

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2021-0067

南极磷虾胃含物分析进展及其在食性研究中的应用

薛梅^{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. 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(*Euphausia superba* Dana)丰富的生物量和所处食物网中的重要地位使之成为南极生态系统中的关键物种, 其生态作用和摄食活动越来越受到重视。南极磷虾是典型的植食性浮游动物, 同时也具有一定的杂食性, 其摄食对象会因所在海域优势浮游植物种类不同而有所差异, 有着作为浮游植物自然采样器的潜力。有关南极磷虾胃含物研究已有较长的历史, 但研究内容存在着显著的时空异质性, 研究区域极为零散, 且环南极分布不均。随着食性研究领域新兴方法的应用, 胃含物分析因方法费时、劳动密集, 且需高水平的专业知识和经验, 近年来缺乏及时且必要的研究。但作为一种检验南极磷虾短期内摄食的直接手段, 将胃含物分析这种传统的食性研究方法与脂质生物标记物、稳定同位素、聚合酶链反应(PCR)等新兴方法相结合, 可以突破单种方法的局限性, 并为后续开展相关研究提供更为准确且全面的摄食生态学信息。本研究从南极磷虾胃含物研究现状、研究方法与应用、胃含物主要组成及季节、海区、个体差异等方面进行总结和归纳, 并进一步探讨了南极磷虾作为南大洋浮游植物采集器的潜力, 为之后研究南极海洋生态系统营养动力学提供科学依据。

关键词: 南极磷虾; 胃含物分析; 藻类; 摄食; 自然采样器

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2021)09-1238-13

南极磷虾(*Euphausia superba* Dana 1850)俗称南极磷虾(以下简称磷虾), 为南极特有的物种, 是磷虾目下 86 种专属海洋物种中体型最大的一种, 栖息在极锋(polar front)以南且生物与物理特征变化明显的陆坡和深海水域^[1]。磷虾不仅是一个数量极为丰富的物种, 也是整个南极生态系统和食物网的关键物种^[2]。作为海洋生物泵的主要驱动者之一, 磷虾在海洋生物地球化学循环中起着重要的作用^[3]。在南大洋生态系统中, 磷虾起着承上启下的重要作用, 是初级生产向高营养层次传递的枢纽; 因此, 其种群的变动将对顶层营养者, 如鱼类、海豹、鲸类、企鹅等产生巨大的影响^[4]。

随着简化食物网概念^[5]被广泛接受, 食物网中关键物种的生态作用也越来越受到重视。磷虾的主要摄食对象为浮游植物, 它的盛衰直接影响着磷虾的资源量变动。作为海洋生态系统的基础^[6]和海洋及全球生态环境中最重要的初级生产者之一, 浮游植物激活了海洋食物链。此外, 浮游植物还参与生物元素, 如碳、氮和磷的生物地球化学循环。磷虾在食物网中的营养作用取决于其营养水平, 即摄食对象(定性信息)及其比例(定量信息), 由此可进一步了解生态系统能量通量的基本信息^[7-8]。因此, 分析磷虾食物组成成分对于研究其丰度及在南大洋生态系统中的作用有着重要的意义。

收稿日期: 2021-02-23; 修订日期: 2021-04-02.

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

作者简介: 薛梅(1996-), 女, 硕士研究生, 研究方向为摄食生态学. E-mail: mei_xue@foxmail.com

通信作者: 朱国平, 教授, 博士生导师, 研究方向为生物海洋学与极地生物学. E-mail: gpzhu@shou.edu.cn

通常来说, 营养水平的评估可基于视觉识别^[9-10]和 DNA 技术^[11-12]直接分析消费者胃含物的消化性状含量, 以及间接方法, 如脂质生物标记物^[13]和稳定同位素分析^[14]。其中, 胃含物分析法是最常见的传统食性分析方法, 该方法通过消费者胃或消化道内未被消化的食物确定生物的食性。与脂质生物标记法、稳定同位素分析和化合物特定同位素分析一样, 胃含物分析在生物个体、种群和群落等层面提供生物的摄食信息, 揭示种内和种间关系^[15-17], 帮助理解食物网对时空变化和人类影响的动态响应^[8,18-20]。根据研究目的, 用于确定和量化摄入食物的胃含物分析方法非常多样, 包括由确定摄食行为到分析特定食物的摄食分布和平衡, 以及评估种间和生态系统水平等多尺度分析。胃含物分析直接提供关于摄入食物的信息, 而脂质生物标记和稳定同位素则提供了食物同化的信息。该方法不仅涉及胃(肠道)的分析, 还可以包括消化性状各部分的内容, 代表了评估生物短期摄食最实用的方法。然而, 每一种方法在物种分析、取样程序、实验室分析、数据分辨率、时间覆盖和结果解释等方面均有着其局限性。这些方法的结合, 包括传统的胃含物分析, 则可以超越相关局限性, 提高对生物摄食评估的可靠性。近年来, 脂质生物标记物和稳定同位素等新兴方法在磷虾食性研究领域引起了广泛的关注^[21-23], 而胃含物分析因其方法费时、劳动密集, 且需要丰富的专业知识, 缺乏及时且必要的关注, 研究进展较为缓慢。更为重要的是, 现有采用的脂肪酸生物标记以及稳定同位素分析法在磷虾食性分析中一个较大的障碍便是摄食对象种类的准确判定。近年来, 极为有限的胃含物研究也极大地阻碍了这种校准过程。此外, 鉴于磷虾特殊的摄食选择性, 胃含物分析结果不仅直观反映其在食物网中的营养关系, 还可以根据个体大小、采样时间及区域上的摄食对象共性将其作为一些特定浮游植物种类的自然采样器。朱国平等^[24]曾总结了磷虾的摄食生态学, 但该研究更关注磷虾的摄食方式、选食机制以及摄食率。为了更为全面地了解磷虾的食性, 包括食物组成及其时空变化与个体差异, 本研究通过对磷虾胃含物的研究方

