

DOI: 10.12264/JFSC2023-0266

海冰与南半球环状模对南极布兰斯菲尔德海峡南极磷虾种群结构的影响

董亚菲^{1, 2, 3}, 刘慧^{1, 2, 3}, 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. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 210306

摘要: 南极磷虾(*Euphausia superba*)是南大洋生态系统的关键物种, 其生活史各阶段的生理过程与海冰密切相关。本研究基于开放获取数据库计算了布兰斯菲尔德海峡内反映南极磷虾种群结构特征的 5 个参数, 包括补充指数和幼体、雌性、雄性平均体长以及雌性个体占比, 并结合布兰斯菲尔德海峡及周围 3 个水域的海冰面积、水深、海底复杂度以及南半球环状模(SAM)逐日指数构建广义加性模型, 探讨了海冰与气候事件对磷虾种群动态的影响。结果表明, 磷虾幼体、雄性磷虾平均体长与 60 日前的威德尔海西北部海域海冰面积呈显著的负相关, 磷虾补充指数与当日和 60 日前的 SAM 呈显著的正相关。随着海底复杂性的增加, 磷虾补充指数显著下降。4 个海域的海冰面积变化对磷虾补充指数和其他种群特征指标的影响存在差异。

关键词: 南极磷虾; 海冰; 南半球环状模(SAM); 时滞效应; 广义加性模型

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005–8737–(2023)12–1543–13

南极半岛正在经历世界上最极端的区域性快速变暖^[1–2]。尽管卫星观测结果显示, 1978—2016 年南极海冰范围呈现显著的增加趋势^[3], 但多数气候耦合模型均显示海冰范围呈现减少趋势^[4–5]。而自 2016 年开始, 卫星观测的海冰范围突然减少, 2017 年达到创纪录的历史最低值, 且连续几年保持低值状态, 2022 年夏季再创历史新低^[6], 这与模型预测的结果一致。海冰的减少对南大洋生态系统造成的影响日趋显著, 对海冰具有高度依赖性的南极磷虾(*Euphausia superba*, 以下简称磷虾)^[7–8]如何响应海冰变化亦日渐受到关注。

磷虾生物量巨大, 呈环南极分布^[9], 是南大洋生态系统中的关键物种, 既是初级生产力的主要消费者, 也是南极大型生物鲸鱼、企鹅、海豹

等的重要食物来源^[10]。磷虾的种群结构在多个层面上影响着南大洋生态系统, 为了更全面清晰地理解磷虾的种群结构, 需要进一步加强对磷虾的补充、生长和繁殖情况的认识^[11]。磷虾通过区域性的高补充量维持其高丰度^[12]。面对南大洋海冰周期性的生长与消融, 磷虾幼体一方面利用海冰作为庇护以减少被捕食的风险^[13], 另一方面利用海冰中的冰藻作为食物来源以度过食物匮乏时期^[13]。冬季海冰状况对于磷虾种群动态尤其重要。研究表明, 磷虾较好的补充量与前一个冬季的海冰覆盖范围呈显著的正相关关系^[14]。磷虾往往采用体长短缩^[15]、缓慢生长^[16]和在春、夏季储存脂质^[17]等越冬策略应对冬季食物匮乏的状况, 但对于那些未经历春、夏季脂质积累过程的

收稿日期: 2023-10-20; 修订日期: 2023-11-26.

基金项目: 国家重点研发计划政府间国际科技创新合作重点专项(2023YFE0104500).

作者简介: 董亚菲(1996–), 女, 硕士研究生, 研究方向海洋生物学. E-mail: dong_ya_fei@qq.com

通信作者: 朱国平, 教授, 研究方向为生物海洋学与海洋生物资源管理. E-mail: gpzhu@shou.edu.cn

磷虾幼体而言,在遭遇严重的长时间食物匮乏状况时,这种非摄食性越冬策略对存活的帮助较为有限。为了尽可能地维持磷虾种群的生存,磷虾利用海冰将处于发育阶段的幼体与成体种群分开,以减少不同生活史阶段磷虾个体对食物的竞争^[18]。最近的建模研究进一步表明,海冰的季节性冰缘位置是磷虾幼体补充的主要限制因素^[19]。海冰的不可预知性,尤其是突然且急剧的变化可能导致依赖海冰生存的磷虾种群发生变动,并进一步影响到磷虾适宜栖息地^[20]和渔场变动^[21]。

此外,日趋显著的气候事件可能也是影响磷虾种群变动的潜在因素。1926—2016 年间,磷虾的分布范围向南收缩,南极半岛北部海域的磷虾丰度显著下降,这与典型的气候事件——南半球环状模(southern annular mode, SAM)存在关联,其导致的气候变暖、多风多云天气以及海冰减少等效应^[22]可能阻止了磷虾幼体的存活和生长^[23],从而导致磷虾未成体密度降低。而厄尔尼诺与南方涛动(El Niño Southern Oscillation, ENSO)对磷虾种群的影响也不容忽略^[11]。在气候异常变化如此频繁发生的背景下,研究磷虾对气候异常的响应机制尤为重要。

布兰斯菲尔德海峡(Bransfield Strait, BS)是南设得兰群岛与南极半岛之间较深而狭窄的海峡,因其特殊的地理位置,具有非常复杂的水文特征,是具有较高生物生产力的重要海域^[24],在南极半岛北侧生态系统功能运转中起着关键作用^[25]。而南极半岛的海冰变化具有明显的区域特征,其不同海域的时间变化趋势也不一致。研究表明,夏秋季南极半岛东侧海域与西侧海域的海冰范围呈现此消彼长的趋势^[26]。BS 内的环流大致有 3 个来源,一是南极绕极流(Antarctic Circumpolar Circulation, ACC)的南支通过 Smith 岛、Low 岛和 Brabant 岛之间的深海峡入侵 BS,另一支由杰拉许海峡进入 BS,而威德尔海的表层海水则通过南极海峡和南极半岛周围入侵 BS^[27]。因此,BS 西部、中部、东部以及威德尔海西北侧海域的海冰异质性动态均可能通过调控水文环境和营养物质含量影响到海峡内磷虾种群的变动。海冰的异质性动态与气候事件的相互作用对 BS 内生物种群

维系产生的影响变得更加复杂。除了来自本地产卵场和海峡西部之外,BS 内部的磷虾补充群体还有可能来自于威德尔海靠近南极半岛北部沿岸海域^[28]。尽管南极半岛西部是目前南极区域研究最多的磷虾栖息地,但由于未意识到区域差异,该海域的观测结果往往被概括化^[29],这不利于阐释海冰变动与气候事件对磷虾种群的影响。值得注意的是,海冰与气候事件对包括磷虾在内的海洋生物所产生的时滞效应^[30]也可能存在着空间异质性。如何揭示时滞效应的空间异质性是目前尚未解决的问题。鉴于此,本研究利用广义加性模型(generalized additive model, GAM)探究磷虾种群特征与海冰、环境以及 SAM 之间的关系,以期对南极磷虾资源变化的影响机制研究提供一定的科学依据。

1 材料与方法

1.1 磷虾体长数据

本研究采用 KRILLBASE 数据库。该数据集汇集了 1926—2016 年的磷虾数据,其中 BS 内的采样时间范围为 1977—2001 年;为与环境数据匹配,本研究选取了 1980—2001 年磷虾体长数据(图 1)。为了更好地探究海冰动态及气候事件对磷虾种群造成的结构性影响,本研究计算了各网次磷虾补充指数(125 个网次)^[31]作为磷虾补充情况的指标,并分别计算各网次磷虾幼体(127 个网次)、雌性(113 个网次)、雄性(108 个网次)的平均体长以代表磷虾不同生活史阶段的生长情况,以及计算磷虾雌性个体在整个磷虾种群中所占的比例(220 个网次)反映磷虾种群的繁殖潜力。补充指数被定义为体长小于或等于 36 mm 的磷虾个体数量与该网次所有磷虾个体的数量之比,磷虾幼体、雌性磷虾、雄性磷虾由 KRILLBASE 体长频率数据库中的性成熟阶段定义。

1.2 海冰与气候变量

海冰密集度数据来自美国国家冰雪中心(<https://nsidc.org/data/g02202/versions/4#anchor-2>),于 2022 年 9 月 26 日访问下载,空间分辨率为 25 km×25 km,时间分辨率为日(d)。由于具有每日分辨率的海冰密集度数据时间范围为 1979 年至

