



## 可见光光色对南极磷虾集群行为的影响

刘子俊<sup>1,2</sup>, 汪佳丽<sup>3</sup>, 马振玲<sup>3</sup>, 王晓敏<sup>1</sup>,  
袁军亭<sup>4</sup>, 许柳雄<sup>1</sup>, 朱国平<sup>1,2,5,6\*</sup>

(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. 上海海洋大学信息学院, 上海 201306;

4. 上海海洋大学工程学院, 上海 201306;

5. 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;

6. 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:** 南极磷虾为南极海洋生态系统中的关键物种, 但有关南极磷虾反馈光色的机制研究极为缺乏。为了加深对该物种生态学的理解, 本研究通过海上现场水箱暂养的方式探究了可见光光色对南极磷虾集群行为的影响。利用光学立体相机同步获取磷虾集群影像, 借助摄影测量技术完成南极磷虾个体关键特征点几何信息的高精度自动量测, 进而得到可见光中短波蓝光至长波红光间不同光色下集群内个体间距及其游泳倾角。结果显示, 磷虾群的绝对个体间距为  $(14.51 \pm 9.71)$  cm, 相对个体间距为  $(2.84 \pm 1.51)$  BL, 不同光照下的游泳角度为  $(46.08 \pm 35.50)^\circ$ , 并且主要集中在  $60^\circ$  左右。研究表明, 光色会影响南极磷虾集群内个体的间距, 短波蓝光和长波红光间具有显著差异, 相较于长波的红光, 蓝光的趋向性更佳, 但游泳倾角在不同的光色间无显著差异。实验结果将有助于理解野外南极磷虾集群的大小规模以及提升声学评估中目标强度 (TS) 模型的精度。

**关键词:** 南极磷虾; 集群; 光色; 立体成像; 游泳角度

**中图分类号:** Q 178.1; S 917.4

**文献标志码:** A

南极磷虾通常指南极大磷虾 (*Euphausia superba*, 以下简称磷虾), 其是南极生态系统中至关重要的物种。在其生命史的大部分时间内, 磷虾以散布的块状集群形式出现在海洋表层<sup>[1]</sup>。磷虾这种群居行为的适应性通常与几个因素有关, 包括水动力学和能量需求<sup>[2]</sup>、改善索饵条件<sup>[3]</sup>、躲避捕食者<sup>[4]</sup>和促进繁殖<sup>[5]</sup>等。此外, 随着技术的发展, 针对集群内个体行为变化的研究也日渐丰富, 这对了解集群内部结构及其适应某些外部刺

激的变化机理同样至关重要。研究表明, 在食物源较为丰富的区域, 磷虾会改变其游泳模式, 由原来的向前模式转变为螺旋游泳运动, 以保持它们在水中的位置<sup>[6]</sup>。针对磷虾游泳行为的进一步观察还包括其游泳角度<sup>[7]</sup>和游泳速度<sup>[8]</sup>的测量以及集群内个体的间距特征等。其中, 磷虾身体的游泳倾角则是其资源声学评估中预测和观察磷虾目标强度 (target strength, TS) 可变性<sup>[9]</sup>以及造成经验数据和理论模型预测之间差异的 ( $>0.25$  dB) 主

收稿日期: 2021-03-23 修回日期: 2021-10-20

资助项目: 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)

第一作者: 刘子俊 (照片), 从事海洋生物行为学研究, E-mail: zijunliu1990@foxmail.com

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



要原因之一<sup>[10]</sup>, 但目前有关磷虾游泳倾角的研究极为困难, 且相关信息尤为缺乏。此外, 磷虾的一些集群行为模式, 如昼夜垂直迁移<sup>[11]</sup>可能导致其身体平均倾角发生实质性变化, 这会进一步对TS估算产生显著影响。群体内的个体间距也是反映集群内部个体间紧密程度的重要指标。开展集群内个体间距方面的研究, 一方面可以为磷虾资源评估提供基础科学数据, 另一方面也有助于了解磷虾的集群密度和集群规模<sup>[6]</sup>。

针对磷虾集群的行为学研究主要分为野外实地观测与实验室水槽实验两种方式。野外工作主要针对磷虾摄食、躲避、繁殖以及蜕皮等的现象开展观察研究。Hamner<sup>[12]</sup>通过潜水直接观测的方式对磷虾集群的形状、移动速度以及躲避行为进行了较为详尽的描述。Kane等<sup>[13]</sup>利用剖面立体摄像机在野外对磷虾集群进行观察, 结果发现春、秋季磷虾的游泳角度存在显著差异。另一方面, 水槽实验的不断发展使得集群研究呈多样化发展, 研究内容包含了摄食<sup>[6]</sup>、回避反应<sup>[14]</sup>、趋光性<sup>[15]</sup>、游泳角度<sup>[16]</sup>及集群内个体间距<sup>[6]</sup>等, 研究方法也由简单的人为观察改进到单相机拍摄, 再到如今将立体成像技术应用于磷虾的行为学研究中<sup>[17-18]</sup>。

目前, 国内对于磷虾行为学的研究较为匮乏, 仅有诸如磷虾对光照反应的观察<sup>[19]</sup>, 磷虾的耐温和耐盐性研究<sup>[20-22]</sup>。目前, 虽有关于磷虾趋光反应的相关研究, 但光谱成分对水生动物的趋光性存在着较大的影响<sup>[23]</sup>。此外, 鲜有关于磷虾集群内个体间距和游泳角度方面的研究, 这在较大程度上阻碍了关于磷虾集群机制的理解, 增加了声学资源评估结果的不准确性。为此, 本实验通过现场研究的方式, 利用暂养水箱模拟集群条件, 利用物体三维重建的方式阐释不同光色(波长)对磷虾集群内个体间距及其游泳倾角的影响。通过对磷虾集群特征的研究, 有望增强对磷虾基础行为学的认知, 同时为声学评估中目标强度的估算提供科学参考, 结果弥补了国内外在不同光色下磷虾集群反应的研究空白。

