



## 南极半岛海域南极磷虾资源时空分布格局及尺度研究

刘 慧<sup>1,2,3</sup>, 朱国平<sup>1,2,3,4\*</sup>

(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:** 生物资源分布格局依赖于空间尺度, 不适宜的尺度可能会产生误导性的结果。作为南极生态系统的关键物种, 南极磷虾的资源分布存在着极为显著的时空异质性, 分布格局难以预测。为了解南极磷虾资源在不同空间尺度下的时空分布格局, 实验利用科学调查数据, 以 5' 为间隔将数据处理为 5'×5' 至 60'×60' 等 12 个空间尺度, 从而针对南极磷虾资源主要分布区的南极半岛开展多尺度分析, 并计算不同空间尺度下南极磷虾资源密度分布的 Moran's I 指数。结果显示, 不同空间尺度下南极磷虾资源密度分布的空间格局存在着差异, 其中 11 个空间尺度下的南极磷虾资源密度分布均呈现出聚集趋势。通过 Moran's I 指数与空间尺度的相关图确定了南极磷虾资源密度分布的特征空间尺度为 25'×25' (Moran's I 指数首次穿过  $y=0$  的点) 和 15'×15' (相关图上 Moran's I 指数与 0 无显著差异的最小尺度)。研究表明, Moran's I 指数与 0 之间无显著差异的方法更符合南极磷虾资源自身的特性, 建议将 15'×15' 作为该区域南极磷虾资源分布研究的最适空间尺度。

**关键词:** 南极磷虾; 特征空间尺度; 空间自相关; 南极半岛

**中图分类号:** S 931

**文献标志码:** A

空间格局为地理要素空间异质性的具体体现, 对空间格局的理解是开展资源评估、变化监测与预测分析的基础。不少学者已注意到空间尺度会对格局分析产生影响<sup>[1-2]</sup>, 不适宜的空间尺度可能会掩盖一些重要的空间与生态信息, 从而导致无法准确地阐明研究对象的空间格局<sup>[3]</sup>。尺度效应的存在可能会造成相异空间尺度下的结果不同; 若将数据与不适宜的空间尺度相结合并开展进一步分析, 可能会产生偏颇, 甚至错误的结果<sup>[4]</sup>。故多尺度分析对于理解生态过程中空间格局的结构必不可少。开展多尺度分析主要有两个目的: 一是描述地理要素的多尺度结构, 另一个则是检

测或识别空间模式中的“尺度突变”, 而“尺度突变”又多用于特征尺度的识别<sup>[5]</sup>。特征尺度是表征地理要素自身行为的一种特有尺度, 其不受人类意识和活动的直接控制, 可反映地理要素的自有特性及其变化<sup>[6]</sup>。因此, 确定特征尺度也成为深入理解尺度效应的关键<sup>[6]</sup>。但目前仍有相关问题尚未解决, 其中之一即解释一个物种在空间维度上的出现是否需要几个空间尺度, 还是仅存在一个最适尺度<sup>[7]</sup>。这也导致尺度问题已成为目前地学、生态及环境科学研究中的热点问题之一, 其对评估生态结构和生物多样性等科学问题均有着较大的理论与实用价值<sup>[8]</sup>。

收稿日期: 2020-08-04 修回日期: 2021-02-01

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

第一作者: 刘慧 (照片), 从事海洋生物学研究, E-mail: hui.liu\_blue@foxmail.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



南极磷虾 (*Euphausia superba*, 简称磷虾), 通常指南极大磷虾, 隶属磷虾目 (Euphausiacea) 磷虾科 (Euphausiidae) 磷虾属 (*Euphausia*), 广泛分布于环南极陆架水域, 尤其是南极半岛周边海域, 主要以海表浮游生物为食, 如藻类和小型浮游动物<sup>[9-10]</sup>。作为全球生物资源量最大的单一物种<sup>[11]</sup> 和南大洋生态系统中的关键物种<sup>[12]</sup>, 磷虾是企鹅、海鸟、海豹等高营养级捕食者的重要食物来源, 而磷虾渔业也是南大洋最重要的渔业形式<sup>[13]</sup>。随着各国对南极战略地位的日趋重视和科研投入的增加, 目前针对磷虾的研究业已成为南极生态研究的重点和热点。磷虾资源的时空分布及其变动会在多个层面上对南大洋生态系统产生影响<sup>[14]</sup>, 而磷虾资源分布的时空尺度问题对于确定其资源分布格局以及资源评估至关重要<sup>[15]</sup>。针对磷虾资源环南极大尺度分布, 刘慧等<sup>[16]</sup> 曾利用热点分析确定了探究该资源分布的适宜空间尺度。但到目前为止, 针对磷虾资源区域性分布的研究尚未有统一的空间尺度。不同学者出于各种考虑所采用的分析尺度往往各不相同<sup>[15-17]</sup>。为比较各研究的结果, 需确定一个合适且统一的空间尺度, 而不是简单地采用一些方便的空间尺度。为此, 本研究利用全局 Moran's I 指数度量磷虾资源密度分布的空间自相关性, 并确定其特征空间尺度, 从而为进一步开展区域性磷虾资源时空分布以及渔场形成机制研究提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 数据来源

