

文章编号: 1674-5566(2024)05-1272-11

DOI: 10.12024/jsou.20240204429

南极斯科舍海南极磷虾种群雌性群体结构时空变化

刘雨^{1,2}, 朱国平^{1,2,3,4}

(1. 上海海洋大学 海洋生物资源与管理学院, 上海 201306; 2. 上海海洋大学 极地研究中心, 上海 201306; 3. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室 极地海洋生态系统研究室, 上海 201306; 4. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306)

摘要: 斯科舍海是南极磷虾资源分布最为密集的海域,也是磷虾渔业的传统渔场,但该海域磷虾种群结构较为复杂且多变,而种群中的雌性群体对于种群的结构稳定与规模维持极为关键。为了解该海域磷虾资源中雌性群体的结构与动态,利用2016—2022年1—9月由渔业调查随机收集的样本,对该海域雌性磷虾群体的结构时空变动进行了分析。结果显示,各年间雌性磷虾的发育阶段存在显著差异,2016—2022年间,磷虾种群中主要以亚成体占优,其次为成体,而幼体的比例较低。从性腺成熟度年变化来看,亚成体2FC和2FD个体的比例多高于2FB个体。季节上,冬春季的群体结构较为简单,而夏秋季的种群结构非常复杂,冬季亚成体比例占绝对优势。此外,各区域(南极半岛、南奥克尼群岛和南乔治亚岛)间的雌性磷虾群体结构存在差异;南奥克尼群岛区域的成体比例最高(65.4%),而南乔治亚岛区域的亚成体在种群中占绝对优势(89.9%),未出现幼体。

关键词: 磷虾; 种群结构; 南极半岛; 性腺成熟度

中图分类号: S 917.4; S 931.1; S 932.5 **文献标志码:** A

作为南大洋生态系统中的关键物种以及高营养级哺乳动物的主要或重要食物来源^[1],南极磷虾,通常指南极大磷虾(*Euphausia superba* Dana 1850,以下简称“磷虾”),是维持南大洋中上层生态系统稳定的基石^[2-3]。磷虾呈环南极分布^[1],但主要分布于南极斯科舍海,即南极大西洋扇区的联合国粮农组织(Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAO)48区。因其巨大的生物量、潜在的渔业价值以及在南极生态系统中的特殊位置而日益受到关注。近年来,南极磷虾渔业主要分布于斯科舍海区域^[4],即南极半岛(Antarctic Peninsula, AP),含布兰斯菲尔德海峡(Bransfield Strait, BS)和南设德兰群岛周边水域,南奥克尼群岛(South Orkney Islands, SO)西北侧和南乔治亚岛(South Georgia, SG)东北侧。尽管目前已有对该物种的种群结构开展研

究^[4-12],但在研究区域的广度以及研究时间上仍存在较大的限制,多数研究均基于较短年份或特定区域开展分析,这在很大程度上是受限于南极特定的地理区域和恶劣的采样环境。但不可否认的是,针对整个磷虾渔业捕捞区域开展大范围、多年际的多尺度整合分析可以更好地了解磷虾种群结构的时空变化特征,并为进一步了解该物种种群连通性以及驱动种群变动的机制研究提供重要的基础信息。

种群是生态系统中生物群落组成的基本单元,对磷虾种群结构组成进行准确地研究是其渔业资源评估的前提^[12]。种群结构的研究内容包含体长、性及性成熟度等。通常,种群中雌性的生态功能及其作用在较大程度上要高于雄性,这一方面直接体现在雌性对于后代的繁育,另一方面也体现在雌性可能更易受到外界因素(生物

收稿日期: 2024-02-27 修回日期: 2024-05-12

基金项目: 国家重点研发计划国际科技合作重点专项(2023YFE0104500);国家自然科学基金(41776185);中国国家留学基金委促进与加拿大、澳大利亚、新西兰、拉美四国科研合作及高层次人才培养项目(2021-109)

作者简介: 刘雨(1997—),女,硕士研究生,研究方向为海洋生物学。E-mail: yuliu@foxmail.com

通信作者: 朱国平, E-mail: gpzhu@shou.edu.cn

版权所有 ©《上海海洋大学学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)

Copyright © Editorial Office of Journal of Shanghai Ocean University (CC BY-NC-ND 4.0)

<http://www.shhydx.com>

或非生物环境)的影响^[13]。就磷虾而言,捕捞群体与种群结构决定着该资源的性质,并进一步影响到磷虾渔业的发展对策^[5]。目前,针对磷虾种群结构的研究结果显示,该物种的种群结构存在着显著的年际、季节以及区域性差异^[2,8,10],这使得基于短时间序列或局部区域的分析无法全面地洞察磷虾种群结构的变化,这也限制了南极海洋生物资源养护委员会(Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources, CCAMLR)有效地管理该渔业。值得关注的是,目前较少有研究专门针对磷虾种群中的雌性群体开展研究,仅朱国平等^[14]针对南极半岛北部水域磷虾抱卵雌体的基础生物学开展了初步分析。最近,关于南极半岛磷虾种群假设(Krill stock hypothesis, KSH)的相关工作正在推进,这其中一项核心工作就是了解该区域磷虾种群的变动特征以及来源机制。阐释该假设的关键之一便是理解磷虾种群中补充群体以及可能由其控制的产卵群体状况。鉴于此,基于多年、多区域的数据开展斯科舍海磷虾种群结构研究,尤其是雌性群体结构,较为迫切且重要,这项工作将会为KSH事宜提供重要的信息支撑,同时也可掌握其资源动态与渔业生产及管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 样本来源

本研究的样本采集工作依托中国大型拖网渔船开展,由执行CCAMLR科学观察任务的科学观察员随机采取,调查海域为南极半岛(Antarctic Peninsula, AP),含布兰斯菲尔德海峡(Bransfield Strait, BS)和南设德兰群岛周边水域,南奥克尼群岛(South Orkney Islands, SO)西北侧和南乔治亚岛(South Georgia, SG)东北侧3个典型的磷虾渔业传统渔场。样本采集工具为商业性中层磷虾拖网,系四片式单船中层拖网,所用拖网囊网网目尺寸均为15~16 mm。本航次为渔业随机调查,但采样时,按照CCAMLR要求,记录作业时间、下网位置等信息。采样时间为2016—2022年1—9月,其中2016和2017年的磷虾数据引用丁博等^[4]和王碧雪等^[11]数据中的雌性与幼体样本,2019年因故未获得样本。采样频次为每1~3 d采样一次,具体以海上实际作业情况为准,共随机采集715尾磷虾(表1)。所有样本收集后用塑料

