



2020年秋季南极布兰斯菲尔德海峡南极磷虾集群时空分布

董思宋^{1,2,3}, 孔群群¹, 朱国平^{1,2,3,4*}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 上海海洋大学极地研究中心, 上海 201306;

3. 上海海洋大学, 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. 上海海洋大学, 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 210306)

摘要: 南极磷虾是南极海洋生态系统中的关键物种, 具有重要的商业开发潜力, 但其集群的类型与分布存在较大时空异质性, 这增加了南极磷虾资源评估的难度, 也对南极磷虾渔业的海上作业与企业生产安排带来了较大的挑战。为了探究布兰斯菲尔德海峡渔场内南极磷虾的集群分布和结构特征, 提高渔船作业效率, 基于渔船采集的声学数据, 分析其时空分布特征, 昼夜差异和集群结构。结果发现, 2020年秋季南极磷虾集群主要出现在布兰斯菲尔德海峡南侧的陆架水域, 秋季集群数量随时间推移呈上升趋势, 带状集群和散点状集群数量最多, 大部分集群出现在0~150 m深的水层, 但贴近海底的水层也存在部分南极磷虾集群。南极磷虾集群昼夜分布存在显著差异, 总体呈现昼浮夜沉的反向昼夜垂直移动特征。白天以带状高密度集群为主, 夜间则以低密度散点状集群为主。集群内资源量和集群长度呈正相关。研究表明, 布兰斯菲尔德海峡内白天的带状集群适合渔船捕捞。研究南极磷虾集群的分布特征有利于了解南极磷虾渔场形成特点, 并提高渔船生产效率。

关键词: 南极磷虾; 集群分布; 昼夜垂直移动; 渔业声学; 布兰斯菲尔德海峡

中图分类号: S 931

文献标志码: A

南极磷虾 (*Euphausia superba*, 以下简称磷虾), 通常是指南极大磷虾, 属于磷虾科 (Euphausiidae) 磷虾属 (*Euphausia*), 是南极海洋生态系统中的关键物种。由于其生物量巨大, 有较大的渔业开发潜力, 广受学者关注^[1]。磷虾在南极食物网和物质循环方面处于关键位置, 对于生态系统的稳定也起到了重要作用^[2]。

磷虾作为一种海洋甲壳类动物, 具有斑块状集群的特点。环境因素、觅食行为、捕食者回避反应、年龄和性成熟等通常被认为是磷虾集群行为的驱动因素^[3]。磷虾的集群行为不仅对磷虾自

身的繁殖摄食等造成影响, 还会对以磷虾为食的捕食者的分布带来影响。因此, 磷虾集群的特性及形成机制一直受到许多学者的关注, 但集群类型和大小的形成机制仍有较大争议。此外, 磷虾集群具有明显的昼夜垂直移动特征, 对其集群昼夜变化的研究将有助于进一步探究其渔场形成机制。

布兰斯菲尔德海峡磷虾资源丰富, 渔船作业密集度高, 近年来逐渐成为磷虾渔业的热点区域。声学方法作为近年来研究磷虾资源变动情况的重要手段, 具有覆盖面积大、调查快速、不损害资源状况等多种优点^[4]。以往的声学调查发现, 相

收稿日期: 2021-12-30 修回日期: 2022-01-12

资助项目: 国家重点研发计划 (2018YFC1406801); 国家自然科学基金 (41776185)

第一作者: 董思宋 (照片), 从事渔业资源学研究, E-mail: dongsisong@126.com

通信作者: 朱国平, 从事生物海洋学与海洋生物资源管理研究, E-mail: gpzhu@shou.edu.cn



比南乔治亚岛的大个体磷虾, 南极半岛附近的小个体磷虾分布更深, 而当浮游植物密度更低时, 磷虾集群会倾向于分布在深度更浅的水层^[5-6]。Tarling 等^[3]发现, 磷虾体长和性成熟度以及海表面光照强度和叶绿素浓度会对磷虾的集群类型造成影响。不同类型的磷虾集群有着不同的磷虾体长组成及集群外形结构, 而捕食者则会影响磷虾集群的垂直移动习性^[7]。Ryabov 等^[8]通过磷虾的声学影像分析了集群的外形结构变化, 并通过集群外形的粗糙度指数将集群分为4种类型, 初步探讨了磷虾集群外形变化的影响因素。朱国平等^[9]发现, 小型块状集群的时空分布较广, 且白天小型集群更多, 而夜间大型集群更多。渔船上安装的科学渔探仪为磷虾集群研究提供了丰富的数据, 也为研究其集群时空分布提供了可能。鉴于此, 本实验通过渔船采集的磷虾声学数据, 对布兰斯菲尔德海峡内不同类型的磷虾集群时空分布特征、昼夜垂直移动特征和集群结构特征进行分析, 有助于研究磷虾生态特征, 并为磷虾渔业高效捕捞提供基础材料。

1 材料与方法

1.1 数据来源

调查时间为2020年3月12日—5月31日, 调查海域为南极半岛布兰斯菲尔德海峡内靠近南极半岛一侧的水域(62.5°S~64°S、60°W~57.5°W)(图1)。本次研究所用到的声学数据来自磷虾拖网

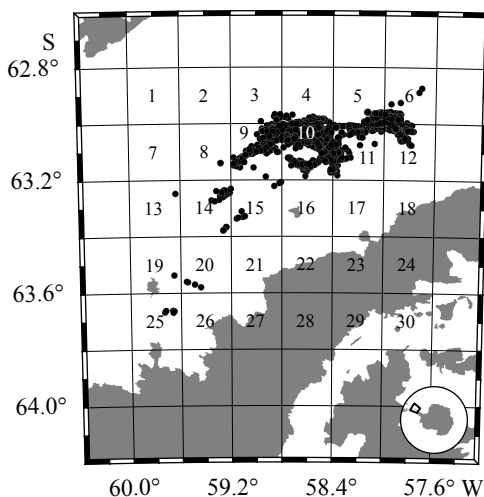


图1 南极布兰斯菲尔德海峡水域及磷虾集群位置与研究网格划分

Fig. 1 The Bransfield Strait-Antarctic with the location of krill swarms and the division of study grid