## 1 材料与方法

### 1.1 样本来源

磷虾活体由中国水产有限总公司大型拖网渔船“龙腾”轮商业性磷虾拖网获得, 采集时间为2019年6月2日, 采集地点处于南极布兰斯菲尔

德海峡内。挑选活性较好的磷虾个体暂养于长为1 m, 内嵌有直径80 cm、高度为60 cm的内壁有小孔的圆桶暂养箱中, 暂养箱详细结构参见杨琛等<sup>[24]</sup>。实验期间, 室内温度为0~3 °C, 暂养水体为当地自然海水, 水温与当地海水表层水温一致, 室内光照强度为100 lx左右。暂养期间不投饵料, 暂养箱为循环海水, 无需换水。本研究另取一个直径和高均为80 cm的圆桶以便进行光色对磷虾集群距离和游泳角度的实验。实验开始前24 h内, 定期检查磷虾, 将有明显异常游泳活动和身体损伤迹象的个体以及死亡的个体取出。剩余的大量活性较好的磷虾个体用于后续实验。

### 1.2 集群内个体间距及角度估算

利用瞬间立体同步摄影拍摄技术<sup>[25]</sup>获取动态物体立体图像, 采用相机检校、影像畸变校正、影像定向等摄影测量技术进行影像处理实现三维测量, 完成对动态目标的监测。将2台小型运动相机GoPro Hero 6 Black [1 200万像素分辨率, 传感器尺寸约11 mm (1/2.3英寸), 焦距约为3.6 mm, 且具有防水功能, 防水深度可以达到10 m]置于水下获取水下影像(图1-a)。

由于相机的广角镜头具有较大畸变, 且相机置于水中光线会受到水的折射影响, 故为了获取更高测量精度的测量值, 首先对两台相机进行相机检校。相机检校的方法采用经典的检校模型—Australis模型<sup>[26]</sup>。由于水对光线产生径向折射影响<sup>[27]</sup>, 故将水对光线造成的折射误差以及水中杂质对于影像造成的畸变影响均拟合到检校模型中。具体方法:

Australis模型考虑了造成相机成像畸变的3种主要畸变: 径向畸变、偏心畸变以及平面内畸变, 公式:

$$\begin{cases} \Delta x = \Delta x_0 - \frac{\bar{x}}{z} \Delta c + \bar{x} k_1 r^2 + \bar{x} k_2 r^4 + \bar{x} k_3 r^6 + \\ p_1 (r^2 + 2\bar{x}^2) + 2p_2 \bar{x} \bar{y} + b_1 \bar{x} + b_2 \bar{y} \\ \Delta y = \Delta y_0 - \frac{\bar{y}}{z} \Delta c + \bar{y} k_1 r^2 + \bar{y} k_2 r^4 + \bar{y} k_3 r^6 + \\ p_1 (r^2 + 2\bar{y}^2) + 2p_2 \bar{x} \bar{y} \end{cases} \quad (1)$$

式中,  $\Delta x_0$ 、 $\Delta y_0$ 表示主点改正值,  $\Delta c$ 表示主距改正值,  $\Delta x$ 、 $\Delta y$ 为像空间坐标系下的x方向和y方向的物镜畸变差。 $(x_0, y_0)$ 表示像主点坐标,  $(x, y)$ 表示像点坐标,  $k_1, k_2, k_3$ 表示相机径向畸变参数,  $\Delta x_r$ 、 $\Delta y_r$ 分别表示x方向和y方向上径向畸变差。

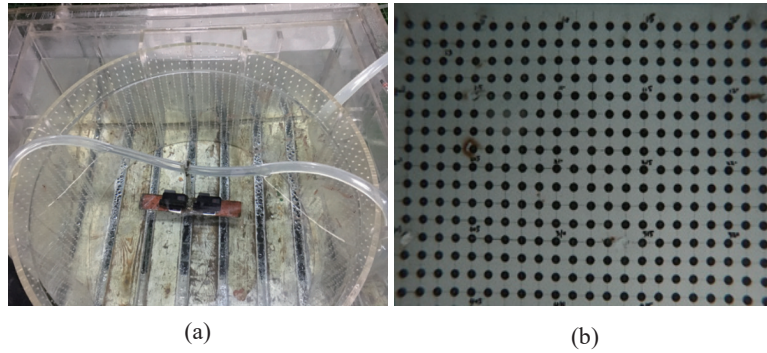


图 1 水下拍摄方式 (a) 和水下标定板 (b)

Fig. 1 Underwater video method (a) and underwater calibration panel (b)

$\Delta x_d$ 、 $\Delta y_d$ 为偏心畸变差,  $p_1$ 、 $p_2$ 为切向的畸变系数,  $\Delta x_f$ 、 $\Delta y_f$ 为平面内畸变差。 $b_1$ 表示在像元大小不均匀的情况下,  $x$ 方向尺度比例因子,  $b_2$ 表示在像素阵列不正交情况下的裁切系数。

利用 Australis 模型分别对两台相机进行了检校, 采用正射投影拍摄方式平行拍摄获取水下 4 张标定板影像。相机 1 选取了 34 个控制点, 相机 2 选取了 30 个控制点。控制点精度为 0.01 mm, 拍摄高度约为 200.00 mm, 每张标定板影像覆盖整个影像(图 1-b)。标定后的相机校验系数见表 1。

表 1 两台相机的校验系数

Tab. 1 Calibration coefficient of two cameras

参数 parameters	左相机 left camera	右相机 right camera
$k_1/mm$	-0.011 714 94	-0.008 919 41
$k_2/mm$	0.001 086 905	0.000 620 924
$k_3/mm$	-0.000 021 982	0.000 000 812
$b_1$	0.000 025 353	0.000 062 139
$b_2$	0.000 344 859	0.000 720 456
$p_1$	0.000 047 929	0.000 771 514
$p_2$	-0.000 003 000	0.000 175 000