试管单个保存于-20℃的冻库中,以便运回陆基实验室开展分析。

冷冻样品运回陆基实验室后,在常温下解冻,解冻后样品质量完好,测量其标准体长(Standard length, L)并鉴定其性成熟度(第二性征),标准体长的测定依据MAUCHLINE等^[15]的标准,即由眼前端至尾节末端,精确至1 mm。结合MAKAROV等^[16]和BARGMANN^[17]的划分标准进行判定,将磷虾发育阶段(性成熟度)分为幼体(J)、亚成体(雌性:2FB、2FC和2FD)、成体(3AF、3BF、3CF、3DF和3EF)等3个阶段9个性成熟度等级。

1.2 统计分析

针对体长,利用Shapiro-Wilk正态性检验分析各年份(季节、月份或区域)发育阶段或性成熟度是否符合正态分布。如符合正态分布,利用 t 检验或单因子方差分析(ANOVA)分析两个或两个以上样本总体间是否存在显著性差异;如不符合正态分布,则利用Kruskal-Wallis(K-W)检验进行比较分析。如存在差异,再利用Wilcoxon检验分析两组之间的差异。显著性水平设定为 $P < 0.05$ 。

对于发育阶段与性成熟度,考虑两者均为有序计数数据,故利用Kruskal-Wallis检验进行分析。如存在差异,则利用邓恩氏检验(Dunn's test)分析两两之间的差异。

利用百分比相似性指数^[18](Percentage similarity index, PSI)估算磷虾性成熟度或发育阶段组成的相似性。具体计算公式如下:

$$I_{PSI} = \sum_{k=1}^S \min(P_{ik}, P_{jk}) \quad (1)$$

式中: I_{PSI} 为年份(季节、月份或区域)间性成熟度组成的相似性; P_{ik} 为第 i 个年份(季节、月份或区域)中性成熟度 k 所占的比例; P_{jk} 为第 j 个年份(季节、月份或区域)中性成熟度 k 所占的比例; S 为性成熟度等级个数,通常认为 $PSI \geq 80\%$,即认为两者之间相似^[10,19]。

为了解年份、季节、月份和区域对磷虾群体结构的发育阶段和性成熟度所产生的影响,采用广义加性模型(Generalized additive model, GAM)进行模拟。考虑到磷虾发育阶段与性成熟度均为有序分类变量,故利用ocat分类簇,以“identify”作为链接函数,以受限最大似然函数(Restricted maximum likelihood, REML)作为平滑函数,从而

实现对有序分类数据的回归^[20]。GAM 函数为

$$Y = s(X_L) + s(X_{Subarea}) + s(X_{Season}) + s(X_{Year}) + s(X_{Month}) + \epsilon \quad (2)$$
 式中: Y 为以数字进行编码的发育阶段或性成熟度; X_L 为标准体长; $X_{Subarea}$ 为区域; X_{Year} 为年份; X_{Season} 为季节; X_{Month} 为月份; ϵ 为误差项; s 为样条平

滑函数。将 9—11 月划分为春季、12—2 月划分为夏季、3—5 月划分为秋季、6—8 月划分为冬季。所有分析均利用 R 软件(版本 R 4.0.3)处理。GAM 模型利用 R 软件中 mgcv 包处理。

表 1 用于本研究的斯科舍海南极磷虾采样信息
 Tab. 1 Sampling information on Antarctic krill in the Scotia Sea used in this study

年份 Year	区域 Subarea	体长 Standard length/mm	采样数量 Sampling size/尾
2016	AP	45.0±6.0	105
2016	SG	42.5±2.9	36
2017	AP	38.6±5.5	68
2017	SG	29.3±4.2	52
2018	SG	44.4±3.0	20
2020	AP	38.6±5.1	40
2020	SO	45.4±3.8	50
2020	SG	41.6±4.9	60
2021	AP	45.5±3.4	64
2021	SO	48.6±3.1	59
2022	AP	40.9±5.8	39
2022	SO	48.4±6.5	122

注: AP. 南极半岛; SG. 南乔治亚岛; SO. 南奥克兰群岛。

Notes: AP. Antarctic Peninsula; SG. South Georgia; SO. South Orkney Islands.

2 结果

2.1 体长分布

磷虾体长分布存在显著的年际差异(K-W 检验; $\chi^2 = 215.27$, $df = 5$, $P < 0.001$), 其中 2017 年 [(34.5±6.8) mm] 显著小于其他年份(表 1 和图 1); 季节性差异显著($\chi^2 = 54.37$, $df = 3$, $P < 0.001$), 其中冬季个体 [(40.1±8.0) mm] 显著小于夏季(Wilcoxon 检验; $P < 0.001$)和秋季($P < 0.001$); 区域间差异显著($\chi^2 = 175.54$, $df = 3$, $P < 0.001$), 且两两区域间也存在差异(Wilcoxon 检验; $P < 0.001$), 其中 SG 区域的磷虾个体 [(38.3±7.4) mm] 较其他季节小, 而 SO 区域的磷虾个体最大 [(47.8±5.4) mm]。

2.2 群体结构时间变化

由发育阶段年变化来看, 各年间整体上存在显著性差异(K-W 检验; $\chi^2 = 80.69$, $df = 5$, $P < 0.001$), 且两两年份之间也基本上差异显著。2016—2022 年间, 磷虾种群中主要以亚成体占优(57.4%), 其次为成体, 而幼体的比例较低(2.9%), 见图 2。2017 和 2018 年, 亚成体个体的比例显著高于其他个体。2020—2022 年, 亚成体

的比例逐渐降低, 而成体的比例逐渐增加。季节上, 发育阶段整体上也存在显著性差异(K-W 检验; $\chi^2 = 98.39$, $df = 3$, $P < 0.001$); 春季与冬季, 磷虾亚成体所占比例相当(Dunn's 检验; $z = 0.14$, $P = 0.891$), 且高于夏秋季, 而后的成体比例则高于亚成体(图 2)。随着月份的推进, 幼体和成体的比例逐渐下降, 而亚成体的比例则逐渐增高(图 2); 7—9 月, 群体结构基本上保持稳定。整体上来看, 年间、季节间以及月间磷虾发育阶段 PSI 值分别为 32.3%、36.0% 和 14.3%。4—9 月间, 依次两月间的 PSI 值均高于 80%。

由性成熟度年变化来看, 亚成体中, 除 2017 和 2022 年, 其他年份的磷虾种群中, 2FC 和 2FD 个体的比例要高于 2FB 个体(图 3); 而成体中, 3AF 个体的比例较高, 2017 和 2018 年未出现 3DF 和 3EF 个体。季节上, 春季的群体结构较为简单, 仅存在 2FC、2FD 和 3AF 个体; 至夏季, 种群结构非常复杂, 不同性成熟度个体均有所分布, 3CF 至 3EF 个体的比例占比达 43.3%; 秋季, 2FD 和 3AF 个体的占比较高, 3CF 至 3EF 个体的比例明显降低; 冬季, 2FB 和 2FD 个体显著