渔船——“福荣海”轮。作业期间由“福荣海”轮装备的科学渔探仪(EK60型, Simrad)采集声学数据, 该仪器包含38、70及120 kHz 3个工作频率。

1.2 声学数据处理

选取声学数据中的38和120 kHz的回波数据作为处理的对象。采用Echoview V6.16版本对原始声学数据进行预处理。数据处理流程基于南极海洋生物资源养护委员会(Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources, CCAMLR)认可的声学数据处理过程^[10], 主要包括海表、海底混响噪声剔除、环境背景噪声剔除和目标生物信号的检测^[11]。其中, 海表固定深度线设置为20 m, 海底固定深度线设置为300 m。

对于上述处理完成的磷虾回波数据, 利用Echoview软件中的集群检测算法对120 kHz的回波数据进行磷虾集群的检测。由于数据来源于磷虾渔船生产期间, 海杂波以及其他渔船的声学设备产生的背景噪声较为复杂, 对声学数据处理中的背景噪声去除算法造成一定影响, 进而影响部分集群的判定。因此, 为了减少该影响, 在人工判定的基础上修改了磷虾集群检测的参数设置。根据本研究在海上实际调查情况, 参考Tarling等^[3]的磷虾集群回波检测参数设置的原理, 本实验集群检测参数设置如表1所示。

表1 磷虾集群参数设置

Tab. 1 Parameter settings of krill swarms

集群参数 swarm parameters	值 values
最小集群长度/m minimum total school length	300
最小集群高度/m minimum total school height	10
最小单元长度/m minimum candidate length	100
最小单元高度/m minimum candidate height	10
最大垂直连接距离/m maximum vertical linking distance	30
最大水平连接距离/m maximum horizontal linking distance	500

注: 单元代表被认定为磷虾集群的最小单位
Notes: Candidate represents the smallest unit identified as a krill swarm

1.3 集群划分

关于磷虾集群类型的研究划分标准不一^[12-13]。依据各自的划分标准, 大多将磷虾集群划分为3~4类, 而为了更为准确地反映磷虾的集群类型, 本实验依据朱国平等^[9]的划分方法并结合海上实际调查情况, 将磷虾集群按照长度和厚度分为4大类7小类(表2)。

表 2 磷虾集群类型划分标准

Tab. 2 Classification criterion for type of krill swarms			
集群类型 type of swarm	类型 type	长度/m length	厚度/m thickness
散点状 scattered	S1	0~500	0~25
块状 patched	P1	0~500	25~100
	P2	500~1000	50~100
	P3	1000~1500	100~260
带状 layered	L1	500~1000	0~50
	L2	1000~1500	0~100
长带状 long layered	LL1	1500~18000	0~260

1.4 数据处理与统计分析

利用百分比相似性指数 (percentage similarity index, 简称 PSI) 估算磷虾集群比例的相似性。具体计算公式如下:

$$PSI = \sum_{t=1}^a \min(P_{mt}, P_{nt})$$

上式中, PSI 为不同区域或不同月份集群类型的相似性, P_{mt} 为第 m 个区域或月份中集群类型 t 所占的比例, P_{nt} 为第 n 个区域或月份中集群类型 t 所占的比例, a 为集群类型个数。根据以往研究, 当 PSI 大于 80% 时, 表示 P_{mt} 与 P_{nt} 两者之间相似^[14]。

将调查海域以纬度 $0.2^\circ \times$ 经度 0.4° 划分为 30 个网格分区 (图 1), 但本研究不涉及如区域 23 等区域内的磷虾集群特征分析。通过估算集群出现时的太阳高度角, 依 Watanabe^[15] 的方法将一天简化为 4 个时段, 其中太阳高度角处于 6° 及以上的时间为白天 (Day), -6° 至 6° 之间的时间划分为黎明 (dawn) 和黄昏 (dusk), 太阳高度角小于 -6° 的时间为夜间 (night)。以 50 m 为间隔, 划分好 6 个水层, 分别为 0~50 m、50~100 m、100~150 m、150~200 m、200~250 m 以及 250~300 m。分别将区域、月份、时间和水层作为单一变量, 利用 PSI 对不同类型的磷虾集群进行相似性分析, 并利用 Kruskal-Wallis (简称 K-W) 检验分析其之间是否存在显著性差异 (显著性水平 P 设为 0.05)。

声学设备获取的海洋面积散射系数 (NASC) 可以表征磷虾集群的资源密度。通过对磷虾集群的长度、周长、面积、厚度以及 NASC 值取对数后分析磷虾集群昼夜变动差异及结构相关性差异。本研究所有分析均利用 R 软件 (版本 R 4.0.3) 进行。

2 结果

2.1 集群分布及其相关性

Echoview 软件共检测磷虾集群 1723 个, 其中散点状集群和带状集群最多, 块状集群最少。区域 8、13、19、20 及 25 内集群出现数量较少, 区域 6、9、10、11、12 等出现的集群数量相对较多。不同区域磷虾集群分布存在差异, 其中区域 3 中未出现块状集群, 区域 14 块状集群占比较少, 区域 15 带状及长带状集群占比较高。从集群类型上来看, 带状和散点状集群出现比例较高, 长带状集群次之, 块状集群数量较少 (图 2-a)。各区域磷虾集群的相似性分析可知, 27 个区域的集群 PSI 值高于 80% (图 2-b)。由于区域 13 和区域 19 均仅存在 1 个散点状集群, 故这两个区域的相似性比例为 100%。除此之外, 区域 5、6、9、10、11 及 12 之间的相似性最高。总之, 集群相似性也出现了随区域集群数量减少而下降的趋势。

各月间集群数量呈现显著性差异 ($P < 0.05$), 集群数量随时间推移呈现出明显上升趋势, 且 5 月集群数量占比超过一半 (图 2-c)。3—5 月, 集群类型中占比最高的均为带状集群, 块状集群数量占比最低。各月集群类型较为相似, 差异并不显著, 其中 4 月和 5 月集群类型相似性更高 (图 2-d)。

每日不同时段之间的集群数量存在显著性差异 ($P < 0.05$), 其中, 白天和夜间散点状和带状集群数量占比最大, 而黎明时段带状集群数量占比最高, 黄昏时段长带状集群数量占比最高 (图 2-e)。不同时段集群相似性也有所不同, 夜间、黎明及白天的集群相似性较高, 而黎明与黄昏的集群相似性较低 (图 2-f)。