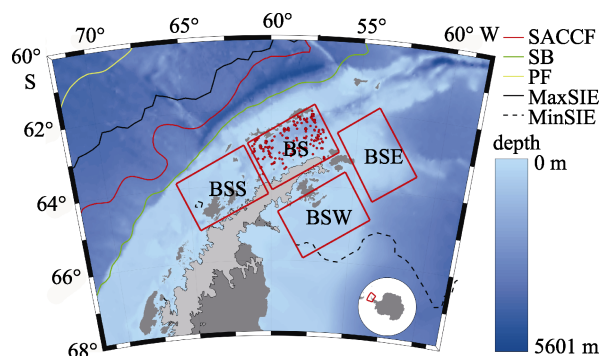


图 1 南极半岛以及海冰研究区域

BS 为布兰斯菲尔德海峡; BSW 为布兰斯菲尔德海峡西侧; BSE 为布兰斯菲尔德海峡东侧; BSS 为布兰斯菲尔德海峡南侧; SACCF 为南极绕极流南锋; SB 为南极绕极流南界; PF 为极锋; NB 为南极绕极流北界; SAF 为亚南极锋; MinSIE 为 1979—2001 年之间海冰最小范围; MaxSIE 为海冰最大范围; 红色圆点为采样点位置; 红色框表示用于计算海冰面积的区域。

Fig. 1 Antarctic Peninsula and Sea Ice study area

BS: Bransfield Strait; BSW: the western side of Bransfield Strait; BSE: the eastern side of Bransfield Strait; BSS: the southern side of Bransfield Strait; SACCF: South Antarctic Circumpolar Current Front; SB: Southern Boundary of Antarctic Circumpolar Current; PF: Polar Front; NB: Northern Boundary of Antarctic Circumpolar Current; SAF: Subantarctic Front; MinSIE is the minimum extent of sea-ice between 1979—2001; MaxSIE is the maximum extent of sea-ice; red circle: locations of sampling stations; the red box indicates the area used to calculate sea ice area.

今, 考虑到海冰对磷虾的滞后影响, 故本研究磷虾体长数据的时间范围限定为 1980—2001 年。

BS 在水文环境上主要受来自西侧、东侧、南侧海域海水影响(东侧和南侧为威德尔海西北部海域^[32], 且海峡内的补充群体也可能来自这些海域^[8,33]。故本研究计算了 BS、BS 东侧海域(BSE)、BS 西侧海域(BSW)、BS 南侧(BSS)海域不同滞后时间的海冰面积(图 1), 以探究海冰动态对磷虾种群结构的时滞效应。

SAM (作为指标指示气候事件)与南极半岛附近海域的海表面温度、风和降水变化密切相关, 其可能通过改变栖息地的物理环境影响磷虾的分布和生长^[34]; 故本研究采用 SAM 逐日指数(<http://lijianping.cn/dct/page/65609>, 于 2023 年 3 月 27 日访问下载)探究磷虾对气候事件的响应。考虑到 BS 周围海域海冰动态与 SAM 对海峡内磷虾的影响可能具有滞后性, 且 SAM 通过西风增强加大绕极深层水(circumpolar deep water)入侵

BS, 该过程通常需要 60~90 日才能扩散到南极半岛北部和西部的陆架海域^[35], 但威德尔海西北部的冰山到达 BS 的时间通常不足 3 个月^[36]。故本研究对 SAM 指数和海冰面积设置 4 个滞后时间, 分别为: (1) 零滞后, 即采样当日(以 0 d 表示, 下同), (2) 30 日(30 d), (3) 60 日(60 d), (4) 90 日(90 d)。因良好的磷虾补充与前一个冬季南极半岛水域广泛的海冰面积呈显著相关^[14], 本研究计算了 4 个区域前一个冬季(6—8 月)的平均海冰面积(1 winter)。

此外, BS 的海底情况十分复杂, 陆架结构、海洋涡流等会对磷虾的分布产生强烈影响^[37], 故本研究使用 KRILLBASE 数据库提供的两个水深数据表示海底地形: (1) 海底深度(即采样位置 10 km 半径内的平均水深, 以 depth1 表示); (2) 海底复杂度(即采样位置 10 km 半径内最大和最小水深的差值, 以 depth2 表示)对磷虾种群的影响。环境变量的计算和匹配均通过 MATLAB (2017b)操作完成。

1.3 模型构建

GAM 为广义线性模型的灵活扩展, 用于处理响应变量和多个解释变量之间的平滑非线性关系^[38]。本研究利用 R4.2.2 程序中的 mgcv 包构建 GAM 模型。为了避免自变量之间多重共线性对模型结果产生的影响, 本研究使用 usdm 包通过逐步过程得到解释变量的方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF)。VIF 值小于 5 的解释变量视为不存在多重共线性^[39], 而通过多重共线性检验的解释变量纳入到 GAM 模型中。

GAM 模型的一般形式为^[40-41]:

$$g(Y) = \alpha + \sum_{i=1}^n f_i(x_i) + \varepsilon \quad (1)$$

式中, $g(Y)$ 为链接函数, x_i 为第 i 个自变量, $f_i(x_i)$ 为第 i 个自变量的平滑函数, ε 为误差项。

2 结果与分析

2.1 磷虾补充指数与环境变量之间的关系

磷虾补充指数模型的偏差解释率为 58.4%。磷虾补充指数与 BS 海域前一个冬季的海冰面积呈显著正相关($F=4.81$, $P<0.05$; 图 2a), 整体上随

着 60 日前 BSS 的海冰面积的增加而增加($F=4.73$, $P<0.01$; 图 2i), 随着 30 日前 BSS 的海冰面积的增加先减小后增大($F=4.49$, $P<0.01$; 图 2h)。磷虾补充指数与采样当日($F=8.85$, $P<0.01$; 图 2k)以及

60 日前的 SAM 均呈显著正相关($F=22.6$, $P<0.001$; 图 2m), 与海底复杂度呈显著负相关($F=5.82$, $P<0.05$; 图 2p), 与采样水深无显著相关性($F=0.37$, $P>0.05$; 图 2o)。

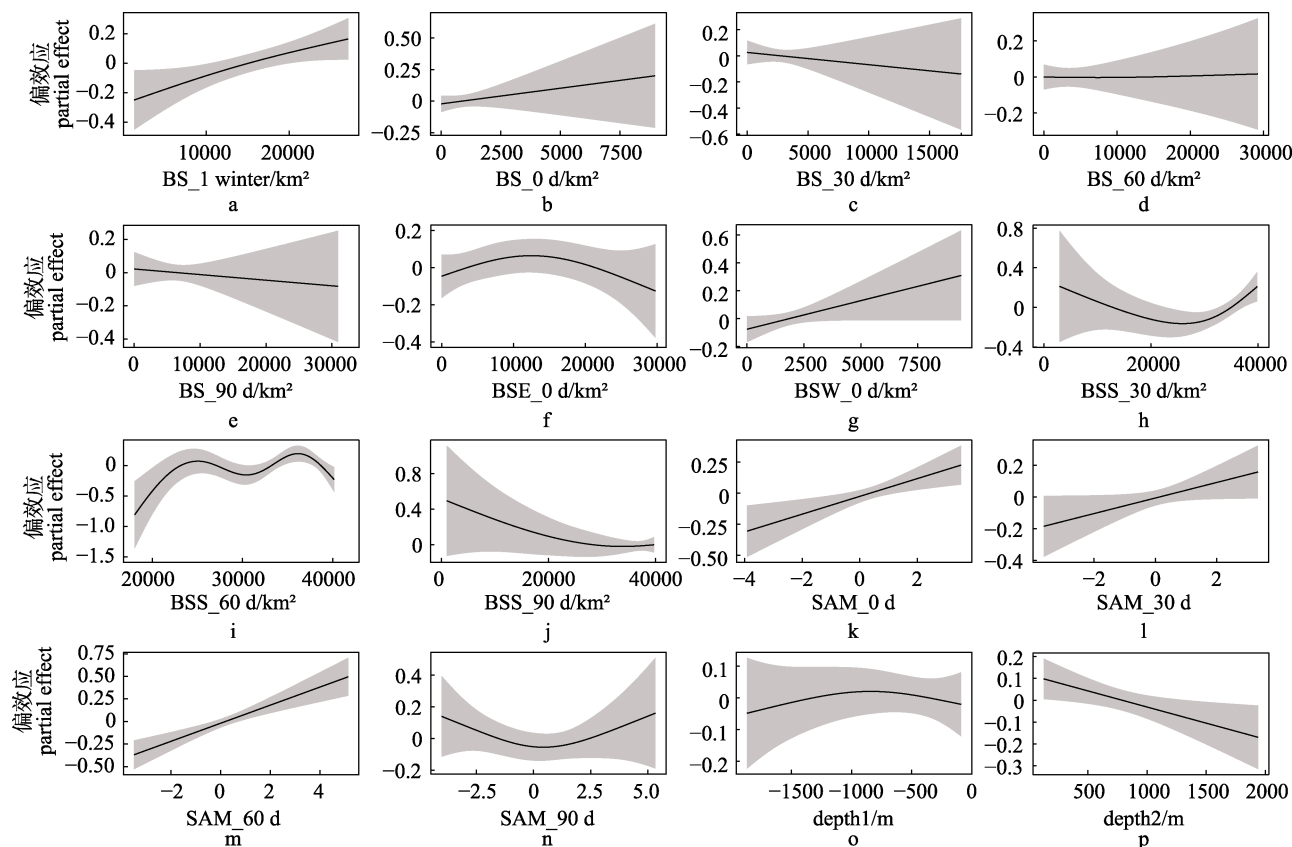


图 2 南极磷虾补充指数 GAM 模拟结果

BS_1 winter、BS_0 d、BS_30 d、BS_60 d、BS_90 d 为前一个冬季、采样当日、采样 30 日前、60 日前、90 日前 BS 的海冰面积; BSE_0 d 为采样当日 BS 东侧的海冰面积; BSW_0 d 为采样当日 BS 西侧的海冰面积; BSS_30 d、BSS_60 d、BSS_90 d 为 30 日前、60 日前、90 日前 BS 南侧的海冰面积; SAM_0 d、SAM_30 d、SAM_60 d、SAM_90 d 为采样当日、30 日前、60 日前、90 日前的 SAM 指数; depth1 为海底深度; depth2 为海底复杂度。