增加,此时已无3CF至3EF个体出现。从月份上来看,2FD个体的比例整体上随月份逐渐增加,3AF的比例基本保持稳定,3EF个体的比例逐渐降低,5月后无3EF个体出现(图3)。年

间、季节间以及月间磷虾性成熟度PSI值分别为5.8%、29.4%和13.3%。依次两月间,仅4月与5月间的PSI值超过80%。冬、春季间的PSI值高达98.8%。

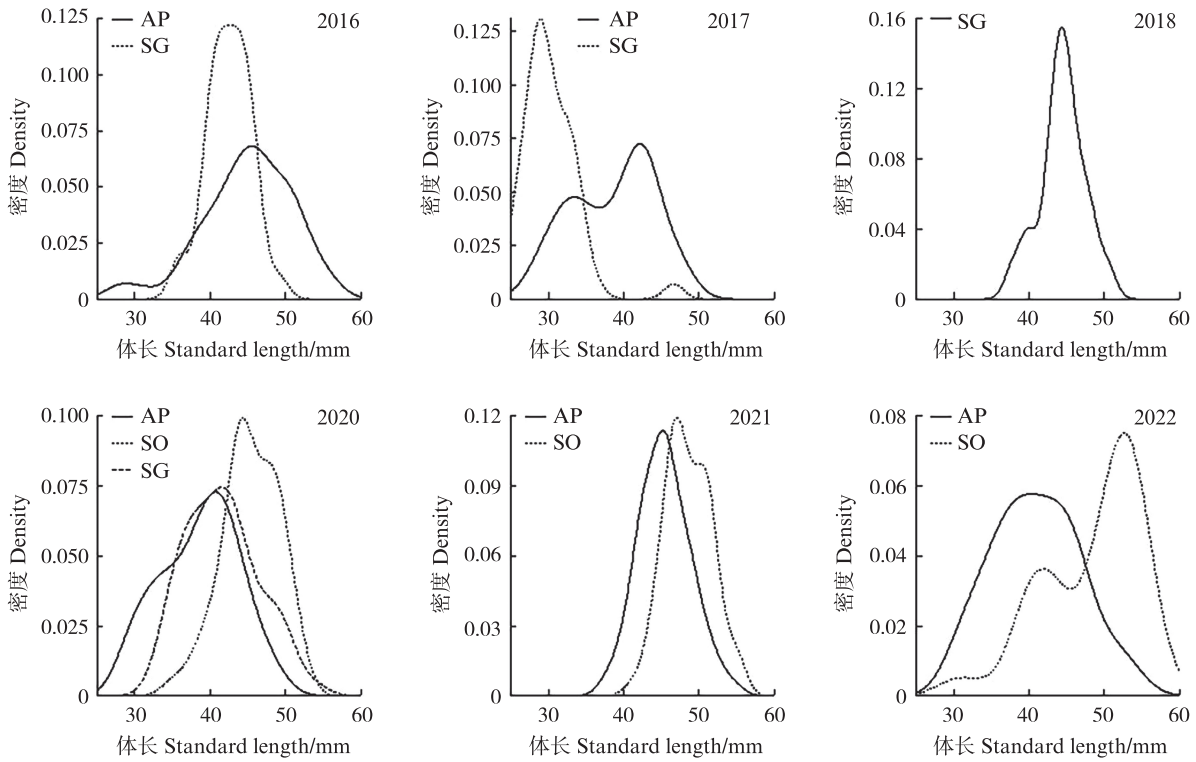


图1 斯科舍海各年份间不同区域南极磷虾的体长分布
Fig. 1 Distribution of standard length for Antarctic krill in the Scotia Sea

2.3 群体结构空间变化

从发育阶段上来看,各区域间整体上存在显著性差异(K-W 检验; $\chi^2 = 100.40$, $df = 2$, $P < 0.001$),且两两区域之间也差异显著。SO区域的成体比例最高(65.4%),而SG区域的亚成体在种群中占绝对优势(89.9%),也未出现幼体(图2)。

各区域间磷虾性成熟度组成之间也存在着显著性差异(K-W 检验; $\chi^2 = 102.98$, $df = 2$, $P < 0.001$)。AP区域,2FC至3AF个体的总体比例达70%,而3DF和3EF个体占比均不足5%;而SO区域,3AF和3CF个体的比例高于其他个体,3DF和3EF个体占比共占17.3%;SG区域中的2FD个体占了38.1%,仅零星出现3DF和3EF个体(图3)。

3个区域的磷虾发育阶段与性成熟度PSI值分别为39.1%和45.5%。无论发育阶段,还是性成熟度,两两区域间的PSI值均未达80%。

2.4 GAM模拟结果

GAM模型结果显示,时间(年份、季节和月份)与空间(区域)共解释了磷虾发育阶段49.9%的变化,对性成熟度变化的解释率为45.7%。体长、区域与季节对发育阶段与性成熟度所产生的影响整体上具有一致性,但年份和月份对两者的影响存在差异(表2-3)。具体而言,针对发育阶段,2018与2016年差异显著,但两年间的性成熟度差异并不显著。

