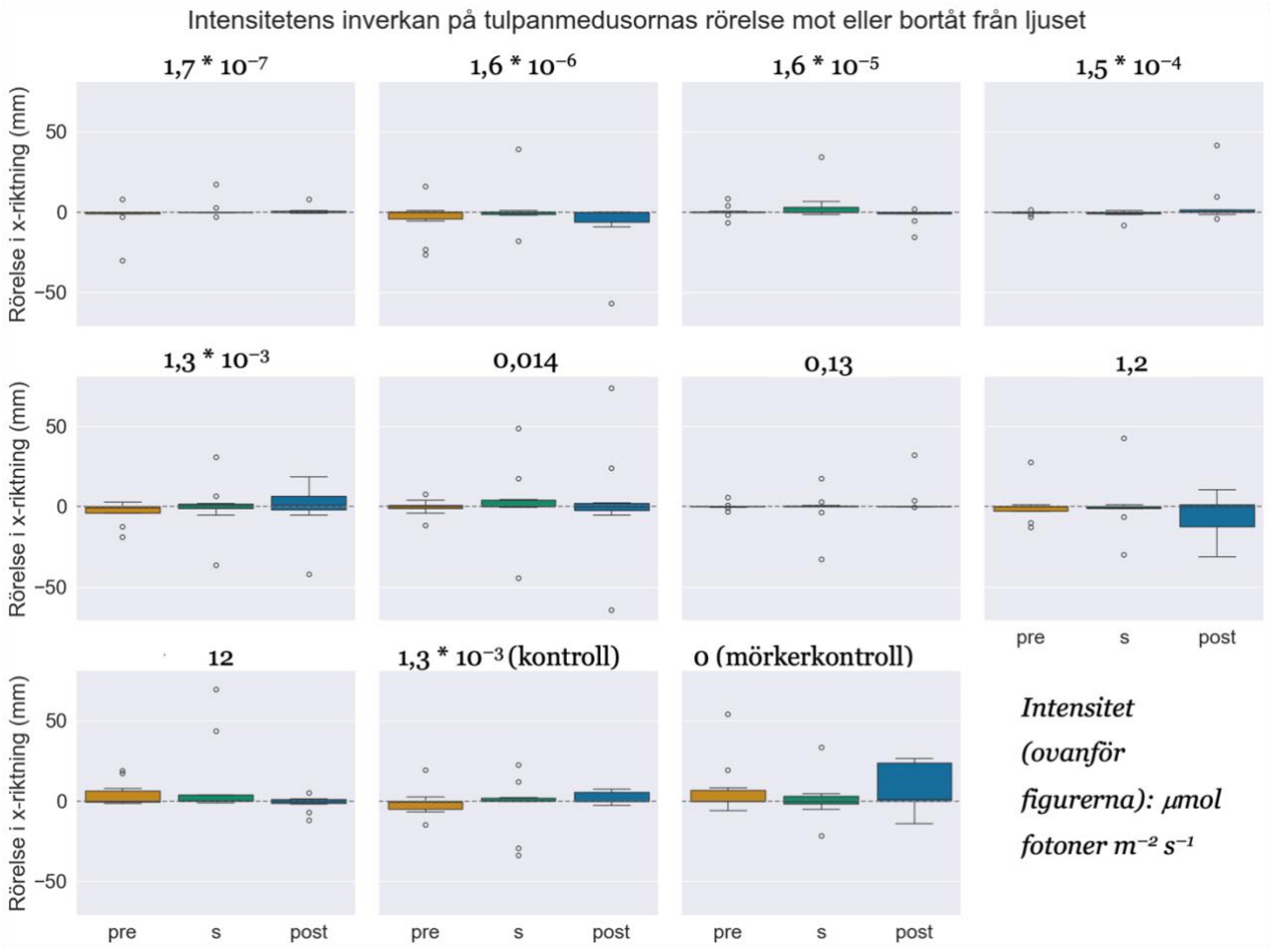
Topphastighet. Olika ljusstimuli hade ingen inverkan på tulpanmedusornas topphastighet under eller efter stimulus (figur 3). Det lägsta medianvärdet för stimulusperioderna var 17,38 mm/s (1,5 * 10^{-4} µmol fotoner m^{-2} s^{-1}) och det högsta 28,61 mm/s (kontrollen för ljusutsättning, 1,3 * 10^{-3} µmol fotoner m^{-2} s^{-1}). Det fanns ingen signifikant skillnad i topphastigheten under stimulusperioderna mellan stimuli och inte heller mellan stimulusperioderna och referensfördelningen (Friedmans test, χ^2 = 13,62, p = 0,26, n = 10, frihetsgrader 11). Skillnader i intensitet hade inte någon inverkan på topphastigheten efter att ljuset släcktes (Friedmans test, χ^2 = 14,23, p = 0,22, n = 10, frihetsgrader 11). Medianer, minima och maxima för olika behandlingar finns i tabell 8 (bilaga E).



Figur 3. Intensitetens inverkan på tulpanmedusornas topphastighet.

Styrkan av ljusstimuli hade ingen betydande inverkan på tulpanmedusornas topphastighet. Den streckade linjen motsvarar medianen av alla värden i ”referensfördelningen”. Morrhåren beskriver en spridning på 1,5 kvartilavstånd och bollarna motsvarar enskilda individer som ligger utanför denna spridning. ”Pre” = före stimulus, ”s” = stimulus, ”post” = efter stimulus. N = 10 för alla behandlingar.

Rörelse mot eller bort från ljuskällan. Ljusstimuli av olika intensitet eller släckandet av dessa ljusstimuli verkade inte påverka rörelsen mot eller från ljuset, det vill säga rörelsen i x-riktning hos *A. digitale*. Jag kunde inte observera någon regelbundenhet i rörelsens riktning eller storlek (figur 4). Likt med den totala avlagda sträckan och topphastigheten fanns det inga statistiskt betydande skillnader mellan stimulusperioder och referensfördelningen eller mellan efter stimulus-perioder och referensfördelningen (se tabell 2). Medianer, minima och maxima för olika behandlingar finns i tabell 9 (bilaga E).



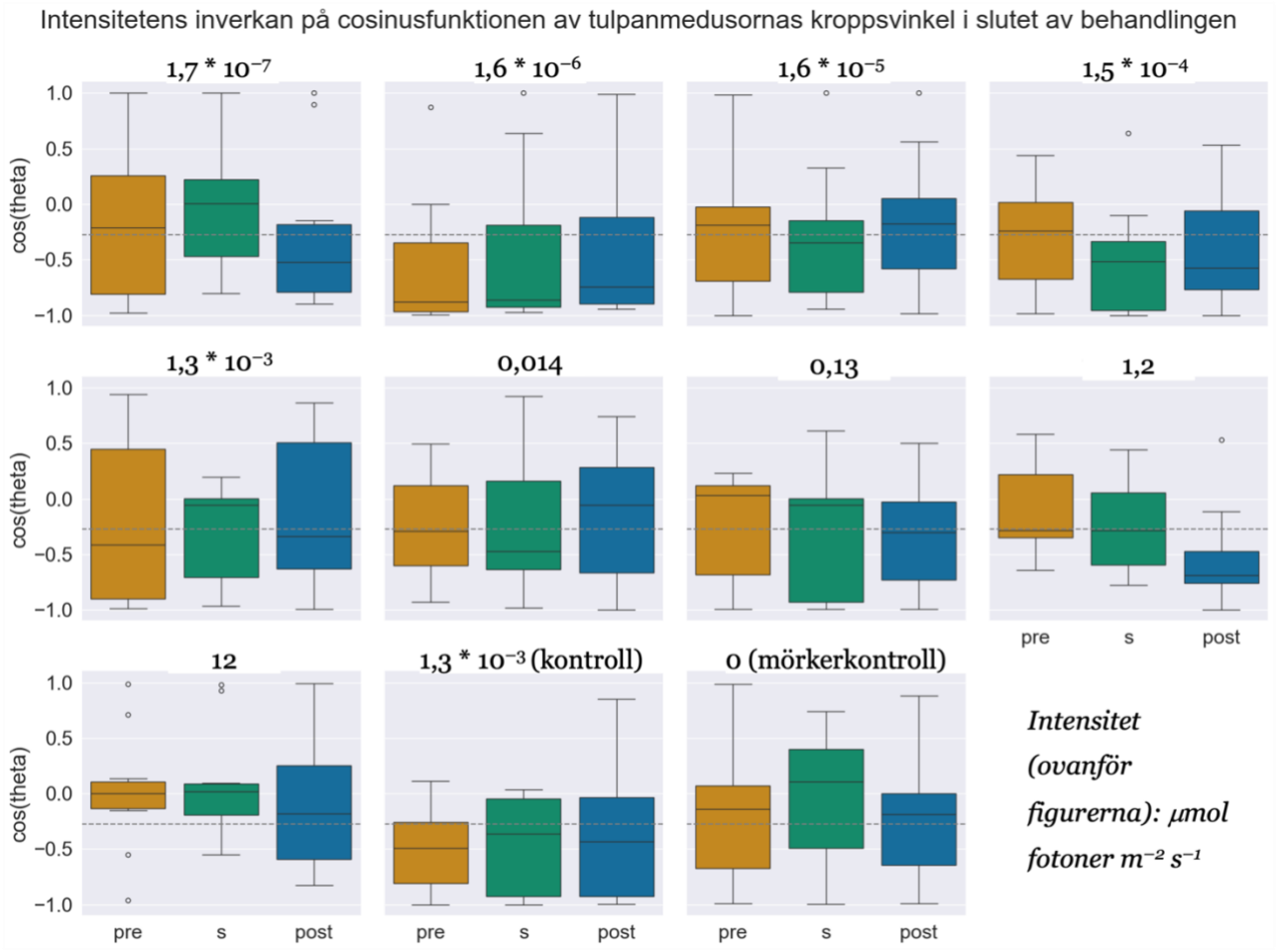
Figur 4. Intensitetens inverkan på tulpanmedusornas rörelse i x-riktning.

Styrkan av ljusstimuli hade ingen betydande inverkan på tulpanmedusornas rörelse mot eller bortåt från ljuskällan. I de flesta behandlingar var gruppens rörelse längs x-axeln minimal, och ingen klar trend i riktning kan observeras. Den streckade linjen motsvarar medianen av alla värden i ”referensfördelningen”. Morrhåren beskriver en spridning på 1,5 kvartilavstånd och bollarna motsvarar enskilda individer som ligger utanför denna spridning. ”Pre” = före stimulus, ”s” = stimulus, ”post” = efter stimulus. N = 10 för alla behandlingar.

Kroppsvinklar i förhållande till ljuset. Spridningen i kroppsvinklar och deras cosinusfunktioner var stor i varje behandling, och varken ljusstimuli eller om det var fråga om perioden före, under eller efter stimulus verkade påverka fördelningen av dessa värden (figur 5, figur 6). Om en tulpanmedusaindivid flöt i vattnet så att ”framdelen” och

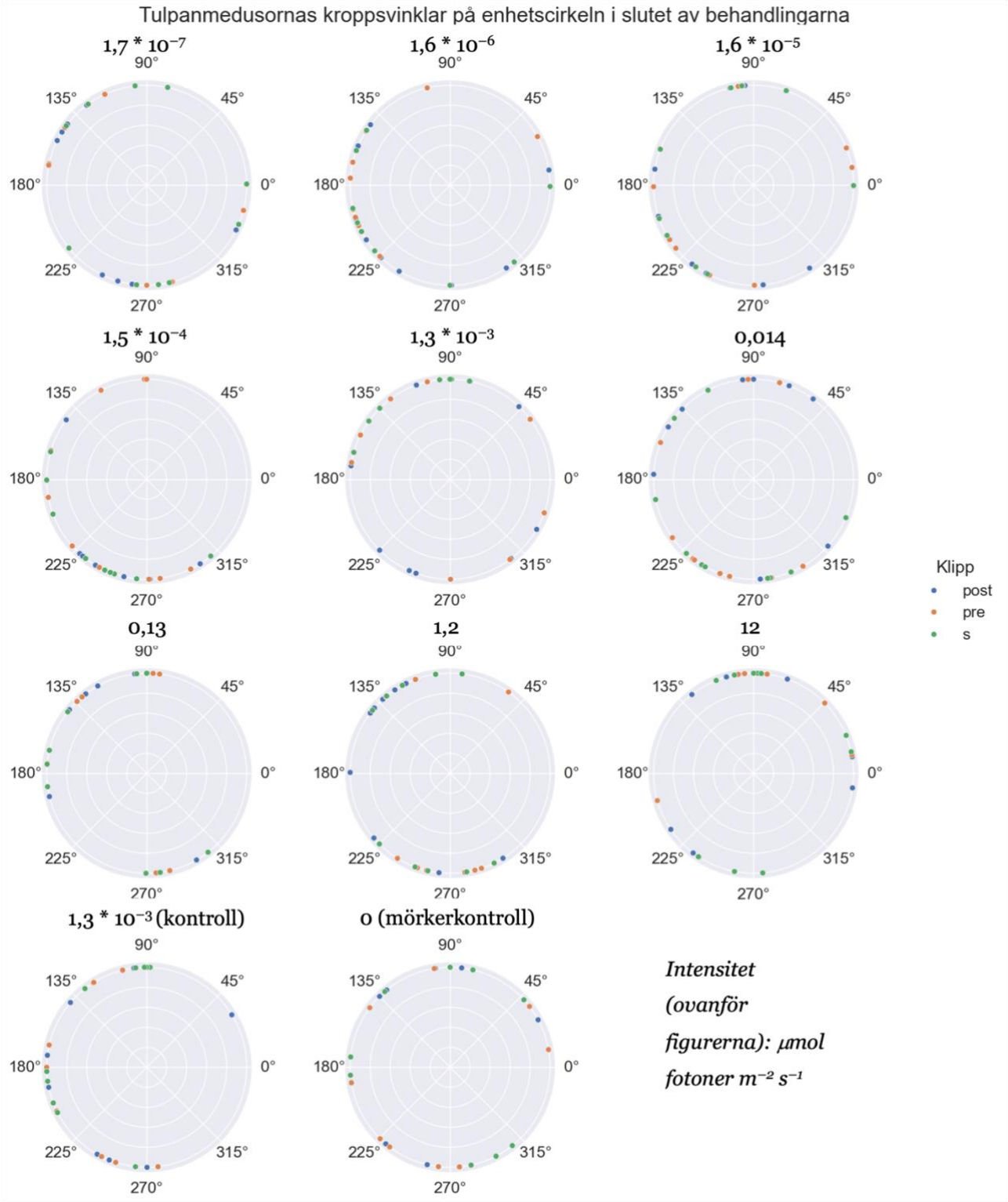
”kroppen” låg på varandra i bilden, det vill säga om individen flöt med ”framdelen” antingen mot akvariets botten eller mot kameran (rakt uppåt) och kroppsdelarnas relativa position i xy-planet inte kunde bestämmas, hade jag under korrigerandet endast prickat in ”kroppen” på bilden. Detta ledde till att det inte gick att räkna ut kroppsvinkeln i det tvådimensionella planet. I dessa fall fick individen kroppsvinkelvärdet 90°, eftersom individens framdel befann sig vänd 90 grader bort från ljuset (i tredje dimensionen, antingen uppåt eller neråt). Detta gjorde det möjligt att testa resultaten med Friedmans test, som kräver att alla sampel är av samma storlek och som inte godkänner att värden fattas, men är ett steg bort från antagandet att resultaten beskriver djurens beteende i ett tvådimensionellt plan.

Det fanns inget signifikant samband mellan intensitet och cosinusfunktionens värde under stimulus eller efter stimulus, och stimulus- och efter stimulus-perioderna skilde sig inte heller från referensfördelningen (se tabell 2). Medianer, minima och maxima för olika behandlingar finns i tabell 10 (bilaga E). Efter de flesta behandlingar var individerna riktade mot många olika håll, och det går inte att säga att ljuset skulle ha fått dem att rikta sig mot eller bort från ljuskällan (figur 5, figur 6).



Figur 5. Intensitetens inverkan på värdet på cosinusfunktionen av tulpanmedusornas kroppsvinklar.

Styrkan på ljusstimuli hade ingen betydande inverkan på värden av cosinusfunktionen av tulpanmedusaindividernas vinkel θ i förhållande till x-axeln uppmätt i slutet av varje klipp ($\cos(\theta)$). I de flesta behandlingar var spridningen i dessa värden stor, det vill säga individer riktade sig såväl mot ljuset som bort från det, och ingen klar trend i riktning kan observeras. Den streckade linjen motsvarar medianen av alla värden i ”referensfördelningen”. Morrhåren beskriver en spridning på 1,5 kvartilavstånd och bollarna motsvarar enskilda individer som ligger utanför denna spridning. ”Pre” = före stimulus, ”s” = stimulus, ”post” = efter stimulus. N = 10 för alla behandlingar.



Figur 6. Tulpanmedusornas kroppsvinklar i slutet av olika behandlingar.

Ingen regelbundenhet i fördelningen av tulpanmedusornas kroppsvinklar, det vill säga vinkeln mellan den longitudinella mittlinjen från ”kroppen” till ”framdelen” på djuret och x-axeln, syntes till i slutet av behandlingarna. Ljusets intensitet och huruvida det var frågan om perioden före, under eller efter stimulus verkade inte ha någon inverkan på i vilken ställning individerna ställde sig i förhållande till ljuset. Ljuskällan ligger till höger, det vill säga vid 0° eller 360°. Prickarna beskriver medianen av de uppmätta vinklarna för varje individ i varje enskild behandling. ”Pre” = före stimulus, ”s” = stimulus, ”post” = efter stimulus. N = 10 för alla behandlingar.

Andelen rörliga individer. Jag använde samplen som motsvarade medianvärdet för andelen rörliga individer (tabell 1) och fann ingen betydande skillnad mellan någon av klipptyperna. Eftersom det inte var möjligt att bilda ett basvärde för den här typens data testade jag även alla proportioner tillsammans för att se om det fanns en skillnad i andelen rörliga individer mellan till exempel någon av stimulusperioderna och före stimulus-perioderna. Inga test hittade statistiskt signifikanta skillnader (se tabell 2), och i allmänhet verkade det inte som att ljusstimuli av olika intensitet eller huruvida det handlade om tiden före, under eller efter stimulus hade någon som helst effekt på andelen rörliga individer (se tabell 1), vilket stämde överens med mina kvalitativa observationer av *A. digitale*.

Tabell 1. Andelen rörliga tulpanmedusaindivider under olika behandlingar.

Andelen rörliga *Aglantha digitale*-individer varierade inte stort mellan olika behandlingar eller typer av klipp. I tabellen presenteras även data för andra upprepningar än dem som användes i statistiska analyser (endast medianvärdena användes).

Intensitet (µmol fotoner m^{-2} s^{-1})	Klipp	Median	Minimum	Maximum	Antalet individer	Antalet upprepningar
1,7 * 10^{-7}	*stimulus*	0,7	0,5	0,8	10	3
	före stimulus	0,7	0,6	0,9	10	3
	efter stimulus	0,7	0,7	0,9	10	3
1,6 * 10^{-6}	*stimulus*	0,8	0,7	0,8	10	3
	före stimulus	0,8	0,7	0,9	10	3
	efter stimulus	0,9	0,8	0,9	10	3
1,6 * 10^{-5}	*stimulus*	0,8	0,7	0,8	10	3
	före stimulus	0,8	0,8	0,9	10	3
	efter stimulus	0,8	0,5	0,9	10	3
1,5 * 10^{-4}	*stimulus*	0,7	0,6	0,9	10	3
	före stimulus	0,5	0,5	0,6	10	3
	efter stimulus	0,8	0,7	0,9	10	3
1,3 * 10^{-3}	*stimulus*	0,8	0,5	1,0	10	3
	före stimulus	0,8	0,8	1,0	10	3
	efter stimulus	0,9	0,8	0,9	10	3
0,014	*stimulus*	0,7	0,7	0,8	10	3
	före stimulus	0,8	0,8	0,9	10	3
	efter stimulus	0,8	0,8	0,8	10	3
0,13	*stimulus*	0,7	0,5	0,9	10	3
	före stimulus	0,7	0,5	0,8	10	3
	efter stimulus	0,5	0,4	0,8	10	3

Intensitet (µmol fotoner m^{-2} s^{-1})	Klipp	Median	Minimum	Maximum	Antalet individer	Antalet upprepningar
1,2	*stimulus*	0,7	0,7	0,7	10	3
	före stimulus	0,9	0,7	0,9	10	3
	efter stimulus	0,7	0,6	0,9	10	3
12	*stimulus*	0,6	0,6	0,8	10	3
	före stimulus	0,7	0,7	0,9	10	3
	efter stimulus	0,8	0,6	0,8	10	3
$1,3 * 10^{-3}$	*stimulus*	0,9	0,8	0,9	10	3
(kontroll för	*före stimulus*	0,7	0,6	0,9	10	3
ljusutsättning)	*efter stimulus*	0,9	0,9	1,0	10	3
0	*stimulus*	0,6	0,6	0,7	10	3
(mörkerkontroll)	*före stimulus*	0,7	0,7	0,7	10	3
	efter stimulus	0,8	0,7	0,9	10	3

Tabell 2. Statistisk analys av tulpanmedusaresultaten.

Ljusets intensitet hade inte en signifikant effekt på de flesta undersökta variabler hos *Aglantha digitale*. En statistiskt betydande skillnad mellan fördelningar kunde endast observeras i samband med den totala avlagda sträckan under efter stimulus-perioder. Ett *post-hoc*-test avslöjade inte vilket eller vilka sampel orsakade detta resultat. Tabellen sammanfattar relevant information för alla test som berörde endast *A. digitale*.

Alternativ hypotes	Nollhypotes	Statistiskt test	Sampelstorlek (antalet block, i dessa fall individer)	Testvariabel och dess värde	P-värde	Frihetsgrader
Total avlagd sträcka						
Minst en före stimulus-period skiljer sig från de andra	Det finns ingen skillnad mellan perioderna före stimulus	Friedmans test	10	$\chi^2 = 13,55$	0,19	11 – 1 = 10
Minst en behandlings stimulusperiod skiljer sig från referensfördelningen (före stimulus) eller från en annan stimulusperiod	Det finns ingen skillnad i total avlagd sträcka före och under stimulus eller mellan stimulusperioder	Friedmans test	10	$\chi^2 = 9,74$	0,55	12 – 1 = 11
Minst en behandlings efter stimulus-period skiljer sig från referensfördelningen (före stimulus) eller	Det finns ingen skillnad i total avlagd sträcka före och efter stimulus eller mellan efter	Friedmans test	10	$\chi^2 = 21,91$	**0,03**	12 – 1 = 11

Alternativ hypotes	Nollhypotes	Statistiskt test	Sampelstorlek (antalet block, i dessa fall individer)	Testvariabel och dess värde	P-värde	Frihetsgrader
från en annan efter stimulus-period	stimulus-perioder					
		Post-hoc: Wilcoxons test för parade sampel med Bonferronikorrigering av p-värdena			alla p-värden > 0,05	
Topphastighet						
Minst en före stimulus-period skiljer sig från de andra	Det finns ingen skillnad mellan perioderna före stimulus	Friedmans test	10	$\chi^2 = 15,58$	0,11	11 – 1 = 10
Minst en behandlings stimulusperiod skiljer sig från referensfördelningen (före stimulus) eller från en annan stimulusperiod	Det finns ingen skillnad i topphastighet före och under stimulus eller mellan stimulusperioder	Friedmans test	10	$\chi^2 = 13,62$	0,26	12 – 1 = 11
Minst en behandlings efter stimulus-period skiljer sig från referensfördelningen (före stimulus) eller från en annan efter stimulus-period	Det finns ingen skillnad i topphastighet före och efter stimulus eller mellan efter stimulus-perioder	Friedmans test	10	$\chi^2 = 14,23$	0,22	12 – 1 = 11
Rörelse i x-riktning						
Minst en före stimulus-period skiljer sig från de andra	Det finns ingen skillnad mellan perioderna före stimulus	Friedmans test	10	$\chi^2 = 8,83$	0,55	11 – 1 = 10
Minst en behandlings stimulusperiod skiljer sig från referensfördelningen (före stimulus) eller	Det finns ingen skillnad i rörelse i x-riktning före och under stimulus eller mellan	Friedmans test	10	$\chi^2 = 4,17$	0,96	12 – 1 = 11

Alternativ hypotes	Nollhypotes	Statistiskt test	Sampelstorlek (antalet block, i dessa fall individer)	Testvariabel och dess värde	P-värde	Frihetsgrader
från en annan stimulusperiod	stimulusperioder					
Minst en behandlings efter stimulus-period skiljer sig från referensfördelningen (före stimulus) eller från en annan efter stimulus-period	Det finns ingen skillnad i rörelse i x-riktning före och efter stimulus eller mellan efter stimulus-perioder	Friedmans test	10	$\chi^2 = 4,36$	0,96	12 – 1 = 11
Cosinus av kroppsvinkeln θ						
Minst en före stimulus-period skiljer sig från de andra	Det finns ingen skillnad mellan perioderna före stimulus	Friedmans test	10	$\chi^2 = 11,18$	0,34	11 – 1 = 10
Minst en behandlings stimulusperiod skiljer sig från referensfördelningen (före stimulus) eller från en annan stimulusperiod	Det finns ingen skillnad i cos(θ) före och under stimulus eller mellan stimulusperioder	Friedmans test	10	$\chi^2 = 17,07$	0,11	12 – 1 = 11
Minst en behandlings efter stimulus-period skiljer sig från referensfördelningen (före stimulus) eller från en annan efter stimulus-period	Det finns ingen skillnad i cos(θ) före och efter stimulus eller mellan efter stimulus-perioder	Friedmans test	10	$\chi^2 = 6,67$	0,83	12 – 1 = 11
Andelen rörliga individer						
Minst en före stimulus-period skiljer sig från de andra	Det finns ingen skillnad mellan perioderna före stimulus	Cochrans Q-test	10	$\chi^2 = 6,24$	0,80	11 – 1 = 10
Minst en behandlings stimulusperiod skiljer sig från en	Det finns ingen skillnad i andelen rörliga individer mellan	Cochrans Q-test	10	$\chi^2 = 5,17$	0,88	11 – 1 = 10

Alternativ hypotes	Nollhypotes	Statistiskt test	Sampelstorlek (antalet block, i dessa fall individer)	Testvariabel och dess värde	P-värde	Frihetsgrader
annan stimulusperiod	stimulusperioder					
Minst en behandlings efter stimulus-period skiljer sig från en annan efter stimulus-period	Det finns ingen skillnad i andelen rörliga individer mellan efter stimulus-perioder	Cochrans Q-test	10	$\chi^2 = 9,15$	0,52	11 – 1 = 10
Vilket som helst klipp från vilken som helst behandling skiljer sig från minst ett annat	Det finns ingen skillnad i andelen rörliga individer mellan klippen	Cochrans Q-test	10	$\chi^2 = 21,65$	0,92	33 – 1 = 32

Märk väl att för många variabler skilde sig resultaten för intensiteten 1,3 * 10^{-3} µmol fotoner m^{-2} s^{-1} och samma intensitet då den användes som kontroll för ljusutsättning ansenligt – dock inte på ett statistiskt betydande sätt – från varandra (se bilaga E).