Fig. 2 The modelling results of GAM on recruitment index of *Euphausia superba*

BS_1 winter, BS_0 d, BS_30 d, BS_60 d, and BS_90 d represent the sea ice area in the Bransfield Strait during the previous winter, at the sampling day, 30, 60, and 90 days before the sampling, respectively; BSE_0 d represents the sea ice area on the eastern side of the Bransfield Strait at the sampling day; BSW_0 d represents the sea ice area on the western side of the Bransfield Strait during the sampling day; BSS_30 d, BSS_60 d, and BSS_90 d indicate the sea ice area on the southern side of the Bransfield Strait at 30, 60, and 90 days before the sampling day, respectively; SAM_0 d, SAM_30 d, SAM_60 d, SAM_90 d represent the SAM index on the sampling day, 30 days, 60 days, and 90 days before sampling; depth1 represents the depth of the seafloor; depth2 represents the complexity of the seafloor.

2.2 磷虾幼体平均体长与环境变量之间的关系

磷虾幼体平均体长模型的偏差解释率为 71.5%, 且磷虾幼体平均体长与 4 个海域不同滞后时间的海冰面积和 4 个滞后时间的 SAM 指数均存在显著相关关系($P<0.05$; 图 3)。磷虾幼体平均体长与采样当日($F=3.92$, $P<0.05$; 图 3b)

和 60 日前($F=14.60$, $P<0.001$; 图 3d) BS 的海冰面积呈显著负相关关系, 而与 30 日前 BS 的海冰面积呈显著正相关($F=9.41$, $P<0.01$; 图 3c)。磷虾幼体平均体长随采样当日 BSW 海冰面积的增加先减小后增大($F=6.50$, $P<0.01$; 图 3g), 而与采样当日 BSE 海冰面积整体上呈负相关

($F=10.60$, $P<0.001$; 图 3f)。磷虾幼体平均体长与 60 日前 BSS 海冰面积均呈显著负相关($F=13.94$, $P<0.05$; 图 3i)。磷虾幼体平均体长与采样当日($F=4.24$, $P<0.05$; 图 3k)、60 日前($F=$

30.90, $P<0.05$; 图 3l) SAM 指数整体均呈显著负相关, 随着 30 日前($F=9.98$, $P<0.05$; 图 3m)、90 日前($F=8.87$, $P<0.05$; 图 3n) SAM 的增加先增加后减小。

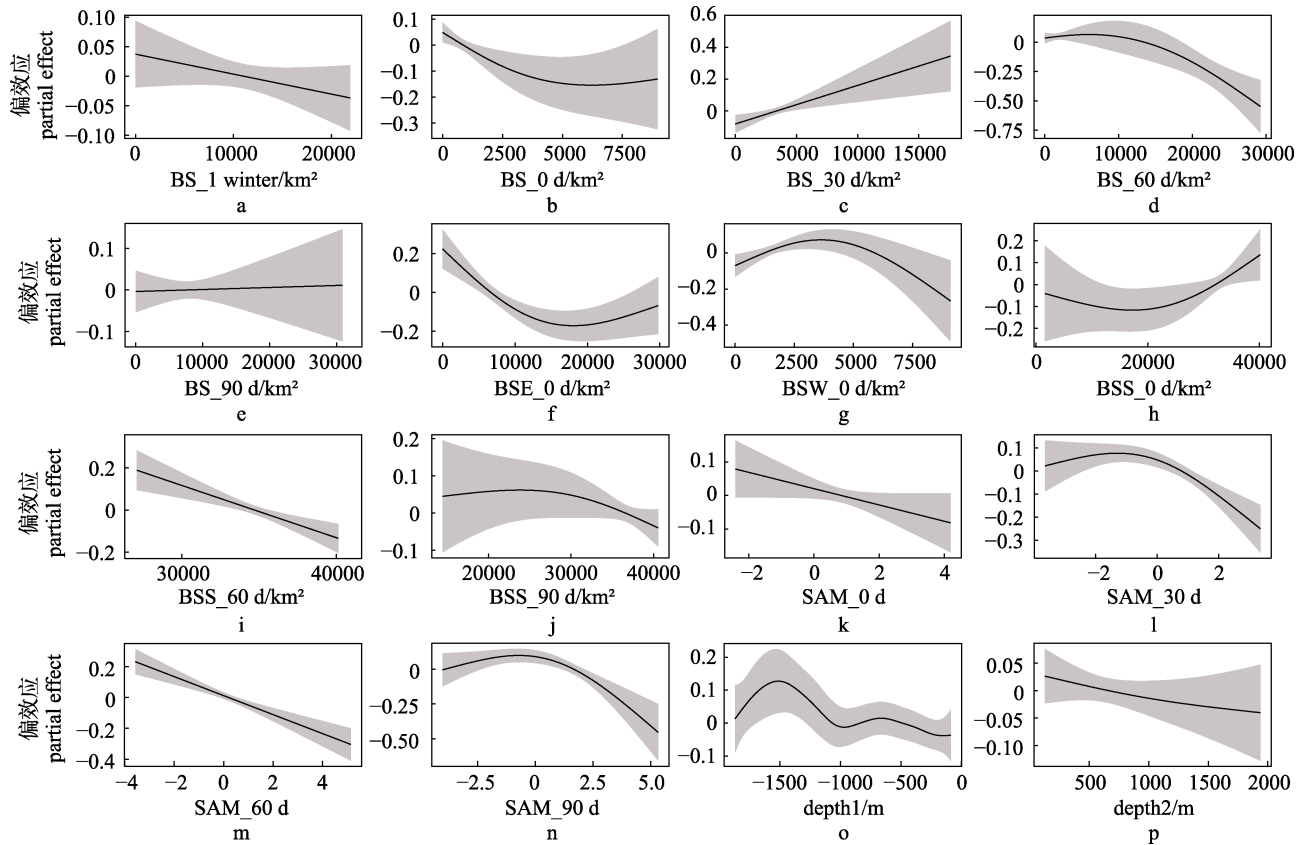


图 3 南极磷虾幼体平均体长 GAM 模型结果

BS_1 winter、BS_0 d、BS_30 d、BS_60 d、BS_90 d 为前一个冬季、采样当日、采样 30 日前、60 日前、90 日前 BS 的海冰面积; BSE_0 d 为采样当日 BS 东侧的海冰面积; BSW_0 d 为采样当日 BS 西侧的海冰面积; BSS_30 d、BSS_60 d、BSS_90 d 为 30 日前、60 日前、90 日前 BS 南侧的海冰面积; SAM_0 d、SAM_30 d、SAM_60 d、SAM_90 d 为采样当日、30 日前、60 日前、90 日前的 SAM 指数; depth1 为海底深度; depth2 为海底复杂度。

Fig. 3 The modelling results of GAM on average length of larval *Euphausia superba*

BS_1 winter, BS_0 d, BS_30 d, BS_60 d, and BS_90 d represent the sea ice area in the Bransfield Strait during the previous winter, at the sampling day, 30, 60, and 90 days before the sampling, respectively; BSE_0 d represents the sea ice area on the eastern side of the Bransfield Strait at the sampling day; BSW_0 d represents the sea ice area on the western side of the Bransfield Strait during the sampling day; BSS_30 d, BSS_60 d, and BSS_90 d indicate the sea ice area on the southern side of the Bransfield Strait at 30, 60, and 90 days before the sampling day, respectively; SAM_0 d, SAM_30 d, SAM_60 d, SAM_90 d represent the SAM index on the sampling day, 30 days, 60 days, and 90 days before sampling; depth1 represents the depth of the seafloor; depth2 represents the complexity of the seafloor.