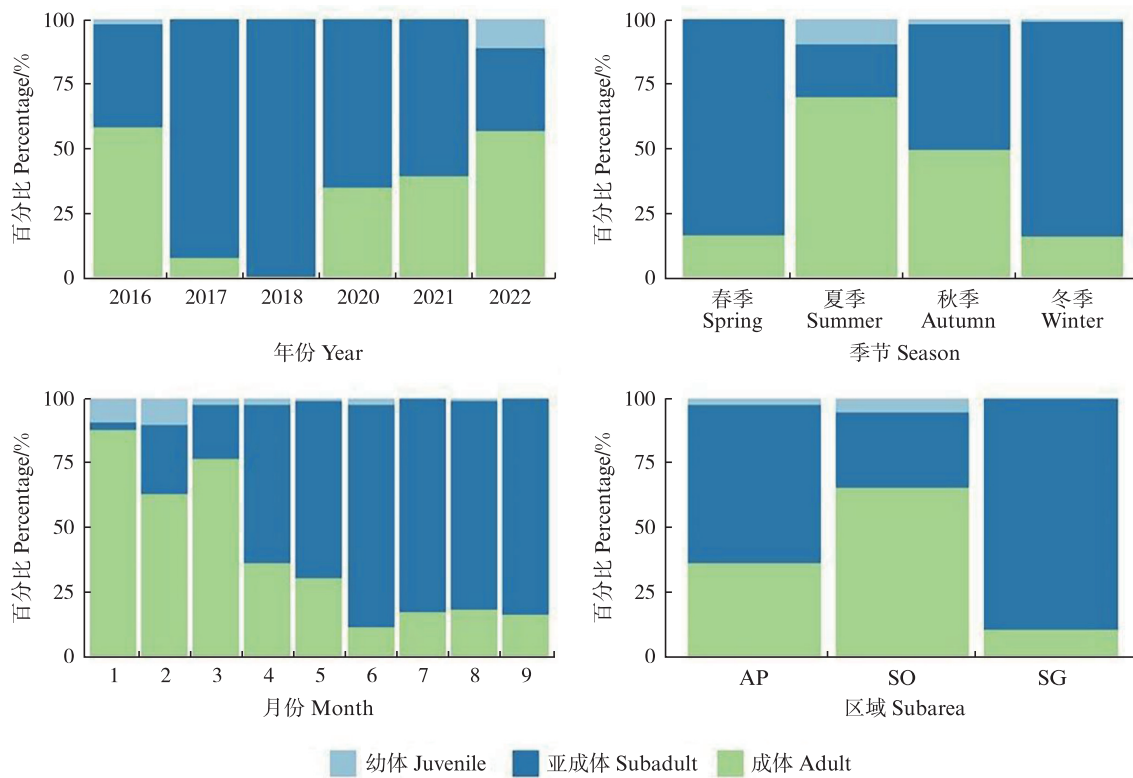


图2 斯科舍海南极磷虾发育阶段分布
 Fig. 2 Distribution of development stage for Antarctic krill in the Scotia Sea

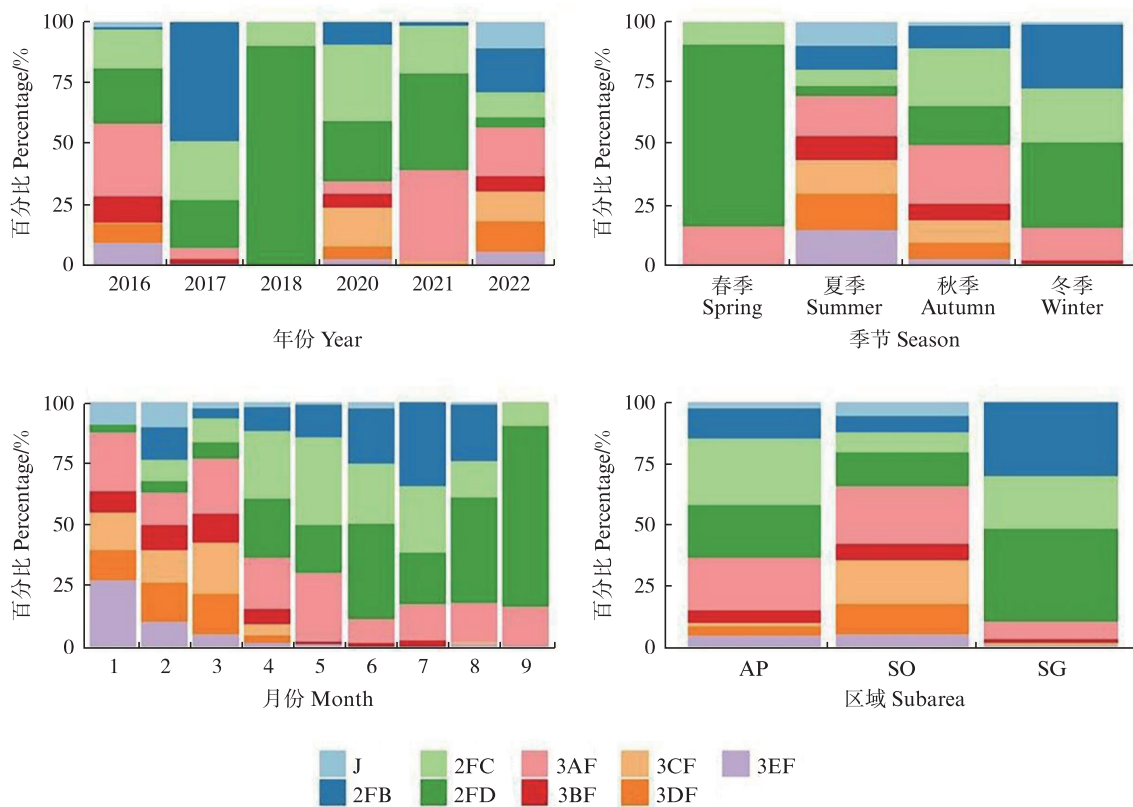


图3 斯科舍海南极磷虾性成熟度分布
 Fig. 3 Distribution of maturity stage for Antarctic krill in the Scotia Sea

表2 关于斯科舍海南极磷虾发育阶段和性成熟度的广义可加模型模拟结果(分类变量)
Tab. 2 Results of generalized additive model on development stage and maturity stage of Antarctic krill in the Scotia Sea (Categorical variable)

分类变量 Categorical variable	发育阶段 Stage				性成熟度 Maturity				
	估计值 Estimate	标准误差 Std. Error	z z value	P P value	估计值 Estimate	标准误差 Std. Error	z z value	P P value	
截距 Intercept	5.594	0.369	15.171	<0.001	6.931	0.719	9.644	<0.001	
区域 Subarea	SO	1.538	0.341	4.511	<0.001	2.218	0.521	4.258	<0.001
	SG	1.418	0.372	3.813	<0.001	1.587	0.573	2.770	0.006
年份 Year	2017	2.191	0.000	Inf	<0.001	0.000	0.000	NaN	NaN
	2018	1.531	0.410	3.735	<0.001	-0.171	0.807	-0.212	0.832
	2020	-0.137	0.543	-0.253	0.800	-2.217	0.858	-2.583	0.010
	2021	0.159	0.315	0.503	0.615	-0.404	0.485	-0.833	0.405
	2022	-1.988	0.637	-3.121	0.002	-4.213	0.936	-4.502	<0.001
季节 Season	夏季	-0.577	0.273	-2.113	0.035	-1.181	0.409	-2.885	0.004
	秋季	-1.919	0.345	-5.558	<0.001	-2.086	0.505	-4.128	<0.001
	冬季	-3.418	0.325	-10.529	<0.001	-3.458	0.474	-7.301	<0.001
月份 Month	2	-1.041	0.423	-2.461	0.014	-1.319	0.744	-1.773	0.076
	3	-0.285	0.000	-Inf	<0.001	-0.581	0.563	-1.032	0.302
	4	0.000	0.356	0.000	1.000	0.000	0.000	NaN	NaN
	5	-0.560	0.366	-1.529	0.126	-0.126	0.414	-0.304	0.761
	6	0.000	0.368	0.000	1.000	0.000	0.568	0.000	1.000
	7	-1.284	0.000	-Inf	<0.001	-1.378	0.000	-Inf	<0.001
	8	-0.973	0.302	-3.224	0.001	-1.834	0.435	-4.213	<0.001
	9	0.000	0.711	0.000	1.000	-2.005	1.086	-1.847	0.065