3.2 Chaetognatha

3.2.1 Kvalitativa observationer

Pilmaskarnas vanligaste beteende var att flyta på plats (figur 7). Det gick ofta ungefär en minut utan att en enda pilmask rörde på sig, men även om en del av gruppen rörde på sig, kunde enskilda individer ligga stilla i flera minuter. Liksom med *A. digitale* såg en individs rörelse ut att kunna utlösa en kaskad av rörelse, det vill säga om en individ började röra på sig kunde andra också börja simma, men denna kaskad tog högst ungefär en minut, varefter den allmänna stillheten återuppstod. Individer kunde också simma mot varandra, vilket ofta resulterade i att träffade individer började simma.

Figur 7. Exempelbild på pilmaskarnas rörelse under experimentet.

Pilmaskarna kunde ligga stilla, vilket verkade vara det vanligaste beteendet, röra på sig i relativt raka linjer eller vibrera på plats. Exempelbilden visar spårdata över rörelse under stimulus F6 (intensitet 1,3 * 10^{-3} µmol fotoner m^{-2} s^{-1}), första upprepningen. Pilarna beskriver individer och riktar sig från ”mitten” mot huvudet. Spårdata (färggranna linjer) baserar sig på huvudets position. Data över ”stjärtens” position finns inte med på bilden. Observera att y-axeln på bilden är uppochner, vilket är en följd av det i y-riktning inverterade pixelkoordinatsystemet i SLEAP. Egenskapen togs i beaktande i analyserna. Ljuskällan ligger till höger.

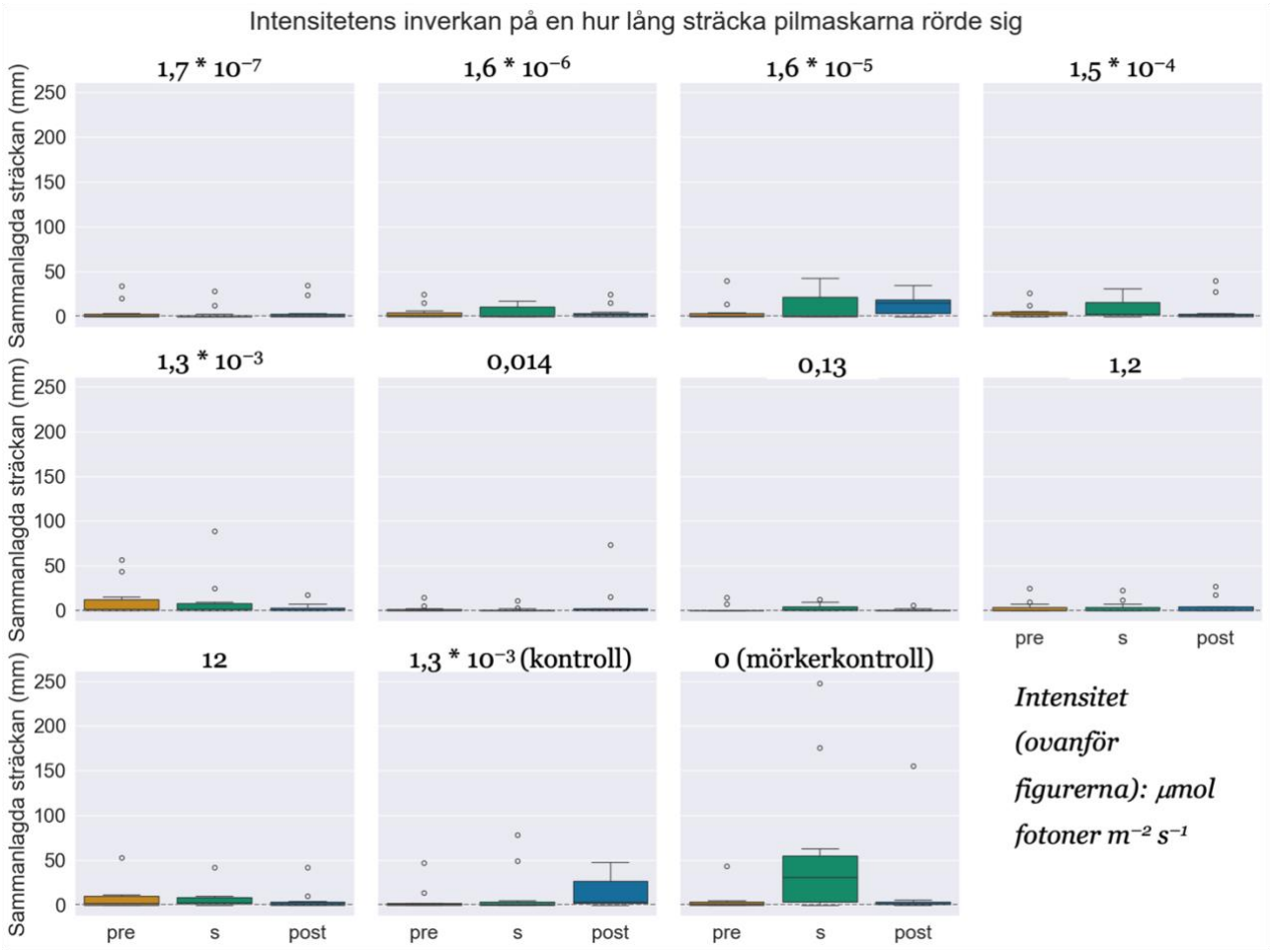
Det gick att urskilja två sätt att simma: ett relativt långsamt simmande, som uppstod då en individ svängde på kroppen med liten amplitud, och ett snabbt, spurtande simmande, som uppstod då en individ svängde på kroppen med stor amplitud. Utöver simmande rörelser uppvisade individer ibland ett ”vibrerande” beteende, som påminde om en simrörelse med liten amplitud, men som inte förde djuret framåt. I detta beteende svängde huvudet och stjärten snabbt fram och tillbaka med liten amplitud.

Endast en del av upprepningarna användes i de kvantitativa analyserna (se Material och metoder), men jag kunde inte observera att ljusstimuli skulle ha någon anmärkningsvärd inverkan på pilmaskarnas beteende under hela experimentet (och jag märkte ingen betydelsefull skillnad mellan upprepningar). De allra högsta intensiteterna (0,13 µmol fotoner m^{-2} s^{-1} till 12 µmol fotoner m^{-2} s^{-1}) såg ut att möjligtvis utlösa en kort, högst några sekunder lång period av rörelse hos några individer i början av stimulus. Även om det var så att de högsta intensitetvärdena fick en del av pilmaskarna att röra på sig kunde jag inte observera effekten i alla upprepningar. Till exempel rörde inte pilmaskarna på sig under stimulusperioden av repetition 1 av intensiteten 1,2 µmol fotoner m^{-2} s^{-1} (som

användes i de kvantitativa analyserna, se nedan) eller repetition 2, men några individer började röra på sig i början av stimulus under repetition 3. Jag observerade också ett uppsving i aktivitet efter stimulus för behandlingarna med de högsta intensitetvärdena, men rörelsen tog ofta endast ett par sekunder.

3.2.2 Kvantitativa resultat

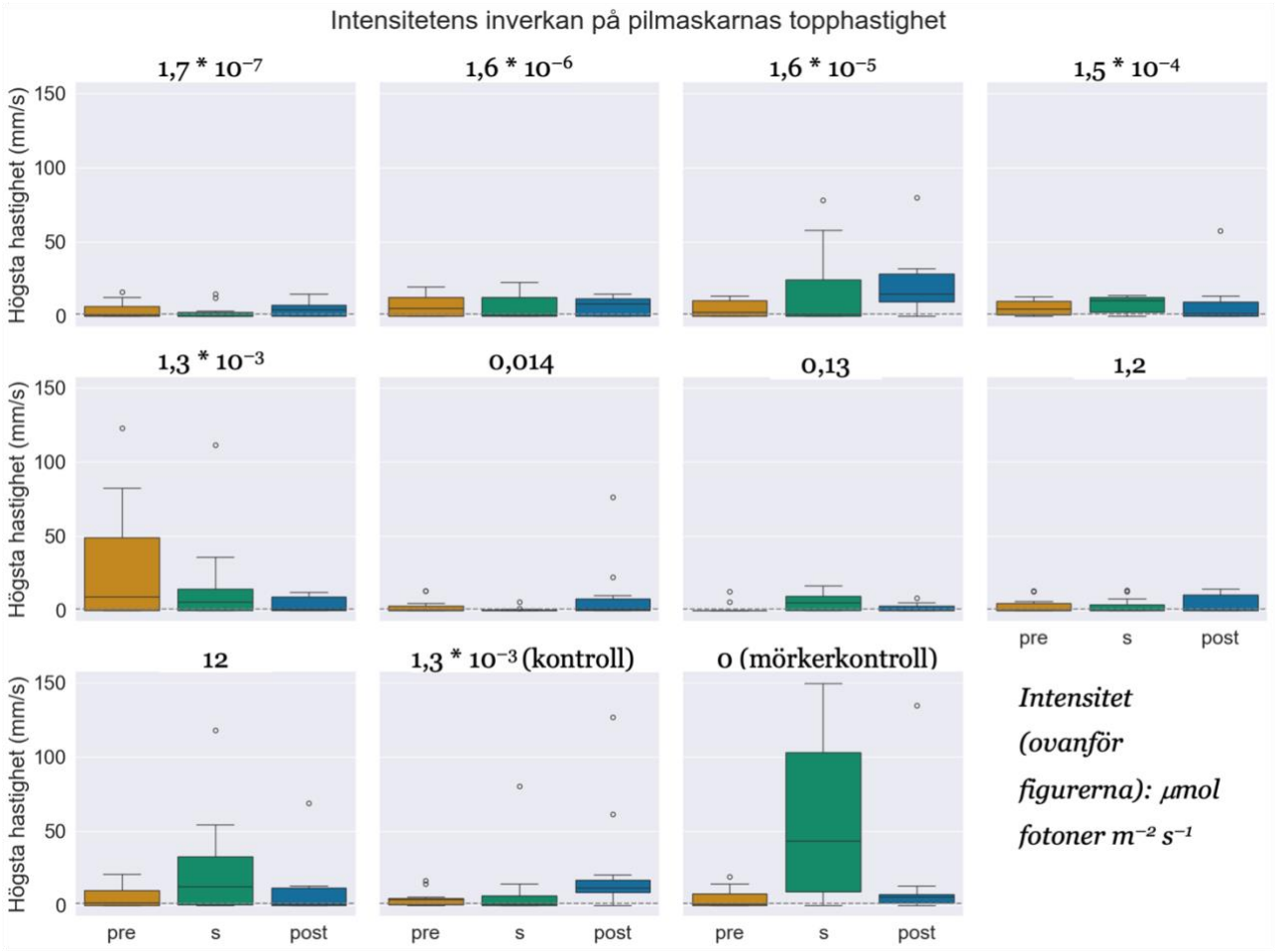
Total avlagd sträcka. Mörkerkontrollen producerade det klart högsta medianvärdet för total avlagd sträcka under ljusstimulus (31,23 mm), medan alla andra stimulusperioder hade en median på under 5 mm (figur 8). Det är sannolikt denna skillnad som var statistiskt signifikant (Kruskal–Wallis, $H = 23{,}02$, $p = 0{,}02$, $N = 241$, frihetsgrader 11). *Post-hoc*-prövning med Mann–Whitney U-testet (Mann & Whitney, 1947) visade dock inga signifikanta skillnader mellan enstaka sampel ($p > 0{,}05$ för alla jämförelser). Ljusstimuli av olika intensitet verkade alltså inte ha någon inverkan på hur långt pilmaskarna simmade. Inga efter stimulus-perioder skilde sig på ett betydande sätt från varandra eller från referensfördelningen (tabell 4), det vill säga hade att släcka ljuset inte en inverkan på sträckan som pilmaskarna simmade jämfört med hur långt de simmade före stimulus, och det fanns inte heller betydande skillnader mellan perioderna efter ljusstimuli av olika intensiteter. Medianer, minima och maxima för olika behandlingar finns i tabell 11 (bilaga F).



Figur 8. Intensitetens inverkan på sträckan som pilmaskarna rörde sig.

Den totala avlagda sträckan var mycket låg under de flesta ljusintensiteter, vilket beskriver den allmänna orörligheten hos den undersökta pilmaskgruppen. Den streckade linjen motsvarar medianen av alla värden i ”referensfördelningen”. Morrhåren beskriver en spridning på 1,5 kvartilavstånd och bollarna motsvarar enskilda individer som ligger utanför denna spridning. ”Pre” = före stimulus, ”s” = stimulus, ”post” = efter stimulus. N = 11 för alla behandlingar utom före stimulus-perioden för 12 µmol fotoner m^{-2} s^{-1}, där n = 10.

Topphastighet. Topphastigheten under stimulus påverkades inte heller av ljusstimuli med olika intensitet (figur 9). Det fanns en statistiskt betydande skillnad mellan referensfördelningen och stimulusperioden under mörkerkontrollen, men ingen behandling med ljus påverkade topphastigheten på ett betydande sätt (tabell 4). Någon av efter stimulus-perioderna gav upphov till en signifikant skillnad mellan efter stimulus-perioderna eller referensfördelningen (Kruskal–Wallis, H = 23,79, p = 0,01, N = 241, frihetsgrader 11), möjligtvis vid 1,6 * 10^{-5} µmol fotoner m^{-2} s^{-1}, under vilken mediantopphastigheten var 14,92 mm/s, men det fanns ingen signifikant skillnad mellan någon av sampelparen i *post-hoc*-prövningen. Således påverkade inte att släcka ljuset pilmaskarnas topphastighet under någon behandling. Medianer, minima och maxima för olika behandlingar finns i tabell 12 (bilaga F).



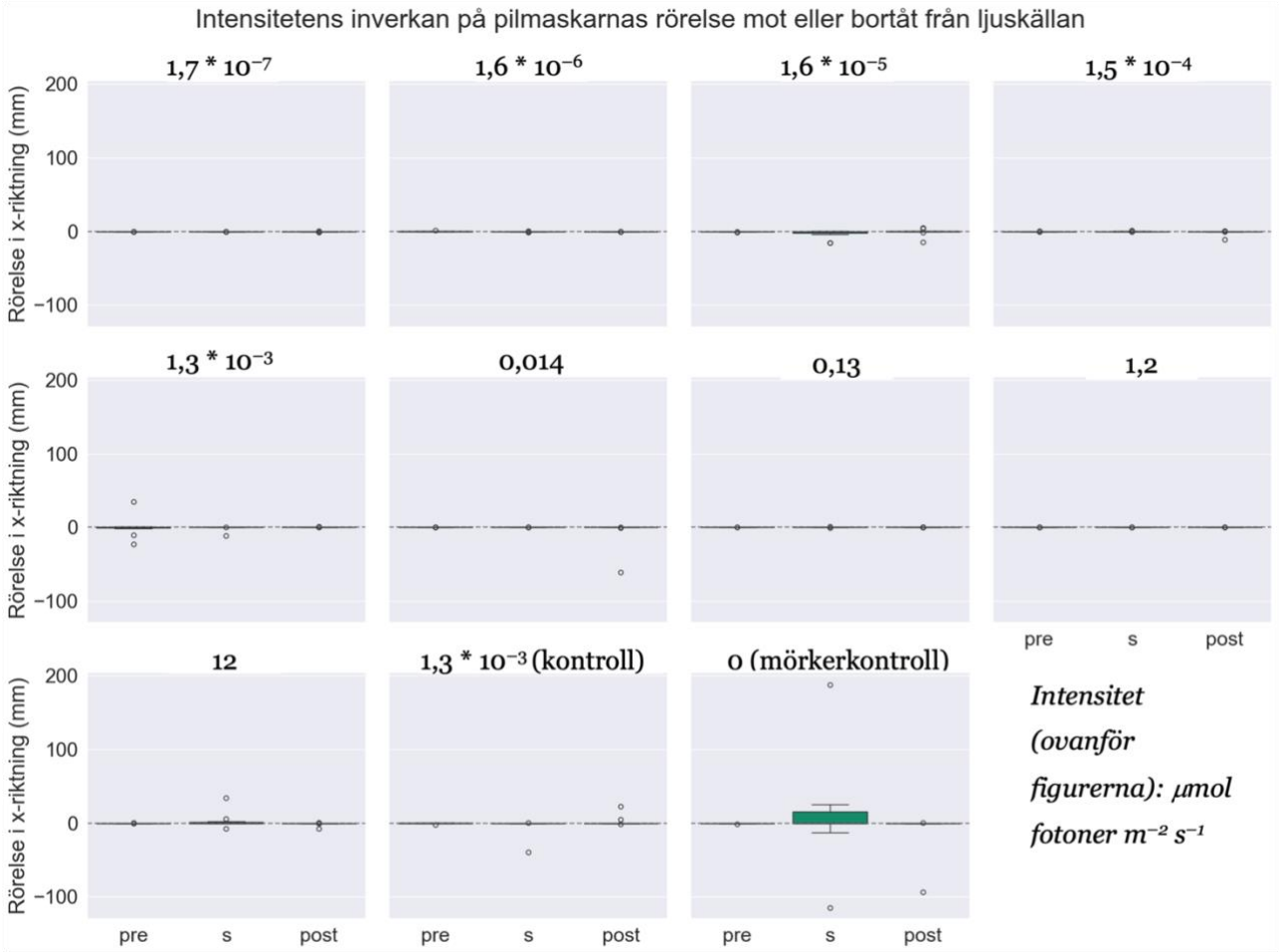
Figur 9. Intensitetens inverkan på pilmaskarnas topphastighet.

Styrkan på ljusstimuli hade sannolikt ingen inverkan på pilmaskarnas topphastighet. Den streckade linjen motsvarar medianen av alla värden i ”referensfördelningen”. Morrhåren beskriver en spridning på 1,5 kvartilavstånd och bollarna motsvarar enskilda individer som ligger utanför denna spridning. ”Pre” = före stimulus, ”s” = stimulus, ”post” = efter stimulus. N = 11 för alla behandlingar utom före stimulus-perioden för 12 µmol fotoner m^{-2} s^{-1}, där n = 10.

Rörelse mot eller bort från ljuskällan. Med undantag för några enstaka individer rörde sig pilmaskarna varken mot eller bortåt från ljuskällan (figur 10). Det fanns inget samband mellan ljusets intensitet och rörelse i x-riktning (tabell 4); rörelsen var lika minimal före, under och efter ljusstimulus vid varje intensitet. Medianer, minima och maxima för olika behandlingar finns i tabell 13 (bilaga F).

Kroppsvinklar i förhållande till ljuset. Inte heller kroppsvinklarna eller värdet på cosinusfunktionen av kroppsvinkeln påverkades av att tända eller släcka ljuset. Precis som hos tulpanmedusorna var spridningen i vinklarna stor (figur 12), och jag kunde inte påvisa något som helst samband mellan någon av behandlingarna och kroppsvinkeln eller dess cosinusfunktion (tabell 4, figur 11). Ljusstimuli verkade alltså inte påverka åt vilket håll

individerna riktade sig i slutet av behandlingen. Medianer, minima och maxima för cosinusfunktionens värde efter olika behandlingar finns i tabell 14 (bilaga F). Jag kunde inte placera ”mitten” hos enskilda individer på den sista bilden av några behandlingar, vilket ledde till att kroppsvinkeln inte kunde räknas för individen och att den individen lämnades bort ur analysen (figur 11; tabell 14 i bilaga F).

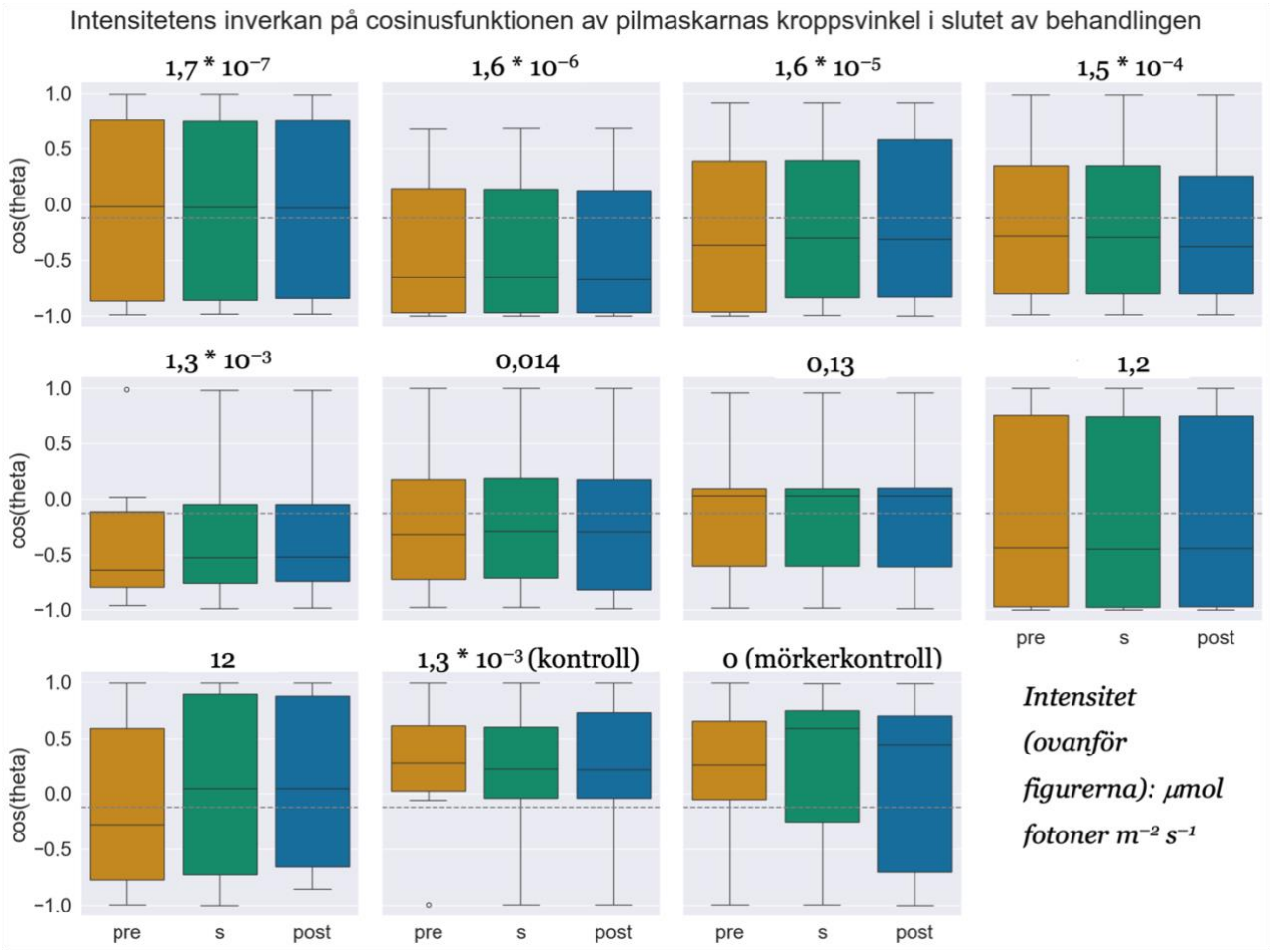


Figur 10. Intensitetens inverkan på pilmaskarnas rörelse i x-riktningen.

Styrkan av ljusstimuli hade ingen betydande inverkan på pilmaskarnas rörelse mot eller bortåt från ljuskällan. I de flesta behandlingar var gruppens rörelse längs x-axeln minimal och ingen klar trend i riktning kan observeras. Den streckade linjen motsvarar medianen av alla värden i ”referensfördelningen”. Morrhåren beskriver en spridning på 1,5 kvartilavstånd och bollarna motsvarar enskilda individer som ligger utanför denna spridning. ”Pre” = före stimulus, ”s” = stimulus, ”post” = efter stimulus. N = 11 för alla behandlingar utom före stimulus-perioden för 12 µmol fotoner m^{-2} s^{-1}, där n = 10.