法、胃含物种类及其时空分布进行总结和归纳, 探讨了磷虾作为浮游植物自然采样器的潜力, 为之后通过多种途径的整合分析开展海洋生态系统营养动力学研究提供基础信息。

1 研究方法与应用

1.1 胃含物分析法

胃含物分析法为最常见的传统食性分析方法, 至今仍广泛应用。该方法通过对生物个体消化道、胃中的饵料生物进行种类鉴定、计数、称重等以进行后续食性的定量分析^[25]。食物来源鉴定是营养生态学研究的基础, 需要对摄食对象的分类学和生态学有较为丰富的认知。传统的视觉识别针对不同的分类水平, 在定性方面提供营养生态学的直接信息, 在定量方面测量不同消费食物的数量、重量、体积和大小等^[26]。

视觉识别是一项艰巨的任务, 也是一项耗时的工作, 需谨慎开展^[27]。由于胃含物中的食物经常破碎或被消化、软化、液化, 视觉识别尤为困难, 甚至不可能。这些食物的完整性取决于: (1) 消费者采用的捕食策略(例如, 吞食整个摄食对象或切成较小的碎片)^[28]; (2) 消费者的代谢和消化特征^[29]; (3) 食物对消化作用的抵抗力^[30-31]。取样过程中, 食物的完整性会受到采用工具和取样技术的影响^[32-33]。此外, 它还会受到摄食、消费者死亡、胃含物固定时间以及用于保存胃含物的化学固定剂的影响^[34-36]。为了克服这些局限性, 基于 DNA 的技术提供了高分辨率分类学的方法, 其对稀有的、软化的、高度消化的目标具有敏感性, 且多用于较难被其他方法识别的胃含物^[37]。

近年来, 浮游植物的自动识别引起了广泛的关注。FlowCam^[38]是一个用于浮游植物细胞自动分析和分类的智能系统, 它可以同时测量每个单元的多个参数, 并根据其特性进行分类。该系统包含 24 个不同类别的 10819 个浮游植物显微图像。PMID2019 数据集不但可以用来评估最先进的浮游植物检测算法在显微图像上的性能, 而且特别有利于浮游植物显微视觉技术的未来发展。海洋生物学家可以使用 PMID2019 训练一个检测模型, 用于自动计数、检测和分类浮游植物^[39]。

1.2 胃含物分析法在磷虾摄食上的应用

1.2.1 视觉鉴定 在显微镜下对新捕获磷虾胃中的食物进行鉴别和测量,通过食物的尺寸测量和体积计算粗略估计磷虾摄食中主要食物种类的相对重要性。Barkley^[40]发现,夏季磷虾胃中含有大量的硅藻,摄食物种主要分为以下几类:脆杆藻属(*Fragilaria* spp.)、圆筛藻属(*Coscinodiscus* spp.)、放线菌属(*Actinomyces* spp.)、星脐藻属(*Asteromphalus* spp.)、盒形藻属(*Biddulphia* spp.)。而 Hopkins 等^[41]发现秋季、冬季和春季磷虾的胃中经常出现原生动物[鞭毛虫(Flagellates)、砂壳纤毛虫(Tintinnids)、有孔虫(Foraminifera)、放射虫(Radiolaria)、太阳虫(Heliozoa)]和后生动物[桡足类(Copepods)、腔肠动物(Coelenterata)]。此方法仅限于鉴别含有固体残留物的食物,如硅藻、甲藻外壳、砂壳纤毛虫、有孔虫、桡足类、腔肠动物、成岩颗粒,无法鉴别外壳软或较小的食物,如无鞘的原生动物、细菌。此外,固体物质的部分消化和浸渍也会影响物种识别。

1.2.2 分子鉴定 利用聚合酶链反应(PCR)对新捕获磷虾胃中的食物进行 DNA 鉴定。该方法可以鉴定软且尺寸较小的食物。理论上,所有食物种类均可根据物种级别进行识别,但该方法必须依赖于完整的核苷酸数据库,且无法得知食物尺寸大小,DNA 的快速消解也会对定量估计产生限制。

