



南极布兰斯菲尔德海峡磷虾渔场夏秋季 汤氏纽鳃樽食物组成及其影响因素研究

廖丹枫^{1,2}, 方倩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: 为了研究南极磷虾渔场汤氏纽鳃樽的食物组成及其影响因素, 实验基于 2020 年 3—4 月在布兰斯菲尔德海峡采集到的汤氏纽鳃樽样本, 通过分析肠道内容物确定了其食物组成, 并进一步分析了其食性的月间以及生活史阶段间差异。结果发现, 汤氏纽鳃樽主要摄食硅藻和浮游动物, 还少量摄食纤毛虫、原生动物等, 优势饵料为羽状环毛藻; 汤氏纽鳃樽的摄食存在着月间差异, 表现为 3 月大量摄食优势硅藻即羽状环毛藻, 而 4 月末羽状环毛藻的摄食数量显著降低。此外, 汤氏纽鳃樽的摄食还存在着显著的生活史阶段差异。本研究结果可为南大洋汤氏纽鳃樽的食性研究提供参考, 为阐明汤氏纽鳃樽与南极磷虾间的营养关系提供基础数据。

关键词: 汤氏纽鳃樽; 肠道内容物分析; 食性; 南极磷虾渔场; 布兰斯菲尔德海峡; 南极
中图分类号: S 932.8 **文献标志码:** A

汤氏纽鳃樽 (*Salpa thompsoni*) 为一种典型的被囊动物, 隶属于海樽纲 (Thaliacea) 纽鳃樽目 (Salpida) 纽鳃樽科 (Salpidae), 通常以高密度集群出现在南大洋^[1]。汤氏纽鳃樽生活史分为 2 个阶段, 即单体阶段和复体阶段。该类群具有较高的摄食率^[2-3], 对浮游植物的摄食压力可能超过桡足类^[4], 另一方面又作为某些经济鱼类和鸟类的饵料^[3], 故在南大洋食物链中起着非常重要的作用。另外, 汤氏纽鳃樽能够将较小的颗粒转化为较大的粪便颗粒, 加快颗粒物质的沉降速度, 在有机物质向海底的输送过程中作用显著^[5-7]; 因此, 汤氏纽鳃樽在南大洋生物地球化学循环中具有重要作用。

海洋生态系统关键种的食性分析是食物网能

量流动和物质转换的研究基础^[8]; 因此, 研究汤氏纽鳃樽的摄食生态、阐明其在海洋生态系统中的营养作用具有重要意义。国内外学者对汤氏纽鳃樽的研究多集中在中尺度分布和丰度方面^[9-11], 针对其摄食习性和营养级的研究报道较少。Perissinotto 等^[12]曾对汤氏纽鳃樽的摄食进行简单的探讨。针对拉扎列夫海的研究显示, 汤氏纽鳃樽的生化组成季节性差异并不显著^[13], 但鞭毛虫 (dinoflagellate) 是其周年贡献较大的摄食对象^[14]。最近, Pauli 等^[15]针对南极半岛南极磷虾 (*Euphausia superba*) 和汤氏纽鳃樽的摄食机制进行比较分析后发现, 2 种生物均具有典型的选择性摄食机制, 且二者之间的食物组成较为相似, 说明二者之间存在食物竞

收稿日期: 2021-12-21 修回日期: 2022-01-13

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: 廖丹枫 (照片), 从事生物海洋学研究, E-mail: liaodanfeng0826@163.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



争。近年来,汤氏纽鳃樽因与南极磷虾存在饵料竞争^[15-17]而受到越来越多的关注。一方面因汤氏纽鳃樽与南极磷虾竞争食物源而致后者种群分布及资源量发生变化^[18],另一方面因南极磷虾渔场出现大量纽鳃樽而致渔民被迫转移作业渔区,进而影响渔业企业的生产决策。鉴于此,本实验以南极磷虾渔业夏秋季主要渔场——布兰斯菲尔德海峡区域采集到的汤氏纽鳃樽的食物组成及食性为研究目标,以传统的肠道内容物分析法为基础,拟阐释该物种的食性,以期为构建南大洋食物网营养通道提供基础资料,并为开展南极磷虾渔场形成机制以及为海上生产指导提供科学信息。

1 材料与方法

1.1 样本收集

样本随机采集于磷虾拖网渔船“福荣海”轮磷虾拖网作业,采样时间为2020年3—4月,取样站点为62.99°S~63.27°S、58°W~59.36°W间的16个站点(图1)。海上随机采样的样本($n=40$)立即用塑料试管单个冷冻保存在-20℃冷库中,运回国内实验室后迅速存入-80℃超低温冰箱中,以便后续实验室分析。