不同水层之间的集群数量存在显著性差异 ($P < 0.05$), 其中 0~50 m 和 50~100 m 水层磷虾集群数量最多, 其余水层集群数量相差不大 (图 2-g)。各个水层中带状和散点状集群数量最多, 块状集群数量占比最少。总体上看, 6 个水层之间磷虾集群相似性指数 PSI 均大于 80%, 表明 6 个水层之间磷虾集群分布相似度较高。0~50 m 水层与 250~300 m 水层之间相似性最高, 50~100 m 水层与 200~250 m 水层之间相似性最低, 且总体来看, 较深水层和较浅水层之间集群相似性也更高。

2.2 集群昼夜垂直移动及差异

磷虾集群垂直移动规律总体呈现出昼浮夜沉的特性, 而黎明时段集群分布深度差异最为显著;

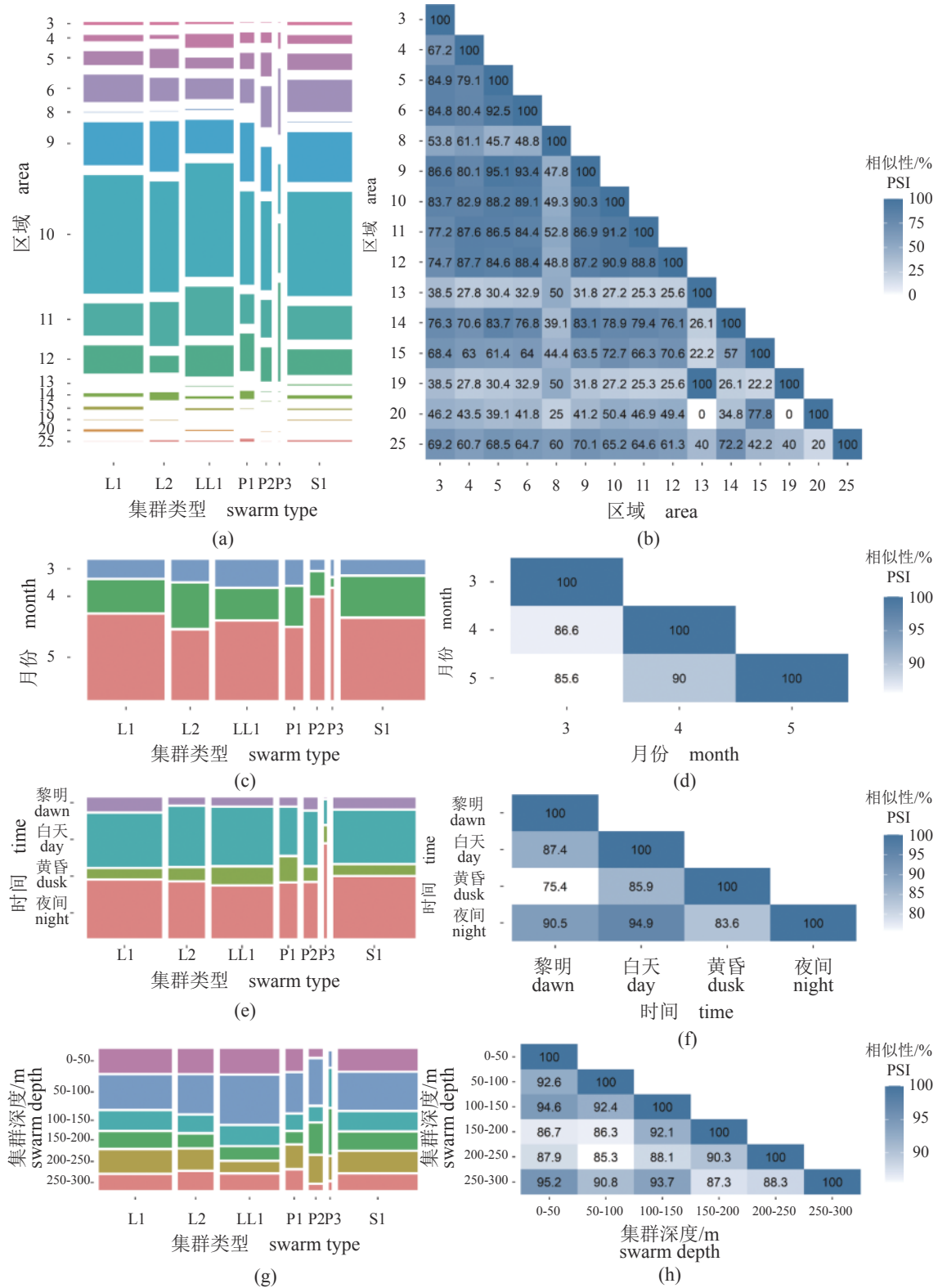


图2 磷虾集群与区域 (a, b)、月份 (c, d)、时段 (e, f) 以及深度 (g, h) 之间的关系
 Fig. 2 Relationship between krill swarm and study grid (a, b), month (c, d), time period in a day (e, f) and layer depth (g, h).