1.2.3 免疫化学分析 利用酶联免疫吸附实验(ELISA)检测新捕获磷虾的胃提取物对特定目标的抗血清活性,但需要额外的实验室实验校准胃提取物中已知目标比例的抗血清反应。它可以提供有关自然条件下摄入的特定食物方面的明确信息,如磷虾摄食棕囊藻属(*Phaeocystis* spp.)。Haberman 等^[42]发现,南极半岛西部的磷虾以南极棕囊藻(*Phaeocystis antarctica*)为食,尤其是在近岸区域。

此外,还可以通过评估磷虾胃和内脏的饱和度、肠道荧光分析方法来研究磷虾的摄食活动。Morris 等^[43]发现,经过数小时的黑暗之后,胃饱满的磷虾数量会更多,这可能反映了磷虾夜间会增加进食活动。Schmidt 等^[44]则发现,冬季拉扎列夫海空胃磷虾个体较为常见(约 80%),但南乔治

亚岛和布兰斯菲尔德海峡同期的空胃磷虾则较为少见(20%),这反映出磷虾摄食活动的区域差异。Priddle 等^[45]利用肠道荧光分析发现来自 38 个群落中 3264 只磷虾的肠道饱和度出现差异,由此反映出浮游植物分布的斑块性。

2 南极磷虾胃含物研究概况

针对磷虾的摄食研究已有 70 多年,但结果差异较大。目前关于生物摄食的研究方法中,至少有 13 种方法已被应用于磷虾食性研究中,这些研究涵盖了磷虾摄食的多个方面,包括形态适应、摄食机制、营养水平、摄食选择性和摄食率等。Barkley^[40]在磷虾的胃含物分析方面做了开创性的工作,尽管他的鉴定主要局限于硅藻,但区域覆盖范围、分析的磷虾数量和彻底性均极为杰出。Kils^[46]及 Ullrich 等^[47]根据磷虾形态,认为磷虾适合摄食浮游植物,这个结论得到了 Barkley^[40]对磷虾胃含物分析的支持,后者还描述了丰富且易于识别的硅藻为磷虾的主要摄食对象。Hopkins^[48]首先描述了磷虾胃中原生动物和后生动物的一致外观,其研究显示,除硅藻外,磷虾还经常以砂壳纤毛虫、甲藻、腰鞭毛虫(Dinoflagellata)、放射虫、硅鞭毛虫(Silicoflagellida)、无脊椎动物卵、腔肠动物、桡足类和磷虾残骸为食,从而证明了磷虾的杂食性特性^[41,48-49]。此后, Hopkins^[48]和 Atkinson 等^[50]还进行了磷虾胃含物中原生动物和桡足类下颌骨的计数。

Morris 等^[43]通过观察胃或肠道饱和度发现,冬季成体磷虾的摄食活动会下降,胃或肠道饱和度较低,由此反映磷虾的摄食活动与季节有关,即春季和夏季摄食量高,而冬季食物量低且摄食活动下降。而 Schmidt 等^[44]发现,冬季来自布兰斯菲尔德海峡和拉扎列夫海的磷虾,其胃饱和度分别仅为南乔治亚岛的 77%和 10%,反映出磷虾冬季的摄食活动随纬度的不同而有所差异。

3 南极磷虾主要胃含物种类

3.1 硅藻

硅藻是磷虾胃含物的主要组成部分。磷虾胃含物中的硅藻主要为硅藻门中心纲和羽纹纲两

类。朱根海^[51]将磷虾胃含物计数分成 5 个等级,即在胃含物样品中出现 50 个以上壳面的种为优势种; 20~49 个壳面的为丰富种; 10~19 个壳面的为常见种; 4~9 个壳面的为少量种; 3 个以下的为稀有种。由其分析结果可知,共鉴定出浮游植物 29 属,其中硅藻类 25 属,尤其以克革伦氏拟脆杆藻(*Fragilariopsis kerguelensis*)的数量最多,其在朱根海^[51]的 4 个研究区域磷虾胃含物中均有发现,且为普里兹湾和俄罗斯列宁格勒站海域的优势种。Ligowski^[52]发现,克革伦氏拟脆杆藻在南极西部沿海水域磷虾胃含物中为优势种,而在夏季南设得兰群岛金钟湾为丰富种。此外,拟脆杆藻属其他物种数量也较多,如菱形拟脆杆藻(*Fragilariopsis rhombica*)在俄罗斯列宁格勒站、南极西部沿海水域、夏季金钟湾均为丰富种;短拟脆杆藻(*Fagilariopsis curta* (van Heurck) Hustedt)在南极西部沿海水域、夏季金钟湾为优势种;圆柱拟脆杆藻(*Fagilariopsis cylindrus* (Grunow) Krieger)在南极西部沿海水域为优势种。

卵形藻属(*Cocconeis* spp.)在莫森站磷虾胃中为丰富种^[51],并以簇生卵形藻(*Cocconeis fasciolata*)数量最大,以及少量的中肋卵形藻(*Cocconeis costata* Gregory);此外,卵形藻在南乔治亚岛、斯科舍海、布兰斯菲尔德海峡和拉扎列夫海磷虾胃中均有出现^[44];而南极西部沿海水域的中肋卵形藻为丰富种,夏季金钟湾的卵形藻、中肋卵形藻、中肋卵形藻克革伦氏变种(*Cocconeis costata* v. *kerguelensis clece*)均为优势种,冬季金钟湾则只有中肋卵形藻出现,且为优势种。