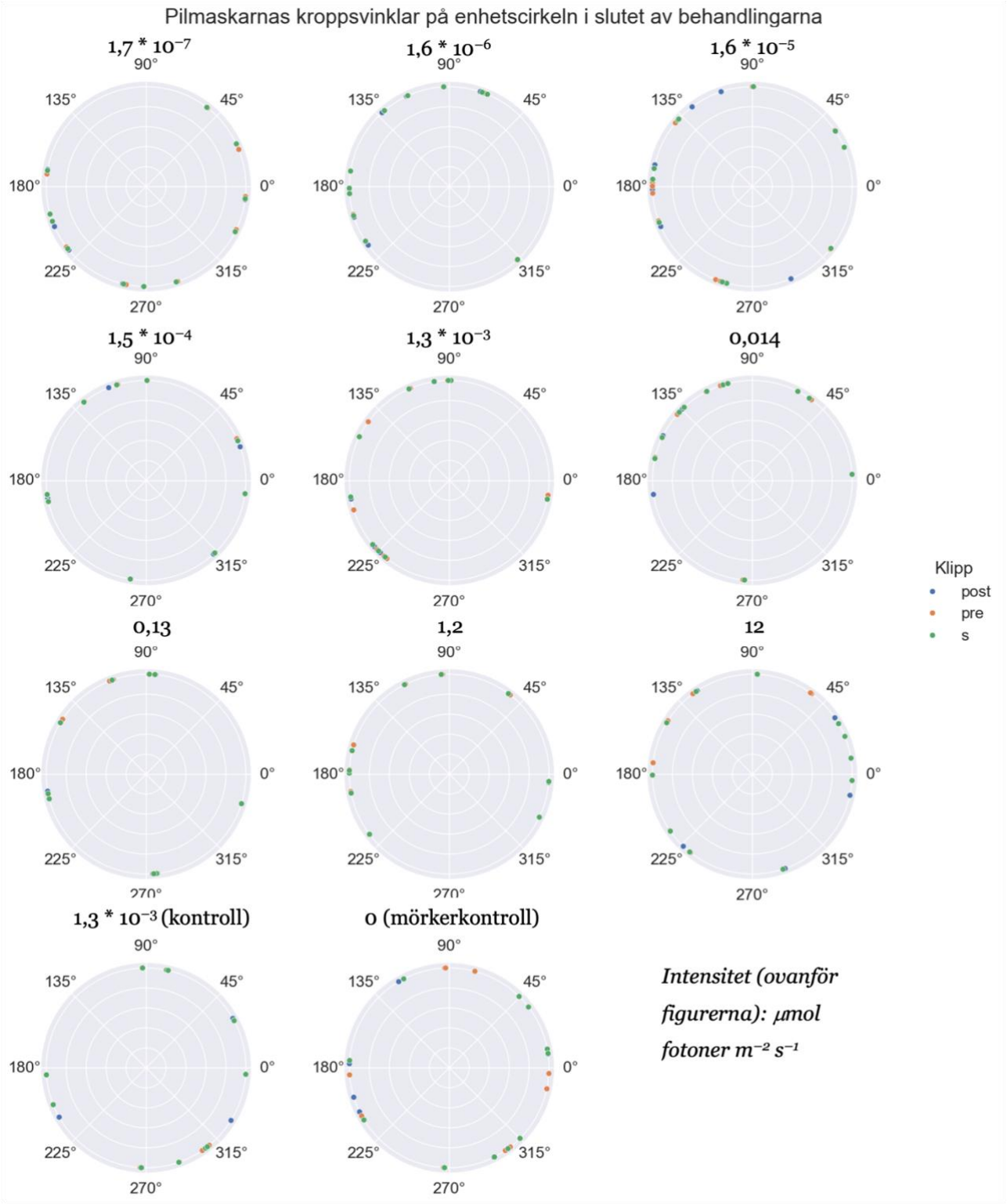
Andelen rörliga individer. Jag undersökte om olika ljusstimuli hade en inverkan på andelen rörliga pilmaskar under stimulus eller efter stimulus genom att pröva ifall det fanns en statistiskt betydande skillnad i proportioner mellan olika behandlingar. Det fanns ingen skillnad mellan före stimulus-perioder (tabell 4), och allmänt taget fanns det inte stora skillnader i andelen rörliga individer under stimulusperioderna eller efter stimulus-

perioderna (tabell 3). Stimulusperioden under mörkerkontrollen hade en större andel rörliga individer (0,55) än någon annan behandling, men även om det fanns en statistiskt betydande skillnad mellan proportioner då jag undersökte stimulusperioderna och före stimulus-perioderna tillsammans (proportionstestet prop.test i R *stats*, $\chi^2 = 45{,}84$, p = 0,001, frihetsgrader 21) skilde sig andelen rörliga individer under mörkerkontrollen inte från något annat sampel i *post-hoc*-prövningen (tabell 4). Det fanns inte betydande skillnader mellan efter stimulus-perioderna och före-stimulusperioderna (tabell 4).



Figur 11. Intensitetens inverkan på värdet på cosinusfunktionen av pilmaskarnas kroppsvinklar.

Styrkan på ljusstimuli hade ingen betydande inverkan på värden av cosinusfunktionen av pilmaskindividernas vinkel θ i förhållande till x-axeln uppmätt i slutet av varje klipp ($\cos(\theta)$). I de flesta behandlingar var spridningen i dessa värden stor, det vill säga individer riktade sig såväl mot ljuset som bort från det, och ingen klar trend i riktning kan observeras. Individernas allmänna orörlighet under experimentet syns även i de minimala ändringarna i $\cos(\theta)$ från början av en behandling till slutet av den och även mellan behandlingar. Den streckade linjen motsvarar medianen av alla värden i ”referensfördelningen”. Morrhåren beskriver en spridning på 1,5 kvartilavstånd och bollarna motsvarar enskilda individer som ligger utanför denna spridning. ”Pre” = före stimulus, ”s” = stimulus, ”post” = efter stimulus. N = 11 för alla behandlingar utom före stimulus-perioden för 12 µmol fotoner m^{-2} s^{-1}, alla klipp på 1,3 * 10^{-3} µmol fotoner m^{-2} s^{-1} och före stimulus-perioden av 1,3 * 10^{-3} µmol fotoner m^{-2} s^{-1}(kontroll för ljusutsättning), i vilka n = 10.



Figur 12. Pilmaskarnas kroppsvinklar i slutet av olika behandlingar.

Ingen regelbundenhet i fördelningen av pilmaskarnas kroppsvinklar, det vill säga vinkeln mellan den longitudinella mittlinjen från ”mitten” till huvudet på djuret och x-axeln, syntes till i slutet av behandlingarna. Ljuskällan ligger till höger, det vill säga vid 0° eller 360°. Prickarna beskriver enskilda individers uppmätta vinklar. Observera att en del av värdena kan vara så liknande från klipp till klipp att de inte syns som skilda prickar. ”Pre” = före stimulus, ”s” = stimulus, ”post” = efter stimulus. N = 11 för alla behandlingar utom före stimulus-perioden för 12 µmol fotoner m^{-2} s^{-1}, alla klipp på 1,3 * 10^{-3} µmol fotoner m^{-2} s^{-1} och före stimulus-perioden av 1,3 * 10^{-3} µmol fotoner m^{-2} s^{-1}(kontroll för ljusutsättning), i vilka n = 10.

Tabell 3. Andelen rörliga pilmaskindivider under olika behandlingar.

Andelen rörliga pilmaskindivider varierade inte stort mellan olika behandlingar eller typer av klipp och var liten i alla behandlingar med undantag för stimulusperioden under mörkerkontrollbehandlingen, där över hälften av individerna rörde på sig.

Intensitet (µmol fotoner m^{-2} s^{-1})	**Klipp**	**Andelen rörliga individer**	**Antal individer**	**Antal repetitioner**
$1,7 * 10^{-7}$	*stimulus*	0,00	11	1
	före stimulus	0,09	11	1
	efter stimulus	0,09	11	1
$1,6 * 10^{-6}$	*stimulus*	0,00	11	1
	före stimulus	0,00	11	1
	efter stimulus	0,00	11	1
$1,6 * 10^{-5}$	*stimulus*	0,09	11	1
	före stimulus	0,09	11	1
	efter stimulus	0,18	11	1
$1,5 * 10^{-4}$	*stimulus*	0,09	11	1
	före stimulus	0,00	11	1
	efter stimulus	0,09	11	1
$1,3 * 10^{-3}$	*stimulus*	0,09	11	1
	före stimulus	0,18	11	1
	efter stimulus	0,00	11	1
0,014	*stimulus*	0,00	11	1
	före stimulus	0,00	11	1
	efter stimulus	0,09	11	1
0,13	*stimulus*	0,00	11	1
	före stimulus	0,00	11	1
	efter stimulus	0,00	11	1
1,2	*stimulus*	0,00	11	1
	före stimulus	0,00	11	1
	efter stimulus	0,00	11	1
12	*stimulus*	0,09	11	1
	före stimulus	0,10	10	1
	efter stimulus	0,09	11	1
$1,3 * 10^{-3}$ (kontroll för ljusutsättning)	*stimulus*	0,18	11	1
	före stimulus	0,09	11	1
	efter stimulus	0,27	11	1
0 (mörkerkontroll)	*stimulus*	0,55	11	1
	före stimulus	0,09	11	1
	efter stimulus	0,09	11	1

Tabell 4. Statistisk analys av pilmaskresultaten.

Minst en behandling skilde sig från de andra när total avlagd sträcka, topphastighet och andelen rörliga individer jämfördes mellan stimulusperioder och med före stimulus-perioderna ($p < 0,05$). I *post-hoc*-prövningen av dessa resultat visade endast en parvis jämförelse signifikant skillnad: fördelningen av pilmaskarnas topphastighet under mörkerkontrollen skilde sig från ”referensfördelningen”. En statistiskt betydande skillnad mellan fördelningar kunde även observeras i samband med topphastigheten under efter stimulus-perioder. Tabellen sammanfattar relevant information för alla test som berörde endast pilmaskar. n = antalet djur i varje sampel, N = summan av alla gruppers n.

Alternativ hypotes	Nollhypotes	Statistiskt test	n; N	Testvariabel och dess värde	P-värde	Frihetsgrader
Total avlagd sträcka						
Minst en före stimulus-period skiljer sig från de andra	Det finns ingen skillnad mellan perioderna före stimulus	Kruskals–Wallis test	10 eller 11; 120	H = 9,22	0,51	11 – 1 = 10
Minst en behandlings stimulusperiod skiljer sig från referensfördelningen (före stimulus) eller från en annan stimulusperiod	Det finns ingen skillnad i total avlagd sträcka före och under stimulus eller mellan stimulusperioder	Kruskals–Wallis test	10 eller 11; 241	H = 23,02	**0,02**	12 – 1 = 11
		Post-hoc: Mann–Whitney U-testet för alla kombinationer av sampel med Bonferronikorrigering av p-värdena			alla p-värden > 0,05	
Minst en behandlings efter stimulus-period skiljer sig från referensfördelningen (före stimulus) eller från en annan efter stimulus-period	Det finns ingen skillnad i total avlagd sträcka före och efter stimulus eller mellan efter stimulus-perioder	Kruskals–Wallis test	10 eller 11; 241	H = 18,25	0,08	12 – 1 = 11
Topphastighet						
Minst en före stimulus-period skiljer sig från de andra	Det finns ingen skillnad mellan perioderna före stimulus	Kruskals–Wallis test	10 eller 11; 120	H = 12,02	0,28	11 – 1 = 10
Minst en behandlings stimulusperiod skiljer sig från	Det finns ingen skillnad i topphastighet före och under	Kruskals–Wallis test	10 eller	H = 28,73	**0,003**	12 – 1 = 11

Alternativ hypotes	Nollhypotes	Statistiskt test	n; N	Testvariabel och dess värde	P-värde	Frihetsgrader
referensfördelningen (före stimulus) eller från en annan stimulusperiod	stimulus eller mellan stimulusperioder		11; 241			
		Post-hoc: Mann–Whitney U-testet för alla kombinationer av sampel med Bonferronikorrigering av p-värdena			**0,04 för mörkerkontrollen och referensfördelningen**	
Minst en behandlings efter stimulus-period skiljer sig från referensfördelningen (före stimulus) eller från en annan efter stimulus-period	Det finns ingen skillnad i topphastighet före och efter stimulus eller mellan efter stimulus-perioder	Kruskals–Wallis test	10 eller 11; 241	H = 23,79	**0,01**	12 – 1 = 11
		Post-hoc: Mann–Whitney U-testet för alla kombinationer av sampel med Bonferronikorrigering av p-värdena			alla p-värden > 0,05	
Rörelse i x-riktning						
Minst en före stimulus-period skiljer sig från de andra	Det finns ingen skillnad mellan perioderna före stimulus	Kruskals–Wallis test	10 eller 11; 120	H = 9,69	0,47	11 – 1 = 10
Minst en behandlings stimulusperiod skiljer sig från referensfördelningen (före stimulus) eller från en annan stimulusperiod	Det finns ingen skillnad i rörelse i x-riktning före och under stimulus eller mellan stimulusperioder	Kruskals–Wallis test	10 eller 11; 241	H = 10,09	0,52	12 – 1 = 11
Minst en behandlings efter stimulus-period skiljer sig från referensfördelningen (före stimulus) eller från en annan	Det finns ingen skillnad i rörelse i x-riktning före och efter stimulus eller mellan efter	Kruskals–Wallis test	10 eller 11; 241	H = 6,63	0,83	12 – 1 = 11

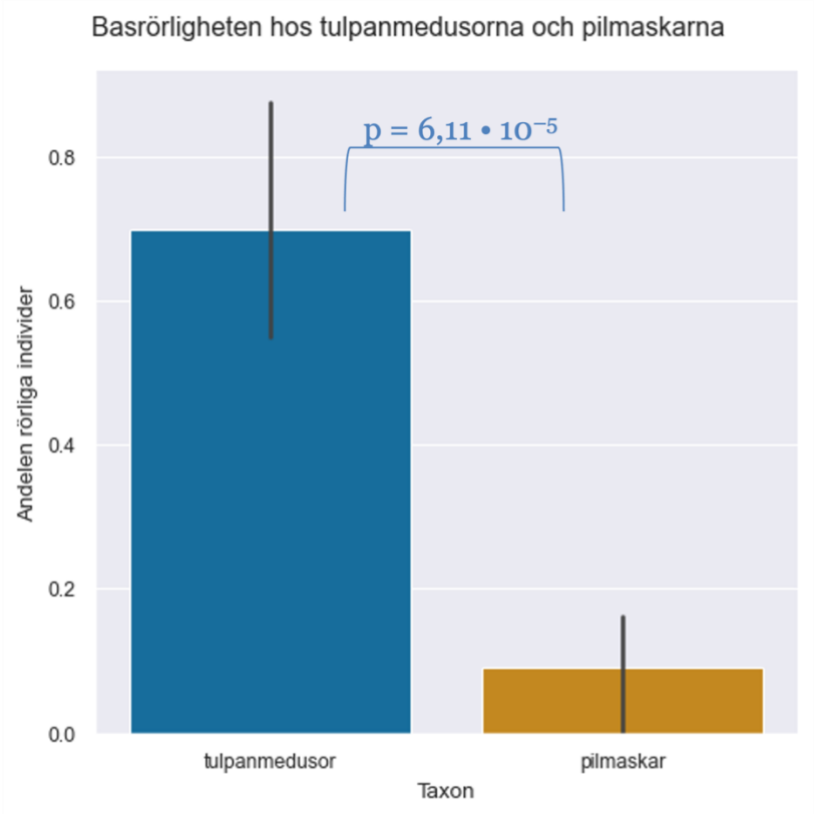
Alternativ hypotes	Nollhypotes	Statistiskt test	n; N	Testvariabel och dess värde	P-värde	Frihetsgrader
efter stimulus-period	stimulus-perioder					
Cosinus av kroppsvinkeln θ						
Minst en före stimulus-period skiljer sig från de andra	Det finns ingen skillnad mellan perioderna före stimulus	Kruskals–Wallis test	10 eller 11; 118	H = 9,26	0,51	11 – 1 = 10
Minst en behandlings stimulusperiod skiljer sig från referensfördelningen (före stimulus) eller från en annan stimulusperiod	Det finns ingen skillnad i cos(θ) före och under stimulus eller mellan stimulusperioder	Kruskals–Wallis test	10 eller 11; 238	H = 8,26	0,69	12 – 1 = 11
Minst en behandlings efter stimulus-period skiljer sig från referensfördelningen (före stimulus) eller från en annan efter stimulus-period	Det finns ingen skillnad i cos(θ) före och efter stimulus eller mellan efter stimulus-perioder	Kruskals–Wallis test	10 eller 11; 238	H = 7,46	0,76	12 – 1 = 11
Andelen rörliga individer						
Minst en före stimulus-period skiljer sig från de andra	Det finns ingen skillnad mellan perioderna före stimulus	Proportionstest (prop.test i R)	10 eller 11	χ^2 = 7,63	0,67	11 – 1 = 10
Minst en behandlings stimulusperiod skiljer sig från en annan stimulusperiod eller från före stimulus	Det finns ingen skillnad i andelen rörliga individer mellan stimulusperioder eller mellan stimuli och före stimuli	Proportionstest (prop.test i R)	10 eller 11	χ^2 = 45,84	**0,001**	22 – 1 = 21
		Post-hoc: proportionstest för alla kombinationer av sampelpar med Holms p-värdekorrigering			alla p-värden > 0,05	

Alternativ hypotes	Nollhypotes	Statistiskt test	n; N	Testvariabel och dess värde	P-värde	Frihetsgrader
		(pairwise.prop.test i R *stats*)				
Minst en behandlings efter stimulus-period skiljer sig från en annan efter stimulus-period eller från före stimulus	Det finns ingen skillnad i andelen rörliga individer mellan efter stimulus-perioder eller mellan efter stimulus-perioder och före stimuli	Proportionstest (prop.test i R)	10 eller 11	χ^2 = 19,29	0,57	22 – 1 = 21

Märk väl att för de flesta variabler skilde sig resultaten för 1,3 * 10^{-3} µmol fotoner m^{-2} s^{-1} och samma behandling då den användes som kontroll för ljusutsättning ansenligt – dock inte på ett statistiskt betydande sätt – från varandra (tabell 3; bilaga F).

3.3 Kvalitativ och kvantitativ jämförelse av taxa

Den största kvalitativa skillnaden mellan tulpanmedusorna och pilmaskarna var hur rörliga tulpanmedusorna var under hela experimentet och hur stilla pilmaskarna hölls under hela experimentet. För att beskriva denna skillnad kvantitativt och testa den statistiskt använde jag numeriska värden som beskrev andelen rörliga individer under före stimulus-perioderna (till exempel representerades en mätning där 7 av 10 individer klassats som ”rörliga” av värdet 0,7), det vill säga ett slags numeriskt mått för basaktiviteten hos taxa. Andelen rörliga individer lämpade sig för en jämförelse mellan taxa eftersom det var en variabel som tog i beaktande skillnaderna i kroppsstorlek (till skillnad från till exempel variabeln total avlagd sträcka). Jag undersökte skillnaden i denna ”basrörlighet” mellan tulpanmedusor och pilmaskar genom att testa om det fanns en skillnad i andelen rörliga individer under före stimulus-perioder mellan taxa och fann att grupperna skilde sig starkt (Mann–Whitney U-test, U = 121, n = 11 i båda samplen, approximerat p-värde = 6,11 * 10^{-5}). Tulpanmedusornas medianvärde (0,7) var betydligt högre än pilmaskarnas (0,09) (figur 13).



Figur 13. Jämförelse av andelen rörliga tulpanmedusa- och pilmaskindivider före stimulus.

Andelen rörliga individer före stimulus (”basrörligheten”) skilde sig betydligt mellan tulpanmedusor och pilmaskar (Mann–Whitney U, $p = 6{,}11 * 10^{-5}$). Tulpanmedusorna hade en större andel rörliga individer under alla före stimulus-perioder. Toppen av stapeln beskriver medianen av alla uppmätta värden för före stimulus-perioder (pilmaskar) eller medianen av alla före stimulus-perioders medianer (tulpanmedusor). Den smala mörka stolpen beskriver en spridning från 2,5:e till 97,5:e percentilen. N = 11 i båda samplen.

Förutom den här skillnaden, som sannolikt även reflekterades i den totala avlagda sträckan, topphastigheten och rörelsen i x-riktning, fanns det inte några andra iögonfallande kvalitativa skillnader i beteendena jag undersökte i den här avhandlingen. Trots att tulpanmedusorna rörde på sig mycket mera än pilmaskarna kunde jag även observera likheter mellan arternas beteende: en individs rörelse kunde resultera i en rörelsekaskad i gruppen, och de flesta individer verkade spendera största delen av tiden i ett stillsamt tillstånd. Ingendera av de undersökta taxa uppvisade en entydig respons till tändandet eller släckandet av ljusstimuli, oberoende av intensitet.

4 Diskussion

4.1 Inget entydigt ljuskänsligt beteende hos tulpanmedusorna och pilmaskarna i experimentet – varför och vad näst?

4.1.1 Tulpanmedusorna betedde sig som förväntat, pilmaskarna överraskade; resultaten kan förklaras av både biologiska och tekniska faktorer

Tulpanmedusan, *Aglantha digitale,* har inte visat sig vara känslig för ljus, och hittills har inga ljuskänsliga celler eller strukturer hittats hos arten (Norekian & Moroz, 2020). Det är således inte så överraskande att jag inte fann något signifikant eller entydigt samband mellan korta ljusstimuli och tulpanmedusornas beteende. Hittills har inte immunohistokemiska eller genomikbaserade studier som undersöker ljuskänsliga molekyler eller motsvarande gener i tulpanmedusan publicerats. Hydrozoer har, trots allt, en hel rad olika visuella och ljuskänsliga system (se till exempel Singla, 1974; Martin, 2002), så det är inte helt uteslutet att tulpanmedusan också kan ha något ljuskänsligt system som inte reagerar på korta stimuli som de som användes i den här undersökningen och som i stället för en fototaktisk respons av något slag kan ge upphov till reglering av dagsrytmen, till exempel. Olika maneter är också känsliga för olika våglängder av ljus, vilket är något som kan vara bra att ta i beaktande i fortsatta studier av hydrozoers fotobiologi och ljuskänsliga beteende; i allmänhet är hydrozoer mest känsliga för ljus inom området 480–550 nm (Martin, 2002).

En viktig fråga inom experimentell forskning är huruvida själva uppsättningen påverkar försöksdjuren och därmed resultaten. Colin m.fl. (2003) undersökte en hur stor del av tiden *A. digitale* använder på att simma aktivt genom att observera individer i en naturlig miljö. De observerade sammanlagt 49 individer, vars medianvärde för aktiv rörelse var 0 % och medelvärde ca 32 % av tiden (se Colin m.fl., 2003, Fig. 2), det vill säga flöt de allra flesta individerna passivt i vattnet utan att simma med pulserande rörelser. Jag räknade inte ut motsvarande värden i denna studie, men på basen av mina observationer verkar det som att individerna i det här experimentet simmade mer aktivt än individerna i den naturliga miljön. I framtida experimentella undersökningar kunde också andelen av tiden som användes på aktivt simmande räknas ut, eftersom informationen kan hjälpa med att bedöma om försöksmiljön påverkar maneterna så att de beter sig på ett ovanligt sätt. Ifall tulpanmedusor vanligtvis är så aktiva som de såg ut att vara i mina resultat, om pilmaskarna i den här undersökningen hade en naturlig aktivitetsnivå samt huruvida

tulpanmedusor verkligen uppvisar mera aktivt simmande än pilmaskar skulle vara värdefull information med tanke på resultatens pålitlighet och relevans och med tanke på planeringen av framtida experimentell forskning i arterna.

Enligt min åsikt skulle det bästa sättet att fortsätta studera tulpanmedusornas fotobiologi vara att utreda om arten över huvud taget har en genetisk uppsättning som möjliggör någon slags respons till ljusstimuli. Det är intressant att det finns uppgifter om att arten utför DVM (Arai & Fulton, 1973; Mills, 1982, hänvisade i Mills & Vogt, 1984), men jag kom tyvärr inte åt de ursprungliga källorna och kunde inte bekanta mig med hur och i hurdana omständigheter resultaten hade tagits fram. Det är naturligtvis också möjligt att DVM hos tulpanmedusor styrs av helt andra faktorer än ändringar i ljusets intensitet, och att tulpanmedusorna inte uppvisar ens långsamt ljuskänsligt beteende.