2.3 雄性磷虾平均体长与环境变量之间的关系

雄性磷虾平均体长模型的偏差解释率为 62.3%, 且雄性磷虾平均体长仅受到 BS 海冰面积和 SAM 的滞后影响($P<0.05$; 图 4)。雄性磷虾平均体长与前一个冬季 BS 海冰面积显著相关($F=4.70$, $P<0.01$; 图 4a), 但变化趋势较为复杂。当前

一个冬季 BS 海冰面积约大于 18000 km² 时, 雄性磷虾平均体长随其增加而增大(图 4a)。雄性磷虾平均体长与 90 日前 BS 海冰面积呈显著负相关($F=8.31$, $P<0.001$; 图 4e)。雄性磷虾平均体长随着 30 日前 SAM 的增加先增大后减小($F=3.93$, $P<0.05$; 图 4j)。

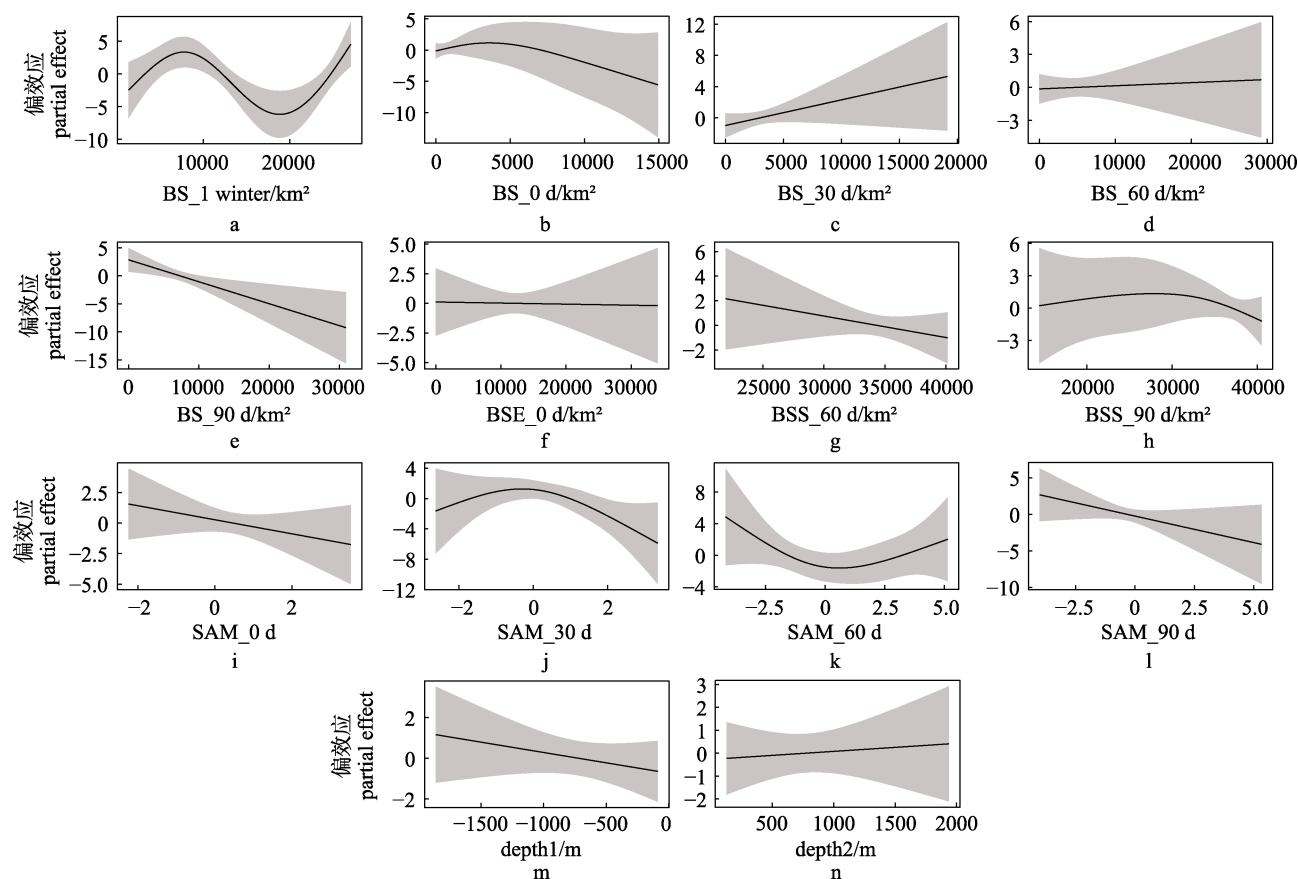


图 4 南极磷虾雄性平均体长 GAM 模型结果

BS_1 winter、BS_0 d、BS_30 d、BS_60 d、BS_90 d 为前一个冬季、采样当日、采样 30 日前、60 日前、90 日前 BS 的海冰面积；BSE_0 d 为采样当日 BS 东侧的海冰面积；BSW_0 d 为采样当日 BS 西侧的海冰面积；BSS_30 d、BSS_60 d、BSS_90 d 为 30 日前、60 日前、90 日前 BS 南侧的海冰面积；SAM_0 d、SAM_30 d、SAM_60 d、SAM_90 d 为采样当日、30 日前、60 日前、90 日前的 SAM 指数；depth1 为海底深度；depth2 为海底复杂度。

Fig. 4 The modelling results of GAM on average length of male *Euphausia superba*

BS_1 winter, BS_0 d, BS_30 d, BS_60 d, and BS_90 d represent the sea ice area in the Bransfield Strait during the previous winter, at the sampling day, 30, 60, and 90 days before the sampling, respectively; BSE_0 d represents the sea ice area on the eastern side of the Bransfield Strait at the sampling day; BSW_0 d represents the sea ice area on the western side of the Bransfield Strait during the sampling day; BSS_30 d, BSS_60 d, and BSS_90 d indicate the sea ice area on the southern side of the Bransfield Strait at 30, 60, and 90 days before the sampling day, respectively; SAM_0 d, SAM_30 d, SAM_60 d, SAM_90 d represent the SAM index on the sampling day, 30 days, 60 days, and 90 days before sampling; depth1 represents the depth of the seafloor; depth2 represents the complexity of the seafloor.

2.4 雌性磷虾平均体长与环境变量之间的关系

雌性磷虾平均体长模型的偏差解释率为 58.6%，模型结果显示仅有 BS 和 BSS 海冰面积对雌性磷虾平均体长的影响存在时滞效应 ($P < 0.05$; 图 5)。雌性磷虾的平均体长随着前一个冬季 BS 海冰面积的增加先减小后增大 ($F = 4.11$, $P < 0.01$; 图 5a); 与雄性类似, 当前一个冬季 BS 海冰面积约大于 18000 km² 时, 雌性磷虾平均体长随其增加而增大 (图 5a, 图 4a)。雌性磷虾的平均体长与 60 日前 BSS 海冰面积整体上呈负相关 ($F = 4.23$, $P < 0.01$; 图 5g)。

2.5 雌性磷虾占比与环境变量之间的关系

雌性磷虾占比模型的偏差解释率为 36.2%，模型结果显示仅有 BS 海冰面积和 SAM 对雌性磷虾占比的影响存在时滞效应 ($P < 0.05$; 图 6)。雌性磷虾占比随前一个冬季 BS 海冰面积的增加先呈现显著下降趋势, 后逐渐平缓 ($F = 4.42$, $P < 0.01$; 图 6a), 而与 4 个滞后时间 SAM 指数的相关关系各不相同, 其中, 磷虾雌性占比与采样当日的 SAM 呈显著正相关 ($F = 9.56$, $P < 0.01$; 图 6j), 与 90 日前的 SAM 呈显著负相关 ($F = 16.79$, $P < 0.001$; 图 6m), 随着 30 日前 SAM 的增加先增大后减小