检校得到的相机畸变系数通过间接法进行影像畸变校正, 相机检校后, 左右相机的畸变中误差都接近于 2.2 个像素, 相当于拍摄环境下平面畸变为 0.18 mm。利用得到的畸变系数, 通过双三次卷积法<sup>[28]</sup>分别对获取的磷虾的影像进行影像重采样。为了得到拍摄环境中影像的位置和姿态数据(影像的外方位元素值), 本研究采用光束法及三角测量法进行计算<sup>[29]</sup>。其中控制点坐标选为灯尺上的固定点(灯珠)。

利用光束法平差得到影像外方位元素值后, 通过左右影像上磷虾的对象点坐标位置, 利用空

间前方交会方程<sup>[30]</sup>, 即可确定磷虾的空间位置。

利用上述方法分别对水下灯带所产生不同光色(波长)下(蓝紫 $\approx 400$  nm、蓝 $\approx 440$  nm、绿 $\approx 500$  nm、黄 $\approx 570$  nm、粉 $\approx 640$  nm、红 $\approx 680$  nm、白-全光谱)磷虾的集群情况进行拍摄, 共进行了 2 次平行实验, 每次实验的磷虾密度约为 3.5 尾/L。每组光色的视频约为 20 min, 之后每组视频选取 2 张照片进行三维影像的重建。因船体的晃动等因素致无法确定水平面, 但灯带固定于箱体侧面, 故磷虾的游泳角度均以灯带为基准, 之后计算出磷虾游泳方向与水平方向的夹角, 即为磷虾尾部和眼部的连线方向与水平方向的夹角。根据 Kane 等<sup>[13]</sup>确定游泳倾角标准为 $-90\sim 90^\circ$ , 头部在水平线上方为正, 在下方则为负。通过获取磷虾各点的三维坐标计算得到当前时刻的磷虾游泳倾角、体长、两两磷虾间距。磷虾的集群内个体间距分为绝对个体间距与相对个体间距, 绝对距离为厘米单位, 相对距离则为绝对距离与当前时刻所有测得的磷虾体长(body length, BL)均值的比值。

### 1.3 数据分析

视频使用 MATLAB R2014a 进行分帧处理并导出为图片, 集群内个体距离通过磷虾在三维直角坐标系的坐标, 利用两点间距离公式计算两两磷虾之间的间距, 游泳角度则利用两个向量的夹角公式计算得到。针对获取的数据, 在比较各组之间差异时, 使用 Shapiro-Wilk 检验和 Bartlett 检验对数据进行正态性检验。如数据为正态分布且方差齐性, 则使用单因素方差分析(ANOVA)检验数据组之间是否存在显著差异; 如不符合, 则使用 Wilcoxon 检验。显著性水平为 0.05。如无特殊说明, 所有数据均以平均值 $\pm 1$  倍标准表示。所有统计分析均在 R 语言环境中处理。



## 2 结果

### 2.1 光色对集群形状的影响

无灯带照射时, 磷虾个体会向光照强度相对较强的区域聚集并形成集群。而当相反一侧灯光打开时, 磷虾会逐渐向灯带照射区域游动并形成新的集群。无论灯带颜色如何, 磷虾均会在灯带附近形成集群并保持游动状态。

### 2.2 光色对集群内个体间距的影响

总体上看, 磷虾绝对集群个体间距为  $(14.51 \pm$

$9.71)$  cm, 相对个体间距为  $(2.84 \pm 1.51)$  BL (BL 为体长)。不同的光色间, 仅蓝紫和绿及粉色光带下磷虾绝对个体间距存在显著差异 (Wilcoxon-test;  $Z = -3.164, 3.721, P < 0.05$ ), 蓝紫和红色光带下磷虾相对个体间距存在显著差异 (Wilcoxon-test;  $Z = -3.647, P < 0.05$ )。针对灯光附近视野内可见的磷虾集群个体数量, 红色光下磷虾数量最少 ( $n = 19$ ), 白光最多 ( $n = 48$ ), 其次为蓝光 ( $n = 35$ ) (表 2)。无论相对距离还是绝对距离, 集群内个体间距均维持在稳定的范围。

表 2 不同光色下磷虾的集群内个体间距与游泳角度

Tab. 2 The schooling distance and swimming angle of krill under different lighting colors

光色 light color	绝对个体间距/cm relative distance between individuals	相对个体间距/BL absolute distance between individuals	游泳角度/(°) swimming angle	集群数量/n number of krill within aggregation
蓝 blue	$(15.25 \pm 9.58)$ 0.81~51.65	$(2.86 \pm 1.48)$ 0.22~6.39	$(53.04 \pm 30.59)$ -79.32~87.40	31
蓝紫 blue-purple	$(19.21 \pm 10.60^b)$ 1.68~44.73	$(3.32 \pm 1.66^b)$ 0.29~7.45	$(46.08 \pm 31.11)$ -58.71~88.39	35
绿 green	$(14.87 \pm 11.00^{ab})$ 3.45~53.51	$(2.62 \pm 1.58)$ 0.55~7.92	$(49.42 \pm 42.71)$ -79.16~87.40	30
黄 yellow	$(14.82 \pm 8.05)$ 2.74~32.50	$(2.99 \pm 1.52)$ 0.48~6.49	$(44.74 \pm 32.27)$ -74.28~84.65	33
粉 pink	$(12.58 \pm 7.46^{ca})$ 0.14~32.26	$(2.64 \pm 1.55)$ 0.04~7.33	$(36.61 \pm 42.62)$ -78.58~87.16	29
红 red	$(10.69 \pm 7.00)$ 2.79~33.94	$(2.08 \pm 0.75^{bm})$ 0.72~4.00	$(48.31 \pm 33.9)$ -63.03~82.98	19
白 white	$(11.64 \pm 9.18^{da})$ 1.19~66.22	$(2.73 \pm 1.35)$ 0.28~6.16	$(45.27 \pm 35.41)$ -68.61~84.15	48
总 total	$(14.51 \pm 9.71)$ 0.14~66.22	$(2.84 \pm 1.51)$ 0.04~7.92	$(46.08 \pm 35.50)$ -79.32~88.39	225

注: 不同的上标字母表示两组间具有显著差异 ( $P = 0.05$ ), BL. 体长。括号内数值以平均值±标准差的形式表示。

Notes: Different superscript letters indicated significant differences between the two groups ( $P = 0.05$ ), BL. body length. The values in parentheses were expressed as mean±SD.