英国南极调查局 (British Antarctic Survey, BAS) 统计整合了多个国家的环南极调查资料, 建

立了 KRILLBASE 数据库, 该数据库包括仔体后期阶段磷虾资源的调查时间、调查地点和资源密度等。由于数据来源的尺度、类型各异, 调查过程中采用了不同的采样方法, 为了减少由此产生的差异, 该数据库根据 Atkinson 等<sup>[17]</sup> 的方法标准化了磷虾资源密度 (尾/m<sup>2</sup>)。本研究采用 2007—2016 年南极半岛附近海域的磷虾资源调查数据 (表 1)。各年份的调查时间均为南极夏季, 且调查区域均集中于南极半岛海域, 因此通过 10 年数据对磷虾资源开展空间格局分析具可行性。

### 1.2 空间自相关分析

全局 Moran's I 提出研究对象随机分布于研究区域的零假设, 若  $P$  值 ( $\alpha=0.05$ ) 不具有统计学上的显著性, 则不能拒绝零假设, 即表明 Moran's I 指数与零值之间无显著差异, 所得研究对象的空间模式只是空间随机性的众多可能结果之一。若 Moran's I 指数为正, 则指示研究对象的聚集趋势; 反之则指示离散趋势<sup>[18]</sup>。Moran's I 指数的计算公式<sup>[19-20]</sup>:

$$\text{Moran's I} = \frac{n \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij} (x_i - \bar{X})(x_j - \bar{X})}{\left( \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij} \right) \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{X})^2}$$

式中,  $x_i$  为要素  $i$  的密度,  $\bar{X}$  为平均值,  $w_{ij}$  为要素  $i$  和要素  $j$  的空间权重,  $n$  为要素总数。计算 5'×5'、10'×10'、15'×15'、20'×20'、25'×25'、30'×30'、35'×35'、40'×40'、45'×45'、50'×50'、55'×55' 与 60'×60' 等空间尺度下磷虾资源密度分布的 Moran's I 指数, 并绘制 Moran's I 指数与空间尺度的相关图; 首次穿过  $y=0$  的点<sup>[21]</sup> (以  $L_0$  表示) 或相关图与零无显著差异的最小尺度<sup>[22]</sup> (以  $L_1$  表示) 确

表 1 2007—2016 年磷虾资源调查时间和采样区域

Tab. 1 Survey period and sampling area for *E. superba* stock survey from 2007 to 2016

年份 year	调查时间 survey time	经度范围 longitude	纬度范围 latitude
2007	1月8日—2月4日	73.920°W~53.900°W	68.388°S~60.000°S
2008	1月5日—3月7日	73.904°W~53.900°W	68.752°S~60.000°S
2009	1月6日—1月28日	75.620°W~53.917°W	69.542°S~59.998°S
2010	1月6日—2月14日	75.546°W~53.899°W	69.819°S~60.001°S
2011	1月7日—1月31日	78.175°W~53.935°W	70.085°S~60.001°S
2012	1月6日—1月31日	77.915°W~64.115°W	69.240°S~63.964°S
2013	1月5日—1月30日	77.632°W~64.170°W	69.866°S~63.967°S
2014	1月7日—1月27日	74.188°W~64.170°W	68.284°S~63.977°S
2015	1月5日—1月29日	77.638°W~64.151°W	69.387°S~63.966°S
2016	1月11日—2月8日	71.475°W~64.086°W	68.284°S~63.956°S

定为特征空间尺度。

## 2 结果

### 2.1 磷虾资源密度分布

2007—2016年, 南极半岛海域共含 931 个磷虾资源调查记录 (图 1-a), 其磷虾资源密度范围为 0~2 766 尾/m<sup>2</sup>, 平均值为 31.5 尾/m<sup>2</sup>。磷虾资源

高密度的记录较少, 其中 72.5% 的磷虾资源密度处于 0~10 尾/m<sup>2</sup> 之间。图 1-b 为利用普通克里金法对磷虾资源密度进行插值获得相对密度分布, 密度高值集中分布于南极半岛西侧玛格丽特湾附近和布兰斯菲尔德海峡内 (图 1-b)。磷虾资源主要分布于南极绕极流南锋 (SACCF) 南侧, 而高密度则集中分布于南极绕极流南端 (SB) 的南侧。