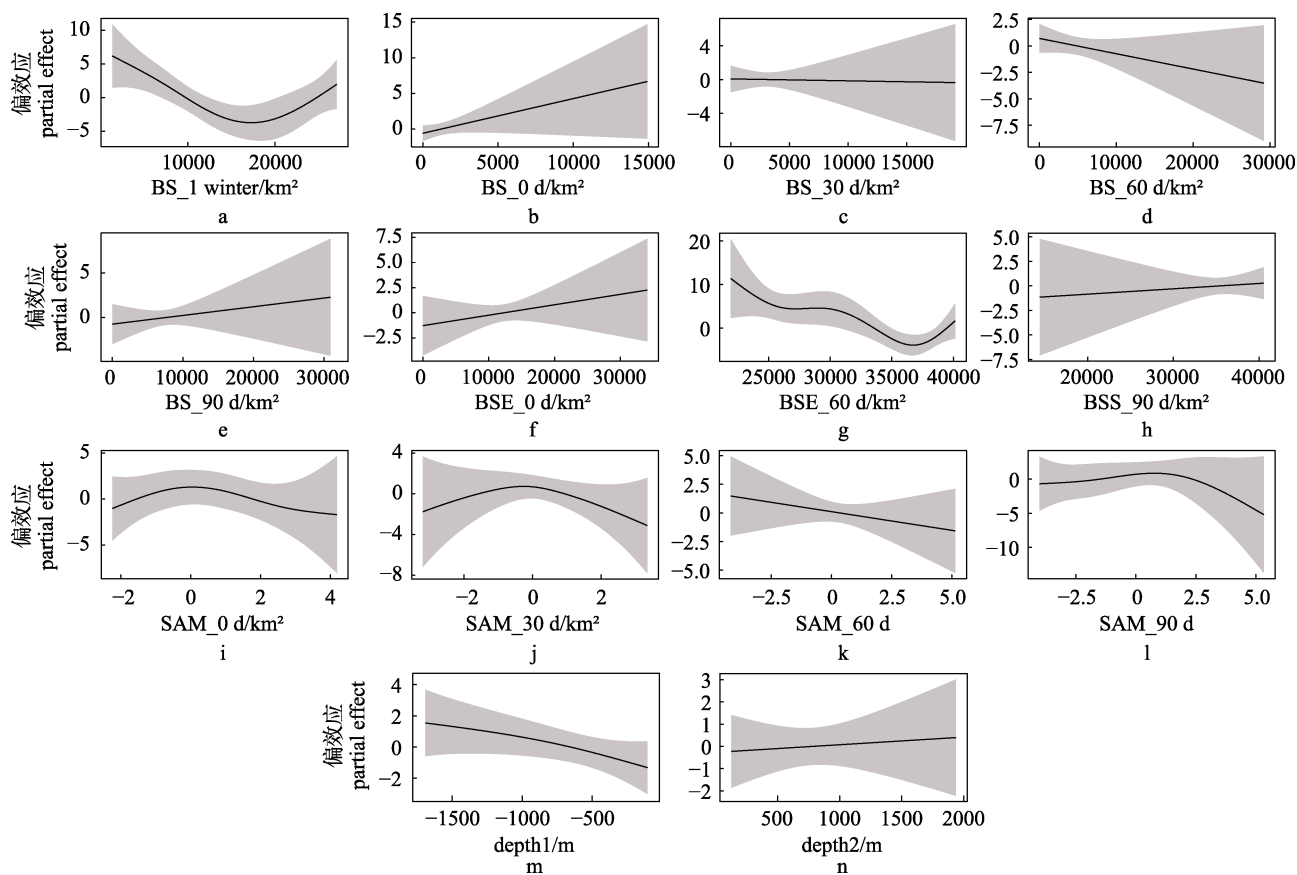


图 5 南极磷虾雌性平均体长 GAM 模型结果

BS_1 winter、BS_0 d、BS_30 d、BS_60 d、BS_90 d 为前一个冬季、采样当日、采样 30 日前、60 日前、90 日前 BS 的海冰面积; BSE_0 d 为采样当日 BS 东侧的海冰面积; BSW_0 d 为采样当日 BS 西侧的海冰面积; BSS_30 d、BSS_60 d、BSS_90 d 为 30 日前、60 日前、90 日前 BS 南侧的海冰面积; SAM_0 d、SAM_30 d、SAM_60 d、SAM_90 d 为采样当日、30 日前、60 日前、90 日前的 SAM 指数; depth1 为海底深度; depth2 为海底复杂度。

Fig. 5 The modelling results of GAM on average length of female *Euphausia superba*

BS_1 winter, BS_0 d, BS_30 d, BS_60 d, and BS_90 d represent the sea ice area in the Bransfield Strait during the previous winter, at the sampling day, 30, 60, and 90 days before the sampling, respectively; BSE_0 d represents the sea ice area on the eastern side of the Bransfield Strait at the sampling day; BSW_0 d represents the sea ice area on the western side of the Bransfield Strait during the sampling day; BSS_30 d, BSS_60 d, and BSS_90 d indicate the sea ice area on the southern side of the Bransfield Strait at 30, 60, and 90 days before the sampling day, respectively; SAM_0 d, SAM_30 d, SAM_60 d, SAM_90 d represent the SAM index on the sampling day, 30 days, 60 days, and 90 days before sampling; depth1 represents the depth of the seafloor; depth2 represents the complexity of the seafloor.

($F=5.25$, $P<0.05$; 图 6k), 随着 60 日前 SAM 的增加先减小后增大($F=4.33$, $P<0.01$; 图 6l)。

3 讨论

3.1 前一年冬季海冰面积对磷虾种群的影响

磷虾幼体能否成功越冬是决定磷虾种群规模的主要因素, 磷虾的高补充与前一个冬季海冰面积的高覆盖有关^[42]。本研究结果表明, BS 前一个冬季良好的海冰覆盖有利于来年磷虾的补充(图 2a), 这与已有的研究结果一致^[14,28]。南大洋冬季缺乏光照, 且食物匮乏^[43], 海冰可为体长较小且

游泳能力较弱的磷虾幼体提供食物和庇护所^[17], 有助于磷虾幼体成功越冬, 从而提高磷虾种群的补充量^[8], 这可能是海冰覆盖有利于来年磷虾补充的原因之一。

海冰对磷虾越冬期间生长发育的影响机制较为复杂。本研究结果显示, 雌性、雄性平均体长以及雌性占比均受到前一个冬季 BS 海冰面积的显著影响, 但其趋势并不一致。磷虾有其独特的越冬策略, 当冬季海冰覆盖范围不足时, 海冰无法提供足够的食物来源以支持磷虾成功越冬, 故越冬期间磷虾消耗春、夏季储存的大部分脂质^[17],