块状集群分布最深，主要分布在 200 m 左右的水层，而长带状集群分布深度最浅，一般分布在

100~150 m 的水层 (图 3)。从集群昼夜移动的范围来看，块状集群垂直移动范围更大，处于 70~280 m。

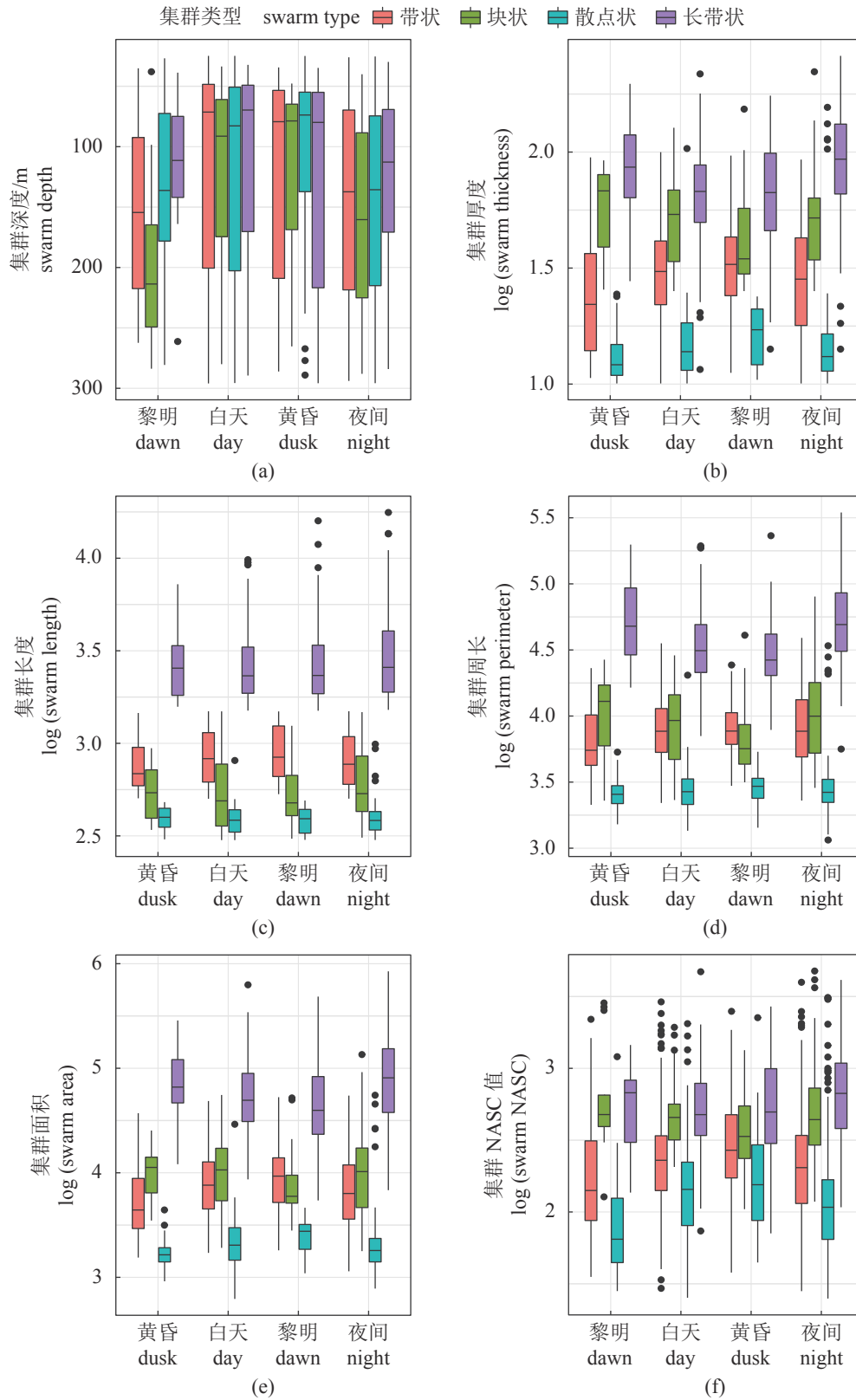


图 3 昼夜时段磷虾集群特征

(a) 集群深度, (b) 集群厚度, (c) 集群长度, (d) 集群周长, (e) 集群面积, (f) 集群 NASC 值

Fig. 3 Characteristics of krill swarms in the day and at night

(a) swarm depth, (b) swarm thickness, (c) swarm length, (d) swarm perimeter, (e) swarm area, (f) swarm NASC

长带状集群垂直移动范围更小，长带状集群厚度呈现出白天小、夜间大的特点，白天集群厚度一般为 60 m 左右，而夜晚会增大至 100 m 以上；其他类型集群在白天和夜间两个时间段内厚度变化不明显，散点状集群厚度基本保持在 20 m 左右，而在黎明和黄昏这两个时间段内集群厚度存在差异。不同类型的集群长度昼夜变化相对稳定。带状和散点状集群的周长昼夜变化不大，而块状和长带状集群总体呈现黄昏时段周长变短，黎明和夜间时段周长变长的特点。块状和长带状集群的面积昼夜变化趋势较为接近，带状和散点状集群变化趋势则与其相反，呈现出黄昏时段集群面积最大，黎明时段集群面积最小的特点。带状和散点状集群资源密度总体呈现出相似的变化趋势，

黄昏时资源密度最大，黎明时资源密度最小，而块状集群昼夜变化趋势则正好相反，长带状集群昼夜资源密度变化幅度最小，夜间时段资源密度达最大。

2.3 集群结构相关性分析

4 种类型集群的面积、周长、长度、厚度和 NASC 值的相互关系均呈线性正相关 ($P < 0.05$) (图 4)，不同集群类型之间均存在显著性差异 ($P < 0.05$)。带状和块状集群的面积和周长总体较为接近，散点状集群规模最小，长带状集群规模最大。不同集群的长度、厚度以及 NASC 变异性较大。总体来看，集群的周长和其他 4 个变量的相关性更强，而 NASC 与其他变量的相关性相对更弱。