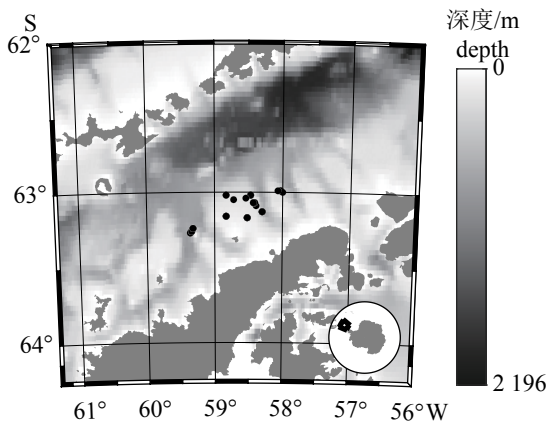


图1 南极半岛与采样站点

Fig. 1 The Antarctic Peninsula with the sampling locations

1.2 分析方法

基础生物学测量 在实验室中将样本解冻后,首先测定其体长(BL/mm,将纽鳃樽身体拉直至自然状态展平,用电子游标卡尺测量从前孔径至后孔径的长度)、体质量(WW/g,用吸水纸擦拭样本表面水分,再置于电子天平上测量其体质量)、肠直径(GL/mm,取出肠道后利用电子游标卡尺测量肠道内部最远距离得到其肠直径)等生物

学信息,并确定个体的形态。选用精度为0.01 mm的电子游标卡尺测量体长、肠直径,利用精度为0.001 g的电子天平测量体质量。

肠道内容物镜检 测量完生物学数据及外型特征后,在Nikon SMZ-2000解剖显微镜下自纽鳃樽体内分离出肠道,先吸取一定量的纯水放入浮游生物计数框中,然后将取出来的肠道转移到计数框内。取出肠道内容物并沉淀后,利用浮游生物计数框在200倍的倒置显微镜下观察、拍照、计数。若个体肠道内容物丰度较高,分若干次观察并累计食物出现的频次,其摄食对象尽可能鉴定到种的水平上。

汤氏纽鳃樽摄食以肠道内容物的相对丰度表示。评价饵料重要性的指标包括饵料重量百分比(W)、个数百分比(N)及出现频率(F),但由于本实验中汤氏纽鳃樽摄食对象大多为硅藻或浮游动物残肢,无法计算重量百分比,故使用后2个指标研究其摄食情况:

$$N = \frac{N_i}{N_b} \times 100\% \quad (1)$$

$$F = \frac{C_i}{C_b} \times 100\% \quad (2)$$

式中, N_i 表示某饵料生物的个数, N_b 表示肠道内容物中饵料生物的总个数; C_i 表示含某饵料生物的肠道样本数, C_b 表示肠道样本总数。

1.3 统计分析

利用幂函数分析汤氏纽鳃樽体长-体质量关系。对肠道内容物数据处理时,为了便于分析汤氏纽鳃樽食物组成随月份和生活史阶段(2种形态)的变化,将鉴定到的饵料生物分为5大类,即优势种羽状环毛藻(*Corethron pennatum*)和其他除羽状环毛藻以外的硅藻、浮游动物残肢、纤毛虫及一些原生动、未鉴定到种的其他饵料,并对这5大类饵料的个数、个数百分比、出现频率进行分析。

首先,利用三相图分析汤氏纽鳃樽食物组成随月份与生活史阶段之间的关系。为了进一步探究汤氏纽鳃樽食物组成与其他因素之间的关系,本研究利用多项式广义线性模型(MGLM)分析汤氏纽鳃樽食物组成与月份、生活史阶段、BL、GL及WW之间的关系,联结函数为狄利克雷分布函数,并利用贝叶斯信息准则(BIC)选择最优模型。为了进一步探究月份及生活史阶段对汤氏纽鳃樽食物组成的综合影响,将所有样本划分为3月复体(MA)、3月单体(MS)、4月复体(AA)、4月单