Till skillnad från tulpanmedusorna har pilmaskar uppvisat fototaktiskt eller på något annat sätt ljuskänsligt beteende i många experimentella studier och fältstudier. Pilmaskarna i den här avhandlingen artbestämdes inte, men på basen av fångstområdet (en fjord i Svalbard) är det sannolikt att största delen var av arten *Parasagitta elegans* (se t.ex. Patuła m.fl., 2023). Icke-arktiska individer av arten har uppvisat ljuskänsligt beteende (Pearre, 1973), men det är inte så enkelt att rakt jämföra irradiansvärdet som Pearre rapporterade i sin studie (400 $\mu W\ cm^{-2}$ på 4 centimeters avstånd för en fluorescerande lampa) med värdena på stimuli i den här studien, eftersom emissionsspektrum för lamporna Pearre använde är okända (han använde både vita fluorescerande lampor och glödlampor i sina försök). Att jag inte observerade en effekt på pilmaskarnas beteende under korta ljusstimulus i den här studien är kanske inte så överraskande med tanke på resultat från tidigare forskning, där positiv fototaxis som respons till en ökning i ljusets intensitet har observerats först efter en period på flera minuter (se hänvisningar i Inledning), men att släckandet av ljuset inte gav upphov till märkbara ändringar i beteende är överraskande. Då jag följde med pilmaskarnas beteende på videon observerade jag en möjlig – men väldigt otydlig – effekt på pilmaskarnas rörlighet rakt efter att ljus av de högsta intensiteterna släcktes, vilket påminner om Gotos och Yoshidas (1981) resultat, där pilmaskar simmade snabbt mot ljuskällan efter att ljuset slocknat. Detta beteende syntes ändå inte i de kvantitativa resultaten.

Begränsningar i den fysiska uppsättningen och analysmetoderna i experimentet kan åtminstone delvis förklara resultaten. Till exempel kan det grunda vattnet ha begränsat pilmaskarnas beteenderepertoar: Goto och Yoshida (1981) observerade att *Aidanosagitta*

crassa simmade mot ljuskällan genom att turvis simma uppåt och sjunka på vägen mot ljuset i 4 cm djupt vatten, och Pearre (1973) som undersökte *Parasagitta elegans* använde en horisontell bassäng med ett vattendjup på cirka 5 cm, så en alltför låg vattennivå (cirka 1 cm) kan ha hindrat pilmaskarna att simma normalt. Goto och Yoshida valde också att använda enbart individer som de bedömde som friska och aktiva i sina försök, medan inget förhandsval gjordes i den här undersökningen. Eftersom pilmaskar har ett mycket känsligt sinne för vibrationer i vattnet gäller det också att fundera på om den här egenskapen i kombination med det grunda vattnet och begränsade området kan ha påverkat pilmaskarnas beteende.

En annan begränsning är att jag valde att analysera individernas kroppsvinklar i slutet av varje behandling. Enligt Goto och Yoshida (1981) vände sig pilmaskarna genast när ljuset släcktes, så en analys som behandlar ändringar i kroppsvinkel mellan de sista sekunderna av stimulus och de första sekunderna efter stimulus kunde lämpa sig bättre för att hitta detta beteende (om det förekommer hos den sortens pilmaskar som användes i det här experimentet). Jag observerade dock inte en sådan här vändning då jag följde med pilmaskarnas beteende på video.

Det är möjligt att endast långvariga ljusstimuli alstrar långsamt simmande och DVM-relaterat beteende, och att kortvariga ljusstimuli simulerar visuell information som djuren använder för att kunna till exempel fly från fara. Sweatt och Forward (1985b) bedömde att det snabba beteendet som pilmaskarna uppvisade som svar till en minskning i mängden ljus eller en mekanisk störning i Gotos och Yoshidas studie från 1981 inte har med DVM att göra, och Goto och Yoshida spekulerade själv att det kunde vara frågan om att pilmasken simmar mot ljuskällan vars intensitet har minskats för att det påminner om att ett bytesdjur uppenbarar sig mellan pilmasken och ljuset eller att det handlar om en flyktrespons (eftersom djuren simmade mot den starkare ljuskällan i experiment där två lampor användes och ljusets intensitet minskades).

Pearre (1973) och Sweatt och Forward (1985a) observerade under sina relativt långvariga (3–42 minuter långa) belysningsexperiment att pilmaskar är positivt fototaktiska även då de simmar horisontellt, så om det stämmer att pilmaskar uttrycker en slags ljusaktiverad geotaxis (Sweatt & Forward, 1985b), verkar det som att de har förmågan att utnyttja ljusstimuli även inom andra beteenden än att reglera på vilket djup de befinner sig eller att möjligen fly från fara då ljusets intensitet plötsligt minskar. Framtida forskning kunde

riktas mot att identifiera alla dessa möjliga beteenden och ta reda på vilka neurobiologiska mekanismer styr dem.

Genom att förbättra delar av den fysiska uppsättningen – till exempel ändra IR-belysningen så att kontrasten vid bassängens kanter ökar och alla individer är synliga under hela försöket, vilket skulle bidra till att lämpliga statistiska metoder kan tillämpas, samt automatisera startandet av stimulusperioderna, vilket skulle ta bort behovet att klippa bort delar av klippen, eller genom att förbättra analysmetoderna – till exempel använda videomaterial över hela experimentet i tränandet av modellerna och dela in spårdata i skilda klipp först efter korrigeringsprocessen för att igen undvika behovet att lämna bort en del av klippen, skulle jag möjligen kunna observera ett samband mellan stimulus, dess intensitet och rörelse hos pilmaskarna. En ny analys skulle fortfarande vara tvungen att ha som mål att hitta skillnader mellan dessa händelser och de andra, till synes slumpmässiga rörelsekaskaderna som jag observerade under experimentets gång, och dessutom försöka ta reda på hurdant simmande det är frågan om och om det handlar om verklig fototaxis eller något annat ljuskänsligt beteende.

Jag observerade det högsta medianvärdet för både sammanlagd sträcka och topphastighet hos pilmaskarna under mörkerkontrollen, vilket kan tyda antingen på att spontan rörelse kan påverka analyserna starkt eller att andra faktorer, som möjliga skakningar från filterhjulet, kan påverka resultaten. Därmed skulle det sannolikt behövas flera biologiska upprepningar för att pålitligt påvisa effekten av ljusstimuli. Att använda ett statistiskt test som är menat för upprepade uppmätningar av samma individer för att analysera skillnaderna inom samma art i en undersökning som den här är också viktigt. Genom att testa mina pilmaskdata med Kruskals–Wallis test fick jag ett värde på N (det totala antalet observationer i alla sampel) på till och med över 200, då det i verkligheten handlade om 10 eller 11 observationer. Därmed kan de testresultat som bara berör pilmaskarna i den här undersökningen endast ses som riktgivande.

4.1.2 Felkällor kopplade specifikt till de analysmetoder jag använde

Att producera spårdata ur videomaterialet var ett samarbete mellan datorprogram och människa. Detta innebär att felaktiga eller vinklade resultat kan ha uppstått både under de automatiserade och de manuella delarna av arbetet. Till exempel kan osäkerhet i kroppsdelarnas förutspådda positioner ha gett upphov till osäkerhet i vinkelvariabelns värden, och om en stillastående kroppsdels förutspådda position rörde på sig runt den

verkliga positionen från bild till bild kan detta ha gett upphov till att den uppmätta avlagda sträckan är större än den verkliga. Om skillnaden mellan verklig och förutspådd position inte var så stor att den uppfyllde något av kriterierna i tabell 6 (bilaga A) lät jag ofta bli att korrigera resultatet, och då kan dessa variationer ha påverkat de uppmätta variablernas värden. I några fall var jag tvungen att uppskatta en kroppsdels plats på basen av dess position i bilden före och efter den otydliga bilden, vilket kan ha lett till att några bilder innehåller felaktiga korrigeringar. Jag bedömer ändå att dessa effekter är små och att de inte påverkar pålitligheten av mina resultat. Likaså ser jag att artefakter, som total stillhet, det vill säga ingen rörelse alls och ingen variation i kroppsdelarnas position, som uppstått i samband med min korrigeringsprocess, inte heller har en betydelsefull inverkan på resultatens pålitlighet.

Faktorer som påverkar resultatens pålitlighet i någon grad är att jag inte korrigerade bildens snedhet före jag analyserade vinklar och rörelse i x-riktning, och det fanns inte heller en referensbild av ett rutfält eller dylikt med hjälp av vilket exakta mått för objekt i bilden och en korrigering av snedhet och förvrängning av bilden kunde ha gjorts före analyserna. Jag räknade även ut pixellängden på bassängens kant genom att mäta manuellt på bilden och räkna ut kantens längd med Pythagoras sats, så måtten var inte exakta. På grund av dessa felkällor är absoluta värden för vinklar och rörelse i x-riktning något opålitliga, och även de andra resultatens pålitlighet kan påverkas lite av en kamerarelaterad förvrängning av bilden. En annan möjligen betydande felkälla är att individerna inte var delade in i grupper på basen av utvecklingsstadium och, i pilmaskarnas fall, på basen av art. Miljeteig m.fl. (2014) visade att förtecknet på fototaxis hos arktiska hoppkräftor berodde på kön och utvecklingsstadium, och det är inte omöjligt att det finns skillnader mellan utvecklingsstadier även hos arterna i denna undersökning. Då alla individer är i samma grupp är det omöjligt att veta om till exempel spridningen i riktningen som individer simmar i beror på samspel mellan utvecklingsstadium och ljusstimuli eller på att ljusstimuli inte påverkar riktningen. Något som kan ha påverkat resultaten i betydande grad är osäkerheten i stimulusperiodernas start- och sluttider, vilket ledde till att en del klipp börjar cirka en sekund för tidigt och en del cirka en sekund för sent, vilket i pilmaskarnas fall kan ha haft betydelse speciellt med tanke på början av efter stimulus-perioderna, som ibland innehöll ett mycket kortvarigt uppsving i rörelse.

4.1.3 Fortsatt experimentell forskning kan bygga på den här undersökningen

Att dra slutsatser om arters ljuskänsliga beteende i naturen på basen av resultat från laboratorieexperiment kan vara utmanande. Till exempel kan kvalitativa skillnader i ljusstimuli spela en stor roll: Cronin m.fl. (2017) förklarar i sin översikt att positiv fototaxis hos planktiska kräftdjurslarver uppstår då larverna belyses med en ljuskälla från en specifik riktning, som med en ficklampa, medan negativ fototaxis som utgör basen till DVM hos dessa arter observeras då ljuset är diffust, vilket är fallet då dagsljus belyser havsvatten. Därmed kan det vara svårt att säga ifall ett beteendeexperiment med en relativt rak ljuskägla är representativt med tanke på beteenden som DVM eller flykt från predatorer. I beteendeexperimenten som jag analyserade i den här avhandlingen hade ljuset spridits med en platta och kan därför påminna mera om naturliga omständigheter än uppsättningar med kollimerat ljus i äldre forskning (se t.ex. Miljeteig m.fl., 2014). En undersökning lik den här med förbättrade analysmetoder och en större sampelstorlek kunde därmed utföras med arktiska pilmaskar och möjligtvis någon annan ljuskänslig arktisk art, och då kunde även skillnader i respons till ljusstimuli mellan arter undersökas kvantitativt.

Ämnet är relevant och jag förhåller mig förhoppningsfullt till att även arktiska pilmaskar kan undersökas experimentellt, också med kortvariga ljusstimuli. Att få kvantitativa data som kan paras ihop med enskilda individer, öka sampelstorleken, dela in individer i block på basen av till exempel kön, utvecklingsstadium och art, förbättra precisionen i val av bildintervall och använda ljus av olika våglängder kunde möjliggöra att även svaga eller kortvariga effekter kunde påvisas hos olika arter. I framtiden kunde det också vara intressant att testa skillnader mellan stimulusperioder och efter stimulus-perioder för att se om dessa skiljer sig från varandra och om intensiteten på ljusstimuli påverkar detta.

4.2 Slutsatser

Att forska i enskilda arters ljuskänsliga beteende och de underliggande fysiologiska processerna är viktigt för att kunna identifiera i vilka sammanhang – till exempel inom regleringen av dygnsrytm och livscykel eller vid flyktrespons och jakt – olika sorters ändringar i ljuset påverkar olika arter. Hur ljuset påverkar havsekosystem är en mycket aktuell fråga speciellt i Arktis, där ljusförhållandena växlar mellan perioder av konstant natt och konstant dag, och där ökad mänsklig verksamhet kan komma att orsaka drastiska ändringar i dessa ljusförhållanden. Medan en del arter kan gynnas av artificiellt ljus (se

t.ex. Cremer m.fl., 2022), kan konsekvenserna av ljusförorening vara negativa på ekosystemnivån (Hölker m.fl., 2010). Det är rimligt att utgå från att arktiska ljuskänsliga arter har anpassat sig till den extrema men hittills relativt regelbundet föränderliga ljusmiljön i arktiska havsområden och att arktiska ekosystem bygger på växelverkan mellan dessa specialiserade arter.

Den här avhandlingen hade som mål att undersöka hur kortvariga ljusstimuli kan påverka beteendet hos två arktiska djurplanktontaxa och därmed bidra med mera kunskap om ljuskänsligt beteende hos dessa två taxa. Kunskap om enskilda arter kan bidra till att förstå hur ändringar i ljusmiljön kan påverka ekosystem. Jag fann inget samband mellan en snabb ökning eller minskning av ljusets intensitet och rörlighet, rörelsens eller individens riktning mot eller från en källa av vitt ljus, avlagd sträcka eller topphastighet hos tulpanmedusor (*Aglantha digitale*) och pilmaskar (Chaetognatha) från arktiska havsområden. Slutsatsen att de ljusstimuli som användes i experimenten verkligen inte påverkade de undersökta beteendena under stimulus eller efter stimulus stöds av att mörkerkontrollen kunde producera mera extrema värden än någon verklig ljusstimulus. Det fanns också variation mellan resultat från två behandlingar med samma intensitet, vilket tyder på att den experimentella uppsättningen inte fångade upp någon verklig reaktion på ljusstimuli av olika intensitet.

Resultaten i denna avhandling stöder uppfattningen om att *Aglantha digitale* inte har förmågan att reagera på ljus. Min studie har dock begränsningar som är så betydande att ljuskänsligt beteende hos *A. digitale* inte kan uteslutas på basen av den. Ett nästa steg i kartläggandet av tulpanmedusans möjliga förmåga att reagera på ljus kunde vara en utredning av artens genom och transkriptom med målet att hitta eventuella opsin-kodande gener eller relevant RNA.

Resultaten beträffande pilmaskarnas beteende är något överraskande, eftersom pilmaskars ljuskänsliga beteende är välkänt, och tidigare forskning (se Yoshida & Goto, 1981) har visat att åtminstone en del av arterna har förmågan att reagera snabbt på minskningar i intensitet av även kortvariga, ett tiotal sekunder långa ljusstimuli. Det är möjligt att frånvaron av ljuskänsligt beteende i den här studien beror på skillnader mellan arktiska och icke-arktiska populationer, men jag tycker att det är mer sannolikt att antalet biologiska upprepningar och analysmetoderna inte lämpade sig till att få fram den här sortens beteende. Små ändringar i den fysiska uppsättningen av experimentet och i analysmetoderna kunde möjliggöra att liknande framtida experiment lyckas påvisa

ljuskänsligt beteende och kan användas till att ta fram tröskelvärden för ljusets intensitet under stimulusperioder av olika längder. Allmänt taget är det möjligt och, på basen av tidigare forskning i pilmaskar och andra ljuskänsliga djurplanktonarter, sannolikt att tulpanmedusornas och pilmaskarnas (eventuella) ljuskänsliga beteenden är ett resultat av ett samspel mellan olika faktorer, vilket ställer ytterligare krav på experimentella uppsättningar.

De arktiska havsområdenas ekosystem kommer sannolikt att uppleva stora förändringar i och med att klimatet på dessa områden värms upp snabbt och mänsklig aktivitet inklusive artificiell belysning ökar på områdena. Havsekosystemens tillstånd kan påverka såväl klimat och biodiversitet som tillgång till mat. Att forska vidare i olika arktiska djurplanktonarters fotobiologi på alla nivåer, både i fält och i laboratoriet, är således oumbärligt viktigt för att vi ska kunna förstå hurdana påverkningar dessa omvälvningar kan ha på arter som hör till de allra viktigaste beståndsdelarna av våra havsekosystem.

4.3 Forskningsetik

Den här avhandlingen grundar sig på material som är fritt tillgängligt på internet och som framställts av Viljanen m.fl. (2024b) samt på protokoll (för behandling och klippning av videomaterial, val av programvara för spårning, programkod för omvandlandet av hdf5-filer till csv-filer samt val av en del av analysvariablerna och av några statistiska metoder) som utvecklats av samma författare. I min beskrivning av materialet och metoderna har jag gjort mitt bästa för att redogöra för detta och för att skilja mellan andras arbete och mina egna insatser.

Avhandlingen baserar sig på videor av djurförsök med vilda ryggradslösa djur. Författarna av det ursprungliga materialet (Viljanen m.fl., 2024b) har tagit i beaktande etiska frågeställningar kring användningen av djur i forskningssyfte samt etiska frågeställningar kring expeditioner till Arktis och att samla prover ur ett arktiskt hav, ett känsligt ekosystem. Att utnyttja material som redan skapats och därmed ta till vara så mycket kunskap som möjligt från en forskningsresa är etisk praxis.

4.4 Tack

Tack mina handledare Martta Viljanen och Sanna Majaneva för utmärkt handledningsarbete, inspirerande diskussioner och för att jag fått ta del av er expertis inom fotobiologi och arktisk ekologi. Jag vill rikta ett särskilt tack till Martta för flexibilitet,

tillgänglighet och tålamod under min arbetsprocess. Jag vill också tacka mina handledare, som inte har svenska som modersmål, för en positiv inställning till att läsa och ge kommentarer till innehållet i min svenskspråkiga avhandling. Det är en ära och ett nöje att ha fått lära sig nytt såväl om de intressanta ämnena i den här avhandlingen som om vetenskapligt forskningsarbete med er.

Tack till Tuomo Helo för råd och hjälp med programmering och för många intressanta och värdefulla diskussioner om dataanalys. Tack också för att du orkade uppmuntra mig även när jag tidvis tvivlade på mitt arbete och inte alltid kände mig så kompetent och motiverad. Tack till Eva Ruusuvuori för hjälp med att hitta ett avhandlingsprojekt och för goda råd och stöd under hela arbetsprocessen samt till Reijo Käkelä för hjälp med val av statistiska metoder.

Tack också till Taran Five och alla andra som medverkat i de delarna av LightLife-projektet som min avhandling grundar sig på. Det var ett nöje att bekanta mig med och bygga på era verk. Tack även till användarna tobsecret, ajrwhite, piRSquared, v.tralala och gilch (med flera) på Stack Overflow (https://stackoverflow.com). Era svar på andra användares frågor hjälpte mig hitta på lösningar till mina egna programmeringsproblem.

Slutligen riktar jag ett varmt tack till hela min familj och mina vänner för beständig uppmuntran under arbetets gång.

4.5 CSC

Tack till CSC – IT-centret för vetenskap i Finland för beräkningsresurser. Att ha ett eget studerandeprojekt på CSC-kontot gick mycket smidigt.

4.6 Användning av artificiell intelligens

Maskininlärning är en teknologi som används i programmet SLEAP, och det är en form av artificiell intelligens. Därmed utgör AI en betydande del av metoderna i denna avhandling (även om bland annat korrigeringen fortfarande krävde en hel del manuellt arbete). Däremot har jag inte använt generativ artificiell intelligens för att till exempel skapa programkod, producera text eller rita bilder.

Källförteckning

Abarientos, A. & Nunez, A. (2013) *Aglantha digitale*. Animal Diversity Web. Hämtat den 22 mars 2025 från https://animaldiversity.org/accounts/Aglantha_digitale/

Arkett, S. A. & Spencer, A. N. (1986). Neuronal mechanisms of a hydromedusan shadow reflex. II: Graded response of reflex components, possible mechanisms of photic integration, and functional significance. *Journal of Comparative Physiology A*, *159*(2), 215–225. https://doi.org/10.1007/BF00612304

Bandara, K., Varpe, Ø., Søreide, J. E., Wallenschus, J., Berge, J. & Eiane, K. (2016). Seasonal vertical strategies in a high-Arctic coastal zooplankton community. *Marine Ecology. Progress Series (Halstenbek)*, *555*, 49–64. https://doi.org/10.3354/meps11831

Berge, J., Cottier, F., Last, K. S., Varpe, Ø., Leu, E., Søreide, J., Eiane, K., Falk-Petersen, S., Willis, K., Nygård, H., Vogedes, D., Griffiths, C., Johnsen, G., Lorentzen, D. & Brierley, A. S. (2009). Diel vertical migration of Arctic zooplankton during the polar night. *Biology Letters (2005)*, *5*(1), 69–72. https://doi.org/10.1098/rsbl.2008.0484

a. Berge, J., Daase, M., Hobbs, L., Falk-Petersen, S., Darnis, G. & Søreide, J. E. (2020). Zooplankton in the Polar Night. I J. Berge, G. Johnsen & J. H. Cohen (Red.), *POLAR NIGHT Marine Ecology* (Vol. 4, s. 113–159). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-33208-2_5

b. Berge, J., Geoffroy, M., Daase, M., Cottier, F., Priou, P., Cohen, J. H., Johnsen, G., McKee, D., Kostakis, I., Renaud, P. E., Vogedes, D., Anderson, P., Last, K. S. & Gauthier, S. (2020). Artificial light during the polar night disrupts Arctic fish and zooplankton behaviour down to 200 m depth. *Communications Biology*, *3*(1), Artikel 102. https://doi.org/10.1038/s42003-020-0807-6

Brierley, A. S. (2014). Diel vertical migration. *Current Biology*, *24*(22), R1074–R1076. https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.08.054

Båtnes, A. S., Miljeteig, C., Berge, J., Greenacre, M. & Johnsen, G. (2015). Quantifying the light sensitivity of Calanus spp. during the polar night: potential for orchestrated migrations conducted by ambient light from the sun, moon, or aurora borealis? *Polar Biology*, *38*(1), 51–65. https://doi.org/10.1007/s00300-013-1415-4

Cochran, W. G. (1950). The Comparison of Percentages in Matched Samples. *Biometrika*, *37*(3/4), 256–266.

Cohen, J. H., Berge, J., Moline, M. A., Sørensen, A. J., Last, K., Falk-Petersen, S., Renaud, P. E., Leu, E. S., Grenvald, J., Cottier, F., Cronin, H., Menze, S., Norgren, P., Varpe, Ø., Daase, M., Darnis, G. & Johnsen, G. (2015). Is Ambient Light during the High Arctic Polar Night Sufficient to Act as a Visual Cue for Zooplankton? *PloS One*, *10*(6), e0126247–e0126247. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126247

Cohen, J. H., Berge, J., Moline, M. A., Johnsen, G. & Zolich, A. P. (2020). Light in the Polar Night. I J. Berge, G. Johnsen & J. H. Cohen (Red.), *POLAR NIGHT Marine Ecology* (Vol. 4, s. 37–66). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-33208-2_3

Colin, S. P., Costello, J. H. & Klos, E. (2003). In situ swimming and feeding behavior of eight co-occurring hydromedusae. *Marine Ecology. Progress Series (Halstenbek)*, *253*, 305–309. https://doi.org/10.3354/meps253305

Cremer, R., Wacker, A., & Schwarzenberger, A. (2022). More Light Please: Daphnia Benefit From Light Pollution by Increased Tolerance Toward Cyanobacterial Chymotrypsin Inhibitors. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *10*, Artikel 834422. https://doi.org/10.3389/fevo.2022.834422

Cronin, T. W., Bok, M. J., & Lin, C. (2017). Crustacean Larvae—Vision in the Plankton. *Integrative and Comparative Biology*, *57*(5), 1139–1150. https://doi.org/10.1093/icb/icx007

Eakin, R. M., & Westfall, J. A. (1964). Fine Structure of the Eye of a Chaetognath. *The Journal of Cell Biology*, *21*(1), 115–132. https://doi.org/10.1083/jcb.21.1.115

Falk-Petersen, S., Pavlov, V., Timofeev, S. & Sargent, J. R. (2007). Climate variability and possible effects on arctic food chains: The role of Calanus. I J. B. Ørbæk, R. Kallenborn, I. Tombre, E. N. Hegseth, S. Falk-Petersen & A. H. Hoel (Red.), *Arctic Alpine Ecosystems and People in a Changing Environment* (s. 147–166). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-48514-8_9

Feigenbaum, D. & Reeve, M. R. (1977). Prey Detection in the Chaetognatha: Response to a Vibrating Probe and Experimental Determination of Attack Distance in Large Aquaria. *Limnology and Oceanography*, *22*(6), 1052–1058. https://doi.org/10.4319/lo.1977.22.6.1052

Five, T. (2024). *Studying Behavioral Responses to Bioluminescence in Zooplankton*. Magisteravhandling vid NTNU. https://hdl.handle.net/11250/3141097

Frase, T. & Richter, S. (2020). The brain and the corresponding sense organs in calanoid copepods – Evidence of vestiges of compound eyes. *Arthropod Structure & Development*, *54*, 100902–100902. https://doi.org/10.1016/j.asd.2019.100902

Friedman, M. (1937). The Use of Ranks to Avoid the Assumption of Normality Implicit in the Analysis of Variance. *Journal of the American Statistical Association*, *32*(200), 675–701. https://doi.org/10.1080/01621459.1937.10503522

Goto, T. & Yoshida, M. (1981). Oriented Light Reactions of the Arrow Worm Sagitta crassa Tokioka. *The Biological Bulletin (Lancaster)*, *160*(3), 419–430. https://doi.org/10.2307/1540849

Goto, T. & Yoshida, M. (1983). The Role of the Eye and Cns Components in Phototaxis of the Arrow Worm, Sagitta crassa Tokioka. *The Biological Bulletin (Lancaster)*, *164*(1), 82–92. https://doi.org/10.2307/1541192