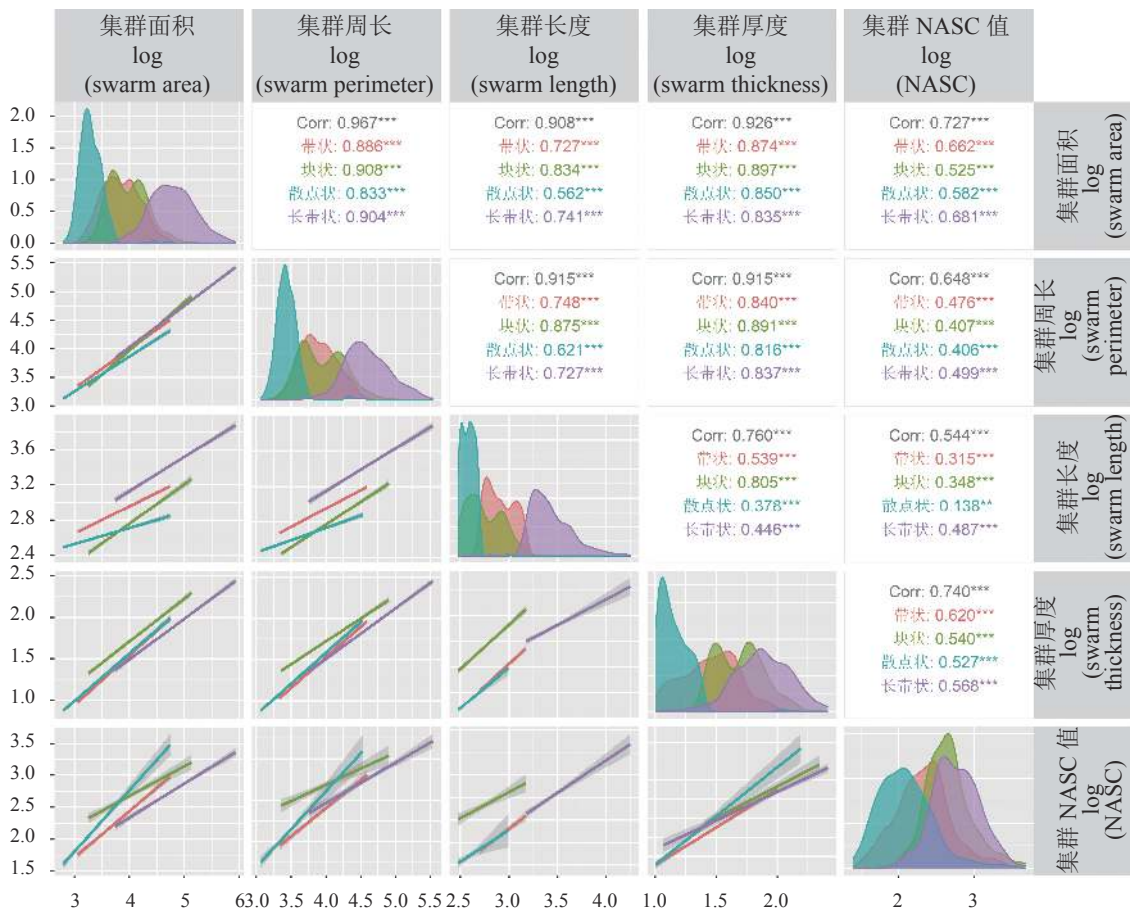


图 4 磷虾集群形状特征关系

Fig. 4 Relationship between shape characteristics of krill swarms

3 讨论

集群是磷虾生活史的一个基本组成部分，而磷虾也会形成大小、尺寸、深度、密度各异的集群，集群特征具有典型的空

间异质性，且其资源聚集程度也随着空间尺度的变化而改变^[16]。Kawaguchi 等^[17]根据集群外形对磷虾集群进行了 0~1 km 和 1~100 km 两种长度的分类，然后将磷虾集群细分为紧密型、不规则型、层状以及超级块状等类

型。朱国平等^[12]将夏秋季南奥克尼群岛周边海域的磷虾集群分为3种类型,分别是散点状、块状和层状。Bernard等^[18]的研究确定了3种不同的磷虾聚集类型,分别为大而密 (large-dense) 集群、小而紧 (small-close) 集群和小而散 (small-sparse) 集群,这3种类型均有自己独特的集群特征。大而密集群深度较浅、长度较长,磷虾生物量在三者当中最高,为大密度聚集体。小而紧集群间隔紧密,平均深度比第一类和第三类更深,磷虾生物量较低,但规模相对较大,为小封闭聚集体。小而散集群比较小,磷虾生物量较低,深度相对较深且分布稀疏,为小稀疏聚集体。朱国平等^[9]依据磷虾集群的高度和宽度将夏秋季南设得兰群岛周边水域磷虾集群划分为5大类13个小类,集群划分更加细致。

由于声学方法的局限性,水深20 m以浅及300 m以深的的数据会被剔除,这会导致一些海表及海底的集群缺失。另外,由于数据采集过程中船速并不完全恒定以及其他船的声学信号均会对集群数据造成一定偏差。但即使这样,来源于渔船的声学数据仍可在某种程度上体现出磷虾集群分布特点和形态特征关系。

3.1 集群时空分布

磷虾的集群类型、规模以及分布均具有显著的时空变化^[19]。总体上来看,磷虾集群分布密集的区域与渔船作业集中的区域重合度较高。块状集群规模较小,移动速度快,不利于渔船捕捞,因此,集群数量占比较少。而带状集群和散点状集群规模更大,集群相对更加稳定,更加适合渔船捕捞,这也是导致带状和长带状集群出现比例高于块状集群的原因。

南设得兰群岛和南乔治亚岛附近海域,磷虾集群有相对明确的空间变异性和相对较小的时间变化^[20-21]。本研究发现,秋季磷虾主要栖息在布兰斯菲尔德海峡的陆架水域,这也使得陆架水域成为磷虾较为适宜的栖息地^[22]。而别林斯高晋海过渡水 (transitional zonal water with Bellingshausen influence, TBW) 和威德尔海过渡水 (transitional zonal water with Weddell Sea influence, TWW) 恰好在布兰斯菲尔德海峡南侧陆架西部水域交汇,使得这部分海域水团上下层混合充分,形成上升流,营养物质丰富,进而形成较为稳定的磷虾集群^[23]。Korb等^[24]的研究也发现,南大洋陆架及边缘地区经常存在半永久性的浮游植物暴发现象,这也有

利于磷虾集群在布兰斯菲尔德海峡南侧陆架处大量栖息生活。因此,磷虾集群相似性较高的区域可能是由于存在着近似的水文条件和环境因素。而布兰斯菲尔德海峡内秋季磷虾集群数量逐渐上升则可能说明了磷虾在这个海域存在的外来输送现象^[25],这也正好与布兰斯菲尔德海峡内5月渔船的生产高峰期吻合。在食物来源充足及高捕食压力的条件下,磷虾形成集群的趋势最高,因此,磷虾饵料和捕食者的时空分布变化也会影响磷虾的集群行为^[26]。本研究发现,秋末的磷虾集群数量达到峰值,但Lascara等^[23]的研究表明,夏季磷虾集群数量最丰富,但每个集群规模相对较小,而秋季集群的规模会有所增大,冬季集群的规模最大但密度相对更低,这与本实验的结果有所相悖,可能是由于基于渔船的声学数据对于小磷虾集群数量会被低估。近岸陆架浅水区更容易形成大规模高密度的磷虾集群,而近海深水区容易形成数量众多的小型块状磷虾集群^[27]。大型高密度集群如带状、长带状集群更有利于渔船进行捕捞作业,而深水区小型块状集群相对移动速度较快,集群结构较不稳定,并不利于渔船进行生产。磷虾渔业大部分产量均捕获自近海水域^[28],这同样证明了近海陆架海域磷虾集群分布密集,且环境条件有利于渔船生产作业。因此,本研究的区域10附近海域磷虾集群密集,现在已经成为磷虾渔船作业的密集海域,未来也会受到越来越多的关注。