### 2.3 光色对集群内磷虾游泳角度的影响

从总体上看, 不同光色下磷虾的游泳角度为  $(46.08 \pm 35.50)^\circ$ 。各光色间游泳角度均不存在显著差异 (Wilcoxon-test;  $Z = -1.431, P > 0.1$ )。不同光色下磷虾游泳角度大多集中在  $60^\circ$  左右 (图 2)。

## 3 讨论

磷虾个体在发育至次成体以后, 其生活史的大部分时间均以集群方式生活<sup>[1]</sup>, 其集群的属性, 如形状、大小和密度一直受到生态学家广泛的关注。近年来, 随着陆基实验室人工养殖技术的成熟, 研究人员逐步开展了基于水槽的南极磷虾行为观察研究。Kawaguchi 等<sup>[6]</sup>在澳大利亚南极局通

过为期 1 年的磷虾暂养实验, 较为完善地描述了光照强度和食物条件对磷虾游泳模式和集群行为产生的影响, 而本研究则通过海上实地暂养实验探究磷虾集群方面的基础研究。考虑到陆基实验室条件下海洋生物经过一定时间的暂养会适应新的环境, 故所得结果与自然条件下会存在偏差, 甚至出现与自然状况相反的结论<sup>[31]</sup>。另一方面, 因后勤补给以及恶劣环境所致, 开展秋冬季节的海上实验极为困难, 南极科考多发生在南极夏季, 即 12 月至翌年 3 月。但海上现场实验数据的获取对于理解该季节内磷虾集群特性极为重要, 这也凸显了本研究的重要性。

趋光效应下的集群行为是磷虾自然适应性的一种表现<sup>[3]</sup>。野外观测显示, 磷虾的垂直移动行

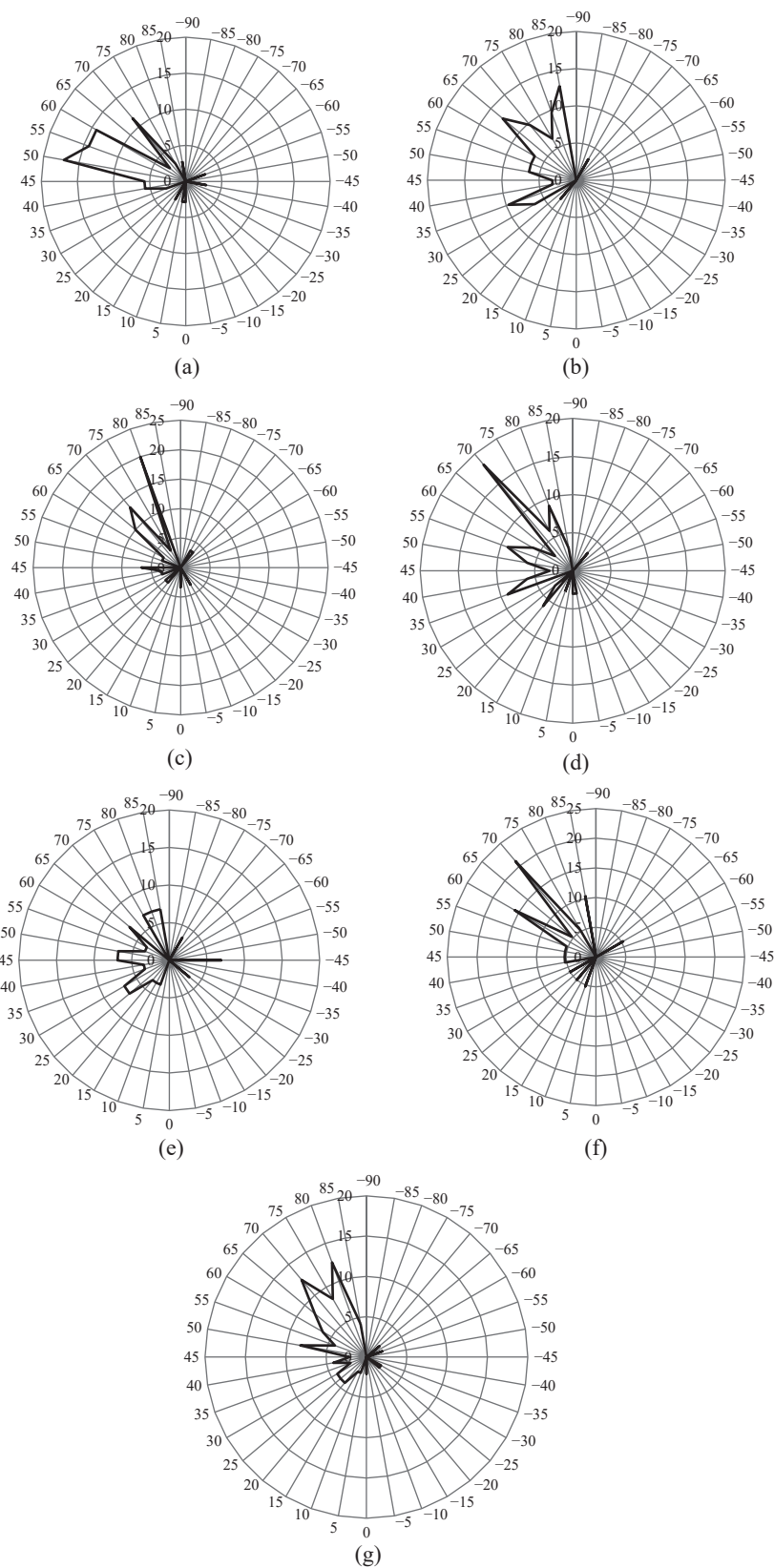


图 2 不同光色条件下磷虾的游泳角度

(a) 蓝紫, (b) 蓝, (c) 绿, (d) 黄, (e) 粉, (f) 红, (g) 白。

Fig. 2 *E. superba* swimming angles under different light and color conditions

(a) dark blue, (b) light blue, (c) green, (d) yellow, (e) pink, (f) red, (g) white.