体(AS),进行冗余分析(RDA)。

所有操作均采用R(版本4.0.0)程序包进行处理。显著性水平 $P<0.05$ 。除特殊说明外,本研究所有数据均以平均值±标准差(mean±SD)表示。

2 结果

2.1 基础生物学信息

纽鳃樽体长范围为12.51~71.08 mm,平均体长为(41.41±14.80) mm,优势体长范围为40.00~58.00 mm;体质量范围为0.052~1.799 g,平均体质量为(0.516±0.411) g。体长-体质量关系为 $WW=0.0017BL^{1.4067}$ ($R^2=0.7862$, $n=40$, $P<0.01$)。样本中,单体共21个,肠直径范围为3.07~10.87 mm,平均肠直径为(6.70±2.08) mm,优势肠直径范围5.67~8.27 mm;复体共19个,肠直径范围为5.22~23.22 mm,平均肠直径为(9.49±3.46) mm,优势肠直径为5.22~9.72 mm。

2.2 食物组成

共鉴定出汤氏纽鳃樽的饵料生物39种,其中能够鉴定到种的有22种,硅藻占18种,其他一些饵料生物还包括浮游动物肢节、硅藻碎片、原生动物(protozoa)以及纤毛虫(ciliates)等。羽状环毛藻在数量和出现频次上占绝对优势(表1)。

其中羽状环毛藻和浮游动物肢节(主要包括南极磷虾及介形类动物残肢等)出现在所有汤氏纽鳃樽的肠道内容物中。其他硅藻,如脆杆藻(*Fragilaria* spp.)、针杆藻(*Synedra* spp.)、多束辐环藻(*Actinocyclus divisus*)出现频次也较高,达到70%~80%;较为常见且形态清晰可见的硅藻,如小环毛藻(*Corethron hystrix*)、海洋环毛藻(*C. pelagicum*)、簇生卵形藻(*Cocconeis fasciolata*)、短纹楔形藻(*Licmophora abbreviate*)、海链藻(*Thalassiosira* spp.)等,出现频次约40%~50%。除此之外,波缘杯虫和梵氏波缘杯虫的出现频次较高,分别达到了70%和45%,形态清晰。此外,汤氏纽鳃樽肠道内容物中还含有大量的硅藻碎片、原生动物的壳碎片以及少量无法鉴定的饵料。

2.3 食物组成随月份及生活史阶段的变化

MGLM结果显示,涵盖月份、生活史阶段以及二者的交互项等所构建的模型效果最优,且月份、生活史阶段以及二者的交互项均对汤氏纽鳃樽食物组成产生显著的影响(表2)。

由三相图可知,汤氏纽鳃樽样本主要摄食羽

表1 南极布兰斯菲尔德海峡汤氏纽鳃樽的食物组成

Tab. 1 The food composition of *S. thompsoni* in the Bransfield Strait, Antarctica

饵料种类 food items	个数/个 N_i	个数 百分比/% N	出现 频率/% F
羽状环毛藻 <i>C. pennatum</i>	35489	87.411	100
脆杆藻 <i>Fragilaria</i> spp.	247	0.608	77.5
小环毛藻 <i>C. hystrix</i>	245	0.603	52.5
针杆藻 <i>Synedra</i> spp.	215	0.530	80
多束辐环藻 <i>A. divisus</i>	179	0.441	72.5
海洋环毛藻 <i>C. pelagicum</i>	154	0.379	45
海链藻 <i>Thalassiosira</i> spp.	103	0.254	57.5
圆筛藻 <i>Coscinodiscus</i> spp.	96	0.236	42.5
环毛藻 <i>Corethron</i> spp.	86	0.212	20
簇生卵形藻 <i>C. fasciolata</i>	61	0.150	42.5
短纹楔形藻 <i>L. abbreviate</i>	58	0.143	40
克格伦拟脆杆藻 <i>Fragilariopsis kerguelensis</i>	58	0.143	57.5
线状拟脆杆藻 <i>F. linearis</i>	44	0.108	35
舟形藻 <i>Navicula</i> spp.	37	0.091	22.5
卵形藻 <i>Cocconeis</i> spp.	33	0.081	30
三角藻 <i>Trigonium</i> spp.	25	0.062	15
角毛藻 <i>Chaetoceros</i> spp.	5	0.012	5
细柱藻 <i>Leptocylindrus</i> spp.	3	0.007	5
圆形硅藻碎片	307	0.756	92.5
波缘杯虫 <i>Acanthostomella norvegica</i>	28	0.069	70
梵氏波缘杯虫 <i>Cymatocylis vanhoeffeni</i>	18	0.044	45
纤毛虫 ciliate	80	0.197	35
浮游动物肢节 (南极磷虾及介形类动物残肢)	2580	6.355	100
浮游动物肌肉组织、内脏	225	0.554	92.5
放射虫 radiolaria	5	0.012	12.5
原生动物 protozoa	146	0.360	80
其他 others	73	0.180	77.5