南极海毛藻(*Thalassiothrix antarctica* Schimper ex Karsten)在南极西部沿海水域、夏季金钟湾磷虾胃中为丰富种;海毛藻在 Schmidt 等^[44]和 Nishino 等^[53]的不同研究海域中均有出现;南极半岛北部磷虾胃中还发现了南极海毛藻和长海毛藻(*Thalassiothrix longissima*)。

圆筛藻属在多个研究海域磷虾胃中均有出现^[40,54],其中,南极西部沿海水域为优势种;夏、冬季,金钟湾为丰富种。朱根海^[51]在其 4 个研究区域发现,磷虾胃中均出现了稀少圆筛藻属,如蛇目圆筛藻(*Coscinodiscus argus* Ehr.)、弓束圆筛

藻(*Coscinodiscus curvatulus* Grun)、星突圆筛藻(*Coscinodiscus stellaris* Roper)、斑孔圆筛藻(*Coscinodiscus lentiginosus* Jan.)。

海链藻属(*Thalassiosira* spp.)在多个研究水域磷虾胃中均有出现^[44,51-54];其中,南极海链藻(*Thalassiosira antarctica* Comber)在夏季金钟湾为丰富种;细海链藻(*Thalassiosira gracilis* (Karsten) Hustedt)和多种海链藻(*Thalassiosira* spp.)在南极西部沿海水域为丰富种。

根管藻属(*Rhizosolenia* spp.)在朱根海^[51]和 Ligowski^[52]的研究中均为稀少种,在多个其他水域磷虾胃中也均有出现^[44,53-54],其中在南极半岛北部有最多的根管藻属物种,包括翼根管藻无刺变型(*Rhizosolenia alata*)、弯根管藻(*Rhizosolenia curvata*)、刚毛根管藻(*Rhizosolenia setigera*)、简单根管藻(*Rhizosolenia simplex*)、笔尖根管藻长棘变型(*Rhizosolenia styliformis*)。

菱形藻属(*Nitzschia* spp.)在南极西部沿海水域磷虾胃中为优势种,但在莫森站和俄罗斯列宁格勒站却为稀少种。Nishino 等^[53]鉴定了菱形藻属具体物种:南极半岛北部磷虾胃中有直菱形藻(*Nitzschia directa*)、角菱形藻(*Nitzschia angulata*)、短菱形藻(*Nitzschia curta*)、克格伦菱形藻(*Nitzschia kerguelensis*)、斜肋菱形藻(*Nitzschia obliquocostata*)和海氏菱形藻(*Nitzschia heimii*)等 16 种菱形藻。

条纹脆杆藻(*Fragilaria striatula*)、具点盘藻(*Tryblionella punctata*)仅在朱根海^[51]研究的 4 个海区磷虾胃中有所出现;指管藻(*Dactyliosolen* sp.)、几内亚藻(*Guinardia* sp.)、辐节藻(*Stauroneis charcotii*)、南极龙骨藻(*Tropidoneis antarctica*)仅在南极半岛北部磷虾胃中出现;扭鞘藻(*Streptotheca* spp.)仅在南乔治亚岛及北部水域磷虾胃中出现;盒型藻则出现于南极半岛的磷虾胃中^[40]。

此外,西南极沿海水域、夏季金钟湾或冬季金钟湾磷虾胃中出现数量较多的藻类(优势种、丰富种)还包括双眉藻(*Amphora* spp.)、角刺藻(*Chaetoceros* spp.)、长环毛藻(*Corethron criophilum*)、克利夫曲壳藻(*Achnanthes groenlandica grunow in cleve et grunow*)、辐唇辐环藻(*Actinocyclus*

Ehrenberg simonsen)、蛇形角毛藻(*Chaetoceros criophilus* Castracane)、纤细楔形藻[*Licmophora gracilis* (Ehrenberg) Grunow]、直舟形藻[*Navicula directa* (Smith) Ralfs]、太阳帕拉藻[*Paralia sol* (Ehrenberg) Crawford]、弯楔藻(*Rhoicosphenia* spp.)、菱形海线藻[*Thalassionema nitzschioides* (Grunow) Mereschkowsky]、粗纹藻(*Trachyneis aspera* Cleve)。不同海域和季节采集的磷虾胃含物中,硅藻优势种各不相同,但整体而言,拟脆杆藻属、卵形藻属、圆筛藻属在绝大多数研究中均占据优势地位。由覆盖面来看,圆筛藻属种类几乎出现在所有磷虾胃含物研究中,其他两个属种类在众多研究中出现频率也较高。由数量角度来看,它们在多个海域和季节的磷虾胃中均为优势种或丰富种,即使在冬季也普遍保持较高的水平。此外,海链藻属、根管藻属和菱形藻属在某些海域磷虾胃中也占据优势地位,它们的覆盖面较广,但数量随海域不同而呈现显著差异。