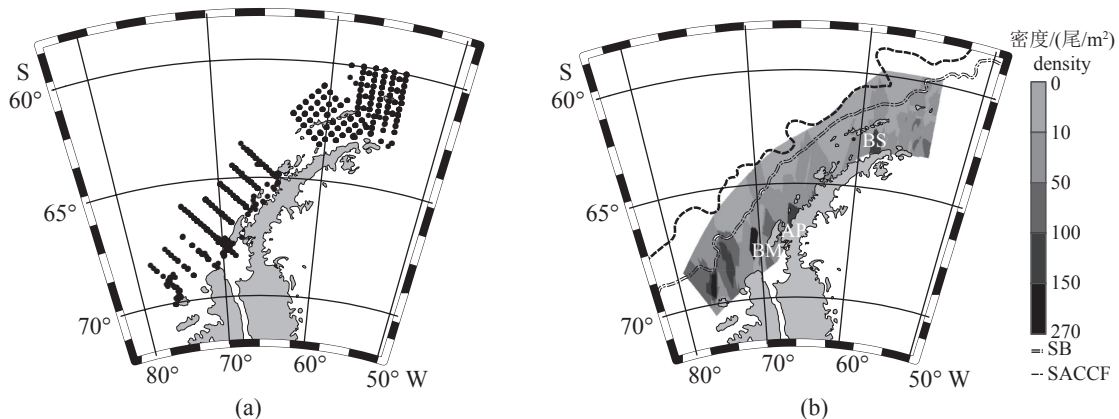


图 1 南极半岛海域南极磷虾资源密度分布的站点 (a) 与相对密度分布 (b)

BS. 布兰斯菲尔德海峡; AP. 南极半岛; BM. 玛格丽特湾; SB. 南极绕极流南端; SACCF. 南极绕极流南锋

Fig. 1 Sampling stations (a) and relative density distribution (b) of *E. superba* in the Antarctic Peninsula

BS. Bransfield Strait; AP. Antarctic Peninsula; BM. Marguerite Bay; SB. Southern Boundary of Antarctic Circumpolar Current; SACCF. Southern Front Antarctic Circumpolar Current

图 2 为 5'×5' 至 60'×60' 空间尺度下磷虾资源密度分布情况, 以网格内所包含的磷虾资源平均密度作为该网格的密度。结果显示, 在原始尺度和小尺度下, 研究区域内以低密度网格占优, 磷虾资源密度的峰值也较高。空间尺度越接近 60'×60', 低密度网格和高密度网格数量均逐渐减少, 密度为 10~100 尾/m<sup>2</sup> 的网格显著增加, 表明随着空间尺度变得粗糙, 磷虾资源密度趋均一化, 其空间模式同质化程度加剧。

### 2.2 特征空间尺度

当空间尺度为 25'×25' 时, Moran's I 指数为负, 且与零值无显著差异, 表明该尺度下磷虾资源呈现离散趋势, 但离散趋势并不明显。除 25'×25' 外, 其他空间尺度下 Moran's I 指数均为正, 表明这些空间尺度下磷虾资源密度分布呈现出聚集趋势 (图 3)。在 5'×5' 和 10'×10' 空间尺度下, Moran's I 指数与零值存在着显著差异, 表明磷虾资源密度分布存在着显著的空间自相关性。但当空间尺度增大至 50'×50', 磷虾资源密度分布并未呈现显著的空间自相关性。空间尺度为 55'×55' 与 60'×60' 时,

磷虾资源密度分布又呈现显著的聚集趋势。磷虾的特征空间尺度  $L_0$  为 24.45'×24.45' (为简便考虑, 可近似处理为 25'×25'), 而  $L_1$  则为 15'×15' (图 3)。

## 3 讨论

### 3.1 空间尺度

从分类上看, 空间尺度主要包含观测尺度 (采样或测量尺度)、特征尺度以及分析尺度 (分析或建模尺度)<sup>[6]</sup>。种群生物学研究中, 针对特征空间尺度有着不同的解释和计算方法。Epperson<sup>[21]</sup> 将 x 轴截距, 即 Moran's I 指数首次穿过 x 轴 ( $y=0$ ) 的距离, 定义为特征空间尺度。但 Bjørnstad 等<sup>[22]</sup> 则认为, 由于许多理论协方差函数仅无限趋向于零值, 故使用 x 轴截距欠妥。因此, 后者采用 Moran's I 指数与零值之间无显著差异的最近距离作为特征空间尺度, 从而解决了前者可能找不到特征尺度的问题。Reid 等<sup>[23]</sup> 综合以上两种方法, 利用 2000 年 1—2 月南极斯科舍海磷虾资源科学调查数据与 1990—2000 年的磷虾渔业数据, 计算了不同距离下捕食者与磷虾资源密度分布的