表3 关于斯科舍海南极磷虾发育阶段和性成熟度的广义可加模型模拟结果(连续变量)
Tab. 3 Results of generalized additive model on development stage and maturity stage of Antarctic krill in the Scotia Sea (Continuous variable)

连续变量 Continuous variable	发育阶段 Stage				性成熟度 Maturity			
	有效自由度 edf	参考自由度 Ref.df	卡方 Chi.sq	P P value	有效自由度 edf	参考自由度 Ref.df	卡方 Chi.sq	P P value
体长 Standard length	4	4	837.9	<0.001	4	4	246.9	<0.001

3 讨论

3.1 群体结构时间变化

一般认为,较大体长的磷虾主要分布于南极绕极流(Antarctic circumpolar circulation, ACC)流域中,中等体长的磷虾出现在南奥克尼群岛南部,而较小体长的磷虾则会被输送到南桑德维奇群岛西北水域,并进入南乔治亚岛水域^[12]。本研究中,雌性磷虾体长分布存在显著的年际差异,其中2017年显著小于其他年份。不同年度雌性磷虾体长及性成熟度组成存在着较大的差异,这在较大程度上可能是由海况和食物状况的大尺度变化所造成,而这两者之间也存在着较好的内

在联系^[10,12]。随着冬季摄食环境的变化,磷虾会通过减少新陈代谢、脂质使用、体型缩小和转向其他食物(冰藻或碎屑)维持生存^[21]。本研究中,冬季个体的体长小于夏秋季,推测磷虾可能在冬季发生性退化^[22],导致体长缩小。另外,南乔治亚岛水域的磷虾要比南奥克尼群岛水域的磷虾体长要大。造成这个结果的可能原因有两点:(1)两个区域存在各自的群体结构,而偏北区域的南乔治亚岛水域因纬度低,磷虾生长较南奥克尼群岛水域快,从而造成个体较后者大;(2)两个区域仅存在一个群体,而南乔治亚岛水域的磷虾种群主要由南奥克尼群岛水域的群体通过ACC输送而至,故后者的个体大于前者。目前尚未有

足够的证据证明两区域的群体是否存在连通性,而目前正在推进的KSH工作可能为解决该问题提供较好的契机。

磷虾种群结构在时间上的变化体现在多个尺度上。斯科舍海磷虾种群结构存在着较为显著的年际变动^[11],这一点也体现在雌性群体的结构变化上。2016—2022年,不同发育阶段雌性磷虾群体随年际变化。对于磷虾种群而言,亚成体占主体地位;季节上,磷虾的发育阶段会存在明显的变化,春、冬季亚成体比例较夏秋季高,成体则低于后者。在对雌体不同性成熟度的季节变化研究中,结果发现,夏季雌性群体存在不同性成熟度个体,但主要以产卵群体为主,而其他季节的群体结构则较为简单。针对南极半岛冬季调查^[23]的结果显示,亚成体在群体中的比例占绝对优势(表4),比例多在85%以上,这与本研究的结果保持一致,说明磷虾已在此阶段准备与即将来临的春季藻类暴发阶段在时间上形成匹配,从而为夏季产卵做好准备,也体现出气候变化可能在调控物候与磷虾发育过程之间匹配上产生影响^[23-24]。从月份上来看,群体中2FD个体的比例整体上随月份逐渐增加,3AF的比例基本保持稳定,3EF个体的比例逐渐降低,5月后已无3EF个体出现,抱卵雌体(3DF和3EF)的比例随月份逐渐减少(图3)。体长、区域与季节对发育阶段与性成熟度所产生的影响整体上具有一致性,但年份和月份对两者的影响存在差异。具体而言,针对发育阶段,2018年与2016年差异显著,但两年间的性成熟度差异并不显著。这种状况也同样出现在南大洋其他海域。针对东南极普里兹湾夏季磷虾种群结构的研究^[25]显示,1981—1985年,雌性群体的性成熟度组成存在着显著的年际变化;1981年1—2月,3DF个体比例显著高于其他年份,至3月,3AF和3BF个体的比例显著增加,已无3EF个体出现。ONO等^[26]针对东南极印度洋扇区阿德利地外海夏季(1—2月)磷虾种群结构的研究也显示,2003年,雌性群体中3AF,3CF和3DF所占比例显著高于2005年和2008年;2008年,3DF和3EF个体的比例极低。

本研究显示,2016年、2020年和2022年性成熟度组成较为复杂,而2017和2021年的性成熟度组成则趋于简单,尤其是2018年,仅有亚成体

(2FC和2FD)个体出现。本研究结果与丁博等^[4]一致,1—5月,F2在种群中所占的比例逐渐增加,而F3的比例在1—2月维持较高的比例后显著下降。1—4月,J~3EF阶段磷虾几乎均有出现,5月之后磷虾的性成熟丰度下降,一直到8—9月,丰度趋向单一化。关于磷虾种群结构的多项研究(表4)显示,无论是通过科学调查,还是通过渔业调查,夏季,南极半岛区域雌性群体中成体的比例多高于未成体^[27-31]。仅朱国平等^[32]研究显示,南设德兰群岛北侧(ACC流域)雌性磷虾群体中,亚成体比例与成体相当。LOEB等^[27]在乔治王岛附近的研究结果显示,高比例的幼体磷虾出现在该水域,这种较为罕见的情况很可能是局地水文条件的变化所致。综上,总的来讲,夏季(12月至翌年2月)为磷虾种群的产卵高峰期,但1—4月均处于产卵期。本研究结果进一步显示,时至秋冬季,雌性群体中亚成体的比例逐渐升高(表4),冬季的亚成体比例甚至达到86.3%。这种典型的季节性变化也反映出了磷虾群体的结构复杂性。因目前关于秋冬季磷虾种群结构的研究极为有限,无法对此开展进一步分析。除了REISS等^[23]在南极半岛开展为期5年的冬季研究外,目前仅有的研究^[33-34]也只是将夏秋季数据放在一起分析。因此,如对整个斯科舍海磷虾种群结构的变化进行更好的理解,需要继续对磷虾种群进行跨区域、多年度的长期持续观察^[4],这将为阐明磷虾种群的时空变动及探究其触发机制提供极为关键的基础数据。需要明确的是,虽然整合多项研究可获得一些规律性结论,但这些研究结果之间仍存在显著的差异。调查网具的不同可能会导致网目选择性上的差异,并进一步导致所获磷虾样本的结构存在差异,但磷虾种群结构多变的特征、集群特性以及与环境之间的相互作用是各研究结果存在差异的重要原因。