3.2 甲藻

朱根海^[51]共鉴定出甲藻类 3 属 11 种,而 Schmidt 等^[44]和 Nishino 等^[53-54]则对甲藻种类进行了更详细的分类。斯科舍海、南乔治亚岛、布兰斯菲尔德海峡和拉扎列夫海磷虾胃含物中含有原甲藻(*Prorocentrum* spp.)、鳍藻(*Dinophysis* spp.)、原多甲藻(*Protoperidinium* spp.)等,南极半岛北部磷虾胃中出现了鳍藻、前沟藻(*Amphidinium* sp.)、涡鞭藻(*Ceratium* sp.)、裸甲藻(*Gymnodinium* sp.);而除鳍藻、涡鞭藻、裸甲藻外,南乔治亚岛及北部附近水域磷虾胃中还出现了秃甲藻(*Phalacroma* sp.)和单眼藻(*Warnowia* sp.)。

3.3 浮游动物

朱根海^[51]表明,磷虾摄食饵料中含有少量小型甲壳类(桡足类)肢体、砂壳纤毛虫、放射虫和有孔虫等,由于未见到完整的桡足类,因此某些种类难以鉴定。此外,纤毛虫、裸纤毛虫(*Gymnostomatida*)、有孔虫、桡足类、磷虾刚毛、小鞭毛虫、刺胞动物(*Cnidia*)也可成为磷虾的摄食对象^[44]。南极半岛北部磷虾胃中鉴定出纤毛虫(*Codonellopsis* sp.)、短尾波缘杯虫(*Cymatocylys brevicaudata*)、泡抱球虫(*Globigerina bulloides*);

南乔治亚岛及北部附近水域磷虾胃中则鉴定出类铃虫(*Codonellopsis* spp.)、短尾波缘杯虫(*Cymatocylys brevicaudata*)、拟铃虫(*Tintinopsis* spp.)和 3 种裸纤毛虫(*Didinium* spp.、*Strobilidium* spp.、*Tiarina* sp.)^[53-54]。

4 摄食的时空及个体差异

4.1 时间差异

胃含物作为磷虾食性组成的一个重要部分,直观地反映出磷虾近期的摄食情况。以季节为尺度,已有研究的采样季节多为夏季,冬季较少,春、秋季则几无研究。夏季,磷虾胃含物组成以硅藻为主,其中主要为硅藻门中心纲和羽纹纲下属,并对金藻、甲藻和浮游动物有少量摄食,具杂食性。冬季,磷虾胃含物组成中浮游植物种类均显著减少,仅在某些特定海域磷虾胃含物中发现浮游植物,大多为少量种或稀有种。此时,浮游动物种类显著增加,以桡足类和纤毛虫类为主,还有少量裸纤毛虫和有孔虫等。就环南极尺度上来看,夏季磷虾摄食浮游植物种类数量及摄食量几乎均超过冬季,体现了冬季南大洋浮游植物生物量稀少的环境。共有 16 种硅藻出现于多个海域的磷虾胃含物中,夏季磷虾对其摄食量显著高于冬季,即夏季其为磷虾胃含物中的优势种或丰富种,冬季为稀有种或未出现。Schmidt 等^[44]发现,硅藻和鞭毛虫为磷虾的主要摄食对象,胃含物分析表明,其平均占磷虾胃含物的(71±29)%,原生动物和后动物约占胃含物的 1/4,自养成分的占比较少:夏季(22±21)%,秋季 48%,冬季 20%~49%,春季 33%~56%。其中,与冬季相比,夏季南乔治亚岛海域磷虾摄食更多的异养生物,而夏季拉扎列夫海磷虾比冬季摄食更多的藻类,春、夏季斯科舍海磷虾则通常体现为植食性。南大洋初级生产力波动较大,春、夏季节为浮游植物主要暴发期,海冰融水中带来了大量的藻类及孢子,而秋、冬季浮游植物密度相对较低;因此,在浮游植物暴发的春季及初夏季节,磷虾为植食性种类。鉴于磷虾特有的摄食选择性,在食物来源充足的春、夏季,磷虾更偏爱摄食硅藻。而当藻类生物量较低且小型细胞浮游植物占优势时,磷虾会转

为摄食浮游动物或忍受饥饿。

南大洋浮游植物的分布范围随季节而变化, 但会限制在一个相对狭小的范围内。由于浮游植物丰度的变化与海冰的厚度、浮冰的融化、冰藻释放的播种作用密切相关, 因此, 磷虾胃含物种类与其生活海域浮游植物的盛衰基本保持同步, 体现出显著的季节差异性。一些研究发现, 磷虾进食率会在秋、冬季大幅下降^[50,55]。此时, 磷虾保持活动, 但降低代谢率, 消耗体内储备, 并采取机会性进食方式。另有一些研究通过反复观察磷虾胃含物得出结论: 磷虾以桡足类为食, 而不是降低代谢率, 是其越冬时期的常见行为^[56-59]。由于上述研究涉及海域和研究方法不同, 因此, 冬季磷虾的摄食情况仍存在争议, 故针对浮游植物匮乏的秋、冬季磷虾胃含物开展研究具有重要的意义。