表2 南极布兰斯菲尔德海峡汤氏纽鳃樽食物组成影响因素的多项式广义线性分析结果

Tab. 2 The result of multinomial generalized linear analysis on food composition of *S. thompsoni* in the Bransfield Strait, Antarctica

变量 variables	卡方值 Wald's value	P值 P value
截距 intercept	142.23	<0.001
月份 month	49.37	<0.001
生活史阶段 life history stage	40.87	<0.001
月份与生活史阶段交互项 month and life history stage	20.46	0.001

状环毛藻, 其次摄食浮游动物, 较少摄食其他硅藻; 3 月复体对羽状环毛藻的摄食贡献最高, 4 月单体对浮游动物的摄食贡献最高, 且纽鳃樽对其他硅藻有一定的摄食, 但偏好不明显(图 2)。羽状环毛藻所占的饵料贡献比超过 90% 的纽鳃樽均为 3 月的复体, 3 月样本中低于 80% 的均为单体。

结果显示, 第 1 主成分的贡献率为 97.5%, 第 2 主成分的贡献率为 1.9%。图 3 直观地反映出

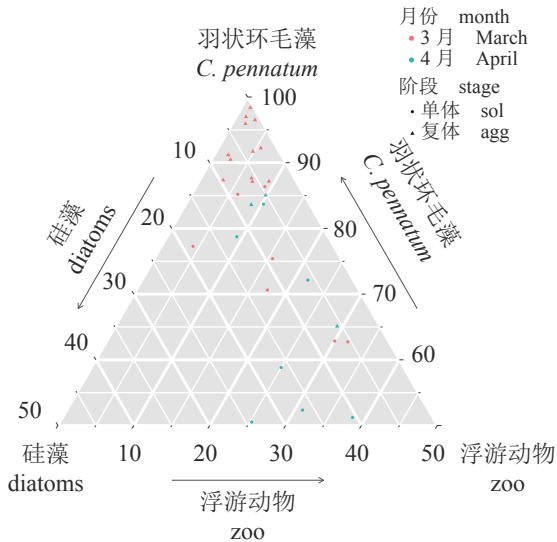


图 2 南极布兰斯菲尔德海峡汤氏纽鳃樽食物组成随月份与生活史阶段的变化

Fig. 2 Food composition of *S. thompsoni* in the Bransfield Strait, Antarctica and its variation with month and life history stage

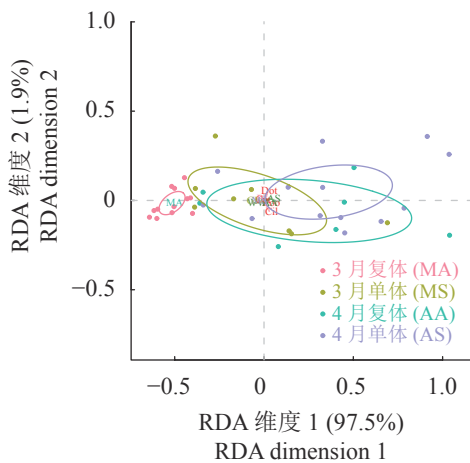


图 3 南极布兰斯菲尔德海峡汤氏纽鳃樽食物组成及月份与生活史阶段之间关系的冗余分析

Fig. 3 Redundancy analysis on relationship between food composition of *S. thompsoni* in the Bransfield Strait, Antarctic and month and life history stage