3.2 群体结构空间变化

本研究中,各区域间雌性磷虾群体结构整体上变化明显,且两两区域之间也存在明显的差异。南奥克尼群岛水域的成体比例最高,南乔治亚岛水域的亚成体在种群中占绝对优势。不同性成熟度上,南极半岛水域,亚成体和成体早期占优势,而成体后期占比较少;南奥克尼群岛水域,亚成体后期占优势;南乔治亚岛水域,亚成体后期占优势。

表 4 斯科舍海周边水域南极磷虾雌性群体发育阶段组成比较
 Tab. 4 Comparison on the proportion of development stages of Antarctic krill in the Scotia Sea resulted from the published studies

区域 Area	季节 Season	采样工具 Sampling net	发育阶段 Development stage			来源 Sources
			幼体 Juvenile	亚成体 Subadult	成体 Adult	
南极半岛 Antarctic Peninsula	夏季	商业性中层拖网	6.7	20.0	73.3	本研究
南极半岛 Antarctic Peninsula	秋季	商业性中层拖网	1.4	64.1	34.5	本研究
南极半岛 Antarctic Peninsula	冬季	商业性中层拖网	3.9	86.3	9.8	本研究
南奥克尼群岛 South Orkney Islands	夏季	商业性中层拖网	11.7	20.8	67.5	本研究
南奥克尼群岛 South Orkney Islands	秋季	商业性中层拖网	3.3	12.1	84.6	本研究
南奥克尼群岛 South Orkney Islands	冬季	商业性中层拖网	1.6	63.5	34.9	本研究
南乔治亚岛 South Georgia Island	春季	商业性中层拖网	0	83.9	16.1	本研究
南乔治亚岛 South Georgia Island	冬季	商业性中层拖网	0	91.2	8.8	本研究
南设得兰群岛北部 Northern South Shetland Islands	夏季	商业性中层拖网	3.1	52.6	44.3	[32]
乔治王岛东北部 Northeast King George Island	夏季	Isaacs-Kidd 中层拖网	0.1	0.0	99.9	[28]
象岛周边水域 Waters around Elephant Island	夏季	Isaacs-Kidd 中层拖网	5.7	19.2	75.0	[29]
象岛南部 Southern Elephant Island	夏季	Bongo 浮游生物网	29.4	1.0	69.6	[27]
象岛西部 Western Elephant Island	夏季	Bongo 浮游生物网	5.8	4.8	89.4	[27]
乔治王岛南部 Southern King George Island	夏季	Bongo 浮游生物网	73.9	13.6	12.5	[27]
南大洋东南大西洋扇区 Southern Ocean Southeast Atlantic Sector	夏秋季	大型浮游生物采样网	14.3	23.3	62.4	[30]
乔治王岛北部 Northern King George Island	夏季	Bongo 浮游生物网	30.9	3.0	66.1	[27]
象岛北部 Northern Elephant Island	夏季	Bongo 浮游生物网	40.9	4.9	54.2	[27]
象岛周边水域 Waters around Elephant Island	夏季	Isaacs-Kidd 中层拖网	0.0	1.1	98.9	[29]
南设得兰群岛北部 Northern South Shetland Islands	春至秋季	Kaiyo-maru 中层拖网	6.0	9.1	85.0	[31]
南极半岛 Antarctic Peninsula	冬季	Isaacs-Kidd 中层拖网	87.1	12.9	0.0	[23]
南极半岛 Antarctic Peninsula	冬季	Isaacs-Kidd 中层拖网	8.1	91.9	0.0	[23]
南极半岛 Antarctic Peninsula	冬季	Isaacs-Kidd 中层拖网	13.6	86.1	0.3	[23]
南极半岛 Antarctic Peninsula	冬季	Isaacs-Kidd 中层拖网	9.2	88.9	1.9	[23]
南极半岛 Antarctic Peninsula	冬季	Isaacs-Kidd 中层拖网	5.8	93.4	0.8	[23]

除了时间差异外,磷虾种群也存在着典型的区域性差异。王荣等^[28]对1月乔治王岛东北水域磷虾群进行了观察,结果发现,该水域生殖群体占群体的96.5%。丁博等^[4]则表示,1—2月磷虾成体比例仅占59.0%,还存在少量的幼体。本研究的结果与这两项研究略有不同,雌性到达性成熟的比例要低得多。南乔治亚岛区域的亚成体在种群中占绝对优势(89.9%)。丁博等^[4]发现,乔治王岛东北水域,1—2月3EF个体占25.6%,而3DF也占10.3%。LOEB等^[27]也曾发现,1—2月象岛与乔治王岛之间磷虾种群中,3DF个体占29%,而3EF个体占18%,幼体占23%^[4]。朱国平等^[32]发现,乔治王岛南部水域幼体(64%)和未成体(23%)占较大比例。王碧雪等^[11]开展的研究使用的样本来源于靠北的南乔治亚岛区域,其中,雌性多为即将成熟的亚成

体。本研究与之类似,南乔治亚岛区域中的2FD个体占38.1%,仅零星出现3DF和3EF个体,这在一定程度上说明南乔治亚岛区域很可能不存在自我维持的磷虾种群。

WOLNOMIEJSKI等^[33]1981年1—3月对布兰斯菲尔德海峡磷虾进行了调查,发现2—3月该水域雌性未成体(23.3%)略高于成体(20.5%)的比例,无3DF和3EF个体出现。王碧雪等^[11]在布兰斯菲尔德海域磷虾样本中发现,雌性多处于由幼体发育成亚成体阶段;雌性均为亚成体,且多处于2BF、2CF和2DF阶段。而本研究中,位于南极半岛区域的采样时间为1—6月,4—6月采样时间多在BS区域,1—3月采样则部分处于乔治王岛以及布兰斯菲尔德区域北侧陆架区域,结果显示,2FC至3AF个体的总体比例达70%,而3DF和3EF个体占比均不足5%。这与前期在布兰斯菲