4.2 空间差异

总的来讲, 有关磷虾胃含物研究的已有文献中, 研究区域的空间分布极为零散, 西南极斯科舍海的研究相对较多, 而东南极(戴维斯海)以及阿蒙森海和罗斯海等海域研究极为缺乏。磷虾栖息地的不同使得其生活环境存在明显差异, 不同海域的浮游生物种类和丰度差异会导致磷虾食性的差异。朱根海^[51]分析了4个海区的磷虾食性, 结果表明, 磷虾胃含物中的成分由该海区浮游植物的种类组成所确定, 其摄食饵料依据采样海区浮游植物所占的优势成分而定, 且不同海域的磷虾摄食对象种类存在差异。南极海域浮游植物的暴发以硅藻和定鞭金藻(*Haptophyceae* spp.)为主, 布兰斯菲尔德海峡和象岛邻近海域硅藻占比达99.83%^[60], 这也解释了为何环南极各海域磷虾胃含物组成均以硅藻为主, 辅以少量的甲藻和金藻。较为典型的是: 南极半岛附近海域(含南设得兰群岛、象岛), 克革伦氏拟脆杆藻、短拟脆杆藻、南极海毛藻、蛇形角毛藻、伪菱形藻(*Pseudonitzschia*)、角刺藻、裸甲藻在磷虾胃含物中均有出现, 其中克革伦氏拟脆杆藻、短拟脆杆藻、南极海毛藻、蛇形角毛藻在夏季南设得兰群岛磷虾胃含物中为丰富种。普里兹湾磷虾主要胃含物种类在普里兹湾及其邻近海域浮游植物中均有出现^[61], 其中克革伦氏拟脆杆藻、短拟脆杆藻、角刺藻、

海链藻、星脐藻为该海域优势种类。象岛邻近水域小型浮游植物中, 菱形藻属的种类和数量最多^[60], 而菱形藻也是该海域磷虾胃含物中种类最多的藻类, 共有下属16种, 次多的根管藻属(6种)在该海域数量也超过10%。栾青杉等^[62]关于夏季南极半岛邻近海域浮游植物群落的研究表明, 南极海毛藻、裸甲藻、角刺藻、细条伪菱形藻(*Pseudonitzschia lineola*)、克格伦氏拟脆杆藻、蛇形角毛藻、无刺环毛藻(*Corethron inerme*)和短拟脆杆藻这8种藻类为浮游植物优势种, 其中7种均被该海域磷虾所摄食。这些长链状的、大细胞的硅藻物种多为南大洋特有种或广布种, 它们大而长的形态, 具有较大的表面积/体积比的细胞, 有利于N、P等营养盐和限制性营养盐铁元素的吸收^[61], 在开阔且受铁限制的南极绕极流和边缘冰区海域, 它们是常见的优势种和赤潮种。因此, 这些藻类在其他海域也更可能有较为丰富的生物量, 这也是克革伦氏拟脆杆藻在普里兹湾邻近海域、俄罗斯列宁格勒站与法国杜蒙·杜尔维尔站之间海域、南极半岛西侧沿海水域、南设得兰群岛金钟湾等多个海域磷虾胃含物中均为优势种或丰富种的原因。

4.3 个体差异

磷虾的摄食对象随性成熟度不同而发生变化。幼体为杂食性, 更高成熟阶段的磷虾则表现为植食性^[24]。事实上, 幼体摄食大型浮游动物的频率要高于成体。例如, 在南乔治亚岛区域, 即使浮游植物丰度较高的夏季, 幼体磷虾凭借快速的捕食能力也会较多摄食小型桡足类^[50]。在食物来源匮乏的冬季, 为了满足最低的能量需求, 幼体磷虾会更多地摄食海冰微生物, 体现出较高的杂食性^[63]。然而, 针对磷虾主要摄食对象——硅藻的特征脂肪酸测定结果显示, 在某些特定海域, 如拉扎列夫海、斯科舍海和南乔治亚岛, 夏、秋季这些特征脂肪酸含量与磷虾体长并无显著相关性, 磷虾对硅藻的摄食量较高且普遍^[44]。随着个体发育成熟, 磷虾需扩大它们的摄食生态位, 以获取更高营养级的食物来源^[64], 而现有的胃含物研究中, 多使用个体较大、胃饱满的成体或亚成体磷虾样本, 尚无法揭示磷虾摄食的个体差异。磷虾仔体、幼体和成体生化组成和新陈代谢要求