3 月复体与其他因子之间并无重叠, 区分效果最明显; 4 月复体的离散程度较大, 摄食情况最为分散。

3 讨论

3.1 汤氏纽鳃樽食物组成

硅藻是汤氏纽鳃樽肠道内最常见的饵料生物^[19-20], 在汤氏纽鳃樽的粪球中也发现了未降解的硅藻^[21]。来自东南极夏秋季的调查显示, 汤氏纽鳃樽肠道内主要组成为拟脆杆藻 (34.3%~70.5%) 和棕囊藻 (*Phaeocystis* spp.) (23.6%~50.3%), 个数百分比随取样站点不同而变化, 其他还包括圆筛藻、菱形藻 (*Nitzschia*)、拟菱形藻 (*Pseudonitzschia*)、海毛藻 (*C. inerme*) 等^[19]。一般来说, 浮游动物肠道中发现的浮游植物反映了周围环境中浮游植物的自然组成^[22]。本研究的结果显示, 汤氏纽鳃樽肠道内的食物主要组成为羽状环毛藻 (87.41%), 也观察到了拟脆杆藻 (0.251%)、圆筛藻 (0.236%), 但并未发现棕囊藻、海毛藻、菱形藻、拟菱形藻等, 这说明不同海域的浮游植物组成各异, 汤氏纽鳃樽摄食的硅藻种类也不尽相同。本研究观察到, 汤氏纽鳃樽肠道内的羽状环毛藻 (200~250 μm) 非常丰富且形态完整, 可能是因为该藻种的细胞长度范围适合被汤氏纽鳃樽摄食, 且具有坚硬的硅质壳壁, 不易短时间内消化而大量保留在肠道中^[23-25]。有研究表明, 即使是在硅藻对浮游植物总生物量贡献较低的冬季, 星脐圆筛藻 (*Asteromphalus*) 和克格伦拟脆杆藻等大型硅藻在汤氏纽鳃樽的肠道内仍然可见^[26]。本次研究样本的取样时间为夏、秋季, 其肠道内发现了 96 个星脐圆筛藻和 58 个克格伦拟脆杆藻, 出现频次分别为 42.5% 和 57.5%, 这也侧面印证了上述结论。

汤氏纽鳃樽与南极磷虾之间不仅存在食物竞争关系, 而且还会出现前者摄食南极磷虾的情况。汤氏纽鳃樽肠道内容物中存在南极磷虾的残肢及幼体^[27-29], 推测汤氏纽鳃樽在滤食的同时, 还可能意外地捕食海水中南极磷虾的卵和幼体^[30], 从而对磷虾种群的补充造成影响^[18, 31]。本研究发现, 汤氏纽鳃樽体腔内存在体型完整的南极磷虾, 而解冻后的汤氏纽鳃樽样本中也发现了肉眼可见的南极磷虾残肢, 但考虑到本研究获得的汤氏纽鳃樽样本取自南极磷虾渔业, 故不排除渔业捕捞过程中南极磷虾被挤压进汤氏纽鳃樽体腔内的可

能性。南极磷虾幼体和汤氏纽鳃樽均被认为是浮游动物^[31-32]；因此，一旦二者生活在同一个区域就可能较难在空间上分离。南极磷虾是一种以硅藻为主要摄食对象的选择性摄食生物，更倾向于摄食硅藻，而非如定鞭金藻 (prymnesiophytes)、隐藻 (cryptophytes) 等较小的藻类^[33-34]，尽管也有研究认为其与南极磷虾一样具有选择性摄食的习惯^[15]，但汤氏纽鳃樽的食物组成通常被认为可反映周围水域浮游生物群落组成^[3, 35]。

南极磷虾呈环南极分布，超过 50% 的生物量分布在西南大西洋，特别是在南极半岛西部水域密度极高，但随着气候变化日趋明显，南极磷虾分布存在向南迁移的趋势、60°S 以北水域南极磷虾的丰度有所下降^[36]，而此时汤氏纽鳃樽的丰度增加，其分布南界由 60°S 移至 65°S^[3, 16, 37]，这导致汤氏纽鳃樽和南极磷虾的栖息范围产生了更大的重叠，使得其成为南极半岛水域食物和栖息地的直接竞争对手^[3, 6, 35]。考虑到南极磷虾和汤氏纽鳃樽的食物组成结构大致相似^[15]，而汤氏纽鳃樽在有利条件下能够快速繁殖，这可能会进一步增强这两个物种之间的竞争，从而对南极磷虾种群结构造成进一步的威胁^[3, 16]。但总的来讲，二者之间是否存在捕食-被捕食关系尚未有明确的结论^[38]。

3.2 汤氏纽鳃樽食物组成的影响因素

三相图的结果显示，汤氏纽鳃樽对羽状环毛藻的摄食量极高，且 3 月的样本对羽状环毛藻的摄食普遍高于 4 月的样本，其中对羽状环毛藻摄食贡献最高的是 3 月的复体形态，达 90% 以上，3 月单体对羽状环毛藻的摄食贡献有所减少，分布在 65%~80%；有极少数的 4 月样本对羽状环毛藻的摄食贡献也达到了 80%~90%，但大多数的 4 月样本对羽状环毛藻的摄食贡献分布在 50%~75%；对浮游动物的摄食贡献较高的主要是 4 月的单体，同时它们对羽状环毛藻的摄食贡献降到 60% 以内；有部分的单体 (包括 3 月和 4 月) 表现出同时对羽状环毛藻和浮游动物适中的摄食贡献；汤氏纽鳃樽对除优势种以外的其他硅藻的摄食情况没有显著性特征，即有一定的摄食，但摄食数量在季节和形态上没有显著变化，但能明确 3 月复体对其他硅藻的摄食相对较少，各单体样本对其他硅藻的摄食相对较多。综上，汤氏纽鳃樽的食物组成可能受到月份及其生活史阶段的影响^[39]。结合 RDA 分析，3 月复体与其他样本相比表现出显著