尔德区域开展的研究结果有所差异。导致这个差异的原因之一可能是BS区域较为复杂的水文特征^[34]所致。南奥克尼群岛区域,3EF个体在雌性成体中的比例最高(约80%),3CF和3DF个体的比例各约10%^[4]。而本研究中,南奥克尼群岛区域的成体比例最高(65.4%),3AF和3CF个体的比例高于其他个体,3DF和3EF个体共占17.3%。两者之间的差异也体现出磷虾种群结构的区域差异,有可能与时间(年际、季节间)上的变化耦合在一起,从而造成揭示种群结构变化的机制更为困难。因此,除了针对磷虾种群开展长时间、跨区域(陆架-陆坡-大洋)与洋区(大西洋-印度洋-太平洋)的调查以外,还需要同时收集可能影响这些变化的其他数据,包括水文数据和环境数据,从而更为全面地认识磷虾种群结构的变动及其驱动机制。

本文对磷虾不同发育阶段和性成熟度进行了群体时空变化研究。研究显示,各年间磷虾种群中主要以亚成体占优,其次为成体,而幼体的比例较低。各年间磷虾的性腺成熟度2FC和2FD个体的比例多高于2FB个体。一般来说,磷虾在繁殖季节过后,成体就会退化为亚成体形态。磷虾以这样的形式来减少能量的消耗。另外,在下一年亚成体重新发育为成体要比幼体重新发育为成体消耗的能量少。冬春季的群体结构较为简单,而夏秋季的种群结构非常复杂,冬季亚成体比例占绝对优势。夏秋季食物丰富,尤其夏季是产卵季,所以磷虾的群体结构较为复杂,而冬季食物较为匮乏,多为性退化的个体,所以群体结构较为简单。此外,南奥克尼群岛区域的成体比例最高(65.4%),而南乔治亚岛区域的亚成体在种群中占绝对优势(89.9%),未出现幼体。

感谢中国大型拖网渔船的船长及船员在样本收集过程中给予的帮助。感谢中国南极磷虾渔业科学观察员在海上数据收集过程中所付出的辛勤劳动。

参考文献:

- [1] MILLER D G M, HAMPTON I. Synopsis of "The biology and ecology of the Antarctic krill, *Euphausia superba* Dana"[J]. *Polar Biology*, 1990, 10(7): 485-487.
- [2] HEMPEL I. Variation in geographical distribution and abundance of larvae of Antarctic Krill, *Euphausia superba*, in the southern Atlantic Ocean [M]//SIEGFRIED W D, CONDY P R, Laws. Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. Berlin, Heidelberg: Springer, 1985: 304-307.
- [3] MACAULAY M C, SAUNDERS ENGLISH T, MATHISEN O A. Acoustic characterization of swarms of Antarctic krill (*Euphausia superba*) from Elephant Island and Bransfield Strait[J]. *Journal of Crustacean Biology*, 1984, 4(5): 16-44.
- [4] 丁博,朱国平,张海亭. 2016年南极斯科舍海南极大磷虾种群结构的时空变化[J]. *应用生态学报*, 2018, 29(8): 2763-2770.
DING B, ZHU G P, ZHANG H T. Spatial-temporal variation in population structure of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the Scotia Sea, Antarctic in 2016 [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(8): 2763-2770.
- [5] 王荣,鲁北伟,李超伦,等. 南极磷虾年龄组成的体长频数分布混合分析[J]. *海洋与湖沼*, 1995, 26(6): 598-605.
WANG R, LU B W, LI C L, et al. Age-Groups of Antarctic krill (*Euphausia superba* DANA) by distribution mixture analysis from length-frequency data [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1995, 26(6): 598-605.
- [6] 鲁北伟,王荣. 分布混合分析的深入研究及其在南极磷虾种群结构中的应用[J]. *海洋与湖沼*, 1996, 27(2): 179-186.
LU B W, WANG R. Further study on distribution mixture analysis and its application to age-groups analysis of Antarctic krill (*Euphausia superba*) [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1996, 27(2): 179-186.
- [7] 朱国平,冯春雷,吴强,等. 夏季南奥克尼群岛西部水域南极磷虾资源时空分布及其与表温之间的关系[J]. *海洋环境科学*, 2011, 30(5): 636-639.
ZHU G P, FENG C L, WU Q, et al. Spatial-temporal distribution of *Euphausia superba* in western Southern Orkney Islands and relation to sea surface temperature in austral summer fishing season [J]. *Marine Environmental Science*, 2011, 30(5): 636-639.
- [8] 左涛,赵宪勇,黄洪亮,等. 南极半岛邻近水域南极大磷虾商业捕捞群体的年龄结构时空变化[J]. *渔业科学进展*, 2012, 33(4): 1-10.
ZUO T, ZHAO X Y, HUANG H L, et al. Temporal and spatial variations in age structure of Antarctic krill *Euphausia superba* (Dana) from commercial fishery in the waters near the Antarctic Peninsular [J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2012, 33(4): 1-10.
- [9] 徐鹏翔,李莹春,朱国平,等. 光照条件下南极磷虾的行为观察[J]. *水产学报*, 2012, 36(2): 300-305.
XU P X, LI Y C, ZHU G P, et al. Observation on behaviours of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in lighting condition [J]. *Journal of fisheries of China*, 2012, 36(2): 300-305.
- [10] 朱国平,朱小艳,孟涛,等. 2012年秋冬季利文斯顿岛