Grenvald, J. C., Callesen, T. A., Daase, M., Hobbs, L., Darnis, G., Renaud, P. E., Cottier, F., Nielsen, T. G. & Berge, J. (2016). Plankton community composition and vertical migration during polar night in Kongsfjorden. *Polar Biology*, *39*(10), 1879–1895. https://doi.org/10.1007/s00300-016-2015-x

Grigor, J. J., Søreide, J. E. & Varpe, Ø. (2014). Seasonal ecology and life-history strategy of the high-latitude predatory zooplankter Parasagitta elegans. *Marine Ecology. Progress Series (Halstenbek)*, *499*, 77–88. https://doi.org/10.3354/meps10676

Harris, C. R., Millman, K. J., van der Walt, S. J., Gommers, R., Virtanen, P., Cournapeau, D., Wieser, E., Taylor, J., Berg, S., Smith, N. J., Kern, R., Picus, M., Hoyer, S., van Kerkwijk, M. H., Brett, M., Haldane, A., del Río, J. F., Wiebe, M., Peterson, P., … Oliphant, T. E. (2020). Array programming with NumPy. *Nature (London)*, *585*(7825), 357–362. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2649-2

Hays, G. C. (2003). A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia*, *503*(1–3), 163–170. https://doi.org/10.1023/b:hydr.0000008476.23617.b0

Hobbs, L., Banas, N. S., Cohen, J. H., Cottier, F. R., Berge, J. & Varpe, Ø. (2021). A marine zooplankton community vertically structured by light across diel to interannual timescales. *Biology Letters (2005)*, *17*(2), Artikel 20200810. https://doi.org/10.1098/rsbl.2020.0810

Hunter, J. D. (2007). Matplotlib: A 2D Graphics Environment. *Computing in Science & Engineering*, *9*(3), 90–95. https://doi.org/10.1109/MCSE.2007.55

Hölker, F., Wolter, C., Perkin, E. K. & Tockner, K. (2010). Light pollution as a biodiversity threat. *Trends in Ecology & Evolution (Amsterdam)*, *25*(12), 681–682. https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.09.007

Jaskólski, M. W. (2021). Challenges and perspectives for human activity in Arctic coastal environments – a review of selected interactions and problems. *Miscellanea Geographica*, *25*(2), 127–143. https://doi.org/10.2478/mgrsd-2020-0036

Kruskal, W. H. & Wallis, W. A. (1952). Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis. *Journal of the American Statistical Association*, *47*(260), 583–621. https://doi.org/10.1080/01621459.1952.10483441

Last, K. S., Hobbs, L., Berge, J., Brierley, A. S. & Cottier, F. (2016). Moonlight Drives Ocean-Scale Mass Vertical Migration of Zooplankton during the Arctic Winter. *Current Biology*, *26*(2), 244–251. https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.11.038

Ma, X. & Johnson, K. B. (2017). Comparative phototaxis of calanoid and harpacticoid copepods. *Marine Biology*, *164*(1), Artikel 26. https://doi.org/10.1007/s00227-016-3054-0

Mackie, G. O., Marx, R. M. & Meech, R. W. (2003). Central circuitry in the jellyfish Aglantha digitale IV. Pathways coordinating feeding behaviour. *Journal of Experimental Biology*, *206*(Pt 14), 2487–2505. https://doi.org/10.1242/jeb.00450

Mackie, G. O. & Meech, R. W. (1995). Central Circuitry in the Jellyfish Aglantha Digitale : I. The Relay System. *Journal of Experimental Biology*, *198*(11), 2261–2270. https://doi.org/10.1242/jeb.198.11.2261

Mann, H. B. & Whitney, D. R. (1947). On a Test of Whether one of Two Random Variables is Stochastically Larger than the Other. *The Annals of Mathematical Statistics*, *18*(1), 50–60. https://doi.org/10.1214/aoms/1177730491

Martin, V. J. (2002). Photoreceptors of cnidarians. *Canadian Journal of Zoology*, *80*(10), 1703–1722. https://doi.org/10.1139/z02-136

McKinney, W. (2010). Data structures for statistical computing in python. *Proceedings of the 9th Python in Science Conference, 445,* 56–61.

Miljeteig, C., Olsen, A. J., Båtnes, A. S., Altin, D., Nordtug, T., Alver, M. O., Speed, J. D. M. & Jenssen, B. M. (2014). Sex and life stage dependent phototactic response of the marine copepod Calanus finmarchicus (Copepoda: Calanoida). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *451*, 16–24. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.10.032

Mills, C. E. & Vogt, R. G. (1984). Evidence That Ion Regulation in Hydromedusae and Ctenophores Does Not Facilitate Vertical Migration. *The Biological Bulletin (Lancaster)*, *166*(1), 216–227. https://doi.org/10.2307/1541443

Musio, C., Santillo, S., Taddei-Ferretti, C., Robles, L. J., Vismara, R., Barsanti, L. & Gualtieri, P. (2001). First identification and localization of a visual pigment in Hydra (Cnidaria, Hydrozoa). *Journal of Comparative Physiology*, *187*(1), 79–81. https://doi.org/10.1007/s003590100180

Müller, C. H. G., Harzsch, S. & Perez, Y. (2018). Chaetognatha. I A. Schmidt-Rhaesa (Red.), *Miscellaneous Invertebrates* (s. 163–282). Walter de Gruyter GmbH. https://doi.org/10.1515/9783110489279-007

Norekian, T. P. & Moroz, L. L. (2020). Atlas of the neuromuscular system in the Trachymedusa Aglantha digitale: Insights from the advanced hydrozoan. *Journal of Comparative Neurology (1911)*, *528*(7), 1231–1254. https://doi.org/10.1002/cne.24821

Pantiukhin, D., Verhaegen, G. & Havermans, C. (2024). Pan-Arctic distribution modeling reveals climate-change-driven poleward shifts of major gelatinous zooplankton species. *Limnology and Oceanography*, *69*(6), 1316–1334. https://doi.org/10.1002/lno.12568

Patuła, W., Ronowicz, M. & Weydmann-Zwolicka, A. (2023). The interplay between predatory chaetognaths and zooplankton community in a high Arctic fjord. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *285*, Artikel 108295. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2023.108295

Pearre, S. (1973). Vertical Migration and Feeding in Sagitta Elegans Verrill. *Ecology (Durham)*, *54*(2), 300–314. https://doi.org/10.2307/1934338

Pertsova, N. M., Kosobokova, K. N. & Prudkovsky, A. A. (2006). Population size structure, spatial distribution, and life cycle of the hydromedusa Aglantha digitale (O.F.

Müller, 1766) in the White Sea. *Oceanology (Washington. 1965)*, *46*(2), 228–237. https://doi.org/10.1134/S0001437006020093

Pereira, T. D., Tabris, N., Matsliah, A., Turner, D. M., Li, J., Ravindranath, S., Papadoyannis, E. S., Normand, E., Deutsch, D. S., Wang, Z. Y., McKenzie-Smith, G. C., Mitelut, C. C., Castro, M. D., D'Uva, J., Kislin, M., Sanes, D. H., Kocher, S. D., Wang, S. S.-H., Falkner, A. L., … Murthy, M. (2022). SLEAP: A deep learning system for multi-animal pose tracking. *Nature Methods*, *19*(4), 486–495. https://doi.org/10.1038/s41592-022-01426-1

R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Wien, Österrike. https://www.R-project.org/

Runge, J. A., Pepin, P. & Silvert, W. (1987). Feeding behavior of the Atlantic mackerel Scomber scombrus on the hydromedusa Aglantha digitale. *Marine Biology*, *94*(3), 329–333. https://doi.org/10.1007/bf00428238

Saito, H. & Kiørboe, T. (2001). Feeding rates in the chaetognath Sagitta elegans: effects of prey size, prey swimming behaviour and small-scale turbulence. *Journal of Plankton Research*, *23*(12), 1385–1398. https://doi.org/10.1093/plankt/23.12.1385

Schuchert, P. (2024*)*. Aglantha digitale *(O. F. Müller, 1776)*. World Hydrozoa Database. Tillgång via: World Register of Marine Species på https://marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=117849 den 23 oktober 2024

Seabold, S. & Perktold, J. (2010). statsmodels: Econometric and statistical modeling with python. *Proceedings of the 9th Python in Science Conference*.

Shapiro, S. S. & Wilk, M. B. (1965). An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). *Biometrika*, *52*(3/4), 591–611. https://doi.org/10.2307/2333709

Singla, C. L. (1974). Ocelli of hydromedusae. *Cell and Tissue Research*, *149*(3), 413–429. https://doi.org/10.1007/BF00226774

Singla, C. L. (1978). Locomotion and neuromuscular system of Aglantha digitale. *Cell and Tissue Research*, *188*(2), 317–327. https://doi.org/10.1007/BF00222640

Singla, C. L. (1983). Fine structure of the sensory receptors of Aglantha digitale (Hydromedusae: Trachylina). *Cell and Tissue Research*, *231*(2), 415–425. https://doi.org/10.1007/BF00222191

a. Sweatt, A. J. & Forward, R. B. (1985). Spectral Sensitivity of the Chaetognath Sagitta hispida Conant. *The Biological Bulletin (Lancaster)*, *168*(1), 32–38. https://doi.org/10.2307/1541171

b. Sweatt, A. J. & Forward, R. B. (1985). Diel Vertical Migration and Photoresponses of the Chaetognath Sagitta hispida Conant. *The Biological Bulletin (Lancaster)*, *168*(1), 18–31. https://doi.org/10.2307/1541170

The pandas development team (2024). pandas-dev/pandas: Pandas, version 2.2.2. *Zenodo*. https://doi.org/10.5281/zenodo.3509134

Tosches, M. A., Bucher, D., Vopalensky, P., & Arendt, D. (2014). Melatonin Signaling Controls Circadian Swimming Behavior in Marine Zooplankton. *Cell*, *159*(1), 46–57. https://doi.org/10.1016/j.cell.2014.07.042

Verasztó, C., Gühmann, M., Jia, H., Rajan, V. B. V., Bezares-Calderón, L. A., Piñeiro-Lopez, C., Randel, N., Shahidi, R., Michiels, N. K., Yokoyama, S., Tessmar-Raible, K., & Jékely, G. (2018). Ciliary and rhabdomeric photoreceptor-cell circuits form a spectral depth gauge in marine zooplankton. *eLife*, *7*, Artikel e36440. https://doi.org/10.7554/eLife.36440

a. Viljanen, M., Five, T., Hatlebakk, M., Daase, M., Johnsen, G. & Majaneva, S. (2024). Species-specific light reactions of Arctic *Calanus* copepods revealed by AI assisted tracking. [Manuskriptet förbereds.]

b. Viljanen, M., Five, T. & Majaneva, S. (2024). Zooplankton behavioral data polar night 2023, https://doi.org/10.18710/W5B9QD, DataverseNO, V1

Virtanen, P., Gommers, R., Oliphant, T. E., Haberland, M., Reddy, T., Cournapeau, D., Burovski, E., Peterson, P., Weckesser, W., Bright, J., van der Walt, S. J., Brett, M., Wilson, J., Millman, K. J., Mayorov, N., Nelson, A. R. J., Jones, E., Kern, R., Larson, E., … van Mulbregt, P. (2020). SciPy 1.0: fundamental algorithms for scientific computing in Python. *Nature Methods*, *17*(3), 261–272. https://doi.org/10.1038/s41592-019-0686-2

Wallace, M. I., Cottier, F. R., Berge, J., Tarling, G. A., Griffiths, C., & Brierley, A. S. (2010). Comparison of Zooplankton vertical migration in an ice-free and a seasonally ice-covered Arctic fjord: An insight into the influence of sea ice cover on Zooplankton behavior. *Limnology and Oceanography*, *55*(2), 831–845. https://doi.org/10.4319/lo.2009.55.2.0831

Waskom, M. (2021). seaborn: statistical data visualization. *Journal of Open Source Software*, *6*(60), Artikel 3021. https://doi.org/10.21105/joss.03021

Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T., Miller, E., Bache, S., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D., Spinu, V., … Yutani, H. (2019). Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software*, *4*(43), Artikel 1686. https://doi.org/10.21105/joss.01686

Wilcoxon, F. (1945). Individual Comparisons by Ranking Methods. *Biometrics Bulletin*, *1*(6), 80–83. https://doi.org/10.2307/3001968

Wollesen, T., Rodriguez Monje, S. V., Oel, A. P. & Arendt, D. (2023). Characterization of eyes, photoreceptors, and opsins in developmental stages of the arrow worm Spadella cephaloptera (Chaetognatha). *Journal of Experimental Zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution*, *340*(5), 342–353. https://doi.org/10.1002/jez.b.23193

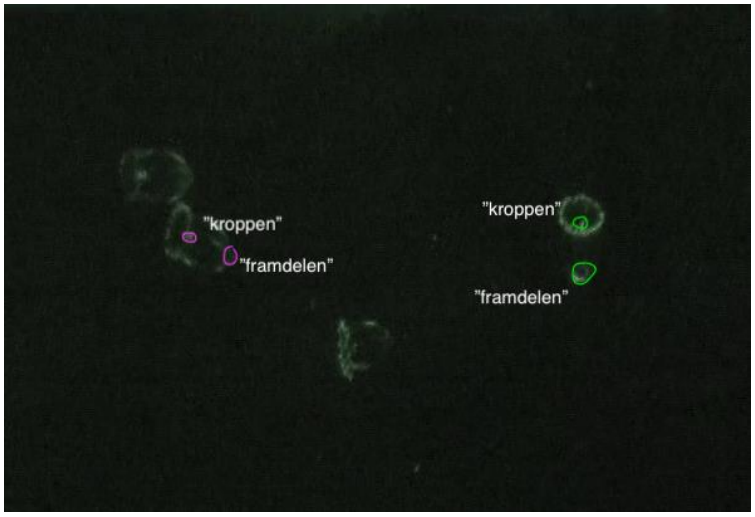
a. WoRMS (2025). *Ferosagitta hispida* (Conant, 1895). Hämtat den 26 maj 2025 från https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=105432

b. WoRMS (2025). *Sagitta elegans* Verrill, 1873. Hämtat den 26 maj 2025 från https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=105450

c. WoRMS (2025). *Sagitta crassa* Tokioka, 1938. Hämtat den 26 maj 2025 från https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=268029

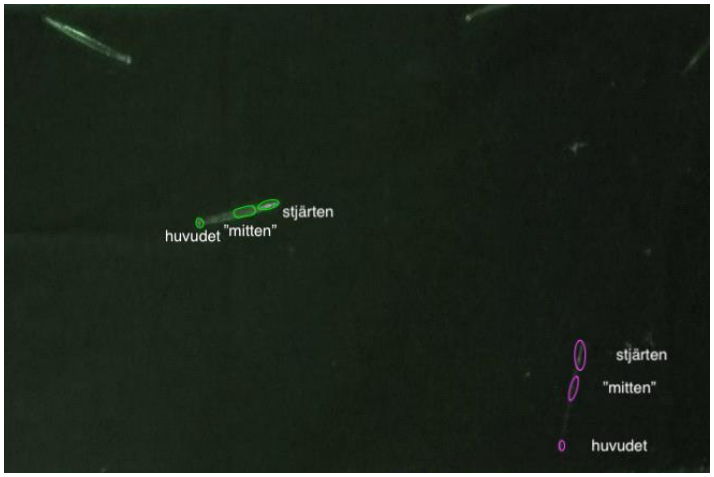
Bilagor

Bilaga A. Metoder



Figur 14. Tulpanmedusornas "kroppsdelar".

Två ”kroppsdelar” märktes in på *Aglantha digitale*-individer. Bilden visar inte inprickade punkter i SLEAP utan representerar områdena som användes för att märka in ”kroppen” och ”framdelen” på bilderna. Figuren visar en del av en stillbild från videon på experimentet.



Figur 15. Pilmaskarnas "kroppsdelar".

Tre ”kroppsdelar” märktes in på pilmaskindivider. Bilden visar inte inprickade punkter i SLEAP utan representerar områdena som användes för att märka in huvudet, ”mitten” och stjärten på bilderna. Figuren visar en del av en stillbild från videon på experimentet.

Tabell 5. Bildintervall som användes i videoanalyserna.

Bilderna som ingick i olika klipp kunde variera mellan de två experimenten på grund av skillnader i den verkliga starttiden för stimuli. Bildnumren i fet stil beskriver de klipp som valdes ut slumpmässigt i Microsoft Excel och vars bilder användes för att träna den slutliga modellen för *A. digitale*. Intensitet betecknas här av filterkoder (F2 och så vidare). Se Viljanen m.fl. (2024b) för motsvarande intensitetvärden. F6B har samma intensitet som F6.

Klipp	Startbild, *Aglantha digitale*	Slutbild, *Aglantha digitale*	Startbild (avrundas neråt), Chaetognatha	Slutbild (avrundas uppåt), Chaetognatha
F2_1_pre	7400	7500	7387,5	7487,5
F2_1_s	7525	7625	7525	7625
F2_1_post	7650	7750	7650	7750
F2_2_pre	8900	9000	8887,5	8987,5
F2_2_s	9025	9125	9012,5	9112,5
F2_2_post	9150	9250	9137,5	9237,5
F2_3_pre	10400	10500	10387,5	10487,5
F2_3_s	10525	10625	10512,5	10612,5
F2_3_post	10650	10750	10637,5	10737,5
F3_1_pre	11900	12000	11887,5	11987,5
F3_1_s	12025	12125	12012,5	12112,5
F3_1_post	12150	12250	12137,5	12237,5
F3_2_pre	13400	13500	13387,5	13487,5
F3_2_s	13525	13625	13512,5	13612,5
F3_2_post	13650	13750	13637,5	13737,5
F3_3_pre	14900	15000	14887,5	14987,5
F3_3_s	15025	15125	15012,5	15112,5
F3_3_post	15150	15250	15137,5	15237,5
F4_1_pre	16400	16500	16387,5	16487,5
F4_1_s	16525	16625	16512,5	16612,5
F4_1_post	16650	16750	16637,5	16737,5
F4_2_pre	17900	18000	17887,5	17987,5
F4_2_s	18025	18125	18012,5	18112,5
F4_2_post	18150	18250	18137,5	18237,5
F4_3_pre	19400	19500	19387,5	19487,5
F4_3_s	19525	19625	19512,5	19612,5
F4_3_post	19650	19750	19637,5	19737,5
F5_1_pre	20900	21000	20887,5	20987,5
F5_1_s	21025	21125	21012,5	21112,5
F5_1_post	21150	21250	21137,5	21237,5
F5_2_pre	**22400**	**22500**	22387,5	22487,5
F5_2_s	22525	22625	22512,5	22612,5

Klipp	Startbild, *Aglantha digitale*	Slutbild, *Aglantha digitale*	Startbild (avrundas neråt), Chaetognatha	Slutbild (avrundas uppåt), Chaetognatha
F5_2_post	22650	22750	22637,5	22737,5
F5_3_pre	23900	24000	23887,5	23987,5
F5_3_s	24025	24125	24012,5	24112,5
F5_3_post	24150	24250	24137,5	24237,5
F6_1_pre	25400	25500	25387,5	25487,5
F6_1_s	25525	25625	25512,5	25612,5
F6_1_post	25650	25750	25637,5	25737,5
F6_2_pre	26900	27000	26887,5	26987,5
F6_2_s	**27025**	**27125**	27012,5	27112,5
F6_2_post	27150	27250	27137,5	27237,5
F6_3_pre	28400	28500	28387,5	28487,5
F6_3_s	28525	28625	28512,5	28612,5
F6_3_post	28650	28750	28637,5	28737,5
F7_1_pre	29900	30000	29887,5	29987,5
F7_1_s	30025	30125	30012,5	30112,5
F7_1_post	30150	30250	30137,5	30237,5
F7_2_pre	31400	31500	31387,5	31487,5
F7_2_s	31525	31625	31512,5	31612,5
F7_2_post	31650	31750	31637,5	31737,5
F7_3_pre	32900	33000	32887,5	32987,5
F7_3_s	33025	33125	33012,5	33112,5
F7_3_post	33150	33250	33137,5	33237,5
F8_1_pre	34400	34500	34387,5	34487,5
F8_1_s	34525	34625	34512,5	34612,5
F8_1_post	34650	34750	34637,5	34737,5
F8_2_pre	35900	36000	35887,5	35987,5
F8_2_s	36025	36125	36012,5	36112,5
F8_2_post	36150	36250	36137,5	36237,5
F8_3_pre	37400	37500	37387,5	37487,5
F8_3_s	37525	37625	37512,5	37612,5
F8_3_post	37650	37750	37637,5	37737,5
F9_1_pre	38900	39000	38887,5	38987,5
F9_1_s	39025	39125	39012,5	39112,5
F9_1_post	39150	39250	39137,5	39237,5
F9_2_pre	40400	40500	39637,5	39737,5
F9_2_s	40525	40625	39762,5	39862,5
F9_2_post	40650	40750	39887,5	39987,5

Klipp	Startbild, *Aglantha digitale*	Slutbild, *Aglantha digitale*	Startbild (avrundas neråt), Chaetognatha	Slutbild (avrundas uppåt), Chaetognatha
F9_3_pre	41900	42000	41887,5	41987,5
F9_3_s	42025	42125	42012,5	42112,5
F9_3_post	42150	42250	42137,5	42237,5
F10_1_pre	43400	43500	43387,5	43487,5
F10_1_s	43525	43625	43512,5	43612,5
F10_1_post	43650	43750	43637,5	43737,5
F10_2_pre	44900	45000	44887,5	44987,5
F10_2_s	45025	45125	45012,5	45112,5
F10_2_post	45150	45250	45137,5	45237,5
F10_3_pre	46400	46500	46387,5	46487,5
F10_3_s	46525	46625	46512,5	46612,5
F10_3_post	46650	46750	46637,5	46737,5
F6_B1_pre	47900	48000	47887,5	47987,5
F6_B1_s	48025	48125	48012,5	48112,5
F6_B1_post	48150	48250	48137,5	48237,5
F6_B2_pre	49400	49500	49387,5	49487,5
F6_B2_s	49525	49625	49512,5	49612,5
F6_B2_post	**49650**	**49750**	49637,5	49737,5
F6_B3_pre	50900	51000	50887,5	50987,5
F6_B3_s	51025	51125	51012,5	51112,5
F6_B3_post	51150	51250	51137,5	51237,5
F11_1_pre	52400	52500	52387,5	52487,5
F11_1_s	52525	52625	52512,5	52612,5
F11_1_post	52650	52750	52637,5	52737,5
F11_2_pre	53900	54000	53887,5	53987,5
F11_2_s	54025	54125	54012,5	54112,5
F11_2_post	54150	54250	54137,5	54237,5
F11_3_pre	55400	55500	55387,5	55487,5
F11_3_s	55525	55625	55512,5	55612,5
F11_3_post	55650	55750	55637,5	55737,5

Tabell 6. Kriterier för korrigerande eller manuellt tillägg av punkter på SLEAP-skelett hos tulpanmedusorna och pilmaskarna.

En eller flera punkter korrigerades eller tillades om:	
Aglantha digitale	**Chaetognatha**
Individen eller en punkt i skelettet fattades helt men kunde urskiljas eller dess position kunde uppskattas med ögat	Individen eller en punkt i skelettet fattades helt men kunde urskiljas eller dess position kunde uppskattas med ögat
Skelettet var omvänt (framdelen hade märkts bak och bakdelen fram)	Skelettet var omvänt (framdelen hade märkts bak och bakdelen fram)
En punkt låg helt utanför individen	En punkt låg helt utanför individen
”Framdelen” var tydligt felplacerad: Vinkeln mellan den verkliga longitudinella mittlinjen och den uppskattade linjen från ”kroppen” till ”framdelen” var över 30 grader. Alternativt låg ”framdelen” på samma sida av den transversala mittlinjen som ”kroppen”	En uppskattad linje mellan två punkter skilde sig över 30 grader från den verkliga (med ögat observerade) linjen
Avståndet mellan den uppskattade ”kroppen” och den verkliga ”kroppen” var längre än längden på ”kroppens” struktur	Huvudet hade märkts på fel ställe (punkten låg utanför det ljusare området i pilmaskens framända). ”Mitten” låg inprickad tydligt närmare huvudet (under halvvägs på sträckan mellan huvud och stjärt) eller för nära stjärten (över 4/5 på sträckan mellan huvud och stjärt). Proportioner hos böjda (simmande) individer tilläts undantag. Stjärten var märkt på fel ställe (tydligt utanför det ljusare ”svansområdet” i bakändan).
En punkts eller punkters positioner skilde sig ansenligt från andra bilder i klippet även om de annars inte uppfyllde kriterier för korrigering. Även relativt lyckade uppskattningar kunde korrigeras om de såg sämre ut än andra uppskattningar i klippet.	En punkts eller punkters positioner skilde sig ansenligt från andra bilder i klippet även om de annars inte uppfyllde kriterier för korrigering. Även relativt lyckade uppskattningar kunde korrigeras om de såg sämre ut än andra uppskattningar i klippet.