磷虾集群的垂直分布研究可以更好地了解其在海洋食物网物质能量循环中的作用及与生物地球化学的碳循环关系^[29]。南大洋上层水体受到更多的冰-海-气相互作用,处于表层水体的物种对环境影响更为敏感,从而呈现更大的差异。这也从侧面反映了南大洋生态调查的0~300 m磷虾声学数据是研究其集群年际变化及对环境变化响应的良好材料^[30]。本实验中,磷虾集群半数出现在0~100 m水层,这与Jarvis等^[31]的研究基本相似。本实验还发现了磷虾集群分布会随着海底深度变化而变化,Klevjer等^[27]同样也发现磷虾集群栖息深度和海底深度有关。当海底深度增加时,集群会出现海表和海底的分层情况,且块状集群靠近海底分布的趋势更为明显,这种集群分层分布的特性可能与磷虾躲避敌害以及摄食行为有关^[32]。磷虾集群在海表和海底皆有分布的情况同样出现在南乔治亚群岛附近海域^[33]。斯科舍海磷虾资源消耗量的80%来源于海豹和企鹅等海面视觉捕食

者^[34]，这会导致磷虾为了躲避捕食者而栖息在更深的水层。但另一方面，摄食压力又会促使磷虾生活在更浅的水层，在个体条件及环境因素的影响下，磷虾集群的分布深度较大程度上由摄食压力和被捕食压力共同决定，不同水层的磷虾集群也可能存在不同的生态特征。对于磷虾渔船来说，捕捞相对更浅及更大规模、更高密度的磷虾集群可以带来更高的收益，而本实验也发现，超过一半的磷虾集群出现在水深低于150 m水层。因此，关注磷虾集群的垂直分布特征对于提高渔船的作业效率有着重要意义。

3.2 集群昼夜变化

磷虾集群存在明显的昼夜垂直移动行为，但这种行为形成的原因也较为复杂。该行为从根本上促进了海洋生态相互作用，并促进了全球生物地球化学循环^[35]。磷虾集群躲避捕食者的行为是解释其昼夜垂直移动的原因之一。白天，由于视觉捕食者的存在，磷虾会因此增加被捕食的风险，所以磷虾主要集中在浮游生物密度适中、被捕食风险较小的区域。白天这种被捕食风险也会驱使磷虾进入较深水层，夜间再返回生产力较高的海水表层觅食^[36]。一般来说，磷虾集群会呈现一种昼沉夜浮的特性^[37]，然而，本研究却显示出磷虾集群与之相反的昼浮夜沉的现象，这与Taki^[38]于夏季在南奥克尼群岛发现磷虾昼夜垂直移动的结果更为相近。本研究还发现，磷虾集群在黎明时深度最深，白天深度最浅，黄昏至夜间开始逐渐下沉，这结果和反向昼夜垂直移动的另一种情况较为类似，即在午夜下降到中间深度，然后在日出前进行第二次向上迁移，这种行为是对较大的垂直迁移捕食者的回避反应，因为后者在较晚时上升，在较早时下降^[35]。

不同类型的集群对于昼夜变化的响应不同。黎明和黄昏磷虾行为会更加活跃，因此，白天和夜间较多带状集群会变化重组。本研究结果显示，白天长带状集群比散点状更多，而夜间则正好相反，其他集群类型占比变化不大，这说明白天的部分长带状集群会在夜间分散为散点状集群。已有研究也发现，夜间集群分散可能是因食物充足以及被视觉捕食者捕食概率小的背景下磷虾个体所做出的反应^[39]，与黎明和夜间相比，块状集群较其他类型集群明显分布更深，这可能是因部分磷虾在表层摄食行为完成后，为了躲避害害分批下沉至海底所导致^[40]。黎明和黄昏集群相似性较

低也体现了这两个时间段磷虾集群行为有着较大的差异性。由于昼夜垂直移动变化小，长带状集群长度长，资源量大，更适合磷虾渔船的捕捞作业。

通常认为，磷虾昼夜垂直移动由光照强度所决定。1926年，Russell^[41]的最适光照假说表明，磷虾栖息在最适宜它生存的光照层内，光强增强会降低磷虾集群的上升速度，也可能会导致磷虾集群下降速度加快。考虑到磷虾集群的昼夜垂直移动现象还存在季节性差异和年际变化。因此，该响应机制仍未有统一的定论^[42]。由于此次调查期间夜间磷虾集群下沉且更为分散，这会对磷虾渔船的捕捞活动带来负面影响；因此，及时掌握磷虾集群昼夜分布变化规律可对未来磷虾渔船的生产提供指导性意见。

3.3 集群结构相关性

磷虾的集群行为受到非常复杂的非生物因素以及生物因素的影响，这会导致其集群结构不够稳定^[3]。对于大尺度的集群，磷虾的行为通常被认为与海流、涡流等因素相关^[43]，而小尺度的集群主要因磷虾个体行为和响应所形成^[44]。Tarling等^[39]发现，特定种群参数之间的相似性水平会随着时间的变化而变化，例如，白天，集群面积和周长表现出显著的相似性，而在黄昏和夜间则无此相关性，且集群的长度、厚度、面积、周长和密度等相互关系也难以定量描述。磷虾集群规模的增大更多会以集群长度的增加，而不是厚度的变大所体现出来，这可能就体现了生物及非生物因素对于磷虾集群尺寸的限制^[8]。块状集群长度短，密度高，带状集群长度长，密度略低，而散点状集群整体规模较小，资源密度也最低。因此，对于磷虾拖网渔业来说，优先选择捕捞长带状集群是提高作业效率的重要途径。了解集群的形状和大小，对于研究南大洋生态系统的构成、高等捕食者和磷虾之间的相互作用非常重要^[34]。即使磷虾集群的结构高度可变，但在局部时空尺寸上仍有一定的可预测性，但由于环境等驱动因素对磷虾集群影响的研究较少，本研究对导致磷虾集群的形状、大小和生物量的巨大变化等这些因素了解还不够深入^[3]，仍需进一步研究。

4 展望

不同数据的分析方法和集群分类标准往往得到的结果也不同。由于磷虾集群结构在协调性和

无组织性之间不断变化, 所以迄今仍未有统一的集群分类方法。由于磷虾渔船采用的是瞄准捕捞的作业方式, 导致适宜捕捞的集群会被多次记录, 大量重复数据会对集群时空分布研究造成部分影响, 因此, 未来对于渔业来源的声学数据需要采用更加合理的分析方法以使得结果更具有科学性。但总体来看, 开展此类集群研究工作, 一方面可更好地掌握不同类型集群的时空分布特性, 另一方面也可为磷虾渔业的海上生产提供较为科学的信息, 提高渔船作业效率。