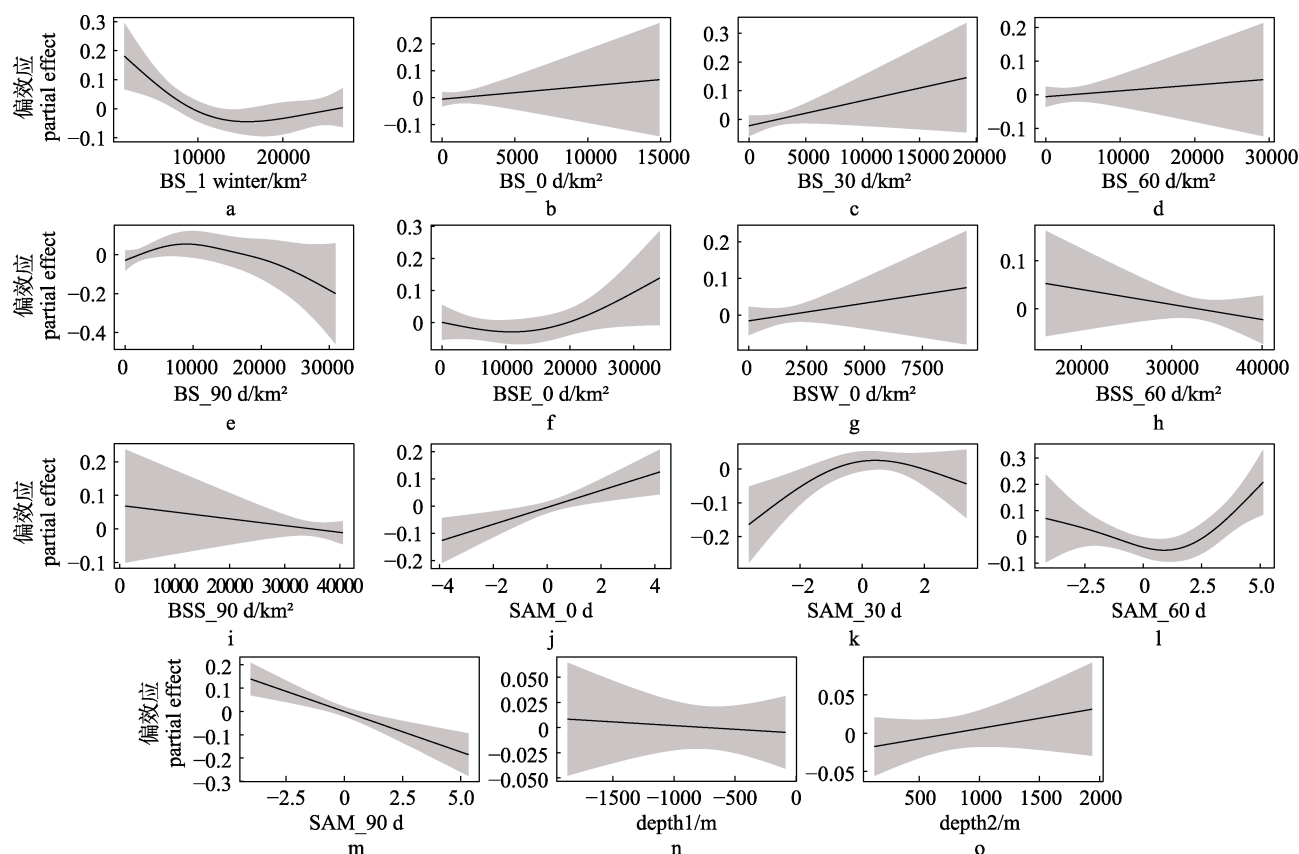


图 6 雌性南极磷虾占比 GAM 模型结果

BS_1 winter、BS_0 d、BS_30 d、BS_60 d、BS_90 d 为前一个冬季、采样当日、采样 30 日前、60 日前、90 日前 BS 的海冰面积；BSE_0 d 为采样当日 BS 东侧的海冰面积；BSW_0 d 为采样当日 BS 西侧的海冰面积；BSS_30 d、BSS_60 d、BSS_90 d 为 30 日前、60 日前、90 日前 BS 南侧的海冰面积；SAM_0 d、SAM_30 d、SAM_60 d、SAM_90 d 为采样当日、30 日前、60 日前、90 日前的 SAM 指数；depth1 为海底深度；depth2 为海底复杂度。

Fig. 6 The modelling results of GAM on ratio of females to *Euphausia superba* population

BS_1 winter, BS_0 d, BS_30 d, BS_60 d, and BS_90 d represent the sea ice area in the Bransfield Strait during the previous winter, at the sampling day, 30, 60, and 90 days before the sampling, respectively; BSE_0 d represents the sea ice area on the eastern side of the Bransfield Strait at the sampling day; BSW_0 d represents the sea ice area on the western side of the Bransfield Strait during the sampling day; BSS_30 d, BSS_60 d, and BSS_90 d indicate the sea ice area on the southern side of the Bransfield Strait at 30, 60, and 90 days before the sampling day, respectively; SAM_0 d, SAM_30 d, SAM_60 d, SAM_90 d represent the SAM index on the sampling day, 30 days, 60 days, and 90 days before sampling; depth1 represents the depth of the seafloor; depth2 represents the complexity of the seafloor.

同时，磷虾的生长缓慢^[16]，甚至体长短缩^[15]，磷虾的平均体长也可能会因此而减小。当 BS 冬季海冰覆盖范围较广时，越高的海冰覆盖范围代表着越丰富的食物来源，故此时海冰范围的增加有利于磷虾的生长发育。但冬季海冰能够提供提供的食物较为有限，所以这可能是导致本研究结果中“前一个冬季海冰与磷虾不同性别和雌性占比的相关关系趋势并不一致，以及存在非线性关系”的原因之一。另一方面，由于补充群体的体长较小，拉低了雌性、雄性磷虾体长的平均值^[23]。因此，雌性、雄性磷虾平均体长的减少可能意味着

更多补充群体的加入，这可能解释了前一个冬季海冰面积对雌性、雄性磷虾平均体长与补充指数影响的不一致。

海冰可将发育中的磷虾幼体与成体分开，减少个体发育对食物的竞争和同类相食现象的发生，从而提高了磷虾的存活率^[18]。游泳能力更强的大个体磷虾拥有更多的食物选择，比如海冰边缘的藻类、水体中以及海底的碎屑^[44]。在食物匮乏的冬季，相对于南乔治亚岛和拉扎列夫海来说，水深较浅的 BS 能够提供更多食物以帮助磷虾越冬，较浅的水深有利于更长时间的浮游植物供应，也

有利于磷虾获得底栖食物来源^[29]。磷虾补充指数与海底复杂度呈显著的负相关关系,说明磷虾补充群体可能更倾向于在海底地形相对平坦的区域聚集,如 BS 南侧较为平坦的陆架水域。除了地形本身对磷虾集群分布的影响外,BS 北部存在巨大海沟,使得海峡内海底复杂度差异较大,且 BS 北部海沟处存在流速较高的西边界流,可能不利于小个体磷虾停留,这可能也导致该海域磷虾补充指数较低^[45]。

3.2 威德尔海海冰面积对磷虾种群的影响

BS 水文环境十分复杂,主要受来自海峡西侧温暖的 ACC 和海峡东侧寒冷的威德尔海影响。BS 内的磷虾较有可能来自于海峡西侧(即由别林斯高晋海输送)和海峡南侧的陆架海域(即威德尔海西北部的陆架海域输送)^[8]。考虑到磷虾输送需要一定的时间以及海峡周围海域对海峡内水文环境的影响也存在一定的滞后,因而本研究划分了包括 BS 在内的 4 个海域,并采用了不同滞后时间的海冰面积进行研究。磷虾幼体平均体长与不同滞后时间 4 个海域的海冰面积均显著相关(图 3),但趋势并不相同,且只与海峡内和 BSS 海域存在滞后相关。海峡内海冰面积对磷虾生长的影响滞后了 30~60 d (图 3a~c),可能是因为海峡内海冰变化影响本地产卵场磷虾幼体的生长,其对磷虾生长的影响通过 30~60 d 的累加最终变得显著。而磷虾幼体平均体长与 30 d 前海峡内海冰面积呈显著的正相关关系可能是因为良好的海冰覆盖降低了磷虾幼体被捕食的风险,并为其提供了丰富的食物来源,有利于其生长发育^[7]。

本研究结果显示,磷虾幼体、雄性磷虾平均体长与 BSS 海域海冰面积存在不同滞后时间的显著关系,且主要为负相关,而磷虾补充指数与 BSS 海域海冰面积整体上为正相关。BSS 海冰面积对 BS 磷虾补充指数的影响滞后了 30~60 d (图 2a~c),对 BS 磷虾生长的影响滞后了 60~90 d (图 3a~c,图 5a~c)。究其原因,可能是因为威德尔海海冰融化导致海水中的藻类和营养物质增加,从而促进了威德尔海磷虾种群的生长,生长良好的磷虾经历了一定时间被输送到 BS 内,从而导致

威德尔海海冰覆盖范围的变化显著影响到海峡内雌性、雄性磷虾平均体长和补充指数。由于气温升高等原因冰架开始融化,威德尔西北侧冰架上裂解下来的部分冰山 3 个月内随海流移动到 BS 内^[36]。在威德尔海磷虾产卵场孵化的磷虾仔体和磷虾幼体可能随着裂解的冰山一起被输送到 BS,裂解的冰山可以为磷虾提供食物来源与庇护所^[7],另外,冰山的移动可以帮助磷虾减少因游泳而产生的能量损耗^[36]。因此,威德尔海的海冰面积愈小,即有可能由于温度上升的关系导致威德尔海裂解的冰山愈多,越有利于磷虾幼体被输送到 BS。再者,冰山、浮冰以及海流可以将威德尔海的藻类和营养物质输送到 BS 内^[46],从而提高海峡内生产力,为磷虾提供了丰富的食物来源,有利于海峡内磷虾的生长发育。综上,无论是磷虾的输送,还是营养物质的输送,均解释了 BS 磷虾平均体长与两三个月前威德尔海海冰范围的显著负相关。

3.3 磷虾种群对 SAM 的响应

过去几十年来,SAM 表现出前所未有的积极性,对整个南半球的气候产生了影响^[47]。正相位的 SAM 指数导致南极半岛西侧水域上空的西风增强^[48],海峡内上升流增强,上升流带来了底层的营养盐以及温暖的海水^[49],有利于磷虾幼体的聚集,从而导致磷虾补充指数随着 SAM 的增大而上升。磷虾雌性占比与 4 个滞后时间的 SAM 指数均呈显著的相关关系,说明 SAM 指数对磷虾雌性占比具有重要影响,但其趋势却并不相同,这表示雌性磷虾占比与不同滞后时间的 SAM 指数的关系可能十分复杂。

SAM 正相位带来的影响不仅包括上升流增强,还包括来自威德尔海的海水近海平流增加^[49],暖水的上升与冷水输送的减缓不利于秋、冬季海冰的生成。冬季,海冰的减少意味着磷虾幼体的栖息地减少,会导致磷虾补充指数降低。而本研究结果显示,磷虾补充指数与当日和 60 日前 SAM 指数呈显著的正相关关系,这与前人研究得到的 SAM 正相位不利于磷虾幼体的生存^[18]以及降低了磷虾幼体密度^[23]的结果相反。