Bilaga B. Jupyter Notebook-skript för omvandling av hdf5-filer till csv-filer och för preliminär visualisering, *Aglantha digitale*

```
# %%
from pathlib import Path
import seaborn as sns

import numpy as np
import pandas as pd
from matplotlib import pyplot as plt
import h5py

# %% [markdown]
# # Load

# %%
DATASET_NAME = 'F11'

TRACES_ROOT = Path('data')

TRACES_PATH = TRACES_ROOT / DATASET_NAME
```

```
# %%
# creates h5py File objects from Sleap h5 files
def load_trace_dir(in_path: Path):
    traces = {}
    for hdf5_path in sorted(in_path.glob('*.h5')):
        print(f'loading {hdf5_path}  ->  {hdf5_path.stem}')
        traces[hdf5_path.stem] = h5py.File(hdf5_path)

    return traces


hdf5_traces = load_trace_dir(TRACES_PATH)

# %% [markdown]
# # Process

# %%
PROCESS_ALL_TRACES = True
# PROCESS_ALL_TRACES = False

PROCESS_ONLY_TRACES = [
    ''
]

# fills in the framerate of the video and the mm/pixel ratio of an item of known
size
FRAMERATE = 12.5
PIXELS_TO_MM =  400 / 1190.0

LAMP_LOCATION = 'right'
# LAMP_LOCATION = 'left'


assert LAMP_LOCATION in ['left', 'right']

# %%
# defines a function that returns lists of "tracks" matrices, track names and
node names,
# and prints information about the File object
def unpack_traces(hdf5_handle, verbose=True):
    node_names = [name.decode() for name in hdf5_handle['node_names'][:]]
    track_names = [name.decode() for name in hdf5_handle['track_names'][:]]
    tracks = hdf5_handle['tracks'][:].T
    # tracks is a matrix that contains information about the locations of the
animals.
    # .shape describes the dimensions (number of frames, number of nodes, number
of coordinates,
    # number of animals) of the matrix
    if verbose:
        print(f'nodes:       {node_names}')
        print(f'track names: {track_names}')
        print(f'track data  {tracks.shape}')
        print(f'  frames    {tracks.shape[0]}')
        print(f'  nodes     {tracks.shape[1]}')
        print(f'  animals   {tracks.shape[3]}')

    return tracks, track_names, node_names

# defines a function that creates a list of dataframes that
# pair the name and coordinates of each track on all frames and
```

```
# calculates the movement of each node across each frame. The function
# drops frames without coordinate values. It returns a pandas dataframe.
def tracks_to_dataframe(tracks, track_names, drop_na=True):

    track_df_list = []

    for i, name in enumerate(track_names):
        j = 0
        while j < tracks.shape[1]:
            track_df = pd.DataFrame(
                {
                    'track_name': name,
                    'frame': np.arange(tracks.shape[0]),
                    'x': tracks[:, j, 0, i],
                    'y': tracks[:, j, 1, i],
                    'node': j,
                    'no_of_nodes': tracks.shape[1],
                }
            )
            if drop_na:
                track_df = track_df.dropna(subset=['x', 'y'], ignore_index=True)

            if not track_df.empty:

                track_df['x_diff'] = track_df['x'].diff()
                track_df['y_diff'] = track_df['y'].diff()
                track_df['frame_diff'] = track_df['frame'].diff()


                track_df['x_translation'] = track_df['x'].iloc[-1] -
track_df['x'].iloc[0]
                track_df['y_translation'] = track_df['y'].iloc[-1] -
track_df['y'].iloc[0]

                print(track_df)

                track_df_list.append(track_df)

            j = j + 1

    return pd.concat(track_df_list, ignore_index=True)


# defines a function that defines the direction of x translation in relation to
lamp location and
# calculates the speed of each animal. It returns the same pandas dataframe as
the last function but
# with translation in mm, movement/frame and speed in mm/s added.
def process_track_df(track_df, lamp_location: str, framerate: float,
pixels_to_mm: float):
    track_proc_df = track_df.copy()

    j = 0
    while j < track_proc_df.at[1, 'no_of_nodes']:
        for row in track_proc_df.loc[track_proc_df['node'] == j]:

            if lamp_location == 'left':
                track_proc_df['x_translation']  = -
track_proc_df['x_translation']
            track_proc_df['x_translation_mm'] = track_proc_df['x_translation'] *
pixels_to_mm
```

```
            track_proc_df['y_translation_mm'] = track_proc_df['y_translation'] *
pixels_to_mm

            track_proc_df['speed'] = np.sqrt(track_proc_df['x_diff'].pow(2) +
track_proc_df['y_diff'].pow(2)) / track_proc_df['frame_diff']
            track_proc_df['speed_mm_s'] = track_proc_df['speed'] * pixels_to_mm
* framerate

        j = j + 1
    print(track_proc_df[:])

    return track_proc_df

# defines a function that takes the File object (with the option to only process
selected experiments) and
# returns a data map of track dataframes for each experiment. It also prints an
empty row after each unpack_traces()
# print for easier reading.
def process_hdf5_traces(traces, limit_trace_names=None):
    process_all = True
    if limit_trace_names:
        limit_trace_names = set(limit_trace_names)
        process_all = False

    track_df_map = {}
    for trace_name in traces:
        if not process_all and trace_name not in limit_trace_names:
            continue

        print(f'processing {trace_name}')
        tracks, track_names, node_names = unpack_traces(traces[trace_name])

        track_df = tracks_to_dataframe(tracks, track_names, drop_na=True)
        track_proc_df = process_track_df(track_df, LAMP_LOCATION, FRAMERATE,
PIXELS_TO_MM)
        track_df_map[trace_name] = track_proc_df
        print('')

    return track_df_map


# %%
# creates a csv file and png picture of each experiment
if PROCESS_ALL_TRACES:
    track_dfs = process_hdf5_traces(hdf5_traces)
else:
    track_dfs = process_hdf5_traces(hdf5_traces, PROCESS_ONLY_TRACES)

out_path = Path(f'./out/{DATASET_NAME}/')
out_path_png = out_path / 'png'
out_path.mkdir(parents=True, exist_ok=True)
out_path_png.mkdir(parents=True, exist_ok=True)

for df_name, track_df in track_dfs.items():
    track_df.to_csv(f'{out_path}/{df_name}.csv', header=True, index=False)


# %% [markdown]
# # Plot

# %%
```

```
sns.set_theme()

def plot_traces(tracks_df, name):
    fig = plt.figure(figsize=(16, 8), dpi=75)

    ax = sns.lineplot(data=tracks_df, x='x', y='y', hue='track_name', alpha=0.7,
lw=2, style='node', sort=False)
    ax_scatter = sns.scatterplot(data=tracks_df, x='x', y='y', hue='frame',
alpha=0.7, size='speed', sizes=(10.0, 200.0), style='node', legend=False)

    ax.set_xlim(0, 1361)
    ax.set_ylim(0, 620)
    ax.invert_yaxis()

    ax.set_title(f'Trace plot, {name}')

    plt.legend(loc=1, fontsize=9)

    fig.tight_layout()
    fig.savefig(f'{out_path_png}/{name}_traces.png')
    plt.show()

def plot_mean_speed(tracks_df, name):
    plt.figure(figsize=(15, 6), dpi=75)

    tracks_df_subset = tracks_df.loc[tracks_df['node'] == 0]
    tracks_df_mean = tracks_df_subset[['track_name', 'x',
'speed']].groupby('track_name').mean()

    ax = sns.barplot(data=tracks_df_mean, x="track_name", y="speed",
hue='track_name')
    ax.set_title(f'Mean speed, {name}')

    plt.tight_layout()
    plt.show()
    plt.savefig(f'{out_path_png}/{name}_mean_speed.png')

# creates a plot in which individuals are represented by arrows with a frequency
of one arrow every ten images
def plot_arrows(tracks_df, name):
    fig = plt.figure(figsize=(16, 8), dpi=75)

    n = 2

    grouped = tracks_df[tracks_df.groupby(["frame",
"track_name"])['node'].transform('count')==n].copy()

    # print(grouped)

    tracks_df_subset_1 = grouped.loc[grouped['node'] == 0]
    tracks_df_subset_2 = grouped.loc[grouped['node'] == 1]

    anchor_x = tracks_df_subset_1['x'].to_numpy()
    anchor_y = tracks_df_subset_1['y'].to_numpy()
    anchor_x_2 = tracks_df_subset_2['x'].to_numpy()
    anchor_y_2 = tracks_df_subset_2['y'].to_numpy()

    direction_x = anchor_x_2 - anchor_x
    direction_y = anchor_y_2 - anchor_y

    anchor_x = anchor_x.tolist()
```

```
    anchor_y = anchor_y.tolist()
    direction_x = direction_x.tolist()
    direction_y = direction_y.tolist()

    ax = sns.lineplot(data=tracks_df_subset_1, x='x', y='y', hue='track_name',
alpha=0.7, lw=2, sort=False)
    # ax_scatter = sns.scatterplot(data=tracks_df_subset_1, x='x', y='y',
hue='frame', alpha=0.7, size=10.0, legend=False)
    plt.quiver(anchor_x[::10], anchor_y[::10], direction_x[::10],
direction_y[::10], color='grey', pivot='mid', scale=1000, angles='xy',
alpha=0.5)

    ax.set_xlim(0, 1361)
    ax.set_ylim(0, 620)
    ax.invert_yaxis()

    substrings = f'{name}'.split('_')
    substrings[4] = substrings[4].split('.')[0]
    ax.set_title(f'Sp√•r och riktningar {substrings[2]}, repetition
{substrings[3]}, klipp "{substrings[4]}"')

    plt.legend(loc=1, fontsize=9)

    fig.tight_layout()
    fig.savefig(f'{out_path_png}/{name}_arrows.png')

    plt.show()


# %%
for df_name, track_df in track_dfs.items():
    plot_traces(track_df, df_name)
    plot_mean_speed(track_df, df_name)
    plot_arrows(track_df, df_name)

# %% [markdown]
# MIT License
#
# Copyright (c) 2024 marttavi
#
# Permission is hereby granted, free of charge, to any person obtaining a copy
# of this software and associated documentation files (the "Software"), to deal
# in the Software without restriction, including without limitation the rights
# to use, copy, modify, merge, publish, distribute, sublicense, and/or sell
# copies of the Software, and to permit persons to whom the Software is
# furnished to do so, subject to the following conditions:
#
# The above copyright notice and this permission notice shall be included in all
# copies or substantial portions of the Software.
#
# THE SOFTWARE IS PROVIDED "AS IS", WITHOUT WARRANTY OF ANY KIND, EXPRESS OR
# IMPLIED, INCLUDING BUT NOT LIMITED TO THE WARRANTIES OF MERCHANTABILITY,
# FITNESS FOR A PARTICULAR PURPOSE AND NONINFRINGEMENT. IN NO EVENT SHALL THE
# AUTHORS OR COPYRIGHT HOLDERS BE LIABLE FOR ANY CLAIM, DAMAGES OR OTHER
# LIABILITY, WHETHER IN AN ACTION OF CONTRACT, TORT OR OTHERWISE, ARISING FROM,
# OUT OF OR IN CONNECTION WITH THE SOFTWARE OR THE USE OR OTHER DEALINGS IN THE
# SOFTWARE.
```

Beskrivning: Program för omvandling av hdf5-filer till csv-filer och för preliminär visualisering, *Aglantha digitale*. Programmet består huvudsakligen av det färdiga programmet som finns på https://github.com/marttavi/Five_MSc_2024, men innehåller tillägg som jag gjort: funktionalitet som möjliggör analys av flera ”kroppsdelar” och visualisering av individernas rörelse och ställning med pilar. Jupyter Notebook-skript (https://jupyter.org/).

Bilaga C. Jupyter Notebook-skript för omvandling av hdf5-filer till csv-filer och för preliminär visualisering, Chaetognatha

```
# %%
from pathlib import Path
import seaborn as sns

import numpy as np
import pandas as pd
from matplotlib import pyplot as plt
import h5py

# %% [markdown]
# # Load

# %%
DATASET_NAME = 'F11'

TRACES_ROOT = Path('data')

TRACES_PATH = TRACES_ROOT / DATASET_NAME

# %%
# creates h5py File objects from Sleap h5 files
def load_trace_dir(in_path: Path):
    traces = {}
    for hdf5_path in sorted(in_path.glob('*.h5')):
        print(f'loading {hdf5_path}  ->  {hdf5_path.stem}')
        traces[hdf5_path.stem] = h5py.File(hdf5_path)

    return traces


hdf5_traces = load_trace_dir(TRACES_PATH)

# %% [markdown]
# # Process

# %%
PROCESS_ALL_TRACES = True
# PROCESS_ALL_TRACES = False

PROCESS_ONLY_TRACES = [
    ''
]

# fills in the framerate of the video and the mm/pixel ratio of an item of known
size
FRAMERATE = 12.5
PIXELS_TO_MM =  400 / 1121.0
```

```
LAMP_LOCATION = 'right'
# LAMP_LOCATION = 'left'


assert LAMP_LOCATION in ['left', 'right']

# %%
# defines a function that returns lists of "tracks" matrices, track names and
node names, and
# prints information about the File object
def unpack_traces(hdf5_handle, verbose=True):
    node_names = [name.decode() for name in hdf5_handle['node_names'][:]]
    track_names = [name.decode() for name in hdf5_handle['track_names'][:]]
    tracks = hdf5_handle['tracks'][:].T
    # tracks is a matrix that contains information about the locations of the
animals.
    # .shape describes the dimensions (number of frames, number of nodes, number
of coordinates, number of animals)
    # of the matrix
    if verbose:
        print(f'nodes:       {node_names}')
        print(f'track names: {track_names}')
        print(f'track data  {tracks.shape}')
        print(f'  frames    {tracks.shape[0]}')
        print(f'  nodes     {tracks.shape[1]}')
        print(f'  animals   {tracks.shape[3]}')

    return tracks, track_names, node_names

# defines a function that creates a list of dataframes that pair the name and
coordinates of each track on
# all frames and calculates the movement of each node across each frame. The
function drops frames
# without coordinate values. It returns a pandas dataframe.
def tracks_to_dataframe(tracks, track_names, drop_na=True):

    track_df_list = []

    for i, name in enumerate(track_names):
        j = 0
        while j < tracks.shape[1]:
            track_df = pd.DataFrame(
                {
                    'track_name': name,
                    'frame': np.arange(tracks.shape[0]),
                    'x': tracks[:, j, 0, i],
                    'y': tracks[:, j, 1, i], # NB! SLEAP HAS AN INVERTED Y AXIS!
TAKE THIS INTO ACCOUNT!
                    'node': j,
                    'no_of_nodes': tracks.shape[1],
                }
            )
            if drop_na:
                track_df = track_df.dropna(subset=['x', 'y'], ignore_index=True)

            if not track_df.empty:

                track_df['x_diff'] = track_df['x'].diff()
                track_df['y_diff'] = track_df['y'].diff()
                track_df['frame_diff'] = track_df['frame'].diff()
```

```
                track_df['x_translation'] = track_df['x'].iloc[-1] -
track_df['x'].iloc[0]
                track_df['y_translation'] = track_df['y'].iloc[-1] -
track_df['y'].iloc[0]

                print(track_df)

                track_df_list.append(track_df)

            j = j + 1

    return pd.concat(track_df_list, ignore_index=True)


# defines a function that defines the direction of x translation in relation to
lamp location and
# calculates the speed of each animal. It returns the same pandas dataframe as
the last function but
# with translation in mm, movement/frame and speed in mm/s added.
def process_track_df(track_df, lamp_location: str, framerate: float,
pixels_to_mm: float):
    track_proc_df = track_df.copy()

    j = 0
    while j < track_proc_df.at[1, 'no_of_nodes']:
        for row in track_proc_df.loc[track_proc_df['node'] == j]:

            if lamp_location == 'left':
                track_proc_df['x_translation']  = -
track_proc_df['x_translation']
            track_proc_df['x_translation_mm'] = track_proc_df['x_translation'] *
pixels_to_mm
            track_proc_df['y_translation_mm'] = track_proc_df['y_translation'] *
pixels_to_mm

            track_proc_df['speed'] = np.sqrt(track_proc_df['x_diff'].pow(2) +
track_proc_df['y_diff'].pow(2)) / track_proc_df['frame_diff']
            track_proc_df['speed_mm_s'] = track_proc_df['speed'] * pixels_to_mm
* framerate

        j = j + 1
    print(track_proc_df[:])

    return track_proc_df

# defines a function that takes the File object (with the option to only process
selected experiments) and
# returns a data map of track dataframes for each experiment. It also prints an
empty row after each unpack_traces()
# print for easier reading.
def process_hdf5_traces(traces, limit_trace_names=None):
    process_all = True
    if limit_trace_names:
        limit_trace_names = set(limit_trace_names)
        process_all = False

    track_df_map = {}
    for trace_name in traces:
        if not process_all and trace_name not in limit_trace_names:
```

```
            continue

        print(f'processing {trace_name}')
        tracks, track_names, node_names = unpack_traces(traces[trace_name])

        track_df = tracks_to_dataframe(tracks, track_names, drop_na=True)
        track_proc_df = process_track_df(track_df, LAMP_LOCATION, FRAMERATE,
PIXELS_TO_MM)
        track_df_map[trace_name] = track_proc_df
        print('')

    return track_df_map


# %%
# creates a csv file and png picture of each experiment
if PROCESS_ALL_TRACES:
    track_dfs = process_hdf5_traces(hdf5_traces)
else:
    track_dfs = process_hdf5_traces(hdf5_traces, PROCESS_ONLY_TRACES)

out_path = Path(f'./out/{DATASET_NAME}/')
out_path_png = out_path / 'png'
out_path.mkdir(parents=True, exist_ok=True)
out_path_png.mkdir(parents=True, exist_ok=True)

for df_name, track_df in track_dfs.items():
    track_df.to_csv(f'{out_path}/{df_name}.csv', header=True, index=False)


# %% [markdown]
# # Plot

# %%
sns.set_theme()

def plot_traces(tracks_df, name):
    fig = plt.figure(figsize=(16, 8), dpi=75)

    ax = sns.lineplot(data=tracks_df, x='x', y='y', hue='track_name', alpha=0.7,
lw=2, style='node', sort=False)
    ax_scatter = sns.scatterplot(data=tracks_df, x='x', y='y', hue='frame',
alpha=0.7, size='speed', sizes=(10.0, 200.0), style='node', legend=False)

    ax.set_xlim(0, 1361)
    ax.set_ylim(0, 620)
    ax.invert_yaxis()

    ax.set_title(f'Trace plot, {name}')

    plt.legend(loc=1, fontsize=9)

    fig.tight_layout()
    fig.savefig(f'{out_path_png}/{name}_traces.png')
    plt.show()

def plot_mean_speed(tracks_df, name):
    plt.figure(figsize=(15, 6), dpi=75)

    tracks_df_subset = tracks_df.loc[tracks_df['node'] == 0]
```

```
    tracks_df_mean = tracks_df_subset[['track_name', 'x',
'speed']].groupby('track_name').mean()

    ax = sns.barplot(data=tracks_df_mean, x="track_name", y="speed",
hue='track_name')
    ax.set_title(f'Mean speed, {name}')

    plt.tight_layout()
    plt.show()
    plt.savefig(f'{out_path_png}/{name}_mean_speed.png')

def plot_arrows(tracks_df, name):
    fig = plt.figure(figsize=(16, 8), dpi=75)

    # n = 2
    n = 3

    grouped = tracks_df[tracks_df.groupby(["frame",
"track_name"])['node'].transform('count')==n].copy()

    # print(grouped)

    # NB! In this dataset, node 0 is the head, meaning that the direction is
inverted compared to that in the Aglantha analysis
    tracks_df_subset_2 = grouped.loc[grouped['node'] == 0]
    tracks_df_subset_1 = grouped.loc[grouped['node'] == 1]

    anchor_x = tracks_df_subset_1['x'].to_numpy()
    anchor_y = tracks_df_subset_1['y'].to_numpy()
    anchor_x_2 = tracks_df_subset_2['x'].to_numpy()
    anchor_y_2 = tracks_df_subset_2['y'].to_numpy()

    direction_x = anchor_x_2 - anchor_x
    direction_y = anchor_y_2 - anchor_y

    anchor_x = anchor_x.tolist()
    anchor_y = anchor_y.tolist()
    direction_x = direction_x.tolist()
    direction_y = direction_y.tolist()

    ax = sns.lineplot(data=tracks_df_subset_1, x='x', y='y', hue='track_name',
alpha=0.7, lw=5, sort=False)
    ax_scatter = sns.scatterplot(data=tracks_df_subset_1, x='x', y='y',
hue='track_name', alpha=0.7, size=10.0, legend=False)
    plt.quiver(anchor_x[::10], anchor_y[::10], direction_x[::10],
direction_y[::10], color='grey', pivot='tip', scale=1000, angles='xy',
alpha=0.2)

    ax.set_xlim(0, 1361)
    ax.set_ylim(0, 620)
    ax.invert_yaxis()

    substrings = f'{name}'.split('_')
    substrings[4] = substrings[4].split('.')[0]
    ax.set_title(f'Sp√•r och riktningar {substrings[2]}, repetition
{substrings[3]}, klipp "{substrings[4]}"')

    plt.legend(loc=1, fontsize=9)

    fig.tight_layout()
    fig.savefig(f'{out_path_png}/{name}_arrows.png')
```

```
    plt.show()


# %%
for df_name, track_df in track_dfs.items():
    plot_traces(track_df, df_name)
    plot_mean_speed(track_df, df_name)
    plot_arrows(track_df, df_name)

# %% [markdown]
# MIT License
#
# Copyright (c) 2024 marttavi
#
# Permission is hereby granted, free of charge, to any person obtaining a copy
of this software and associated documentation files (the "Software"), to deal in
the Software without restriction, including without limitation the rights to
use, copy, modify, merge, publish, distribute, sublicense, and/or sell copies of
the Software, and to permit persons to whom the Software is furnished to do so,
subject to the following conditions:
#
# The above copyright notice and this permission notice shall be included in all
copies or substantial portions of the Software.
#
# THE SOFTWARE IS PROVIDED "AS IS", WITHOUT WARRANTY OF ANY KIND, EXPRESS OR
IMPLIED, INCLUDING BUT NOT LIMITED TO THE WARRANTIES OF MERCHANTABILITY, FITNESS
FOR A PARTICULAR PURPOSE AND NONINFRINGEMENT. IN NO EVENT SHALL THE AUTHORS OR
COPYRIGHT HOLDERS BE LIABLE FOR ANY CLAIM, DAMAGES OR OTHER LIABILITY, WHETHER
IN AN ACTION OF CONTRACT, TORT OR OTHERWISE, ARISING FROM, OUT OF OR IN
CONNECTION WITH THE SOFTWARE OR THE USE OR OTHER DEALINGS IN THE SOFTWARE.
```

Beskrivning: Program för omvandling av hdf5-filer till csv-filer och för preliminär visualisering, Chaetognatha. Programmet består huvudsakligen av det färdiga programmet som finns på https://github.com/marttavi/Five_MSc_2024, men innehåller tillägg som jag gjort: funktionalitet som möjliggör analys av flera ”kroppsdelar” och visualisering av individernas rörelse och ställning med pilar. Jupyter Notebook-skript (https://jupyter.org/).