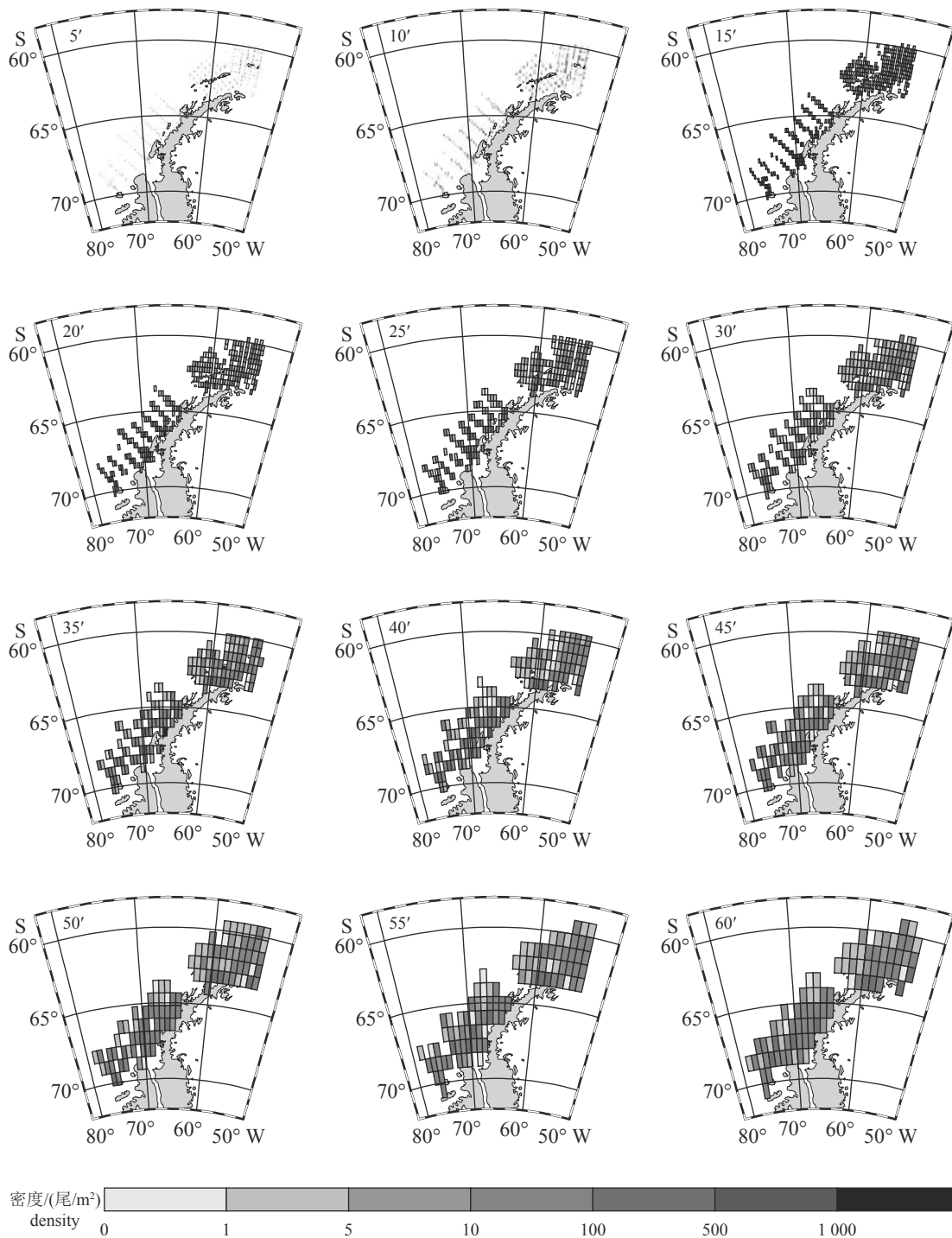


图 2 各空间尺度下南极磷虾资源密度分布

Fig. 2 Distribution of *E. superba* density at different spatial scales

Moran's I 指数。结果显示, 基于调查数据得出的磷虾资源密度分布特征空间尺度为 210 km (基于 Bjørnstad 等<sup>[22]</sup>的方法) 与 230 km (基于 Epperson<sup>[21]</sup>方法), 基于观测区域内捕食者数据得出的磷虾资源密度分布特征尺度为 213 km, 而基于磷虾渔业数据得出的特征尺度为 152 km。这与本研究的结

果 (15'×15'约为 15 km×30 km, 25'×25'约为 20 km×45 km) 相差较大, 造成的原因可能是研究区域、数据源以及尺度定义不同。Reid 等<sup>[23]</sup>使用的距离为采样点之间的距离或网格化捕捞位置之间的距离, 且其对不规则分布的磷虾渔业数据进行了空间分辨率为 0.5°(经度)×1°(纬度)的网格化处理,