为可能主要受光照强度影响所致<sup>[32]</sup>。Kawaguchi 等<sup>[6]</sup>通过实验室暂养的方式发现, 较强和较密集的磷虾集群一般出现在白天, 而夜间则无明显的集群行为。Strand 等<sup>[14]</sup>认为, 光照条件的突然变化为改变磷虾集群行为的原因之一, 光照水平突然大幅变化可能会导致磷虾暂时失明, 甲壳类的眼睛(至少是磷虾的眼睛)不能适应光线强度的极端变化而无法维持集群行为。本实验中的光照条件明显影响了磷虾的集群方式, 在有 LED 灯光的情形下, 磷虾改变了其集群形成的位置, 且实验也发现, 当一些磷虾个体眼部存在损伤时, 其不会对光强的变化产生反应, 且会在集群之外游动。

### 3.1 光色对磷虾集群内个体间距的影响

集群内的平均个体相对间距为集群的重要特征属性, 为预估集群密度的重要指标<sup>[16]</sup>。本研究首次利用瞬间立体同步摄影拍摄技术对磷虾的集群特征进行研究, 将视觉系统应用于水下的目的主要是为了对目标物进行非接触式测量及三维建模, 从而得到磷虾在水下的三维信息。水下立体测量系统的精确测量已广泛应用于海洋保护和渔业种群评估中, 且已有学者通过使用摄像机测量鱼类尾部的形状和长度, 从而对鱼类种群分布和生物数量进行评估<sup>[33]</sup>。

最新的研究发现, 磷虾对 LED 灯光具有显著的趋光性, 而其他的光特性, 如强度、波长等也应在未来的研究中加以重视<sup>[15]</sup>。目前尚无光色(波长)对磷虾集群特性的相关研究报道, 而针对磷虾在自然光条件下集群内个体相对间距的研究中, O'Brien<sup>[34]</sup>发现, 集群内磷虾个体相对距离为 0.6 BL; Murphy 等<sup>[16]</sup>则认为会达到 1.0 BL。Catton 等<sup>[35]</sup>和 Kawaguchi 等<sup>[6]</sup>在陆基实验室测得的值甚至达到约 2 BL 及 3 BL。本研究测得的个体间距大多为 2~3 BL, 这与 Kawaguchi 等<sup>[6]</sup>的研究较为一致。对于其他磷虾种类, 无论是深海, 还是海表拍摄的集群照片, 似乎其集群内个体相对距离远远小于 3 BL<sup>[36]</sup>。造成陆基实验室、海上现场实验以及野外水体中磷虾集群内个体相对间距之间出现差异的可能原因之一为: 本研究水箱创造的环境改变可能会导致集群条件不一致, 即水箱中 LED 灯带的照射对磷虾产生了某种应激反应, 从而造成所得结果与自然条件下的差异。

根据磷虾反馈不同光色的结果来看, 可见光范围内波长最短的蓝紫光与波长最长的红光对集

群内磷虾的相对间距存在显著差异(表 2), 而蓝紫光也与某些光色(如绿、粉、白)在磷虾集群内个体绝对距离上存在着差异。本研究中, LED 灯光附近的个体数量也是红光最少( $n=19$ ), 蓝光( $n=35$ )和白光相对较多( $n=48$ )。现有针对鱼类的研究发现, 不同的光色对鱼类的行为活动存在差异<sup>[37-39]</sup>。孔雀花鲈(*Poecilia reticulata*)幼鱼在蓝、绿光中具有稳定的活性且趋光性明显, 而在红、黄光等长波长光中则惊慌不安, 表现避光性<sup>[37]</sup>。针对不同波长光对海洋幼鱼行为的影响实验中, 条石鲷(*Oplethichthys fasciatus*)、单角鲀(*Monacanthus tomentosus*)、星点东方鲀(*Spheroides niphobles*) 在绿光、蓝光的短波下具有较好的诱集效果<sup>[38]</sup>。太平洋鲱(*Chupea pallasii*)幼鱼和白鲑(*Coregonus*)幼鱼对绿光较为敏感, 在绿光范围附近的 560 nm 短波长下有着最佳的摄食状态<sup>[39]</sup>。就甲壳类而言, 定虾蛄(*Haptosquilla trispinosa*)可以分辨深水中蓝色光谱内的颜色<sup>[40]</sup>。Fanjul-Moles 等报道<sup>[41]</sup>了克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)发育前 4 周仅对蓝光敏感, 而对红光无反应, 4 周后才会对红光产生视觉反应。由此可见, 磷虾对于光色的反应与部分鱼类和甲壳类较为相似。根据光谱理论可知, 当太阳光穿过水层时, 大部分的长波长的红光会被吸收过滤, 深层水主要以短波长的蓝色及绿光为主<sup>[42]</sup>。本研究中, 蓝光的集群较多且与红光有较大差异性可能与磷虾的生活分布水层有关, 南极磷虾长期生活在蓝绿光环境中, 可能是对环境的适应表现, 未来仍需进一步采取与野外观察相结合的方式对机理上的探讨。