不同,并表现出各异的摄食行为^[65-66];因此,针对各生长阶段磷虾胃含物差异开展研究,相关工作对于探究其生活史变化有着重要的意义。

4.4 摄食机制

朱国平等^[24]已对磷虾的选食机制进行了较为详细的阐述,影响其选食机制的因素主要归纳为摄食对象形状与大小、性成熟度及总碳浓度。摄食对象与总碳浓度取决于磷虾索饵场的浮游生物丰度及分布情况,性成熟度则取决于磷虾个体发育情况;因此,为进一步从根源上解释磷虾的摄食机制及形成原因,考虑到研究区域环境特性的时空格局将直接影响磷虾的食物组成,开展索饵场水文特征研究不可或缺,尤其是浮游植物对不同性质水团的适应能力。水体中微型浮游硅藻的优势与较浅的上混合层中较高的叶绿素 a (Chl-a) 浓度有关,而较深的混合层或混合程度较好的水团内 Chl-a 浓度较低,且以纳米级浮游鞭毛虫(包括定鞭金藻和隐藻)为主^[67]。在微型浮游藻类中,伪菱形藻和其他硅藻[如羽状环毛藻(*Corethron pennatum*)]通常在微量元素(如铁)可获得的情况下表现出更高的生物量^[68-69]。另外,一些重要的纳米级浮游硅藻,如拟脆杆藻属,其特征为生长速度较快,当水团内的营养物质耗尽时,这些藻种可取代大型硅藻^[70-72]。已有研究证明,南极半岛的水文环境变化会导致初级生产者,尤其是浮游植物生物量和组成发生变化^[73-76]。具体来讲,南大洋中 Chl-a 和初级生产力的变化也可能与锋面和上升流有关^[77-79]。在威德尔海北部,水域环境状况受到各种驱动因素相互作用的影响,如洋流、浮游植物、冰藻浓度以及海冰漂移,从而为越冬期磷虾构建了摄食来源和食物组成的异质模式^[80]。而在另一个重要的磷虾潜在产卵和孵育场——布兰斯菲尔德海峡,则为典型的季节性冰区,此处的浮游植物群落由协同作用调控的多种过程共同控制,包括海冰减少导致的水团透光性增加,以及具较强的跃层特征的较浅上混合层^[67]。将胃含物分析与浮游植物生长习性 & 研究海域环境特征相结合,有利于更深入地理解磷虾的摄食机制。

5 磷虾作为浮游植物自然采集器的潜力

由于磷虾的食物来源依赖于采样海区浮游植物所占的优势种类;因此,浮游植物种类的分布会直接影响到磷虾胃含物组成的空间分布。南大洋浮游植物的分布与海流、水团性质、水温、盐度、营养盐等理化环境条件的变化关系密切,海冰厚度、浮冰融化、冰藻释放的播种作用等也会影响南极海域浮游植物丰度的变化^[81]。因此,适宜在南大洋水文环境中生存的南大洋特有种、冰缘冷水种和世界广布种的分布更广泛、丰度更大,从而导致其成为环南极多个海域磷虾的胃含物成分。其他小型浮游植物的丰度与环境要素关系更为密切,受不同海域海流作用的影响,带来少量其他海域特有的浮游植物,继而被这些海流汇集处的磷虾机会性地摄食,具有特殊性和偶然性。而浮游动物还具有特殊的垂直移动现象,主要由水团和上升流控制。诸如桡足类等浮游动物会在一天某个时段内垂直移动至较深的水层,而磷虾的垂直移动也可能与这些小型浮游动物的移动有关,以便将后者作为额外的食物来源^[82]。

气候驱动的浮游生物群落变化如何影响较高的营养水平取决于生态系统的结构和功能如何调节^[83]。具体而言,了解自上而下和自下而上效应的相对重要性对于预测对高级捕食者的影响至关重要。自上而下的影响意味着通过捕食控制,而自下而上的影响则意味着通过食物丰度控制,通常被认为由气候或营养负荷驱动^[84]。当自下而上的控制占主导地位时,较高营养级捕食者种群不太可能通过消耗依赖密度的摄食对象调节^[85],因为摄食对象的丰度将由低营养级生物的生产力控制。取而代之的是,它们的觅食成功率、繁殖生产力和种群规模会随摄食对象丰度的时空变化而变化^[86]。在这种情况下,捕食者通常可作为指示海洋环境异质性的可靠指标^[87]。磷虾的摄食严重依赖于浮冰的形成和消融。通常情况下,覆冰范围决定着浮游生物动力学的演变,因此,磷虾主要受自下而上的效应控制。考虑到不同采样时间、采样海域、个体大小的磷虾胃含物组成研究所体现的共性,即磷虾胃含物组成均以硅藻为主,且

依据采样海区浮游植物所占优势成分而定, 可认为磷虾有着作为浮游植物自然采样器的潜力, 尤其是硅藻种类的自然采样器。目前, 多数学者仍认为, 磷虾具有摄食选择性。对比磷虾与浮游植物的分布情况, Kawamura^[88]认为, 磷虾选择性摄食某些硅藻种类(克格伦菱形藻、圆筛藻、辐环藻)。因此, 通过分析磷虾胃含物中的主要硅藻种类, 可反映采样海域的藻类分布及其丰度情况。这些胃含物通常是该海区的优势种或丰富种, 但并非所有优势种或丰富种均为磷虾胃含物主要成分, 如在特定情况下磷虾并不摄食隐藻, 即使该藻种为唯一的可选食物来源^[24]。