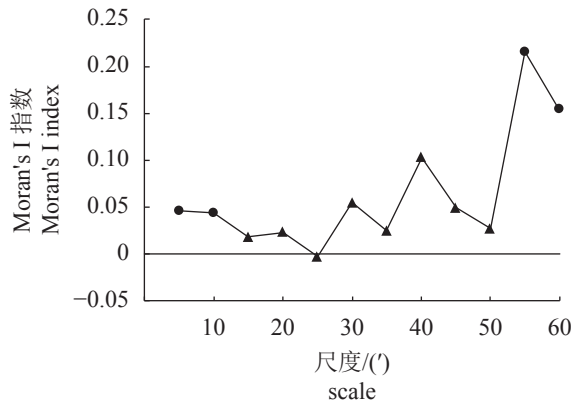


图3 磷虾资源密度分布 Moran's I 指数与空间尺度相关图

圆圈表示 Moran's I 指数与零值存在显著差异, 三角形表示 Moran's I 指数与零值无显著差异

Fig. 3 Correlogram between Moran's I index and spatial scale of *E. superba* density distribution

The circle indicates Moran's I index is different significantly from zero, and the triangle indicates Moran's I index is not different significantly from zero

从而导致磷虾渔业数据得出的特征尺度较大。除了特征尺度, 不少学者还在寻找一个分析地理要素空间格局以及建模的最适空间尺度。例如, Feng 等<sup>[24-25]</sup>将 Moran's I 指数的第一个峰定义为最适空间尺度, 并认为最适空间尺度最能反映地理特征和生物资源分布特征, 而小于 60'×60'的最后一个峰定义为可容许的最粗糙空间尺度。魏广恩<sup>[26]</sup>将各空间尺度下最适广义可加模型 (GAM) 获得的均方误差作为筛选最适空间尺度的条件, 均方误差最小的空间尺度为最适空间尺度。李英雪等<sup>[27]</sup>建立不同时空尺度的栖息地适应性指数模型, 根据模型得出最适宜栖息地, 并计算最适宜栖息地的作业网次比重, 认为比重最大的时空尺度为最适时空尺度。

从方法论角度来看, Feng 等<sup>[24-25]</sup>的方法依赖于 Moran's I 指数的波动, 但该方法定义可容许的最粗糙空间尺度不可超过 60'×60'的依据并不充分。倘若 Moran's I 指数一直保持增加或下降趋势, 则无法找到最适空间尺度和可容许的最粗糙空间尺度, 且可能出现最适空间尺度和可容许的最粗糙空间尺度为同一个尺度的情况, 这缺乏合理性。魏广恩<sup>[26]</sup>将渔业捕捞量与年、月、经度、纬度、海表温度和叶绿素浓度等建立 GAM 模型, 通过模型的赤池信息准则 (Akaike Information Criterion, AIC) 值选择最适 GAM 模型, 再以最适模型的均方误差作为最适空间尺度的判断标准。该方法的

整个过程对确定最适空间尺度的影响因素较多, 任何微小的改变均可能带来不同的结果, 且步骤越多, 累积的误差也越大。从这角度来看, 李英雪等<sup>[27]</sup>的方法也会出现类似问题。至于最适空间尺度是否可以等同于特征空间尺度, 就目前确定特征空间尺度的方法来看, 由于 Moran's I 指数的正、负值代表空间自相关的状态为聚集或离散<sup>[18]</sup>, x 轴截距或与零值无显著差异的此类方法依据 Moran's I 指数的这一特性, 将空间状态的突变视为特征空间尺度具有相关的理论依据。但同样地, 该方法存在可能找不到特征空间尺度的不足。其中, Epperson<sup>[21]</sup>的方法还需在尺度之间插值, 才能得到 x 轴截距值, 而 Bjørnstad 等<sup>[22]</sup>的方法考虑到了计算过程中 Moran's I 指数无法真正达到零值, 故该处理更为科学, 更具可操作性。从另一方面来讲, 当 Moran's I 指数为零则代表着磷虾资源的出现为随机过程所驱动, 但磷虾是一种群居生物, 在空间上常常以集群的方式出现, 并以分层方式等分布, 较小的集群常嵌套在更大的集群中<sup>[28-29]</sup>。此外, 磷虾集群以种群繁殖、索饵及躲避捕食者为目标<sup>[30-31]</sup>, 其出现往往与某海域生产力和捕食者行为有关, 随机分布过程中也存在着某种固性。因此, Bjørnstad 等<sup>[22]</sup>的方法更符合磷虾自身的特性。考虑到生态模式和过程取决于尺度, 确定物种对生态结构的反应最强烈的空间尺度也成为生态学家的一项重要任务<sup>[32]</sup>。而研究特征空间尺度有助于选择合适的空间分析尺度, 有助于寻找最佳尺度以揭示和把握空间格局的规律性, 探索生态模式与过程的机制<sup>[33]</sup>。同时, 特征空间尺度作为衡量空间格局的一个重要指标<sup>[21]</sup>, 表征了生态系统的固有性质。只有当分析尺度与所研究对象的特征空间尺度相符时, 该研究对象的时空变化规律特征才可被较好地揭示<sup>[34-35]</sup>, 故此时可将特征空间尺度视为最适空间尺度。综上所述, 将 Moran's I 指数与零值之间无显著差异的尺度作为最适空间尺度更为恰当。因此, 本研究建议南极半岛海域磷虾资源密度分布的最适空间尺度可确定为 15'×15'。