造成上述差异的原因可能源于 BS 内磷虾种群来源的区域差异。BS 的一部分磷虾可能是由威德尔海输送^[8]；威德尔海具有大面积的冰架，与南极半岛西侧、北侧海域相比，威德尔海的水温较低。由于磷虾的生长、繁殖需要适宜的温度范围，过低或过高的温度均有可能对磷虾的生长、繁殖造成负面影响^[50-51]；因此，由于威德尔海水温度较低，正相位的 SAM 所导致的威德尔海水温升高可能有利于磷虾种群发育，而南极半岛西侧海域原本就具有适于磷虾栖息的海水温度，海水温度升高则可能不利于磷虾种群的繁衍。另一个原因可能是 BS 的水文环境十分复杂所致。即使 SAM 增强了西风以及减少了海峡内的海冰覆盖范围，海峡内仍可以通过环流输送得到来自威德尔海的浮冰以及营养物质的补充；因此，SAM 指数对海峡内磷虾的影响可能与周围海域不同。除此之外，正相位的 SAM 导致海冰减少，大分子的硅藻数量随之减少^[52]，从而影响了大个体磷虾的摄食效率^[53]，且温度升高会使磷虾生长率变慢^[54]，这造成小体长磷虾变多，大体长磷虾变少^[55]，并进一步导致磷虾平均体长随 SAM 指数的增大而降低。虽然有研究表明，在模型中同时考虑 ENSO 与 SAM 时，磷虾与 ENSO 的显著时滞效应消失^[23]，但由于南极半岛最北端的浮游植物、磷虾补充量受到 ENSO 驱动的南极绕极流南锋位置变化的调控^[56]；因此，ENSO 对于磷虾的潜在影响不容忽视。

4 结论

本文研究了 BS 内、东侧、西侧以及南侧 4 个区域不同滞后时间的海冰面积、不同滞后时间的 SAM 指数以及海底复杂度对磷虾补充指数、磷虾幼体平均体长、雌性磷虾平均体长、雄性磷虾平均体长以及雌性占比的影响。研究发现，前一个冬季 BS 海冰面积的增加促进补充指数的升高，但对于磷虾平均体长的影响较为复杂，在适宜的海冰面积时才会使磷虾的平均体长增加。除了海峡内海冰面积外，海峡内幼体、雄性磷虾平均体长主要受威德尔海西北部海域海冰面积影响。磷虾平均体长与海冰面积和 SAM 指数以及

其他气候因素的复杂关系，需要进一步展开研究，以期更好地了解 BS 内磷虾对于本地和周围海域海冰变化以及气候变化的响应。

致谢：由衷感谢英国南极调查局(BAS)整合并提供相关数据，也十分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。

参考文献：

- [1] González-Herrero S, Barriopedro D, Trigo R M, et al. Climate warming amplified the 2020 record-breaking heatwave in the Antarctic Peninsula[J]. Communications Earth & Environment, 2022, 3(1): Article No.122.
- [2] Thorpe S E, Heywood K J, Brandon M A, et al. Variability of the southern Antarctic Circumpolar Current front north of South Georgia[J]. Journal of Marine Systems, 2002, 37(1-3): 87-105.
- [3] Hobbs W R, Massom R, Stammerjohn S, et al. A review of recent changes in Southern Ocean Sea ice, their drivers and forcings[J]. Global and Planetary Change, 2016, 143: 228-250.
- [4] Holland P R. The seasonality of Antarctic Sea ice trends[J]. Geophysical Research Letters, 2014, 41(12): 4230-4237.
- [5] Stammerjohn S, Maksym T, Heil P, et al. The influence of winds, sea-surface temperature and precipitation anomalies on Antarctic regional sea-ice conditions during IPY 2007[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2011, 58(9-10): 999-1018.
- [6] Zhang C, Li S L. Causes of the record-low Antarctic Sea-ice in austral summer 2022[J]. Atmospheric and Oceanic Science Letters, 2023, 16(6): 100353.
- [7] David C L, Schaafsma F L, van Franeker J A, et al. Sea-ice habitat minimizes grazing impact and predation risk for larval Antarctic krill[J]. Polar Biology, 2021, 44(6): 1175-1193.
- [8] Ding B, Zhu G P, Zhang H T. Spatial-temporal variation in population structure of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the Scotia Sea, Antarctic in 2016[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(8): 2763-2770. [丁博, 朱国平, 张海亭. 2016 年南极斯科舍海南极大磷虾种群结构的时空变化[J]. 应用生态学报, 2018, 29(8): 2763-2770.]
- [9] Siegel V. Distribution and population dynamics of *Euphausia superba*: Summary of recent findings[J]. Polar Biology, 2005, 29(1): 1-22.
- [10] Liu H, Zhu G P. Spatio-temporal distribution pattern and scale of density distribution for Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the Antarctic Peninsula[J]. Journal of Fisheries

- of China, 2022, 46(12): 2306-2314. [刘慧, 朱国平. 南极半岛海域南极磷虾资源时空分布格局及尺度研究[J]. 水产学报, 2022, 46(12): 2306-2314.]
- [11] Steinke K B, Bernard K S, Ross R M, et al. Environmental drivers of the physiological condition of mature female Antarctic krill during the spawning season: Implications for krill recruitment[J]. Marine Ecology Progress Series, 2021, 669: 65-82.
- [12] Hewitt R P, Demer D A, Emery J H. An 8-year cycle in krill biomass density inferred from acoustic surveys conducted in the vicinity of the South Shetland Islands during the austral summers of 1991-1992 through 2001-2002[J]. Aquatic Living Resources, 2003, 16(3): 205-213.
- [13] Kohlbach D, Lange B A, Schaafsma F L, et al. Ice algae-produced carbon is critical for overwintering of Antarctic krill *Euphausia superba*[J]. Frontiers in Marine Science, 2017, 4: 310.
- [14] 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.
- [15] Ross R, Quetin L B. Ecological physiology of larval Euphausiids, *Euphausia superba* (Euphausiacea)[J]. Mem. Queensl. Mus., 1991, 31: 321-333.
- [16] Daly K L. Overwintering development, growth, and feeding of larval *Euphausia superba* in the Antarctic marginal ice zone[J]. Limnology and Oceanography, 1990, 35(7): 1564-1576.
- [17] Hagen W, van Vleet E S, Kattner G. Seasonal lipid storage as overwintering strategy of Antarctic krill[J]. Marine Ecology Progress Series, 1996, 134: 85-89.
- [18] 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): Article No.28.
- [19] Thorpe S E, Tarling G A, Murphy E J. Circumpolar patterns in Antarctic krill larval recruitment: An environmentally driven model[J]. Marine Ecology Progress Series, 2019, 613: 77-96.
- [20] Chen X Z, Zhu G P. Habitat of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the Bransfield Strait based on ensembled species distribution model[J]. Journal of Fisheries of China, 2022, 46(3): 390-401. [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.]
- [21] Zhu Y H, Zhuo M T, Zhu G P, et al. Impact of sea ice and wind field on the suitability of conventional krill fishing operation in the Bransfield Strait, Antarctica[J]. Journal of Fisheries of China, 2022, 46(3): 379-389. [朱宇航, 卓梦婷, 朱国平, 等. 海冰与风场对布兰斯菲尔德海峡磷虾渔场作业适宜性的影响[J]. 水产学报, 2022, 46(3): 379-389.]
- [22] Stammerjohn S E, Martinson D G, Smith R C, et al. Sea ice in the western Antarctic Peninsula region: Spatio-temporal variability from ecological and climate change perspectives[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2008, 55(18-19): 2041-2058.
- [23] 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.
- [24] Veit-Köhler G, Durst S, Schuckenbrock J, et al. Oceanographic and topographic conditions structure benthic meiofauna communities in the Weddell Sea, Bransfield Strait and Drake Passage (Antarctic)[J]. Progress in Oceanography, 2018, 162: 240-256.
- [25] Loeb V J, Hofmann E E, Klinck J M, et al. ENSO and variability of the Antarctic Peninsula pelagic marine ecosystem[J]. Antarctic Science, 2009, 21(2): 135-148.
- [26] Turner J, Hosking J S, Bracegirdle T J, et al. Recent changes in Antarctic Sea Ice[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences, 2015, 373(2045): 20140163.
- [27] Morozov E G. Currents in Bransfield Strait[J]. Doklady Earth Sciences, 2007, 415(6): 984-986.
- [28] Ichii T, Igarashi H, Mori M, et al. Impact of the climate regime shift around 2000 on recruitment of Antarctic krill at the Antarctic Peninsula and South Georgia[J]. Progress in Oceanography, 2023, 213: 103020.
- [29] Schmidt K, Atkinson A, Pond D W, et al. Feeding and overwintering of Antarctic krill across its major habitats: The role of sea ice cover, water depth, and phytoplankton abundance[J]. Limnology and Oceanography, 2014, 59(1): 17-36.
- [30] Loeb V J, Santora J A. Climate variability and spatiotemporal dynamics of five Southern Ocean krill species[J]. Progress in Oceanography, 2015, 134: 93-122.
- [31] Kinzey D, Watters G, Reiss C S. Effects of recruitment variability and natural mortality on generalised yield model projections and the CCAMLR decision rules for Antarctic krill[J]. CCAMLR Science, 2013, 20: 81-96.
- [32] Gallagher K L, Dinniman M S, Lynch H J. Quantifying Antarctic krill connectivity across the West Antarctic Peninsula and its role in large-scale *Pygoscelis* penguin population dynamics[J]. Scientific Reports, 2023, 13: 12072.
- [33] Reiss C S, Hinke J T, Watters G M. Demographic and maturity patterns of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in an overwintering hotspot[J]. Polar Biology, 2020, 43(9): 1553-1563.