- 南极磷虾渔业 CPUE 指标变动及其影响因素[J]. 大连海洋大学学报, 2013, 28(4): 399-405.
- ZHU G P, ZHU X Y, MENG T, et al. The variation and impacting factors in CPUE index of Antarctic krill fishery around Livingston Island during fall-winter of 2012 [J]. Journal of Dalian Ocean University, 2013, 28(4): 399-405.
- [11] 王碧雪, 张海亭, 朱国平. 2017年冬季斯科舍海南极磷虾种群结构变动研究[J]. 上海海洋大学学报, 2019, 28(6): 953-960.
- WANG B X, ZHANG H T, ZHU G P. Variation in population structure of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in Scotia Sea in winter 2017 [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2019, 28(6): 953-960.
- [12] 朱国平, 朱小艳, 李莹春, 等. 2009/2010—2011/2012年度夏秋季南奥克尼群岛水域南极磷虾捕捞群体年龄结构时空变化[J]. 极地研究, 2014, 26(3): 306-315.
- ZHU G P, ZHU X Y, LIY C, et al. Spatial-temporal variation in population age structure offshery-targeted Antarctic krill (*Euphausia superba*) around the South Orkney Islands in austral summer-fall during 2009/2010 and 2011/2012 [J]. Chinese Journal of Polar Research, 2014, 26(3): 306-315.
- [13] TIEDEMANN R, HARDY O, VEKEMANS X, et al. Higher impact of female than male migration on population structure in large mammals [J]. Molecular Ecology, 2000, 9(8): 1159-1163.
- [14] 朱国平, 朱小艳, 徐怡瑛, 等. 南极半岛北部水域南极磷虾抱卵雌体基础生物学比较研究[J]. 上海海洋大学学报, 2012, 21(1): 110-115.
- ZHU G P, ZHU X Y, XU Y Y, et al. The spatial-temporal characteristics of length distribution for Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the northern South Shetland Islands in the austral summer during 2010/2011 fishing season [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2012, 21(1): 110-115.
- [15] MAUCLINE J, FISHER L R. The biology of euphausiids [M]//RUSSELL R S, YONGE M. Advances in Marine Biology. London: Elsevier, 1969.
- [16] MAKAROV R, DENYS C. Stages of sexual maturity of *Euphausia superba* Dana [M]. Biomass Handbook, 1980 (11): 1-13.
- [17] BARGMANN H E. The development and life-history of adolescent and adult krill, *Euphausia superba* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1945.
- [18] WHITTAKER R H. Communities and ecosystems [M]. New York: Macmillan, 1975.
- [19] NEWMAN R M. Comparison of encounter model predictions with observed size-selectivity by stream trout [J]. Journal of the North American Benthological Society, 1987, 6(1): 56-64.
- [20] WOOD R, JENSEN M P, WANG J, et al. Planning the next decade of coordinated research to better understand and simulate marine low clouds [J]. Bulletin of the American Meteorological Society, 2016, 97(9): 1699-1702.
- [21] ATKINSON A, MEYER B, STUÏBING D, et al. Feeding and energy budgets of Antarctic krill *Euphausia superba* at the Onset of Winter—II. Juveniles and adults [J]. Limnology and Oceanography, 2002, 47(4): 953-966.
- [22] THOMAS P G, IKEDA T. Sexual regression, shrinkage, re-maturation and growth of spent female *Euphausia superba* in the laboratory [J]. Marine Biology, 1987, 95(3): 357-363.
- [23] REISS C S, HINKE J T, WATTERS G M. Demographic and maturity patterns of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in an overwintering hotspot [J]. Polar Biology, 2020, 43(9): 1233-1245.
- [24] KAWAGUCHI S. Reproduction and larval development in Antarctic krill (*Euphausia superba*) [M]//SIEGEL V. Biology and Ecology of Antarctic krill. Cham: Springer, 2016: 225-246.
- [25] HOSIE G W, IKEDA T, STOLP M. Distribution, abundance and population structure of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) in the Prydz Bay region, Antarctica [J]. Polar Biology, 1988, 8(3): 213-224.
- [26] ONO A, MOTEKI M, AMAKASU K, et al. Euphausiid community structure and population structure of *Euphausia superba* off Adélie Land in the Southern Ocean during austral summer 2003, 2005 and 2008 [J]. Polar Science, 2011, 5(2): 146-165.
- [27] LOEB V J, AMOS A F, MACAULAY M C, et al. Antarctic krill stock distribution and composition in the Elephant Island and King George Island areas, January - February, 1988 [J]. Polar Biology, 1993, 13(3): 171-181.
- [28] 王荣, 陈时华. 乔治王岛东北海域大磷虾种群构成分析 [J]. 南极研究, 1988, 1(2): 15-21.
- WANG R, CHEN S H. Swarm structure of Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) in water Northeast of King George Island, January 1985 [J]. Antarctic Research, 1988, 1(2): 15-21.
- [29] LOEB V. AMLR program: Krill abundance and population structure in the Elephant Island area, January and February 1999 [J]. Antarctic Journal of the United States, 2005, 33: 158-164.
- [30] KRAFFT B A, MELLE W, KNUTSEN T, et al. Distribution and demography of Antarctic krill in the Southeast Atlantic sector of the Southern Ocean during the austral summer 2008 [J]. Polar Biology, 2010, 33(7): 957-968.
- [31] TAKAHASHI K T, KAWAGUCHI S, KOBAYASHI M, et

- al. The variability in abundance of eugregarines living in the Antarctic krill[J]. *Polar Bioscience*, 2004, 17: 16-25.
- [32] 朱国平, 朱小艳, 夏辉, 等. 2010/2011年夏季南设得兰群岛北部水域南极磷虾的种群组成[J]. *水产学报*, 2013, 37(9): 1431-1440.
- ZHU G P, ZHU X Y, XIA H, et al. Population composition of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the northern Southern Shetland Island areas during the austral summer of 2010/2011season [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2013, 37(9): 1431-1440.
- [33] WOLNOMIEJSKI N, CZYKIETA H, STĘPNIK R, et al. Biological characteristics of *Euphausia superba* Dana in the southern Drake Passage and the Bransfield Strait in February-March, 1981 (BIOMASS-FIBEX) [J]. *Polish Polar Research*, 1982, 3(3/4): 259-271.
- [34] WANG D R, ZHU G P. Antarctic krill (*Euphausia superba*) as a bioindicator of trace elements reflects regional heterogeneity in marine environments in the northern Antarctic Peninsula, Antarctic [J]. *Ecological Indicators*, 2022, 136: 108596.

Spatio-temporal variability in stock structure of female Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the Scotia Sea, Antarctic

LIU Yu^{1,2}, ZHU Guoping^{1,2,3,4}

(1. College of Marine Living Resource Sciences and Management, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. Center for Polar Research, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 3. Polar Marine Ecosystem Laboratory, Ministry of Education Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Shanghai 201306, China; 4. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China)

Abstract: The Scotia Sea is the most densely distributed area of Antarctic krill (*Euphausia superba*) resources, and is also the traditional fishing ground for krill fishery, but population structure of krill is complex and varies widely in this region. It plays the key role of females in the population for stabling structure and maintaining size of population. In order to understand the population dynamics of krill in this region, the temporal and spatial variability in female stock of krill resource in this region was analyzed using samples randomly collected by fishery surveys from January to September, 2016 to 2022. The results showed that there were significant differences in the development stages of krill annually. During 2016–2022, female krill stock was mainly dominated by subadults, followed by adults, and the proportion of juveniles was low. For the perspective of the annual variation of sexual maturity, the proportions of subadults (stages 2FC and 2FD) were generally higher than that of stage 2FB individuals. In terms of seasons, the female stock structure was relatively simple in winter and spring, while that was very complex in summer and autumn, the subadults was predominant in the stock. In addition, the structure of female krill stock was different between regions, the proportion of adults in the South Orkney Islands was the highest (65.4%), while the subadults was predominant in the stock (89.9%) and no juveniles occurred at South Georgia.

Key words: Antarctic krill; population structure; Antarctic Peninsula; maturity