### 3.2 时间尺度与范围

尺度是生态学的一个重要概念<sup>[36]</sup>, 除了空间尺度, 还包含时间尺度<sup>[37]</sup>, 两者又分别包括两个主要组成部分: 粒度和幅度。粒度指在观察或研究某一对象时所选用的空间和时间单位, 即分辨率; 幅度指研究的现象或过程的总空间范围或总

时间范围<sup>[38]</sup>。本研究中的空间尺度可表示为粒度,但在研究过程中发现,若将研究区域的范围再向东扩大一点,同一空间尺度下的 Moran's I 指数略有不同。时间尺度对时空变化分析所产生的影响主要来源于数据记录信息的瞬时性。例如,王文杰等<sup>[39]</sup>探究不同时间尺度(小时、日、月)下树干液流与环境因子的相关关系,结果表明,在各时间尺度下,控制树干液流的因素有所不同,且所需要考虑的因素随时间尺度的增大而减少。李英雪等<sup>[27]</sup>根据近海日本鲭(*Scomber japonicus*)渔业数据和环境数据建立不同时间尺度(周、旬、月)的栖息地适应性指数模型,以最适宜栖息地的作业网次比重为标准确定最佳时间尺度为月;结果发现,不同时间尺度下作业网次对应的最适海表温度有所差异,且种群分布会随着时空尺度的变化而变化。当所用数据的时间序列较短时,往往会得到不全面的结论。考虑到磷虾资源密度具有显著的年际变化<sup>[40]</sup>及时空异质性<sup>[41]</sup>,而短时间序列内资源密度变化会显示出阶跃变化<sup>[42]</sup>。此外,Fielding 等<sup>[43]</sup>还发现,磷虾资源密度每 4~5 年会发生一次大的波动,故若利用单次调查或短时间序列数据确定特征空间尺度显然不合适。但若利用较为久远的调查数据,则无法保证这些历史久远的数据是否还符合目前磷虾资源密度的空间分布规律。因此,为兼顾短时间序列数据的偶然性以及数据有效性对分析结果产生的影响,本研究采用了近十年的磷虾资源调查数据。但本研究仅分析了南极半岛海域的磷虾资源分布特征空间尺度,因此相关结果拓展到其他区域尚需要进一步验证。为此,如更为清晰地阐释磷虾资源分布区内密度分布的特征空间尺度及其对资源分布空间格局产生的影响,今后可加强其他区域磷虾资源密度分布特征研究,并由此确定其特征空间尺度。开展此类研究可更为全面地了解磷虾资源的分布特征,为阐明磷虾渔场的形成机制提供支撑。

感谢英国南极调查局提供相关数据,感谢参与实地调查的技术人员为研究工作的进展给予了大量支持。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

#### 参考文献 (References):

- [1] Turner M G, O'Neill R V, Gardner R H, *et al.* Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pat-

tern[J]. *Landscape Ecology*, 1989, 3(3-4): 153-162.

- [2] Wiens J A. Spatial scaling in ecology[J]. *Functional Ecology*, 1989, 3(4): 385-397.
- [3] Feng Y J, Chen L J, Chen X J. The impact of spatial scale on local Moran's I clustering of annual fishing effort for *Dosidicus gigas* offshore Peru[J]. *Journal of Oceanology and Limnology*, 2019, 37(1): 330-343.
- [4] Rose G A, Leggett W C. The importance of scale to predator-prey spatial correlations: an example of Atlantic fishes[J]. *Ecology*, 1990, 71(1): 33-43.
- [5] Wu J G, Jelinski D E, Luck M, *et al.* Multiscale analysis of landscape heterogeneity: scale variance and pattern metrics[J]. *Geographic Information Sciences*, 2000, 6(1): 6-19.
- [6] Wu J G, Li H. Concepts of scale and scaling[M]//Wu J G, Jones K B, Li H, *et al.* Scaling and uncertainty analysis in ecology. Dordrecht: Springer, 2006.
- [7] Fisher J T, Anholt B, Volpe J P. Body mass explains characteristic scales of habitat selection in terrestrial mammals[J]. *Ecology and Evolution*, 2011, 1(4): 517-528.
- [8] Murphy E J, Morris D J, Watkins J L, *et al.* Scales of interaction between Antarctic krill and the environment[M]//Sahrhage D. Antarctic Ocean and resources variability. Berlin, Heidelberg: Springer, 1988: 120-130.
- [9] 朱国平, 朱小艳. 南极磷虾种群生物学研究进展 III—摄食[J]. *水生生物学报*, 2014, 38(6): 1152-1160.  
Zhu G P, Zhu X Y. Population biology of Antarctic krill (*Euphausia superba*) III - feeding ecology[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2014, 38(6): 1152-1160 (in Chinese).
- [10] 薛梅, 张海亭, 朱国平, 等. 2016年夏秋季南极半岛南极磷虾脂肪酸组成及食性研究[J]. *大连海洋大学学报*, 2019, 34(5): 710-717.  
Xue M, Zhang H T, Zhu G P, *et al.* Fatty acid composition and feeding habits of Antarctic krill *Euphausia superba* in the South Shetland Islands during summer - autumn in 2016[J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2019, 34(5): 710-717 (in Chinese).
- [11] 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, Li Y C, *et al.* Spatial-temporal vari-