的摄食差异，这进一步地表明了 3 月复体摄食的特殊性，显示出此时羽状环毛藻对其食物源极高的贡献率；4 月单体的摄食情况在图 2 中表现得最为离散，这是因为 4 月的单体有一部分较多地摄食了羽状环毛藻，一部分降低对羽状环毛藻摄食的同时增加了对浮游动物的摄食，还有一部分表现为对 2 种饵料的摄食情况相当，这与三相图的结果较为契合。MGLM 模拟结果也进一步佐证了汤氏纽鳃樽的食物组成与体长、体质量、肠直径之间的关系并不十分显著，而主要是受月份和生活史阶段的综合影响。

Von 等^[14]在拉扎列夫海开展了夏、秋、冬 3 个季节汤氏纽鳃樽的肠道内容物观察实验；总体结果显示，汤氏纽鳃樽肠道内饵料组成比较相似，主要包括藻类碎片、粪球以及一些未知的饵料，但不同的是，与夏、秋季相比，冬季汤氏纽鳃樽肠道内完整的硅藻细胞较少、碎片较多^[40-41]。本研究不涉及冬季汤氏纽鳃樽样本，只对夏末、秋初汤氏纽鳃樽对羽状环毛藻的摄食变化情况有个初步的了解，认为其食物组成会有相应的变化，后续的工作将考虑采集冬季样本进行肠道内容物观察，从而更好地阐明该物种摄食的季节性差异。有研究显示，夏末，汤氏纽鳃樽的生物活性会降低，并开始逐渐迁移到更深的水层生活^[42]，从而导致其对浮游植物的摄食压力变小，这也体现了汤氏纽鳃樽摄食有季节性差异，即其食物组成受到季节变化的影响。此外，针对汤氏纽鳃樽的分层调查结果发现，冬季汤氏纽鳃樽更倾向于生活在 200 m 以深的水层中，这种现象的出现可能与汤氏纽鳃樽 2 个世代的时间性交替有关^[14]，世代的时间性交替使得汤氏纽鳃樽单体与复体间也表现出摄食的差异^[43]。这种世代交替而造成的单体和复体间摄食差异也可能会出现在其他季节，从而导致秋季复体对羽状环毛藻的摄食率高于单体。