Bilaga D. Jupyter Notebook-skript för behandling och statistisk analys av data, exempel: *Aglantha digitale*

```
# %%
from pathlib import Path

import math
import numpy as np
from scipy import stats
from statsmodels.stats import contingency_tables
import pandas as pd

import seaborn as sns
from matplotlib import pyplot as plt

# %% [markdown]
# # Load csv files and create a humongous dataframe
```

```
# %%
CSV_ROOT = Path('out')

# a function that loads csv files, reads them into pandas dataframes, augments
the individual dataframes with
# columns containing information about which filter (F2, F3 etc.), type of clip
(pre, s or post) and
# repetition (1, 2 or 3) the dataframe corresponds to as well as the
corresponding light intensity
# remember to check that all file names are in the same format (e.g., F6B file
names have the annotation F6B_1_s, not F6_B1_s).
# The code expects a specific file name format
(a_b_filter_repetition_clip.c_d_e_f.csv).
def csvs_to_df(in_path: Path):
    intensities = {'F2':0.00000017, 'F3':0.0000016, 'F4':0.000016, 'F5':0.00015,
'F6':0.0013, 'F6B':0.0013, 'F7':0.014, 'F8':0.13, 'F9':1.2, 'F10':12, 'F11':0}
    data_df = pd.DataFrame()
    for folder in in_path.iterdir():
        for csv_file in sorted(folder.glob('*.csv')):
            clip_df = pd.read_csv(csv_file)
            substrings = f'{csv_file.stem}'.split('_')

            clip_df['filter'] = substrings[2]
            clip_df['clip'] = substrings[4].split('.')[0]
            clip_df['repetition'] = substrings[3]
            clip_df['intensity'] = intensities[substrings[2]]
            # note that intensity values are created even for "pre" and "post"
rows even
            # though the value is really applicable for "s" rows only
            data_df = pd.concat([data_df, clip_df])

    return data_df

# read all csv files from the folders in the "out" folder and combine them into
a single,
# enormous pandas dataframe called "df"

df = csvs_to_df(CSV_ROOT)

# print the dataframe and basic information about it

print(df)

print(df.info())

# %% [markdown]
# # Calculate variables and export tabular data

# %%
# set the pixel to mm ratio of the video
PIXELS_TO_MM =  400 / 1190
# set the total length of the video in seconds by dividing the number of frames
with the framerate
TOTAL_TIME = 101 / 12.5
# set the number of the "anchor" node, that is, the location-defining node of
the animal
ANCHOR = 0

# %%
# use the pixel to mm ratio and the x_diff and y_diff values to calculate the
total distance moved between two rows of data
```

```
df['xy_diff_mm'] = np.sqrt(df['x_diff'].pow(2) + df['y_diff'].pow(2)) *
PIXELS_TO_MM

# create a subset of the big dataframe with relevant columns
df_relevant = df[['filter', 'clip', 'repetition', 'xy_diff_mm', 'node',
'x_translation_mm', 'y_translation_mm', 'track_name', 'speed_mm_s',
'intensity']]
# print(df_relevant.info())

# %%
# a function that takes the difference in x coordinates and the difference in y
coordinates as arguments and
# returns the body angle of an individual. The angle value is given as if drawn
on a unit circle and in degrees.
def bodyAngle(d_x, d_y):
    angle = math.degrees(math.atan(d_y / d_x))
    if d_x >= 0:
        if d_y < 0:
            angle = angle + 360
    elif d_x < 0:
        angle = angle + 180
    else:
        angle = 90 # None for Chaetognatha
        # 90 degrees is chosen here to represent individuals who are either
facing towards
        # the bottom of the aquarium or the camera, meaning that they are facing
90 degrees away from the light in the third dimension
    return angle

# %%
# create a dataframe with information about the body angle of each individual at
# the last frame of each clip (the end result of a treatment)
def createAngleDf(dataframe):
    # choose the last frame from each clip for every individual and create a
dataframe with
    # the x and y coordinate values corresponding to the last frame
    last_frames = dataframe.groupby("node").get_group(0).groupby(["filter",
"clip", "repetition", "track_name", "node"])['frame'].max()
    intermediate = dataframe[['filter', 'clip', 'repetition', 'track_name',
'node', 'x', 'y', 'frame', 'intensity']]
    intermediate_2 = pd.merge(intermediate, last_frames, how='inner',
on=["track_name", "filter", "clip", "repetition", "frame"])
    # since data from some nodes may be missing, create filler rows for these
nodes complete with
    # identification data and None values for missing data
    # the "duplicates" dataframe is a subset of an ordered dataframe, where the
last "duplicate" row
    # is retained. Since node 1 has missing data, the last "duplicate" for clips
where there is only data for node 0 is a row concerning node 0.
    # In clips with data from both nodes, the last "duplicate" is from node 1.
This creates a dataframe where rows with node 0 are,
    # in fact, the ones that correspond to individuals with missing data.
    duplicates = intermediate_2.drop_duplicates(subset=['filter', 'clip',
'repetition', 'track_name', 'frame'], keep='last')
    # select the rows with data from node 0 and use these to create a dataframe
about node 1. The dataframe does not contain any data apart from identifiers.
    node_0s = duplicates.groupby("node").get_group(0)
    na_1s = pd.DataFrame()
    na_1s[['filter', 'clip', 'repetition', 'track_name', 'frame']] =
node_0s[['filter', 'clip', 'repetition', 'track_name', 'frame']]
    na_1s[['x', 'y', 'frame']] = None
```

```
    na_1s['node'] = 1
    # concatenate the bigger intermediate dataframe and the smaller dataframe
with the missing
    # node 1 rows to create a dataframe with an equal number of rows for each
node
    intermediate_3 = pd.concat([intermediate_2, na_1s], ignore_index=True)

    # create an ordered dataframe
    grouped = intermediate_3.sort_values(['filter', 'clip', 'repetition',
'track_name', 'node'])
    # calculate the difference in x and y coordinates as well as the body angle
    grouped_0 = grouped.loc[grouped['node'] == 0] # remember to invert for
Chaetognatha
    grouped_1 = grouped.loc[grouped['node'] == 1]
    grouped['d_x'] = np.repeat((grouped_1['x'].to_numpy() -
grouped_0['x'].to_numpy()), 2)
    grouped['d_y'] = np.repeat(((grouped_1['y'].to_numpy() -
grouped_0['y'].to_numpy()) * -1), 2)
    # the sign change is done because the y axis is inverted in SLEAP, that is,
the origin is in the UPPER left
    # corner instead of the standard lower left corner. The angle calculation is
the only one affected by this fact, as
    # the other variables deal with absolute changes or changes in the x
direction.
    grouped['body_angle'] = grouped.apply(lambda x: bodyAngle(x.d_x, x.d_y),
axis=1)
    print(grouped)

    # read the identity table and merge it with the dataframe
    identity_table = pd.read_csv(filepath_or_buffer=Path('./vastaavuudet.csv'),
delimiter=';')
    grouped = grouped.astype({'repetition': 'int64'})
    # print(identity_table.info())
    angle_df = pd.merge(grouped.loc[grouped['node'] == 0], identity_table,
how="inner", on=["track_name", "filter", "repetition",
"clip"]).drop(columns=['node', 'x', 'y'])
    angle_df['cosine'] = angle_df['body_angle'].transform(lambda x:
math.cos(math.radians(x)))
    print(angle_df)

    return angle_df

# %%
angle_dataframe = createAngleDf(df)
angle_dataframe.to_csv(path_or_buf=Path('./last_frame_angle.csv'))

# %%
# create an "individual stats" dataframe with track-specific values for total
distance moved, mean speed and max speed
# and create a subset with data from one node (the "anchor" node) only

def individualStats(df_subset):
    individual_stats = pd.DataFrame()
    individual_stats['total_distance_mm'] = df_subset.groupby(["filter", "clip",
"repetition", "track_name", "node"])['xy_diff_mm'].sum()
    individual_stats['mean_speed'] = individual_stats['total_distance_mm'] /
TOTAL_TIME
    individual_stats['max_speed'] = df_subset.groupby(["filter", "clip",
"repetition", "track_name", "node"])['speed_mm_s'].max()
    individual_stats['x_translation'] = df_subset.groupby(["filter", "clip",
"repetition", "track_name", "node"])['x_translation_mm'].max()
```

```
    individual_stats['intensity'] = df_subset.groupby(["filter", "clip",
"repetition", "track_name", "node"])['intensity'].max()
    individual_stats['moving'] =
individual_stats['total_distance_mm'].transform(lambda x: x >= 12)

    print(individual_stats)
    individual_stats.to_csv(path_or_buf=Path('./individual_stats.csv'))

    # read a csv file containing cross-clip identity information and merge it
with the anchor node individual statistics dataframe
    identities = pd.read_csv(filepath_or_buffer=Path('./vastaavuudet.csv'),
delimiter=';')
    individuals = pd.read_csv(filepath_or_buffer=Path('./individual_stats.csv'))
    identities = identities.astype({'repetition': 'object'})
    individual_stats = pd.merge(individuals, identities, how="inner",
on=["track_name", "filter", "repetition", "clip"])
    print(individual_stats)

    stats_subset = individual_stats.groupby("node").get_group(ANCHOR)

    return (individual_stats, stats_subset)

# create a list with p values of Shapiro,ÄìWilk tests for all filter, clip,
repetition groups
def pvalues(stats_tuple, angle_df):
    stats_subset = stats_tuple[1]

    pvalue_dist = []
    for group in stats_subset.groupby(["filter", "clip", "repetition"]):

pvalue_dist.append((stats.shapiro(group[1]['total_distance_mm']).pvalue))

    pvalue_max = []
    for group in stats_subset.groupby(["filter", "clip", "repetition"]):
        pvalue_max.append((stats.shapiro(group[1]['max_speed']).pvalue))

    pvalue_x_translation = []
    for group in stats_subset.groupby(["filter", "clip", "repetition"]):

pvalue_x_translation.append((stats.shapiro(group[1]['x_translation']).pvalue))

    pvalue_cosine = []
    for group in angle_df.groupby(["filter", "clip", "repetition"]):
        pvalue_cosine.append((stats.shapiro(group[1]['cosine']).pvalue))

    return (pvalue_dist, pvalue_max, pvalue_x_translation, pvalue_cosine)

# create a dataframe with group-level stats
def groupedStats(stats_tuple, pvalue_tuple, angle_df):
    stats_subset = stats_tuple[1]
    grouped_stats = pd.DataFrame()
    grouped_stats['animal_count'] = stats_subset.groupby(["filter", "clip",
"repetition"])['total_distance_mm'].count()
    grouped_stats[['mean_total_dist', 'median_total_dist', 'std_total_dist',
'max_total_dist', 'min_total_dist']] = stats_subset.groupby(["filter", "clip",
"repetition"])['total_distance_mm'].agg(["mean", "median", "std", "max", "min"])
    grouped_stats[['mean_max_speed', 'median_max_speed', 'std_max_speed',
'max_max_speed', 'min_max_speed']] = stats_subset.groupby(["filter", "clip",
"repetition"])['max_speed'].agg(["mean", "median", "std", "max", "min"])
```

```
    grouped_stats[['mean_max_x_move', 'median_max_x_move', 'std_max_x_move',
'max_max_x_move', 'min_max_x_move']] = stats_subset.groupby(["filter", "clip",
"repetition"])['x_translation'].agg(["mean", "median", "std", "max", "min"])
    grouped_stats[['mean_angle', 'median_angle', 'std_angle', 'max_angle',
'min_angle']] = angle_df.groupby(["filter", "clip",
"repetition"])['body_angle'].agg(["mean", "median", "std", "max", "min"])
    grouped_stats['median_cosine'] =
grouped_stats['median_angle'].transform(lambda x: math.cos(math.radians(x)))
    grouped_stats['max_cosine'] = grouped_stats['max_angle'].transform(lambda x:
math.cos(math.radians(x)))
    grouped_stats['min_cosine'] = grouped_stats['min_angle'].transform(lambda x:
math.cos(math.radians(x)))

    grouped_stats['available_angles'] = angle_df.groupby(["filter", "clip",
"repetition"])['body_angle'].count()
    grouped_stats['animals_moving'] = stats_subset.groupby(["filter", "clip",
"repetition"])['moving'].sum()

    grouped_stats['shapiro_wilk_p_dist'] = pvalue_tuple[0]
    print(pvalue_tuple[0])
    grouped_stats['shapiro_wilk_p_max'] = pvalue_tuple[1]
    print(pvalue_tuple[1])
    grouped_stats['shapiro_wilk_p_x_move'] = pvalue_tuple[2]
    print(pvalue_tuple[2])
    grouped_stats['shapiro_wilk_p_cosine'] = pvalue_tuple[3]
    print(pvalue_tuple[3])

    return grouped_stats

def normalityInfo(grouped_stats):
    grouped_stats['not_normal_dist'] =
grouped_stats['shapiro_wilk_p_dist'].transform(lambda x: x < 0.05)
    grouped_stats['not_normal_max'] =
grouped_stats['shapiro_wilk_p_max'].transform(lambda x: x < 0.05)
    grouped_stats['not_normal_x_move'] =
grouped_stats['shapiro_wilk_p_x_move'].transform(lambda x: x < 0.05)
    grouped_stats['not_normal_cosine'] =
grouped_stats['shapiro_wilk_p_cosine'].transform(lambda x: x < 0.05)

    print(grouped_stats['not_normal_max'].describe())
    print(grouped_stats['not_normal_dist'].describe())
    print(grouped_stats['not_normal_x_move'].describe())
    print(grouped_stats['not_normal_cosine'].describe())

    final_df = grouped_stats

    return final_df

def generateDfs(df_relevant, angle_dataframe):
    individuals = individualStats(df_relevant)
    p = pvalues(individuals, angle_dataframe)
    grouped = groupedStats(individuals, p, angle_dataframe)

    final_grouped_df = normalityInfo(grouped)

    return (final_grouped_df, individuals[0], individuals[1])

# %%
finals = generateDfs(df_relevant, angle_dataframe)

finals[0].to_csv(path_or_buf=Path('./grouped_stats.csv'))
```

```
finals[1].to_csv(path_or_buf=Path('./individual_stats.csv'))
finals[2].to_csv(path_or_buf=Path('./anchor_stats.csv'))


# %%
# creates a dataframe with indivual median, minimum and maximum values
median_values = pd.DataFrame()
median_values['ind_median_tot_dist'] =
finals[1].groupby("node").get_group(0).groupby(["intensity", "filter", "clip",
"identity"])['total_distance_mm'].median()
median_values['ind_min_tot_dist'] =
finals[1].groupby("node").get_group(0).groupby(["intensity", "filter", "clip",
"identity"])['total_distance_mm'].min()
median_values['ind_max_tot_dist'] =
finals[1].groupby("node").get_group(0).groupby(["intensity", "filter", "clip",
"identity"])['total_distance_mm'].max()

median_values['ind_median_max_v'] =
finals[1].groupby("node").get_group(0).groupby(["intensity", "filter", "clip",
"identity"])['max_speed'].median()
median_values['ind_min_max_v'] =
finals[1].groupby("node").get_group(0).groupby(["intensity", "filter", "clip",
"identity"])['max_speed'].min()
median_values['ind_max_max_v'] =
finals[1].groupby("node").get_group(0).groupby(["intensity", "filter", "clip",
"identity"])['max_speed'].max()

median_values['ind_median_x_move'] =
finals[1].groupby("node").get_group(0).groupby(["intensity", "filter", "clip",
"identity"])['x_translation'].median()
median_values['ind_min_x_move'] =
finals[1].groupby("node").get_group(0).groupby(["intensity", "filter", "clip",
"identity"])['x_translation'].min()
median_values['ind_max_x_move'] =
finals[1].groupby("node").get_group(0).groupby(["intensity", "filter", "clip",
"identity"])['x_translation'].max()

median_values['ind_median_angle'] = angle_dataframe.groupby(["intensity",
"filter", "clip", "identity"])['body_angle'].median()
median_values['ind_min_angle'] = angle_dataframe.groupby(["intensity", "filter",
"clip", "identity"])['body_angle'].min()
median_values['ind_max_angle'] = angle_dataframe.groupby(["intensity", "filter",
"clip", "identity"])['body_angle'].max()

median_values['ind_median_cosine'] =
median_values['ind_median_angle'].transform(lambda x: math.cos(math.radians(x)))
median_values['ind_min_cosine'] =
median_values['ind_min_angle'].transform(lambda x: math.cos(math.radians(x)))
median_values['ind_max_cosine'] =
median_values['ind_max_angle'].transform(lambda x: math.cos(math.radians(x)))

print(median_values)

median_values.sort_values(by=['filter',
'clip']).to_csv(path_or_buf=Path('./individual_summaries.csv'))

# creates a dataframe with group medians, minima and maxima for each treatment
(filter and clip combination)
treatment_stats = pd.DataFrame()
```

```
treatment_stats['median_dist'] = median_values.groupby(['filter',
'clip'])['ind_median_tot_dist'].median()
treatment_stats['min_dist'] = median_values.groupby(['filter',
'clip'])['ind_min_tot_dist'].min()
treatment_stats['max_dist'] = median_values.groupby(['filter',
'clip'])['ind_max_tot_dist'].max()

treatment_stats['median_max_v'] = median_values.groupby(['filter',
'clip'])['ind_median_max_v'].median()
treatment_stats['min_max_v'] = median_values.groupby(['filter',
'clip'])['ind_min_max_v'].min()
treatment_stats['max_max_v'] = median_values.groupby(['filter',
'clip'])['ind_max_max_v'].max()

treatment_stats['median_x_move'] = median_values.groupby(['filter',
'clip'])['ind_median_x_move'].median()
treatment_stats['min_x_move'] = median_values.groupby(['filter',
'clip'])['ind_min_x_move'].min()
treatment_stats['max_x_move'] = median_values.groupby(['filter',
'clip'])['ind_max_x_move'].max()

treatment_stats['median_angle'] = median_values.groupby(['filter',
'clip'])['ind_median_angle'].median()
treatment_stats['min_angle'] = median_values.groupby(['filter',
'clip'])['ind_min_angle'].min()
treatment_stats['max_angle'] = median_values.groupby(['filter',
'clip'])['ind_max_angle'].max()

treatment_stats['median_cosine'] = median_values.groupby(['filter',
'clip'])['ind_median_cosine'].median()
treatment_stats['min_cosine'] = median_values.groupby(['filter',
'clip'])['ind_min_cosine'].min()
treatment_stats['max_cosine'] = median_values.groupby(['filter',
'clip'])['ind_max_cosine'].max()

treatment_stats.to_csv(path_or_buf=Path('./group_summaries.csv'))

# defines a function that calculates the ratio of moving animals; calculates the
moving ratio stats
def movingRatio(movers, animals):
    return movers / animals
moving_df = pd.DataFrame()
moving_df['moving_animals'] =
finals[1].groupby("node").get_group(0).groupby(["intensity", "filter", "clip",
"repetition"])['moving'].sum()
moving_df['animal_count'] =
finals[1].groupby("node").get_group(0).groupby(["intensity", "filter", "clip",
"repetition"])['moving'].count()
moving_df['moving_ratio'] = moving_df.apply(lambda x:
movingRatio(x.moving_animals, x.animal_count), axis=1)

moving_median_ratios = moving_df.sort_values(['intensity', 'filter', 'clip',
'moving_ratio'])['moving_ratio'].iloc[1::3]
median_moving_df = pd.merge(moving_df, moving_median_ratios, how="inner",
on=["intensity", "filter", "clip", "repetition", "moving_ratio"])
median_movers = pd.merge(finals[1].groupby("node").get_group(0),
median_moving_df, how='inner', on=["intensity", "filter", "clip", "repetition"])

print(median_moving_df)

median_moving_df.to_csv(path_or_buf=Path('./moving_summaries.csv'))
```

```
# %% [markdown]
# # Perform statistical analyses on the generated variables

# %%

dist_list_pre = []
for group in
median_values.groupby("clip").get_group("pre").groupby("filter")['ind_median_tot
_dist']:
    dist_list_pre.append(group[1].to_numpy())
pre_dist = stats.friedmanchisquare(dist_list_pre[0], dist_list_pre[1],
dist_list_pre[2], dist_list_pre[3], dist_list_pre[4], dist_list_pre[5],
dist_list_pre[6], dist_list_pre[7], dist_list_pre[8], dist_list_pre[9],
dist_list_pre[10])
print(pre_dist.statistic, pre_dist.pvalue)

dist_baseline =
median_values.groupby("clip").get_group('pre').groupby("identity")['ind_median_t
ot_dist'].median()
print(dist_baseline)
dist_baseline_median = np.median(dist_baseline.to_numpy())
print(dist_baseline_median)

dist_list_s = []
for group in
median_values.groupby("clip").get_group("s").groupby("filter")['ind_median_tot_d
ist']:
    dist_list_s.append(group[1].to_numpy())
s_dist = stats.friedmanchisquare(dist_baseline.to_numpy(), dist_list_s[0],
dist_list_s[1], dist_list_s[2], dist_list_s[3], dist_list_s[4], dist_list_s[5],
dist_list_s[6], dist_list_s[7], dist_list_s[8], dist_list_s[9], dist_list_s[10])
print(s_dist.statistic, s_dist.pvalue)

dist_list_post = []
for group in
median_values.groupby("clip").get_group("post").groupby("filter")['ind_median_to
t_dist']:
    dist_list_post.append(group[1].to_numpy())
post_dist = stats.friedmanchisquare(dist_baseline.to_numpy(), dist_list_post[0],
dist_list_post[1], dist_list_post[2], dist_list_post[3], dist_list_post[4],
dist_list_post[5], dist_list_post[6], dist_list_post[7], dist_list_post[8],
dist_list_post[9], dist_list_post[10])
print(post_dist.statistic, post_dist.pvalue)

# %%

max_list_pre = []
for group in
median_values.groupby("clip").get_group("pre").groupby("filter")['ind_median_max
_v']:
    max_list_pre.append(group[1].to_numpy())
pre_max = stats.friedmanchisquare(max_list_pre[0], max_list_pre[1],
max_list_pre[2], max_list_pre[3], max_list_pre[4], max_list_pre[5],
max_list_pre[6], max_list_pre[7], max_list_pre[8], max_list_pre[9],
max_list_pre[10])
print(pre_max.statistic, pre_max.pvalue)
```

```
max_baseline =
median_values.groupby("clip").get_group('pre').groupby("identity")['ind_median_m
ax_v'].median()
print(max_baseline)
max_baseline_median = np.median(max_baseline.to_numpy())
print(max_baseline_median)

max_list_s = []
for group in
median_values.groupby("clip").get_group("s").groupby("filter")['ind_median_max_v
']:
    max_list_s.append(group[1].to_numpy())
s_max = stats.friedmanchisquare(max_baseline.to_numpy(), max_list_s[0],
max_list_s[1], max_list_s[2], max_list_s[3], max_list_s[4], max_list_s[5],
max_list_s[6], max_list_s[7], max_list_s[8], max_list_s[9], max_list_s[10])
print(s_max.statistic, s_max.pvalue)

max_list_post = []
for group in
median_values.groupby("clip").get_group("post").groupby("filter")['ind_median_ma
x_v']:
    max_list_post.append(group[1].to_numpy())
post_max = stats.friedmanchisquare(max_baseline.to_numpy(), max_list_post[0],
max_list_post[1], max_list_post[2], max_list_post[3], max_list_post[4],
max_list_post[5], max_list_post[6], max_list_post[7], max_list_post[8],
max_list_post[9], max_list_post[10])
print(post_max.statistic, post_max.pvalue)

# %%
x_move_list_pre = []
for group in
median_values.groupby("clip").get_group("pre").groupby("filter")['ind_median_x_m
ove']:
    x_move_list_pre.append(group[1].to_numpy())
pre_x_move = stats.friedmanchisquare(x_move_list_pre[0], x_move_list_pre[1],
x_move_list_pre[2], x_move_list_pre[3], x_move_list_pre[4], x_move_list_pre[5],
x_move_list_pre[6], x_move_list_pre[7], x_move_list_pre[8], x_move_list_pre[9],
x_move_list_pre[10])
print(pre_x_move.statistic, pre_x_move.pvalue)

x_move_baseline =
median_values.groupby("clip").get_group('pre').groupby("identity")['ind_median_x
_move'].median()
print(x_move_baseline)
x_move_baseline_median = np.median(x_move_baseline.to_numpy())
print(x_move_baseline_median)

x_move_list_s = []
for group in
median_values.groupby("clip").get_group("s").groupby("filter")['ind_median_x_mov
e']:
    x_move_list_s.append(group[1].to_numpy())
s_x_move = stats.friedmanchisquare(x_move_baseline.to_numpy(), x_move_list_s[0],
x_move_list_s[1], x_move_list_s[2], x_move_list_s[3], x_move_list_s[4],
x_move_list_s[5], x_move_list_s[6], x_move_list_s[7], x_move_list_s[8],
x_move_list_s[9], x_move_list_s[10])
print(s_x_move.statistic, s_x_move.pvalue)

x_move_list_post = []
```

```
for group in
median_values.groupby("clip").get_group("post").groupby("filter")['ind_median_x_
move']:
    x_move_list_post.append(group[1].to_numpy())
post_x_move = stats.friedmanchisquare(x_move_baseline.to_numpy(),
x_move_list_post[0], x_move_list_post[1], x_move_list_post[2],
x_move_list_post[3], x_move_list_post[4], x_move_list_post[5],
x_move_list_post[6], x_move_list_post[7], x_move_list_post[8],
x_move_list_post[9], x_move_list_post[10])
print(post_x_move.statistic, post_x_move.pvalue)

# %%
cosine_list_pre = []
for group in
median_values.groupby("clip").get_group("pre").groupby("filter")['ind_median_cos
ine']:
    cosine_list_pre.append(group[1].to_numpy())
print(cosine_list_pre)
pre_cosine = stats.friedmanchisquare(cosine_list_pre[0], cosine_list_pre[1],
cosine_list_pre[2], cosine_list_pre[3], cosine_list_pre[4], cosine_list_pre[5],
cosine_list_pre[6], cosine_list_pre[7], cosine_list_pre[8], cosine_list_pre[9],
cosine_list_pre[10])
print(pre_cosine.statistic, pre_cosine.pvalue)

# note that the overall individual median cosine value does not necessarily
correspond to the overall individual median angle. In this analysis, it made
sense to use the median cosine value, as it does not overly separate angles that
describe individuals looking in the same direction in the x direction
cosine_baseline =
median_values.groupby("clip").get_group("pre").groupby("identity")['ind_median_c
osine'].median()
print(cosine_baseline)
cosine_baseline_median = np.median(cosine_baseline.to_numpy())
print(cosine_baseline_median)

cosine_list_s = []
for group in
median_values.groupby("clip").get_group("s").groupby("filter")['ind_median_cosin
e']:
    cosine_list_s.append(group[1].to_numpy())
s_cosine = stats.friedmanchisquare(cosine_baseline.to_numpy(), cosine_list_s[0],
cosine_list_s[1], cosine_list_s[2], cosine_list_s[3], cosine_list_s[4],
cosine_list_s[5], cosine_list_s[6], cosine_list_s[7], cosine_list_s[8],
cosine_list_s[9], cosine_list_s[10])
print(s_cosine.statistic, s_cosine.pvalue)

cosine_list_post = []
for group in
median_values.groupby("clip").get_group("post").groupby("filter")['ind_median_co
sine']:
    cosine_list_post.append(group[1].to_numpy())
post_cosine = stats.friedmanchisquare(cosine_baseline.to_numpy(),
cosine_list_post[0], cosine_list_post[1], cosine_list_post[2],
cosine_list_post[3], cosine_list_post[4], cosine_list_post[5],
cosine_list_post[6], cosine_list_post[7], cosine_list_post[8],
cosine_list_post[9], cosine_list_post[10])
print(post_cosine.statistic, post_cosine.pvalue)

# %%
```

```
moving_stats_pre = median_movers.groupby("clip").get_group("pre")[['filter',
'identity', 'moving']].pivot(index='identity', columns='filter',
values='moving')
pre_moving = contingency_tables.cochrans_q(moving_stats_pre)
print(pre_moving.statistic, pre_moving.pvalue)

moving_stats_s = median_movers.groupby("clip").get_group("s")[['filter',
'identity', 'moving']].pivot(index='identity', columns='filter',
values='moving')
s_moving = contingency_tables.cochrans_q(moving_stats_s)
print(s_moving.statistic, s_moving.pvalue)

moving_stats_post = median_movers.groupby("clip").get_group("post")[['filter',
'identity', 'moving']].pivot(index='identity', columns='filter',
values='moving')
post_moving = contingency_tables.cochrans_q(moving_stats_post)
print(post_moving.statistic, post_moving.pvalue)

moving_stats_all = pd.concat([moving_stats_pre, moving_stats_s,
moving_stats_post], axis=1)
print(moving_stats_all)
all_moving = contingency_tables.cochrans_q(moving_stats_all)
print(all_moving.statistic, all_moving.pvalue)

# %% [markdown]
# # Draw plots

# %%
# print(finals[2].info())

sns.set_theme(context='notebook', font_scale=2)
plot = sns.catplot(data=median_values.reset_index(), x="clip",
y="ind_median_tot_dist", col="filter", col_order=["F2", "F3", "F4", "F5", "F6",
"F7", "F8", "F9", "F10", "F6B", "F11"], hue="clip", kind="box", col_wrap=4,
order=["pre", "s", "post"], palette="colorblind")
plt.suptitle("Intensitetens inverkan p√• en hur l√•ng str√§cka tulpanmedusorna
r√∂rde sig")
plot.set_axis_labels("", "Totala str√§ckan (mm)")
plot.refline(y=dist_baseline_median)
plot.tight_layout()
plot.savefig("Ag_distance")

sns.set_theme(context='notebook', font_scale=2)
plot2 = sns.catplot(data=median_values.reset_index(), x="clip",
y="ind_median_max_v", col="filter", col_order=["F2", "F3", "F4", "F5", "F6",
"F7", "F8", "F9", "F10", "F6B", "F11"], hue="clip", kind="box", col_wrap=4,
order=["pre", "s", "post"], palette="colorblind")
plt.suptitle("Intensitetens inverkan p√• tulpanmedusornas topphastighet")
plot2.set_axis_labels("", "H√∂gsta hastighet (mm/s)")
plot2.refline(y=max_baseline_median)
plot.tight_layout()
plot2.savefig("Ag_speed")

sns.set_theme(context='notebook', font_scale=2)
plot3 = sns.catplot(data=median_values.reset_index(), x="clip",
y="ind_median_x_move", col="filter", col_order=["F2", "F3", "F4", "F5", "F6",
"F7", "F8", "F9", "F10", "F6B", "F11"], hue="clip", kind="box", col_wrap=4,
order=["pre", "s", "post"], palette="colorblind")
plt.suptitle("Intensitetens inverkan p√• tulpanmedusornas r√∂relse mot eller
bort√•t fr√•n ljuset")
plot3.set_axis_labels("", "R√∂relse i x-riktning (mm)")
```

```
plot3.refline(y=x_move_baseline_median)
plot.tight_layout()
plot3.savefig("Ag_translation")

angles_df = median_values
angles_df['radius'] = 1
# the angle values have to be converted from degrees to radians to map correctly
angles_df['radian_values'] = angles_df['ind_median_angle'] * math.pi / 180
sns.set_theme(context='notebook', font_scale=1.5)
plot4 = sns.FacetGrid(angles_df.reset_index(), col="filter", col_order=["F2",
"F3", "F4", "F5", "F6", "F7", "F8", "F9", "F10", "F6B", "F11"], col_wrap=3,
subplot_kws=dict(projection='polar'), height=4.5, sharex=False, sharey=True,
despine=False, palette="colorblind")
plt.suptitle("Tulpanmedusornas kroppsvinklar p√• enhetscirkeln i slutet av
behandlingarna")
plot4.map(sns.scatterplot, "radian_values", "radius", "clip")
plot4.add_legend(title="Klipp")
plot4.tick_params('y', labelbottom=False, labelleft=False, labelright=False,
labeltop=False)
plot4.tight_layout()
plot4.set_axis_labels("", "")
plot4.savefig("Ag_angles")

angles_df['cosine_values'] = angles_df['radian_values'].transform(lambda x:
math.cos(x))
sns.set_theme(context='notebook', font_scale=2)
plot5 = sns.catplot(data=angles_df.reset_index(), x="clip", y="cosine_values",
col="filter", col_order=["F2", "F3", "F4", "F5", "F6", "F7", "F8", "F9", "F10",
"F6B", "F11"], hue="clip", kind="box", col_wrap=4, order=["pre", "s", "post"],
palette="colorblind")
plt.suptitle("Intensitetens inverkan p√• cosinusfunktionen av tulpanmedusornas
kroppsvinkel i slutet av behandlingen")
plot5.set_axis_labels("", "cos(theta)")
plot5.refline(y=cosine_baseline_median)
plot5.tight_layout()
plot5.savefig("Ag_cosine")
```