- ation in population age structure of fishery-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 (in Chinese).
- [12] Nicol S, Endo Y. Krill fisheries: Development, management and ecosystem implications[J]. *Aquatic Living Resources*, 1999, 12(2): 105-120.
- [13] Kawaguchi S, Nicol S. Learning about Antarctic krill from the fishery[J]. *Antarctic Science*, 2007, 19(2): 219-230.
- [14] 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.
- [15] Cruz F S, Ernst B, Arata J A, *et al.* Spatial and temporal dynamics of the Antarctic krill fishery in fishing hotspots in the Bransfield Strait and South Shetland Islands[J]. *Fisheries Research*, 2018, 208: 157-166.
- [16] 刘慧, 朱国平. 南极磷虾资源分布热点分析的空间尺度效应[J]. *水产学报*, 2020, 44(11): 1851-1861.
- Liu H, Zhu G P. Effect of spatial scale on hotspot analysis of Antarctic krill (*Euphausia superba*) distribution[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2020, 44(11): 1851-1861 (in Chinese).
- [17] Atkinson A, Siegel V, Pakhomov E A, *et al.* Oceanic circumpolar habitats of Antarctic krill[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, 362: 1-23.
- [18] Cliff A D, Ord J K. *Spatial processes: models & applications*[M]. London: Pion Limited, 1981.
- [19] Moran P A P. The interpretation of statistical maps[J]. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 1948, 10(2): 243-251.
- [20] Moran P A P. Notes on continuous stochastic phenomena[J]. *Biometrika*, 1950, 37(1-2): 17-23.
- [21] Epperson B K. Spatial autocorrelation of genotypes under directional selection[J]. *Genetics*, 1990, 124(3): 757-771.
- [22] Bjørnstad O N, Falck W. Nonparametric spatial covariance functions: estimation and testing[J]. *Environmental and Ecological Statistics*, 2001, 8(1): 53-70.
- [23] Reid K, Sims M, White R W, *et al.* Spatial distribution of predator/prey interactions in the Scotia Sea: implications for measuring predator/fisheries overlap[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2004, 51(12-13): 1383-1396.
- [24] Feng Y J, Chen X J, Liu Y. The effects of changing spatial scales on spatial patterns of CPUE for *Ommastrephes bartramii* in the northwest Pacific Ocean[J]. *Fisheries Research*, 2016, 183: 1-12.
- [25] Feng Y J, Chen X J, Gao F, *et al.* Impacts of changing scale on Getis-Ord Gi hotspots of CPUE: a case study of the neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the northwest Pacific Ocean[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2018, 37(5): 67-76.
- [26] 魏广恩. 北太平洋柔鱼渔场的时空分析与资源丰度的预测 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2018.
- Wei G E. Spatial and temporal analysis of *Ommastrephes bartramii* fishing ground and its resource abundance prediction in the North Pacific Ocean[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2018 (in Chinese).
- [27] 李英雪, 陈新军, 郭爱, 等. 不同时空尺度下近海日本鲭栖息地模型比较[J]. *水产学报*, 2019, 43(4): 935-945.
- Li Y X, Chen X J, Guo A, *et al.* Comparison of habitat suitability index model for *Scomber japonicus* in different spatial and temporal scales[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2019, 43(4): 935-945 (in Chinese).
- [28] Santora J A, Reiss C S, Cossio A M, *et al.* Interannual spatial variability of krill (*Euphausia superba*) influences seabird foraging behavior near Elephant Island, Antarctica[J]. *Fisheries Oceanography*, 2009, 18(1): 20-35.
- [29] Santora J A, Dorman J G, Sydeman W J. Modeling spatiotemporal dynamics of krill aggregations: size, intensity, persistence, and coherence with seabirds[J]. *Ecography*, 2017, 40(11): 1300-1314.
- [30] Brierley A S, Cox M J. Shapes of krill swarms and fish schools emerge as aggregation members avoid predators and access oxygen[J]. *Current Biology*, 2010, 20(19): 1758-1762.
- [31] Gandomi A H, Alavi A H. Krill herd: a new bio-inspired optimization algorithm[J]. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 2012, 17(12): 4831-4845.
- [32] Schooley R L. Spatial heterogeneity and characteristic scales of species-habitat relationships[J]. *BioScience*, 2006, 56(6): 533-537.