- 1233-1245.
- [34] Gao Y S, Yang L J, Liu H W, et al. Positive Atlantic Multidecadal Oscillation has driven poleward redistribution of the West Antarctic Peninsula biota through a food-chain mechanism[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 881: 163373.
- [35] Zhang Z R, Hofmann E E, Dinniman M S, et al. Linkage of the physical environments in the northern Antarctic Peninsula region to the Southern Annular Mode and the implications for the phytoplankton production[J]. *Progress in Oceanography*, 2020, 188: 102416.
- [36] Collares L L, Mata M M, Kerr R, et al. Iceberg drift and ocean circulation in the northwestern Weddell Sea, *Antarctica*[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2018, 149: 10-24.
- [37] Chen Z, Liu H, Zhu G P. The effects of environmental variables on hotspots of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the Bransfield Strait during autumn[J]. *Polar Science*, 2023, 37: 100948.
- [38] Guisan A, Edwards Jr T C, Hastie T. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: Setting the scene[J]. *Ecological Modelling*, 2002, 157(2-3): 89-100.
- [39] Fildes R. Conditioning diagnostics: Collinearity and weak data in regression[J]. *Journal of the Operational Research Society*, 1993, 44(1): 88-89.
- [40] Zhu G P. Effects of temporal and environmental factors on the fishing ground of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the northern Antarctic Peninsula based on generalized additive model[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2012, 36(12): 1863-1871. [朱国平. 基于广义可加模型研究时间和环境因子对南极半岛北部南极磷虾渔场的影响[J]. *水产学报*, 2012, 36(12): 1863-1871.]
- [41] Hartig F. DHARMA-residual diagnostics for HierARchical models[EB/OL]. <http://florianhartig.github.io/DHARMA/>.
- [42] Halbach L. Feeding activity of larval and juvenile Antarctic krill *Euphausia superba* in open water, the marginal ice zone and pack ice region in late winter in the Scotia Sea and the northern Weddell Sea[D]. Marburg: Philipps-Universität Marburg, 2015: 1-50.
- [43] Atkinson A, Meyer B, Stuöbing D, et al. Feeding and energy budgets of Antarctic krill *Euphausia superba* at the onset of winter — II. Juveniles and adults[J]. *Limnology and Oceanography*, 2002, 47(4): 953-966.
- [44] Meyer B, Auerswald L, Siegel V, et al. Seasonal variation in body composition, metabolic activity, feeding, and growth of adult krill *Euphausia superba* in the Lazarev Sea[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2010, 398: 1-18.
- [45] Zhou M, Niiler P P, Zhu Y W, et al. The western boundary current in the Bransfield Strait, *Antarctica*[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2006, 53(7): 1244-1252.
- [46] Schmidt K, Atkinson A, Venables H J, et al. Early spawning of Antarctic krill in the Scotia Sea is fuelled by “superfluous” feeding on non-ice associated phytoplankton blooms[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2012, 59-60: 159-172.
- [47] Fogt R L, Marshall G J. The Southern Annular Mode: Variability, trends, and climate impacts across the Southern Hemisphere[J]. *WIREs Climate Change*, 2020, 11(4): e652.
- [48] Marshall G J. Trends in the southern annular mode from observations and reanalyses[J]. *Journal of Climate*, 2003, 16(24): 4134-4143.
- [49] Wang X, Moffat C, Dinniman M S, et al. Variability and dynamics of along-shore exchange on the West Antarctic Peninsula (WAP) continental shelf[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2022, 127(2): e2021JC017645.
- [50] Constable A J, Kawaguchi S. Modelling growth and reproduction of Antarctic krill, *Euphausia superba*, based on temperature, food and resource allocation amongst life history functions[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2018, 75(2): 738-750.
- [51] Tarling G A. Routine metabolism of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in South Georgia waters: Absence of metabolic compensation at its range edge[J]. *Marine Biology*, 2020, 167(8): Article No.108.
- [52] Moline M A, Claustre H, Frazer T K, et al. Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend[J]. *Global Change Biology*, 2004, 10(12): 1973-1980.
- [53] Ikeda T, Dixon P. The influence of feeding on the metabolic activity of Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana)[J]. *Polar Biology*, 1984, 3(1): 1-9.
- [54] Virtue P, Kawaguchi S, McIvor J, et al. Krill growth and condition in Western Indian Ocean sector of the Southern Ocean 30°-80° E in austral summer 2006[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2010, 57(9-10): 948-955.
- [55] Atkinson A, Hill S L, Reiss C S, et al. Stepping stones towards Antarctica: Switch to southern spawning grounds explains an abrupt range shift in krill[J]. *Global Change Biology*, 2022, 28(4): 1359-1375.
- [56] Saba G K, Fraser W R, Saba V S, et al. Winter and spring controls on the summer food web of the coastal West Antarctic Peninsula[J]. *Nature Communications*, 2014, 5(1): Article No.4318.

Effects of sea ice and Southern Annular Mode on the length-based index of the Antarctic krill (*Euphausia superba*) population in the Bransfield Strait, Antarctic

DONG Yafei^{1, 2, 3}, LIU Hui^{1, 2, 3}, 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 Centre for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China

Abstract: Antarctic krill (*Euphausia superba*) is a keystone species in the Southern Ocean ecosystem, and its physiological processes across all life history stages are closely related to sea ice dynamics. The rapid warming of the Antarctic Peninsula and the southward shift in krill distribution range have garnered attention regarding the response of Antarctic krill to sea ice dynamics. The population structure of the Antarctic krill affects the Southern Ocean ecosystem at multiple trophic levels. Achieving a thorough understanding of the Antarctic krill population structure necessitates additional understanding of the replenishment, growth, and reproduction of this species. In this study, we used an open-access database to calculate five indices that reflect the population structure of Antarctic krill in the Bransfield Strait, that is, recruitment index, average length of larval, female, and male individuals in the population, and the ratio of females in the population, and developed a generalized additive model to analyze the effects of sea ice area within the Bransfield Strait and the other three areas adjacent to the Bransfield Strait, water depth, seafloor complexity, and daily index of the southern annular mode (SAM) on krill population dynamics. Since changes in sea ice and SAM have delayed impacts on Antarctic krill, this study proposes lag times of 0, 30, 60, and 90 d for both sea ice dynamics in the four areas and SAM. The results indicate that the increased sea ice area in the Bransfield Strait in the winter of the previous year promoted an increase in the recruitment index. Furthermore, aside from the sea ice area in the Strait, the Weddell Sea predominantly influenced the average lengths of juvenile and male Antarctic krill in the Bransfield Strait. The impact of sea ice area may be due to the fact that the Antarctic krill population in Bransfield Strait originates from the northwest Weddell Sea. The average length of male krill and krill juveniles exhibited a significant negative correlation with the sea ice area in the northwest Weddell Sea 60 d prior. This demonstrates the complexity of the influence of sea ice on average Antarctic krill length. The correlation between the Antarctic krill recruitment index and SAM was significantly positive on both the current day and 60 d prior. This finding contradicts previous studies that suggested that the positive effect of SAM was detrimental to Antarctic krill juvenile survival and resulted in a reduced density of Antarctic krill juveniles. This may be because positive SAM enhances upwelling and increases productivity, providing more food for juvenile Antarctic krill, leading to an increase in the recruitment index. Another possibility is that the effect of SAM on krill is regionally variable. As seafloor complexity increased, the Antarctic krill recruitment index decreased significantly. This may be because complex water depths imply a complex hydrological environment that is not conducive to the survival of Antarctic krill with poor swimming abilities. The influence of sea ice and circulation in the northwest Weddell Sea on Antarctic krill in the Bransfield Strait and the complex relationship between Antarctic krill and SAM require further study to better understand the effects of sea ice changes on Antarctic krill in the local and surrounding waters of the Bransfield Strait and its response to climate change.

Key words: *Euphausia superba*; sea ice; southern annular mode; temporal lagged effect; generalized additive model

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