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；感谢薛梅、王晓敏在实验室鉴定过程中提供的指导和帮助；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] Ikeda T. ADBEX II cruise krill/zooplankton sampling data[M]. Antarctic Division, Department of Science and Technology, 1984.
- [2] Voronina N M. Comparative abundance and distribution of major filter-feeders in the Antarctic pelagic zone[J]. *Journal of Marine Systems*, 1998, 17(1-4): 375-390.
- [3] Pakhomov E A, Froneman P W, Perissinotto R. Salp/krill interactions in the Southern Ocean: spatial segregation and implications for the carbon flux[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2002, 49(9-10): 1881-1907.
- [4] Dubischar C D, Bathmann U. Grazing impact of copepods and salps on phytoplankton in the Atlantic sector of the Southern Ocean[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 1997, 44(1-2): 415-433.
- [5] Madin L P. Production, composition and sedimentation of salp fecal pellets in oceanic waters[J]. *Marine Biology*, 1982, 67(1): 39-45.
- [6] Walsh J J, Dwight A D, Jason L. A numerical analysis of carbon dynamics of the Southern Ocean phytoplankton community: the roles of light and grazing in effecting both sequestration of atmospheric CO₂ and food availability to larval krill[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2001, 48(1): 1-48.
- [7] Phillips B, Kremer P, Madin L P. Defecation by *Salpa thompsoni* and its contribution to vertical flux in the Southern Ocean[J]. *Marine Biology*, 2009, 156(3): 455-467.
- [8] 王静, 蒋日进, 胡翠林, 等. 基于胃含物分析和稳定同位素技术研究鳀的摄食生态[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(6): 2035-2044.
Wang J, Jiang R J, Hu C L, *et al.* Feeding ecology of *Engraulis japonicus* based on stomach contents and stable isotope[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(6): 2035-2044 (in Chinese).
- [9] Casareto B E, Nemoto T. Salps of the Southern Ocean (Australian Sector) during the 1983-84 summer, with special reference to the species *Salpa thompsoni*, FOX-TON 1961[J]. *Memoirs of National Institute of Polar Research Special Issue*, 1986, 40: 221-239.
- [10] Nishikawa J, Naganobu M, Ichii T, *et al.* Distribution of salps near the South Shetland Islands during austral summer, 1990-1991 with special reference to krill distribution[J]. *Polar Biology*, 1995, 15(1): 31-39.
- [11] Kawaguchi S, Siegel V, Litvinov F, *et al.* Salp distribution and size composition in the Atlantic sector of the Southern Ocean[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2004, 51(12-13): 1369-1381.
- [12] Perissinotto R, Pakhomov E A. The trophic role of the tunicate *Salpa thompsoni* in the Antarctic marine ecosystem[J]. *Journal of Marine Systems*, 1998, 17(1-4): 361-374.
- [13] Dubischar C D, Pakhomov E A, Von Harbou L, *et al.* Salps in the Lazarev Sea, Southern Ocean: II. Biochemical composition and potential prey value[J]. *Marine Biology*, 2012, 159(1): 15-24.
- [14] Von Harbou L, Dubischar C D, Pakhomov E A, *et al.* Salps in the Lazarev Sea, Southern Ocean: I. Feeding dynamics[J]. *Marine Biology*, 2011, 158(9): 2009-2026.
- [15] Pauli N C, Metfies K, Pakhomov E A, *et al.* Selective feeding in Southern Ocean key grazers-diet composition of krill and salps[J]. *Communications Biology*, 2021, 4(1): 1061.
- [16] Loeb V, Siegel V, Holm-Hansen O, *et al.* Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web[J]. *Nature*, 1997, 387(6636): 897-900.
- [17] Perissinotto R, Pakhomov E A. Contribution of salps to carbon flux of marginal ice zone of the Lazarev Sea, Southern Ocean[J]. *Marine Biology*, 1998, 131(1): 25-32.
- [18] Siegel V, Loeb V. Recruitment of Antarctic krill *Euphausia superba* and possible causes for its variability[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1995, 123(1-3): 45-56.
- [19] Tanimura A, Kawaguchi S, Oka N, *et al.* Abundance and grazing impacts of krill, salps and copepods along the 140°E meridian in the Southern Ocean during summer[J]. *Antarctic Science*, 2008, 20(4): 365-379.
- [20] Vargas C A, Madin L P. Zooplankton feeding ecology: clearance and ingestion rates of the salps *Thalia democratica*, *Cyclosalpa affinis* and *Salpa cylindrica* on naturally occurring particles in the Mid-Atlantic Bight[J]. *Journal of Plankton Research*, 2004, 26(7): 827-833.
- [21] Bruland K W, Silver M W. Sinking rates of fecal pellets from gelatinous zooplankton (Salps, Pteropods, Doliolids)[J]. *Marine Biology*, 1981, 63(3): 295-300.
- [22] Gomi Y, Taniguchi A, Fukuchi M. Temporal and spatial