感谢辽宁大连远洋渔业有限公司及“福荣海”轮船长和船员在南极调查取样过程中给予的帮助和支持, 感谢中国南极磷虾渔业观察员在海上调查实验中所付出的辛勤劳动。本研究还得到了南极海洋生物资源开发利用项目支持。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] 朱国平. 南极磷虾种群生物学研究进展 I—年龄、生长与死亡[J]. 水生生物学报, 2011, 35(5): 862-868.
Zhu G P. Population biology of Antarctic krill *Euphausia superba* I-age, growth and mortality[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2011, 35(5): 862-868 (in Chinese).
- [2] Everson I. Distribution and standing. The Southern Ocean[M]//Everson I. Krill Biology, Ecology and Fisheries. Oxford: Blackwell Science, 2000: 63-79.
- [3] Tarling G A, Klevjer T, Fielding S, et al. Variability and predictability of Antarctic krill swarm structure[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2009, 56(11): 1994-2012.
- [4] 许柳雄, 王腾, 朱国平, 等. 南极磷虾生物量估算方法[J]. 水产学报, 2018, 42(5): 808-816.
Xu L X, Wang T, Zhu G P, et al. Methods for biomass estimation of Antarctic krill (*Euphausia superba*): A review[J]. Journal of Fisheries of China, 2018, 42(5): 808-816 (in Chinese).
- [5] Cresswell K A, Tarling G A, Burrows M T. Behaviour affects local-scale distributions of Antarctic krill around South Georgia[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, 343: 193-206.
- [6] Cresswell K A, Tarling G A, Thorpe S E, et al. Diel vertical migration of Antarctic krill (*Euphausia superba*) is flexible during advection across the Scotia Sea[J]. *Journal of Plankton Research*, 2009, 31(10): 1265-1281.
- [7] Krafft B A, Skaret G, Knutsen T, et al. Antarctic krill swarm characteristics in the Southeast Atlantic sector of the Southern Ocean[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, 465: 69-83.
- [8] Ryabov A B, Tarling G A. Scaling of size, shape and surface roughness in Antarctic krill swarms[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2019, 76(4): 1177-1188.
- [9] 朱国平, 李慧婷, 李焯, 等. 2018年夏秋季南设得兰群岛周边水域南极磷虾集群类型及其影响因素[J]. 生态学杂志, 2020, 39(4): 1265-1272.
Zhu G P, Li H T, Li Y, et al. Antarctic krill (*Euphausia superba*) aggregation types and affecting factors around the South Shetland Islands, Antarctic during austral summer-autumn 2018[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(4): 1265-1272 (in Chinese).
- [10] CCAMLR. Report of the fourth meeting of the Sub-group on Acoustic Survey and Analysis Methods[R]. Ancona, Italy: CCAMLR, 2009.
- [11] 杨洋, 朱国平. 海洋渔业资源声学评估技术及在南极磷虾资源声学评估中的应用[J]. *海洋渔业*, 2018, 40(3): 368-376.
Yang Y, Zhu G P. Assessment on marine living resources based on acoustic technology and its application in Antarctic krill abundance estimation[J]. *Marine Fisheries*, 2018, 40(3): 368-376 (in Chinese).
- [12] 朱国平, 朱小艳, 夏辉, 等. 2011年夏秋季南奥克尼群岛水域南极磷虾集群时空分布[J]. 生态学杂志, 2013, 32(4): 912-919.
Zhu G P, Zhu X Y, Xia H, et al. Spatiotemporal distribution patterns of Antarctic krill aggregations around the South Orkney Islands in austral summer-autumn 2011[J]. Chinese Journal of Ecology, 2013, 32(4): 912-919 (in Chinese).
- [13] Swadling K M, Kawaguchi S, Hosie G W. Antarctic mesozooplankton community structure during BROKE-West (30°E–80°E), January–February 2006[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2010, 57(9-10): 887-904.
- [14] 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.
- [15] Watanabe Y. A set of brightness categories for examining diel change of catch efficiency of saury larvae and juveniles by a neuston net[J]. *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography (Japan)*, 1990, 54(3): 237-241.
- [16] 刘慧, 朱国平. 基于变点分析的南极半岛南极磷虾资源分布空间格局尺度效应研究 [J]. *水产学报*, 2022, 46(3): 359-367.
- Liu H, Zhu G P. Scale effect of spatial pattern for Antarctic krill distribution around Antarctic Peninsula based on changepoint analysis[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2022, 46(3): 359-367 (in Chinese).
- [17] Kawaguchi S, Nicol S, Virtue P, *et al.* Krill demography and large-scale distribution in the Western Indian Ocean sector of the Southern Ocean (CCAMLR Division 58.4.2) in Austral summer of 2006[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2010, 57(9-10): 934-947.
- [18] Bernard K S, Cimino M, Fraser W, *et al.* Factors that affect the nearshore aggregations of Antarctic krill in a biological hotspot[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2017, 126: 139-147.
- [19] 樊伟, 伍玉梅, 陈雪忠, 等. 南极磷虾的时空分布及遥感环境监测研究进展[J]. *海洋渔业*, 2010, 32(1): 95-101.
- Fan W, Wu Y M, Chen X Z, *et al.* Progress in spatio-temporal distribution of Antarctic krill and environment survey of remote sensing[J]. *Marine Fisheries*, 2010, 32(1): 95-101 (in Chinese).
- [20] Watkins J L, Murray A W A, Daly H I. Variation in the distribution of Antarctic krill *Euphausia superba* around South Georgia[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, 188: 149-160.
- [21] Reid K, Jessopp M J, Barrett M S, *et al.* Widening the net: Spatio-temporal variability in the krill population structure across the Scotia Sea[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2004, 51(12-13): 1275-1287.
- [22] 陈洵子, 朱国平. 基于物种分布集成模型的布兰斯菲尔德海峡南极磷虾栖息地研究 [J]. *水产学报*, 2022, 46(3): 390-401.
- Chen X Z, Zhu G P. Habitat of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the Bransfield Strait based on ensemble species distribution model[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2022, 46(3): 390-401 (in Chinese).
- [23] Lascara C M, Hofmann E E, Ross R M, *et al.* Seasonal variability in the distribution of Antarctic krill, *Euphausia superba*, west of the Antarctic Peninsula[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 1999, 46(6): 951-984.
- [24] Korb R E, Whitehouse M. Contrasting primary production regimes around South Georgia, Southern Ocean: Large blooms versus high nutrient, low chlorophyll waters[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2004, 51(5): 721-738.
- [25] Perry F A, Atkinson A, Sailley S F, *et al.* Habitat partitioning in Antarctic krill: spawning hotspots and nursery areas[J]. *PLoS One*, 2019, 14(7): e0219325.
- [26] Daly K L, Macaulay M C. Influence of physical and biological mesoscale dynamics on the seasonal distribution and behavior of *Euphausia superba* in the Antarctic marginal ice zone[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1991, 79(1-2): 37-66.
- [27] Klevjer T A, Tarling G A, Fielding S. Swarm characteristics of Antarctic krill *Euphausia superba* relative to the proximity of land during summer in the Scotia Sea[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2010, 409: 157-170.
- [28] Hill S L, Trathan P N, Agnew D J. The risk to fishery performance associated with spatially resolved management of Antarctic krill (*Euphausia superba*) harvesting[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2009, 66(10): 2148-2154.
- [29] Tarling G A, Thorpe S E. Oceanic swarms of Antarctic krill perform satiation sinking[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2017, 284(1869): 20172015.
- [30] 张晔, 李超伦, 刘梦坛, 等. 南极夏季南设得兰群岛周边海域浮游动物优势种群的分布、丰度及种群结构分析[J]. *海洋与湖沼*, 2016, 47(5): 945-953.
- Zhang Y, Li C L, Liu M T, *et al.* Abundance and structure of dominant zooplankton species in austral summer near South Shetland Islands, Antarctica[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2016, 47(5): 945-953 (in Chinese).
- [31] Jarvis T, Kelly N, Kawaguchi S, *et al.* Acoustic characterisation of the broad-scale distribution and abundance of Antarctic krill (*Euphausia superba*) off East Antarctic