### 3.2 光色对集群内磷虾游泳角度的影响

磷虾为了保证身体的平衡, 附肢需不断摆动, 且使其身体保持一定的游泳角度。Kils<sup>[7]</sup>发现, 光线的照射方向会对磷虾的游泳倾角产生影响。本研究的光线均为相同的方向, 并不会对磷虾倾角造成干扰, 这可能导致不同光色条件下的磷虾游泳倾角间不存在显著差异。虽然光色的差异对磷虾的游泳角度不存在影响, 但针对磷虾集群内的个体游泳倾角的研究则十分必要。在磷虾资源的声学评估中, 因为 TS 会随磷虾身体方位而变化<sup>[43]</sup>。因此, 为了获得可靠的 TS 值, 需要获取磷虾身体角度方面的信息。磷虾身体倾角的分布具有较大的范围, 但一些磷虾声学后向散射的理论模型研究中采用了相当窄的分布<sup>[44]</sup>。目前较为完善的磷

虾生物量估算模型使用了一个更加可变的倾角分布<sup>[45]</sup>(SD为28°),但这些参考值均非通过直接测量所得<sup>[17]</sup>。实验室研究中,不同学者的研究结果较为相似。Endo<sup>[43]</sup>发现,磷虾的身体游泳夹角均值为45.6°(SD=19.6°,数量n=67),这与Kils<sup>[7]</sup>得到的45.3°极为相似。Murphy等<sup>[46]</sup>认为,处于悬停状态时的磷虾倾角为25~50°,且随着倾角的减小,磷虾游泳速度逐渐加快。本研究得到的磷虾游泳角度均值为(46.08±35.50)°;不同颜色的光照条件下,磷虾游泳倾角也大多集中在60°左右,这与上述其他学者的磷虾游泳角度的实验室研究结果较为接近。Lawson等<sup>[47]</sup>以磷虾尾部和眼睛之间的直线定义个体的游泳倾角,以此作为磷虾TS模型的输入参数,这与本研究所用方法一致。因此,本研究结果可作为磷虾资源评估TS模型的输入参数,以改进该模型的评估精度。

#### 4 结论

磷虾为一种行为极为复杂、高度社群化的甲壳类动物,它们生活史的大部分时间处于高度集群状态。过去的几十年内,研究人员采用不同的方式,如潜水观察、水下摄像系统和暂养研究等对磷虾的行为生态开展了许多较为系统的观测,但仍存在诸多未知的领域。本研究结果表明,依托在南极水域开展周年作业的磷虾渔船为平台,开展磷虾现场暂养研究可为行为实验提供所需的条件<sup>[48]</sup>。在对光照的影响研究中,本研究首次将瞬间立体同步摄影技术应用于磷虾的集群研究中,探究了光色这一影响因素对磷虾集群的影响。结果表明,短波长的蓝光与其他短波光有一定的差异性,磷虾对蓝光的趋向性更佳,但紧密度略低。有关游泳倾角的研究结果对于磷虾声学资源评估的校准有着更为深远的意义。未来可将此研究方法应用于野外磷虾集群的实地观察中,以矫正水箱暂养与野外集群的差异。此外,需提高拍摄质量及三维成像的校准精度,从而得到更为精确的野外集群的信息,以便了解磷虾行为学习性及提升资源评估的精确度。

感谢中国水产总公司“龙腾”轮船长、政委、各位船员实验过程中给予的帮助。本项目还得到了农业农村部南极海洋生物资源开发利用项

目以及上海海洋大学和上海市大学生创新项目的支持。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

#### 参考文献 (References):

- [1] Marr J W S. The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* dana)[J]. Discovery Report, 1962, 32: 33-464.
- [2] Ritz D A, Foster E G, Swadling K M. Benefits of swarming: mysids in larger swarms save energy[J]. [Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom](#), 2001, 81(3): 543-544.
- [3] Ritz D A. Social aggregation in pelagic invertebrates[J]. *Advances in Marine Biology*, 1994, 30: 155-216.
- [4] Hamner W M, Hamner P P, Strand S W, *et al.* Behavior of antarctic krill, *Euphausia superba*: chemoreception, feeding, schooling, and molting[J]. *Science*, 1983, 220(4595): 433-435.
- [5] 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.
- [6] Kawaguchi S, King R, Meijers R, *et al.* An experimental aquarium for observing the schooling behaviour of Antarctic krill (*Euphausia superba*)[J]. [Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography](#), 2010, 57(7-8): 683-692.
- [7] Kils U. Swimming behavior, swimming performance and energy balance of Antarctic krill *Euphausia superba*[J]. *BIOMASS Scientific Series*, 1981, 3: 1-121.
- [8] Nicol S. Population structure of daytime surface swarms of the euphausiid *Meganyctiphanes norvegica* in the Bay of Fundy[J]. [Marine Ecology- Progress Series](#), 1984, 18: 241-251.
- [9] Calise L, Knutsen T. Multifrequency target strength of northern krill (*Meganyctiphanes norvegica*) swimming horizontally[J]. [ICES Journal of Marine Science](#), 2012, 69(1): 119-130.
- [10] Stanton T K, Chu D Z, Wiebe P H, *et al.* Average echoes from randomly oriented random - length finite cylinders: zooplankton models[J]. [The Journal of the Acoustical Society of America](#), 1993, 94(6): 3463-3472.
- [11] Zhou M, Dorland R D. Aggregation and vertical migration behavior of *Euphausia superba*[J]. [Deep Sea](#)



- Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2004, 51(17-19): 2119-2137.
- [12] Hamner W M. Aspects of Schooling in *Euphausia superba*[J]. *Journal of Crustacean Biology*, 1984, 4(5): 67-74.
- [13] Kane M K, Yopak R, Roman C, *et al.* Krill motion in the Southern Ocean: Quantifying *in situ* krill movement behaviors and distributions during the late austral autumn and spring[J]. *Limnology and Oceanography*, 2018, 63(6): 2839-2857.
- [14] Strand S W, Hamner W M. Schooling behavior of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in laboratory aquaria: reactions to chemical and visual stimuli[J]. *Marine Biology*, 1990, 106(3): 355-359.
- [15] Krafft B A, Krag L A. Antarctic krill (*Euphausia superba*) exhibit positive phototaxis to white LED light[J]. *Polar Biology*, 2021, 44(3): 483-489.
- [16] Murphy D W, Olsen D, Kanagawa M, *et al.* The three dimensional spatial structure of Antarctic krill schools in the laboratory[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 381.
- [17] Kubilius R, Ona E, Calise L. Measuring *in situ* krill tilt orientation by stereo photogrammetry: examples for *Euphausia superba* and *Meganyctiphanes norvegica*[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2015, 72(8): 2494-2505.
- [18] 田延冰, 白剑, 黄治. 基于全景环带立体成像系统的深度信息估计 [J]. *光学学报*, 2013, 33(6): 0611002.  
Tian Y B, Bai J, Huang Z. Depth estimation with a panoramic stereo imaging system[J]. *Acta Optica Sinica*, 2013, 33(6): 0611002 (in Chinese).
- [19] 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 (in Chinese).
- [20] 杨文杰, 朱国平, 胡桂森, 等. 南极磷虾的适温效应试验 [J]. *江苏农业科学*, 2015, 43(2): 235-237, 238.  
Yang W J, Zhu G P, Hu G S, *et al.* An experiment on the temperature adaptation effect of Antarctic krill (*Euphausia superba*)[J]. *Jingsu Agricultural Sciences*, 2015, 43(2): 235-237, 238 (in Chinese).
- [21] 王震, 朱国平, 许柳雄, 等. 基于现场水箱试验的南极磷虾耐盐性研究 [J]. *大连海洋大学学报*, 2017, 32(2): 211-216.
- [22] Wang Z, Zhu G P, Xu L X, *et al.* Saline tolerance of Antarctic krill *Euphausia superba* based an *in-situ* water tank trail[J]. *Journal of Dalian Fisheries University*, 2017, 32(2): 211-216 (in Chinese).
- [23] Zhu G P, Liu Z J, Yang Y, *et al.* Thermal and saline tolerance of Antarctic krill *Euphausia superba* under controlled *in-situ* aquarium conditions[J]. *Journal of Oceanology and Limnology*, 2019, 37(3): 1080-1089.
- [23] 李国聪. 光照强度、波长对珍珠龙趸幼鱼行为、生理和生长的影响 [D]. 湛江: 广东海洋大学, 2015.  
Li G C. Effects of light intensity and wavelength on characteristics of activity, physiology and growth of juvenile hybridized grouper (*Epinephelus fuscoguttatus*♀×*E. lanceolatus*♂)[J]. *Zhanjiang: Guangdong Ocean University*, 2015 (in Chinese).
- [24] 杨琛, 周培, 袁军亭, 等. 南极磷虾生态模拟暂养系统的设计与应用 [J]. *渔业现代化*, 2019, 46(6): 48-53.  
Yang C, Zhou P, Yuan J T, *et al.* Design and application of ecological simulated temporary cultivation system of Antarctic krill[J]. *Fishery Modernization*, 2019, 46(6): 48-53 (in Chinese).
- [25] 李健, 刘先林, 刘凤德. 基于双立体同步摄影的面部三维重建与量测 [J]. *测绘科学*, 2002, 27(2): 43-45.  
Li J, Liu X L, Liu F D. Facial 3D-reconstruction and measurement based dual-stereo synchro-photography[J]. *Science of Surveying and Mapping*, 2002, 27(2): 43-45 (in Chinese).
- [26] 汪佳丽, 王炜杰, 马振玲. 相机畸变的混合模型迭代校核法 [J]. *测绘通报*, 2019(4): 103-106.  
Wang J L, Wang W J, Ma Z L. Hybrid-model based camera distortion iterative calibration method[J]. *Bulletin of Surveying and Mapping*, 2019(4): 103-106 (in Chinese).
- [27] Pizarro O, Eustice R M, Singh H. Relative pose estimation for instrumented, calibrated imaging platforms[C]/Proceedings of the 7th International Conference on Digital Image Computing: Techniques and Applications. Sydney: CSIRO Publishing, 2003: 601-612.
- [28] Rifman S S, Wagner P E. Coupling of two spin species by resonant phonons[J]. *Solid State Communications*, 1969, 7(4): 453-456.
- [29] 王之卓. 摄影测量原理续编 [M]. 武汉: 武汉大学出版社  
中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries



- 社, 2007.
- Wang Z Z. Principles of photogrammetry[M]. Wuhan: Wuhan University Press, 2007 (in Chinese).
- [30] 张祖勋, 张剑清. 数字摄影测量学 [M]. 武汉: 武汉大学出版社, 1997.
- Zhang Z X, Zhang J Q. Digital photogrammetry[M]. Wuhan: Wuhan University Press, 1997. (in Chinese)
- [31] Price H J. Swimming behavior of krill in response to algal patches: a mesocosm study[J]. *Limnology and Oceanography*, 1989, 34(4): 649-659.
- [32] Godlewska M. Vertical migrations of krill (*Euphausia superba* Dana)[J]. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 1996, 43: 9-63.
- [33] Schewe H, Moncreiff E, Gruendig L. Improvement of fish farm pen design using computational structural modelling and large-scale underwater photogrammetry[J]. *International Archives Photogrammetry and Remote Sensing*, 1996, 31(B5): 524-529.
- [34] O'Brien D P. Analysis of the internal arrangement of individuals within crustacean aggregations (Euphausiacea, Mysidacea)[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1989, 128(1): 1-30.
- [35] Catton K B, Webster D R, Kawaguchi S, *et al.* The hydrodynamic disturbances of two species of krill: implications for aggregation structure[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2011, 214(11): 1845-1856.
- [36] Nicol S. Shape, size and density of daytime surface swarms of the euphausiid *Meganyctiphanes norvegica* in the Bay of Fundy[J]. *Journal of Plankton Research*, 1986, 8(1): 29-39.
- [37] 罗清平, 袁重桂, 阮成旭, 等. 孔雀鱼幼苗在光场中的行为反应分析 [J]. 福州大学学报 (自然科学版), 2007, 35(4): 631-634.
- Luo Q P, Yuan C G, Ruan C X, *et al.* Analysis of behavioral response of guppy fry in optical field[J]. *Journal of Fuzhou University (Natural Science Edition)*, 2007, 35(4): 631-634 (in Chinese).
- [38] 赵传纲, 唐小曼, 陈思行. 鱼类的行动 [M]. 北京: 农业出版社, 1989.
- Zhao C Y, Tang X M, Chen S X. The behavior of fish[M]. Beijing: Agricultural Publishing House, 1989. (in Chinese)
- [39] 周显青, 牛翠娟, 李庆芬. 光照对水生动物摄食、生长和存活的影响 [J]. *水生生物学报*, 2000, 24(2): 178-181.
- Zhou X Q, Niu C J, Li Q F. Effects of light on feeding behavior, growth and survival of aquatic animals[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2000, 24(2): 178-181 (in Chinese).
- [40] Cronin T W, Caldwell R L, Marshall J. Tunable colour vision in a mantis shrimp[J]. *Nature*, 2001, 411(6837): 547-548.
- [41] Fanjul-Moles M L, Miranda-Anaya M, Fuentes-Pardo B. Effect of monochromatic light upon the erg circadian rhythm during ontogeny in crayfish (*Procambarus clarkii*)[J]. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Physiology*, 1992, 102(1): 99-106.
- [42] Volpato G L, Barreto R E. Environmental blue light prevents stress in the fish Nile tilapia[J]. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 2001, 34(8): 1041-1045.
- [43] Endo Y. Orientation of Antarctic krill in an aquarium[J]. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1993, 59(3): 465-468.
- [44] McQuinn I H, Dion M, St. Pierre J F. The acoustic multi-frequency classification of two sympatric euphausiid species (*Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa raschii*), with empirical and SDWBA model validation[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2013, 70(3): 636-649.
- [45] CCAMLR. Report of the fifth meeting of the subgroup on acoustic survey and analysis methods[R]. Cambridge: 2010: 25.
- [46] Murphy D W, Webster D R, Kawaguchi S, *et al.* Metachronal swimming in Antarctic krill: gait kinematics and system design[J]. *Marine Biology*, 2011, 158(11): 2541-2554.
- [47] Lawson G L, Wiebe P H, Ashjian C J, *et al.* Improved parametrization of Antarctic krill target strength models[J]. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 2006, 119(1): 232-242.
- [48] Meyer B, Atkinson A, Bernard K S, *et al.* Successful ecosystem-based management of Antarctic krill should address uncertainties in krill recruitment, behaviour and ecological adaptation[J]. *Communications Earth & Environment*, 2020, 1(1): 28.

## Effect of changing visible light regimes on aggregation of Antarctic krill (*Euphausia superba*)

LIU Zijun<sup>1,2</sup>, WANG Jiali<sup>3</sup>, MA Zhenling<sup>3</sup>, WANG Xiaomin<sup>1</sup>,  
YUAN Junting<sup>4</sup>, XU Liuxiong<sup>1</sup>, ZHU Guoping<sup>1,2,5,6\*</sup>

(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. College of Information Technology, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

4. College of Engineering Science and Technology, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

5. Polar Marine Ecosystem Laboratory, Ministry of Education Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

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

**Abstract:** Antarctic krill (*Euphausia superba*) is the keystone species in the Antarctic marine ecosystem, and is also the marine protein source that left for human beings. *E. superba* is creatures that inherently form schools and display intricate social interactions. It is also known to engage in both vertical and horizontal movements in its natural habitat. The social dynamics within these schools are crucial to understanding various biological aspects of *E. superba*. Consequently, researches into its behavior are essential for comprehensive grasp of krill biology. The effect of visible light color on the aggregation behavior of *E. superba* was investigated through *in-situ* aquaria observation on the sea. Understanding the characteristics of the distance between individuals and their swimming angles within schools will help understand the size of schools in the field and improve the accuracy of the target strength (TS) model in acoustic estimate of this species. The krill school images were synchronously acquired by an optical stereo camera in this study. The high-precision automatic measurement of the geometric information of the key feature points of the krill individuals was completed with the help of photogrammetry technology, then obtained the individual distances and swimming angle in the schools under different visible light colors from blue (short-wave) to red (long-wave). Research had found that blue light had a better positive phototaxis to krill compared with long-wavelength red light. The absolute individual spacing of krill schools was  $(14.51 \pm 9.71)$  cm, and the relative individual spacing was  $(2.84 \pm 1.51)$  BL. The lighting conditions affected the distance between individuals in the krill schools, and there were significant differences in distance and swimming angle between individuals in the krill schools between short-wavelength blue light and long-wavelength red light. The swimming angle of *E. superba* under different light colors was  $(46.08 \pm 35.50)^\circ$  and concentrated around  $60^\circ$ . There was no significant difference in swimming angle between different light colors. This study helps to understand the characteristics of krill schools in autumn and winter seasons, and provides scientific references for the input parameters of the TS model for krill resource evaluation, in order to improve the evaluation accuracy of the model.

**Key words:** *Euphausia superba*; aggregation; lighting regime; stereo imaging; swimming angle

**Corresponding author:** ZHU Guoping. E-mail: [ghzhu@shou.edu.cn](mailto:ghzhu@shou.edu.cn)

**Funding projects:** The ‘Inter-governmental Science and Technology Innovation (STI) Cooperation Special Programme of the National Key Research and Development Programme (2023YFE0104500); National Natural Science Foundation of China (41776185)