- variation of the phytoplankton assemblage in the eastern Indian sector of the Southern Ocean in summer 2001/2002[J]. *Polar Biology*, 2007, 30(7): 817-827.
- [23] Smetacek V. A watery arms race[J]. *Nature*, 2001, 411(6839): 745.
- [24] Cima F, Brena C, Burighel P. Multifarious activities of gut epithelium in an appendicularian (*Oikopleura dioica*: Tunicata)[J]. *Marine Biology*, 2002, 141(3): 479-490.
- [25] Brena C, Cima F, Burighel P. The Exceptional "Blind" Gut of *Appendicularia sicula* (Appendicularia, Tunicata)[J]. *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 2003, 242(2): 169-177.
- [26] Spiridonov V A, Nöthig E M, Schröder M, *et al.* The onset of biological winter in the eastern Weddell Gyre (Antarctica) planktonic community[J]. *Journal of Marine Systems*, 1996, 9(3-4): 211-230.
- [27] Foxtton P. The distribution and life history of *Salpa thompsoni* FOXTON with observations on a related species *Salpa gerlachei* FOXTON[J]. *Discovery Reports*, 1966: 1-116.
- [28] Lancraft T M, Hopkins T L, Torres J J, *et al.* Oceanic micronektonic/macrozooplanktonic community structure and feeding in ice covered Antarctic waters during the winter (AMERIEZ 1988)[J]. *Polar Biology*, 1991, 11(3): 157-167.
- [29] Hopkins T L, Lancraft T M, Torres J J, *et al.* Community structure and trophic ecology of zooplankton in the scotia sea marginal ice zone in winter (1988)[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 1993, 40(1): 81-105.
- [30] Pakhomov E A. Salp/krill interactions in the eastern Atlantic sector of the Southern Ocean[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2004, 51(22-24): 2645-2660.
- [31] Huntley M E, Sykes P F, Marin V. Biometry and trophodynamics of *Salpa thompsoni* foxton (Tunicata: Thaliacea) near the Antarctic Peninsula in austral summer, 1983-1984[J]. *Polar Biology*, 1989, 10(1): 59-70.
- [32] Nicol S. Krill, currents, and sea ice: *Euphausia superba* and its changing environment[J]. *BioScience*, 2006, 56(2): 111-120.
- [33] Meyer M A, El-Sayed S Z. Grazing of *Euphausia superba* Dana on natural phytoplankton populations[J]. *Polar Biology*, 1983, 1(4): 193-197.
- [34] Haberman K L, Ross R M, Quetin L B. Diet of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana): II. Selective grazing in mixed phytoplankton assemblages[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2003, 283(1-2): 97-113.
- [35] Bone Q. The Biology of Pelagic Tunicates[M]. Oxford: Oxford University Press, 1998: 125-137.
- [36] Atkinson A, Hill S L, Pakhomov E A, *et al.* Krill (*Euphausia superba*) distribution contracts southward during rapid regional warming[J]. *Nature Climate Change*, 2019, 9(2): 142-147.
- [37] Atkinson A, Siegel V, Pakhomov E, *et al.* Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean[J]. *Nature*, 2004, 432(7013): 100-103.
- [38] Kawaguchi S, Ichii T, Naganobu M, *et al.* Do krill and salps compete? Contrary evidence from the krill fisheries[J]. *CCAMLR Science*, 1998, 5: 205-216.
- [39] Pakhomov E A, Dubischar C D, Hunt B P V, *et al.* Biology and life cycles of pelagic tunicates in the Lazarev Sea, Southern Ocean[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2011, 58(13-16): 1677-1689.
- [40] Nishikawa J, Tsuda A. Feeding of the pelagic tunicate, *Salpa thompsoni*, on flagellates and size-fractionated chlorophyll particles[J]. *Plankton Biology & Ecology*, 2001, 48(2): 133-135.
- [41] Sutherland K R, Madin L P, Stocker R. Filtration of sub-micrometer particles by pelagic tunicates[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(34): 15129-15134.
- [42] Chiba S, Ishimaru T, Hosie G W, *et al.* Population structure change of *Salpa thompsoni* from austral mid-summer to autumn[J]. *Polar Biology*, 1999, 22(5): 341-349.
- [43] Pakhomov E A, Dubischar C D, Strass V, *et al.* The tunicate *Salpa thompsoni* ecology in the Southern Ocean. I. Distribution, biomass, demography and feeding eco-physiology[J]. *Marine Biology*, 2006, 149(3): 609-623.

Factors influencing food composition of salp (*Salpa thompsoni*) in krill fishing ground of the Bransfield Strait, Antarctica

LIAO Danfeng^{1,2}, FANG Qian¹, 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: *Salpa thompsoni* is an important tunica filter feeder in the Southern Ocean, which plays a significant role in the Antarctic marine food web. *S. thompsoni* and Antarctic krill (*Euphausia superba*) compete for similar diets. Therefore, in order to study the factor influencing food composition of *S. thompsoni* in the fishing ground of Antarctic krill fishery, based on the specimens collected from the Bransfield Strait from March to April 2020, this study identified the food composition of this species, and further analyzed the difference in feeding habits between months and life history stages. The results showed that *S. thompsoni* mainly fed on diatoms and zooplankton, and a small number of ciliates and protozoa. *C. pennatum* is dominant in the diet of *S. thompsoni*. Seasonal differences occurred in diet of *S. thompsoni*. Specifically, the feeding quantity of diatom, i.e., *C. pennatum*, which is dominant in March, decreased significantly at the end of April. The diet composition of *S. thompsoni* changed significantly between solitary and aggregating stages. This study is expected to provide a reference for the study of feeding habits of *S. thompsoni* in the Southern Ocean, and to provide basic information for clarifying the trophic relationship between *S. thompsoni* and *Euphausia superba*.

Key words: *Salpa thompsoni*; intestinal contents analysis; feeding habit; Antarctic krill fishery; Bransfield Strait; Antarctica

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)