Beskrivning: Exempel på analys i Python. Den här koden innehåller största delen av alla behandlingar och statistisk analys jag gjorde med tulpanmedusaresultaten. Förutom denna kod finns även ett motsvarande Python-skript för pilmaskarna och ett för jämförelse av två taxa samt R-kod för resten av de statistiska analyserna. Dessa är tillgängliga på begäran. Jupyter Notebook-skript (https://jupyter.org/).

Bilaga E. Resultat, *Aglantha digitale*

Medianen i tabellerna som berör tulpanmedusorna beskriver medianen av alla individers medianvärden för en viss intensitet och klipptyp. Dessa individuella medianvärden användes i de statistiska analyserna. Minimivärdet beskriver det allra minsta värdet som uppmätts för en viss intensitet och klipptyp, det vill säga minimivärdet av alla individers minimivärden. Samma gäller för maximivärden: maximivärdet är det största värdet som uppmätts under en viss intensitet och klipptyp oberoende av upprepningens nummer.

Medianvärdet i tabellen och analyserna är alltså inte nödvändigtvis lika med alla uppmätta resultats median, men minimum och maximum i denna tabell beskriver de allra minsta och allra största uppmätta värdena.

Tabell 7. Statistik över tulpanmedusornas totala avlagda sträcka.

Intensitet (µmol fotoner m^{-2} s^{-1})	Klipp	Median (av medianer)	Minimum (av minima)	Maximum (av maxima)	n
Total avlagd sträcka (mm)					
1,7 * 10^{-7}	*stimulus*	30,93	0,00	155,13	10
	före stimulus	27,66	0,00	114,97	10
	efter stimulus	30,80	2,24	185,00	10
1,6 * 10^{-6}	*stimulus*	33,23	1,35	108,21	10
	före stimulus	30,19	4,48	123,78	10
	efter stimulus	38,66	1,31	143,23	10
1,6 * 10^{-5}	*stimulus*	24,26	1,54	147,67	10
	före stimulus	29,99	2,77	96,65	10
	efter stimulus	25,05	1,57	142,32	10
1,5 * 10^{-4}	*stimulus*	19,81	0,69	130,53	10
	före stimulus	12,43	0,57	237,88	10
	efter stimulus	25,54	0,98	151,49	10
1,3 * 10^{-3}	*stimulus*	42,65	0,00	181,46	10
	före stimulus	39,49	5,98	173,14	10
	efter stimulus	48,68	0,00	150,44	10
0,014	*stimulus*	33,56	0,00	110,79	10
	före stimulus	43,08	0,00	108,40	10
	efter stimulus	44,14	0,23	122,97	10
0,13	*stimulus*	20,52	2,04	141,14	10
	före stimulus	20,87	0,00	95,73	10
	efter stimulus	16,45	0,00	140,09	10
1,2	*stimulus*	37,25	1,49	112,67	10
	före stimulus	30,25	0,23	100,38	10
	efter stimulus	58,73	1,34	128,93	10
12	*stimulus*	20,80	0,00	140,06	10
	före stimulus	18,50	3,48	134,26	10
	efter stimulus	18,58	2,50	145,98	10
1,3 * 10^{-3} (kontroll för ljusutsättning)	*stimulus*	39,50	0,00	168,09	10
	före stimulus	28,57	0,00	159,52	10
	efter stimulus	30,93	0,00	162,66	10

Intensitet (µmol fotoner m^{-2} s^{-1})	Klipp	Median (av medianer)	Minimum (av minima)	Maximum (av maxima)	n
0	*stimulus*	18,67	0,00	185,94	10
(mörkerkontroll)	*före stimulus*	48,51	0,00	199,90	10
	efter stimulus	34,32	0,00	176,14	10

Tabell 8. Statistik över tulpanmedusornas topphastighet.

Intensitet (µmol fotoner m^{-2} s^{-1})	Klipp	Median	Minimum	Maximum	n
Topphastighet (mm/s)					
$1,7 * 10^{-7}$	*stimulus*	18,46	0,00	68,21	10
	före stimulus	18,68	0,00	314,58	10
	efter stimulus	16,69	0,85	317,75	10
$1,6 * 10^{-6}$	*stimulus*	19,70	0,52	73,94	10
	före stimulus	20,36	1,58	254,79	10
	efter stimulus	19,54	0,52	391,47	10
$1,6 * 10^{-5}$	*stimulus*	17,62	0,50	69,02	10
	före stimulus	18,89	0,81	66,83	10
	efter stimulus	16,35	0,91	409,61	10
$1,5 * 10^{-4}$	*stimulus*	17,38	0,66	426,23	10
	före stimulus	13,01	0,54	487,93	10
	efter stimulus	22,48	0,70	326,88	10
$1,3 * 10^{-3}$	*stimulus*	28,01	0,00	179,40	10
	före stimulus	37,04	12,30	221,76	10
	efter stimulus	42,34	0,00	245,97	10
0,014	*stimulus*	21,09	0,00	62,24	10
	före stimulus	33,76	0,00	69,81	10
	efter stimulus	31,41	2,85	327,21	10
0,13	*stimulus*	27,38	0,79	176,65	10
	före stimulus	26,23	0,00	68,56	10
	efter stimulus	26,39	0,00	321,57	10
1,2	*stimulus*	28,24	0,50	67,27	10
	före stimulus	30,87	0,83	388,48	10
	efter stimulus	35,67	6,84	371,39	10
12	*stimulus*	18,07	0,00	253,07	10
	före stimulus	18,17	10,48	321,17	10
	efter stimulus	18,47	0,72	300,46	10
$1,3 * 10^{-3}$	*stimulus*	28,61	0,00	277,93	10
(kontroll för	*före stimulus*	25,53	0,00	294,39	10

Intensitet (µmol fotoner m^{-2} s^{-1})	Klipp	Median	Minimum	Maximum	n
ljusutsättning)	*efter stimulus*	23,80	0,00	130,46	10
0	*stimulus*	25,26	0,00	88,25	10
(mörkerkontroll)	*före stimulus*	37,67	0,00	233,66	10
	efter stimulus	30,04	0,00	315,77	10

Tabell 9. Statistik över tulpanmedusornas rörelse mot eller bort från ljuskällan.

Intensitet (µmol fotoner m^{-2} s^{-1})	Klipp	Median	Minimum	Maximum	n
Rörelse i x-riktning (mm)					
$1,7 * 10^{-7}$	*stimulus*	-0,01	-37,72	24,01	10
	före stimulus	-0,03	-63,33	59,18	10
	efter stimulus	0,03	-30,82	73,83	10
$1,6 * 10^{-6}$	*stimulus*	-0,01	-46,44	58,82	10
	före stimulus	0,04	-73,64	61,51	10
	efter stimulus	0,02	-75,18	107,75	10
$1,6 * 10^{-5}$	*stimulus*	0,00	-28,25	44,41	10
	före stimulus	0,02	-74,24	33,56	10
	efter stimulus	-0,04	-45,40	29,70	10
$1,5 * 10^{-4}$	*stimulus*	-0,20	-47,50	59,06	10
	före stimulus	-0,03	-63,45	86,19	10
	efter stimulus	0,20	-34,76	84,40	10
$1,3 * 10^{-3}$	*stimulus*	0,69	-52,45	73,60	10
	före stimulus	-0,67	-40,33	44,62	10
	efter stimulus	0,91	-83,88	62,96	10
0,014	*stimulus*	0,10	-82,55	66,74	10
	före stimulus	0,10	-91,26	61,81	10
	efter stimulus	0,07	-76,66	75,47	10
0,13	*stimulus*	0,01	-46,82	38,09	10
	före stimulus	0,04	-49,63	29,43	10
	efter stimulus	0,02	-115,73	85,98	10
1,2	*stimulus*	-0,36	-58,11	80,61	10
	före stimulus	-0,03	-32,00	51,42	10
	efter stimulus	0,22	-69,24	78,49	10
12	*stimulus*	0,39	-5,54	77,94	10
	före stimulus	0,11	-92,16	79,79	10
	efter stimulus	-0,22	-68,05	38,56	10
$1,3 * 10^{-3}$	*stimulus*	0,25	-85,68	29,62	10

Intensitet (µmol fotoner m^{-2} s^{-1})	Klipp	Median	Minimum	Maximum	n
(kontroll för	*före stimulus*	-0,33	-42,53	47,21	10
ljusutsättning)	*efter stimulus*	-0,01	-38,85	30,19	10
0	*stimulus*	0,00	-31,32	110,55	10
(mörkerkontroll)	*före stimulus*	0,00	-37,39	66,00	10
	efter stimulus	1,05	-50,27	46,84	10

Tabell 10. Statistik över cosinusfunktionen av tulpanmedusornas kroppsvinklar.

Intensitet (µmol fotoner m^{-2} s^{-1})	Klipp	Median	Minimum	Maximum	n
Cos(θ)					
$1,7 * 10^{-7}$	*stimulus*	0,01	-1,00	0,99	10
	före stimulus	-0,21	-1,00	1,00	10
	efter stimulus	-0,52	-0,99	0,98	10
$1,6 * 10^{-6}$	*stimulus*	-0,86	-0,94	1,00	10
	före stimulus	-0,88	-0,77	1,00	10
	efter stimulus	-0,74	-0,81	1,00	10
$1,6 * 10^{-5}$	*stimulus*	-0,34	-0,92	1,00	10
	före stimulus	-0,19	-0,99	1,00	10
	efter stimulus	-0,17	-0,99	1,00	10
$1,5 * 10^{-4}$	*stimulus*	-0,51	-0,94	1,00	10
	före stimulus	-0,24	-0,94	0,98	10
	efter stimulus	-0,58	-1,00	0,94	10
$1,3 * 10^{-3}$	*stimulus*	-0,06	-0,69	0,82	10
	före stimulus	-0,41	-1,00	1,00	10
	efter stimulus	-0,34	-0,97	0,93	10
0,014	*stimulus*	-0,47	-0,63	0,98	10
	före stimulus	-0,29	-0,78	0,92	10
	efter stimulus	-0,05	-0,79	1,00	10
0,13	*stimulus*	-0,05	-1,00	0,99	10
	före stimulus	0,03	-1,00	0,26	10
	efter stimulus	-0,30	-0,99	1,00	10
1,2	*stimulus*	-0,29	-0,99	0,96	10
	före stimulus	-0,28	-0,97	0,82	10
	efter stimulus	-0,69	-0,93	1,00	10
12	*stimulus*	0,02	-0,65	1,00	10
	före stimulus	0,00	-0,56	1,00	10
	efter stimulus	-0,18	-0,99	0,99	10
$1,3 * 10^{-3}$	*stimulus*	-0,36	-1,00	0,98	10

Intensitet (µmol fotoner m^{-2} s^{-1})	Klipp	Median	Minimum	Maximum	n
(kontroll för	*före stimulus*	-0,49	-1,00	1,00	10
ljusutsättning)	*efter stimulus*	-0,43	-1,00	1,00	10
0	*stimulus*	0,10	-1,00	1,00	10
(mörkerkontroll)	*före stimulus*	-0,14	-1,00	1,00	10
	efter stimulus	-0,19	-1,00	0,84	10

Bilaga F. Resultat, Chaetognatha

Tabell 11. Statistik över pilmaskarnas totala avlagda sträcka.

Intensitet (µmol fotoner m^{-2} s^{-1})	Klipp	Median	Minimum	Maximum	n
Total avlagd sträcka (mm)					
$1,7 * 10^{-7}$	*stimulus*	0,00	0,00	28,20	11
	före stimulus	0,26	0,00	34,18	11
	efter stimulus	0,34	0,00	34,77	11
$1,6 * 10^{-6}$	*stimulus*	0,35	0,00	17,43	11
	före stimulus	1,53	0,00	24,09	11
	efter stimulus	1,83	0,00	24,09	11
$1,6 * 10^{-5}$	*stimulus*	0,33	0,00	42,79	11
	före stimulus	0,31	0,00	39,66	11
	efter stimulus	14,78	0,00	34,71	11
$1,5 * 10^{-4}$	*stimulus*	2,67	0,00	30,60	11
	före stimulus	2,50	0,00	25,81	11
	efter stimulus	1,53	0,00	39,78	11
$1,3 * 10^{-3}$	*stimulus*	1,29	0,00	88,60	11
	före stimulus	1,86	0,00	56,71	11
	efter stimulus	0,85	0,00	17,44	11
0,014	*stimulus*	0,00	0,00	10,97	11
	före stimulus	0,00	0,00	14,67	11
	efter stimulus	0,68	0,00	73,49	11
0,13	*stimulus*	0,88	0,00	12,37	11
	före stimulus	0,00	0,00	14,82	11
	efter stimulus	0,00	0,00	6,03	11
1,2	*stimulus*	0,00	0,00	22,86	11
	före stimulus	0,00	0,00	24,83	11
	efter stimulus	0,00	0,00	26,72	11
12	*stimulus*	2,43	0,00	41,70	11

Intensitet (µmol fotoner m^{-2} s^{-1})	Klipp	Median	Minimum	Maximum	n
	före stimulus	2,24	0,00	53,19	10
	efter stimulus	1,31	0,00	41,59	11
1,3 * 10^{-3}	*stimulus*	0,47	0,00	78,05	11
(kontroll för	*före stimulus*	0,96	0,00	47,03	11
ljusutsättning)	*efter stimulus*	3,78	0,00	48,01	11
0	*stimulus*	31,23	0,00	247,84	11
(mörkerkontroll)	*före stimulus*	1,05	0,00	43,65	11
	efter stimulus	0,99	0,00	155,07	11

Tabell 12. Statistik över pilmaskarnas topphastighet.

Intensitet (µmol fotoner m^{-2} s^{-1})	Klipp	Median	Minimum	Maximum	n
Topphastighet (mm/s)					
1,7 * 10^{-7}	*stimulus*	0,00	0,00	14,73	11
	före stimulus	0,75	0,00	16,19	11
	efter stimulus	4,24	0,00	14,74	11
1,6 * 10^{-6}	*stimulus*	0,74	0,00	22,58	11
	före stimulus	4,88	0,00	19,41	11
	efter stimulus	8,33	0,00	14,81	11
1,6 * 10^{-5}	*stimulus*	1,04	0,00	77,92	11
	före stimulus	2,61	0,00	13,32	11
	efter stimulus	14,92	0,00	79,72	11
1,5 * 10^{-4}	*stimulus*	10,31	0,00	14,04	11
	före stimulus	4,52	0,00	13,15	11
	efter stimulus	1,38	0,00	57,38	11
1,3 * 10^{-3}	*stimulus*	5,87	0,00	111,55	11
	före stimulus	9,07	0,00	122,90	11
	efter stimulus	1,14	0,00	12,53	11
0,014	*stimulus*	0,00	0,00	5,94	11
	före stimulus	0,00	0,00	13,26	11
	efter stimulus	0,96	0,00	76,39	11
0,13	*stimulus*	5,51	0,00	16,58	11
	före stimulus	0,00	0,00	12,77	11
	efter stimulus	0,00	0,00	8,44	11
1,2	*stimulus*	0,00	0,00	13,75	11
	före stimulus	0,00	0,00	13,38	11
	efter stimulus	0,00	0,00	14,55	11

Intensitet (µmol fotoner m^{-2} s^{-1})	Klipp	Median	Minimum	Maximum	n
12	*stimulus*	12,75	0,00	117,71	11
	före stimulus	1,47	0,00	21,09	10
	efter stimulus	0,97	0,00	68,81	11
1,3 * 10^{-3}	*stimulus*	0,75	0,00	79,94	11
(kontroll för	*före stimulus*	3,85	0,00	16,70	11
ljusutsättning)	*efter stimulus*	11,91	0,00	126,57	11
0	*stimulus*	43,33	0,00	149,65	11
(mörkerkontroll)	*före stimulus*	0,86	0,00	19,34	11
	efter stimulus	5,58	0,00	134,63	11

Tabell 13. Statistik över pilmaskarnas rörelse mot eller bort från ljuskällan.

Intensitet (µmol fotoner m^{-2} s^{-1})	Klipp	Median	Minimum	Maximum	n
Rörelse i x-riktning (mm)					
1,7 * 10^{-7}	*stimulus*	0,00	-0,06	0,04	11
	före stimulus	0,00	-0,29	0,12	11
	efter stimulus	0,00	-1,07	0,18	11
1,6 * 10^{-6}	*stimulus*	0,00	-1,34	0,33	11
	före stimulus	0,00	-0,09	1,18	11
	efter stimulus	0,00	-0,63	0,05	11
1,6 * 10^{-5}	*stimulus*	0,00	-15,80	0,96	11
	före stimulus	0,00	-0,98	0,09	11
	efter stimulus	0,00	-14,23	5,29	11
1,5 * 10^{-4}	*stimulus*	0,00	-0,29	1,08	11
	före stimulus	0,00	-0,45	0,36	11
	efter stimulus	0,00	-11,22	0,27	11
1,3 * 10^{-3}	*stimulus*	0,00	-11,52	0,31	11
	före stimulus	0,00	-23,30	35,04	11
	efter stimulus	0,00	-0,09	0,65	11
0,014	*stimulus*	0,00	-0,02	0,21	11
	före stimulus	0,00	-0,05	0,03	11
	efter stimulus	0,00	-60,76	0,50	11
0,13	*stimulus*	0,00	-0,41	0,67	11
	före stimulus	0,00	-0,07	0,04	11
	efter stimulus	0,00	-0,26	0,44	11
1,2	*stimulus*	0,00	-0,10	0,01	11
	före stimulus	0,00	-0,09	0,21	11
	efter stimulus	0,00	-0,18	0,49	11

Intensitet (µmol fotoner m^{-2} s^{-1})	Klipp	Median	Minimum	Maximum	n
12	*stimulus*	0,01	-7,33	34,06	11
	före stimulus	0,00	-0,02	0,25	10
	efter stimulus	0,00	-7,75	0,59	11
1,3 * 10^{-3}	*stimulus*	0,00	-39,22	1,06	11
(kontroll för	*före stimulus*	0,00	-2,30	0,54	11
ljusutsättning)	*efter stimulus*	0,00	-0,68	22,84	11
0	*stimulus*	0,00	-114,47	188,39	11
(mörkerkontroll)	*före stimulus*	0,00	-1,19	0,20	11
	efter stimulus	-0,13	-93,25	0,44	11

Tabell 14. Statistik över cosinusfunktionen av pilmaskarnas kroppsvinklar.

Märk väl att n för några behandlingar är 10 även om antalet individer är 11 (jämför med övriga tabeller). Detta beror på att ”mitten” för någon individ har fattats och individen har uteslutits ur analysen.

Intensitet (µmol fotoner m^{-2} s^{-1})	Klipp	Median	Minimum	Maximum	n
Cos(θ)					
1,7 * 10^{-7}	*stimulus*	-0,78	0,90	0,99	11
	före stimulus	-0,80	0,93	1,00	11
	efter stimulus	-0,77	0,93	0,99	11
1,6 * 10^{-6}	*stimulus*	-0,99	0,38	0,68	11
	före stimulus	-0,99	0,38	0,68	11
	efter stimulus	-0,99	0,38	0,69	11
1,6 * 10^{-5}	*stimulus*	-0,98	0,92	0,79	11
	före stimulus	-1,00	0,92	0,78	11
	efter stimulus	-0,98	0,92	0,78	11
1,5 * 10^{-4}	*stimulus*	-0,99	0,92	0,99	11
	före stimulus	-0,99	0,91	0,99	11
	efter stimulus	-0,99	0,94	0,99	11
1,3 * 10^{-3}	*stimulus*	-0,99	0,02	0,98	10
	före stimulus	-1,00	0,02	0,99	10
	efter stimulus	-0,99	0,01	0,98	10
0,014	*stimulus*	-0,46	1,00	-0,08	11
	före stimulus	-0,46	1,00	-0,09	11
	efter stimulus	-0,70	1,00	-0,10	11
0,13	*stimulus*	-0,98	0,09	0,96	11
	före stimulus	-0,98	0,09	0,96	11
	efter stimulus	-0,99	0,10	0,95	11
1,2	*stimulus*	-1,00	0,59	1,00	11
	före stimulus	-1,00	0,61	1,00	11

Intensitet (μmol fotoner m^{-2} s^{-1})	Klipp	Median	Minimum	Maximum	n
	efter stimulus	-1,00	0,60	1,00	11
12	*stimulus*	-0,86	0,99	1,00	11
	före stimulus	-0,73	0,93	1,00	10
	efter stimulus	-0,83	0,93	1,00	11
1,3 * 10^{-3}	*stimulus*	-0,93	0,88	1,00	11
(kontroll för	*före stimulus*	-0,70	0,88	1,00	10
ljusutsättning)	*efter stimulus*	-0,87	0,87	1,00	11
0	*stimulus*	-1,00	0,99	0,71	11
(mörkerkontroll)	*före stimulus*	-0,88	0,70	1,00	11
	efter stimulus	-0,96	0,99	0,71	11