- [33] 郁文, 刘茂松, 徐驰, 等. 南京市城市景观的特征尺度[J]. *生态学报*, 2007, 27(4): 1480-1488.  
Yu W, Liu M S, Xu C, *et al.* The characteristic scales of the urban landscape in the Nanjing metropolitan region[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(4): 1480-1488 (in Chinese).
- [34] Wu J G, Jones K B, Li H B, *et al.* Scaling and uncertainty analysis in ecology[M]. Switzerland: Springer, 2006.
- [35] 张莹, 雷国平, 林佳, 等. 扎龙自然保护区不同空间尺度景观格局时空变化及其生态风险[J]. *生态学杂志*, 2012, 31(5): 1250-1256.  
Zhang Y, Lei G P, Lin J, *et al.* Spatiotemporal change and its ecological risk of landscape pattern in different spatial scales in Zhalong Nature Reserve[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(5): 1250-1256 (in Chinese).
- [36] Denny M W, Helmuth B, Leonard G H, *et al.* Quantifying scale in ecology: lessons from a wave-swept shore[J]. *Ecological Monographs*, 2004, 74(3): 513-532.
- [37] Wu J G, Qi Y. Dealing with scale in landscape analysis: an overview[J]. *Geographic Information Sciences*, 2000, 6(1): 1-5.
- [38] Turner M G, Dale V H, Gardner R H. Predicting across scales: theory development and testing[J]. *Landscape Ecology*, 1989, 3(3-4): 245-252.
- [39] 王文杰, 孙伟, 邱岭, 等. 不同时间尺度下兴安落叶松树干液流密度与环境因子的关系[J]. *林业科学*, 2012, 48(1): 77-85.  
Wang W J, Sun W, Qiu L, *et al.* Relations between stem sap flow density of *Larix gmelinii* and environmental factors under different temporal scale[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2012, 48(1): 77-85 (in Chinese).
- [40] Brierley A S, Goss C, Grant S A, *et al.* Significant intra-annual variability in krill distribution and abundance at South Georgia revealed by multiple acoustic surveys during 2000/01[J]. *CCAMLR Science*, 2002, 9: 71-82.
- [41] 万树杰, 朱国平. 2018年夏季南奥克尼群岛南极磷虾资源丰度多尺度空间异质性[J]. *水产学报*, 2021, 45(5): 716-725.  
Wan S J, Zhu G P. Multi-scale analysis on spatial heterogeneity for abundance of Antarctica krill (*Euphausia superba*) in the South Orkney Islands during summer 2018[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2021, 45(5): 716-725 (in Chinese).
- [42] Brierley A S, Saunders R A, Bone D G, *et al.* Use of moored acoustic instruments to measure short-term variability in abundance of Antarctic krill[J]. *Limnology and Oceanography: Methods*, 2006, 4(2): 18-29.
- [43] Fielding S, Watkins J L, Trathan P N, *et al.* Interannual variability in Antarctic krill (*Euphausia superba*) density at South Georgia, Southern Ocean: 1997-2013[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2014, 71(9): 2578-2588.



## Spatio-temporal distribution pattern and scale of density distribution for Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the Antarctic Peninsula

LIU Hui<sup>1,2,3</sup>, ZHU Guoping<sup>1,2,3,4\*</sup>

(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, Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

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

**Abstract:** Distribution pattern of living resources depends on the spatial scale, and inappropriate scales may lead to misleading results. As a key species in the Antarctic ecosystem, Antarctic krill (*Euphausia superba*) distribution demonstrates significant spatial-temporal heterogeneity. Therefore, the distribution pattern of this species cannot be predicted effectively. In order to understand the spatial-temporal distribution pattern of *E. superba* resources at different spatial scales, this study preprocessed scientific survey data into 12 spatial scales (5'×5' - 60'×60') at 5' intervals of latitude and longitude and carried out multi-scale analysis of this species in the Antarctic Peninsula, which is the main distributional region of *E. superba* resources. And the Moran's I index of *E. superba* density distribution at different spatial scales was also calculated. The results showed that the spatial patterns of *E. superba* differed in spatial scales. The density distribution of resources showed a clustering trend at 11 spatial scales. According to the correlogram between Moran's I index and spatial scale, the characteristic spatial scales of *E. superba* density distribution were determined as 25'×25', which was determined by the Moran's I index crossing the point  $y=0$  for the first time, and 15'×15', which was determined by the smallest scale with no significant difference between Moran's I index and zero, respectively. This study showed that the method with no significant difference between Moran's I index and zero value was more consistent with the characteristics of *E. superba* resources. It was, therefore, suggested that 15'×15' could be the optimum spatial scale for studying the distribution of *E. superba* density in this region.

**Key words:** *Euphausia superba*; characteristic spatial scale; spatial autocorrelation; Antarctic Peninsula

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

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