- tica (30-80°E) in January-March 2006[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2010, 57(9-10): 916-933.
- [32] Ritz D A. Is social aggregation in aquatic crustaceans a strategy to conserve energy?[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2000, 57(S3): 59-67.
- [33] Boyd I L, Arnould J P Y, Barton T, *et al.* Foraging behaviour of Antarctic fur seals during periods of contrasting prey abundance[J]. *Journal of Animal Ecology*, 1994, 63(3): 703-713.
- [34] Murphy E J, Watkins J L, Trathan P N, *et al.* Spatial and temporal operation of the Scotia Sea ecosystem: a review of large-scale links in a krill centred food web[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, 362(1477): 113-148.
- [35] Häfker N S, Meyer B, Last K S, *et al.* Circadian clock involvement in zooplankton diel vertical migration[J]. *Current Biology*, 2017, 27(14): 2194-2201.e3.
- [36] Conroy J A, Steinberg D K, Thibodeau P S, *et al.* Zooplankton diel vertical migration during Antarctic summer[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2020, 162: 103324.
- [37] Smetacek V, Nicol S. Polar ocean ecosystems in a changing world[J]. *Nature*, 2005, 437(7057): 362-368.
- [38] Taki K, Hayashi T, Naganobu M. Characteristics of seasonal variation in diurnal vertical migration and aggregation of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the Scotia Sea, using Japanese fishery data[J]. *CCAMLR Science*, 2005, 12: 163-172.
- [39] Tarling G A, Thorpe S E, Fielding S, *et al.* Varying depth and swarm dimensions of open-ocean Antarctic krill *Euphausia superba* Dana, 1850 (*Euphausiacea*) over diel cycles[J]. *Journal of Crustacean Biology*, 2018, 38(6): 716-727.
- [40] Pearre Jr S. Eat and run? The hunger/satiation hypothesis in vertical migration: history, evidence and consequences[J]. *Biological Reviews*, 2003, 78(1): 1-79.
- [41] 郑重, 李少菁, 郭东晖. 海洋磷虾类生物学 [M]. 厦门: 厦门大学出版社, 2011.
- Zheng Z, Li S J, Guo D H. The biology of marine *Euphausiaceans* [M]. Xiamen: Xiamen University Press, 2011 (in Chinese).
- [42] Ross R M, Quetin L B, Lascara C M. Distribution of Antarctic krill and dominant zooplankton west of the Antarctic peninsula[M]//Ross R M, Hofmann E E, Quetin L B. Foundations for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula, Volume 70. Washington DC: American Geophysical Union, 1996: 199-217.
- [43] Pinel-Alloul P. Spatial heterogeneity as a multiscale characteristic of zooplankton community[J]. *Hydrobiologia*, 1995, 300(1): 17-42.
- [44] Zhou M, Nordhausen W, Huntley M. ADCP measurements of the distribution and abundance of *Euphausiids* near the Antarctic Peninsula in winter[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 1994, 41(9): 1425-1445.

Temporal and spatial distribution of Antarctic krill (*Euphausia superba*) swarms in the Bransfield Strait, Antarctic in autumn 2020

DONG Sisong^{1,2,3}, KONG Qunqun¹, ZHU Guoping^{1,2,3,4*}

(1. College of Marine Sciences, 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 Ocean University, Shanghai 201306, China;

4. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: Antarctic krill (*Euphausia superba*) is a key species in the Antarctic marine ecosystem with important potential for commercial exploitation, however, significant heterogeneity in type and distribution of krill swarms increases the difficulty of biomass estimation and also brings the challenges for at-sea operation and working plan to fishing company. Therefore, using acoustic data collected from fishing vessels, the spatial and temporal distribution characteristics, diel differences, and swarm structures of Antarctic krill swarms in the fishing grounds of the Bransfield Strait were analysed with the aim of improving fishing efficiency. The results indicated that, in the Bransfield Strait, krill swarms were primarily located in the southern shelf waters in autumn 2020, and that the number of krill swarms increased over time in autumn. Most krill swarms can be found in water layers between the surface and the depth of 150 meters, but some swarms also occur close to the bottom. The diel distribution of krill swarms varied, with a general tendency of reversed diel vertical migration that moves up to the surface in the daytime but sinks to the deeper layer at night. The layered type of swarm with a high density is dominant in the daytime, while scattered type of swarm with low density occupies a high proportion at night. The density within swarms is correlated positively with swarm length. In general, the daytime layered type of swarms within the Bransfield Strait are suitable for fishing vessels. Understanding krill swarm distribution is beneficial to understanding their formation characteristics of krill fishing ground as well as enhancing the productivity of fishing vessels.

Key words: *Euphausia superba*; swarm distribution; diel vertical migration; fishery acoustics; Bransfield Strait

Corresponding author: ZHU Guoping. E-mail: gpzhu@shou.edu.cn

Funding projects: National Key R & D Project (2018YFC1406801); National Natural Science Foundation of China (41776185)