自下而上效应对于调节局地生态系统动态十分重要, 尽管这并不意味着自上而下的过程不起作用。不同海域非生物因素(如潮汐、海流和年温度循环)之间的差异较大, 这可能影响初级和次级生产力的数量和持续时间, 进而影响自下而上效应控制的潜力, 关键物种的空间变化也很重要。磷虾作为南极生态系统和食物网的关键物种, 可作为捕食者和被捕食者对生态系统过程产生强烈影响, 具有作为不同海域浮游植物自然采样器的潜力。目前, 通过分析胃含物成分, 多种鱼类、海鸟、海豹等均证明了其作为浮游生物自然采集器的可行性, 且已应用于相关研究^[84,89]。在直接采集海水样本条件困难时, 自然采样器可作为研究海域浮游生物分布和丰度的有效备选方案。了解这种自下而上的控制对于预测食物网关键物种和依赖它们的捕食者将受到未来气候变化和其他人为压力的影响至关重要。在近年来的气候变化情况下, 随着海洋变暖、海平面上升、海冰融化和生物入侵的增加, 可能导致南极生态系统发生根本性的变化, 这种变化可能会由浮游植物向上扩展到更高的营养水平。

6 结论与展望

磷虾摄食饵料因所在海域浮游植物优势成分不同而有所差异, 有着作为浮游植物自然采样器的潜力。通过分析磷虾胃含物中的主要硅藻种类, 可探究采样海域的藻类分布情况。对营养关系的研究是理解生态系统的核心, 大洋食物网的基础

为不同的藻类种群和微生物, 它们对维持较高的营养水平变化具有重要意义^[90]。作为南大洋的关键物种, 我国对磷虾摄食研究仍较为有限。将传统的食性研究方法——胃含物分析与脂质生物标记物、稳定同位素、PCR法等新兴方法相结合, 可以突破单种方法的局限性。胃含物分析能确定磷虾在被采集前所摄取的食物, 可较好地验证其他方法的结果, 使得磷虾食性研究结果更为全面和准确。

现有磷虾胃含物研究中, 季节和海区的分布极不全面。多数研究处于1978—2005年, 且主要集中在1981—1986年。近年来, 磷虾胃含物研究极为缺乏。随着年际变化, 磷虾生物量会有所变化, 生物量的增加可能导致较低营养水平上较高的捕食压力, 进而改变其摄食偏好。因此, 为进一步了解磷虾食性, 对近年磷虾胃含物开展研究极有必要。春、秋季作为过渡性季节, 该季节磷虾胃含物研究几为空白; 因此, 今后研究应重点关注冬季、秋季和春季。尤其是秋季承接着浮游植物生物量丰富的夏季和食物来源极度匮乏的冬季, 极有可能对磷虾摄食行为有着特殊的影响和作用。此外, 采样海域为东南极(戴维斯海)、阿蒙森海、罗斯海等海域的磷虾胃含物分析也亟待补充。

参考文献:

- [1] Hempel G. On the biology of polar seas, particularly the Southern Ocean[M]//Gray J S, Christiansen M E. Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms. Oxford: Wiley, 1985: 3-33.
- [2] Trathan P N, Hill S L. The importance of krill predation in the Southern Ocean[M]//Biology and Ecology of Antarctic Krill. Cham: Springer International Publishing, 2016: 321-350.
- [3] Colloquium M Z. Future marine zooplankton research—a perspective[J]. Marine Ecology Progress Series, 2001, 222: 297-308.
- [4] Fraser W R, Hofmann E E. A predator's perspective on causal links between climate change, physical forcing and ecosystem response[J]. Marine Ecology Progress Series, 2003, 265: 1-15.
- [5] Steele J. The structure of Marine Ecosystems[M]. Cambridge: Harvard University Press, 1974: 128.
- [6] Charlson R J, Lovelock J E, Andreae M O, et al. Oceanic

- phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate[J]. *Nature*, 1987, 326(6114): 655-661.
- [7] Finlay J C, Doucett R R, McNeely C. Tracing energy flow in stream food webs using stable isotopes of hydrogen[J]. *Freshwater Biology*, 2010, 55(5): 941-951.
- [8] Cartes J E, Soler-Membrives A, Stefanescu C, et al. Contributions of allochthonous inputs of food to the diets of benthopelagic fish over the northwest Mediterranean slope (to 2300 m)[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2016, 109: 123-136.
- [9] Hynes H B N. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes[J]. *Journal of Animal Ecology*, 1950, 19(1): 36-58.
- [10] Hyslop E J. Stomach contents analysis - a review of methods and their application[J]. *Journal of Fish Biology*, 1980, 17(4): 411-429.
- [11] Rosel P E, Kocher T D. DNA-based identification of larval cod in stomach contents of predatory fishes[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2002, 267(1): 75-88.
- [12] Symondson W O C. Molecular identification of prey in predator diets[J]. *Molecular Ecology*, 2002, 11(4): 627-641.
- [13] Lovern J A. Fat metabolism in fishes: The fats of some plankton Crustacea[J]. *The Biochemical Journal*, 1935, 29(4): 847-849.
- [14] Parker P L. The biogeochemistry of the stable isotopes of carbon in a marine bay[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1964, 28(7): 1155-1164.
- [15] Wootton R J. Feeding[M]//*Ecology of Teleost Fishes*. Dordrecht: Springer, 1990: 32-72.
- [16] Gerking S D. Feeding ecology of fish[M]. San Diego: Academic Press, 1994: 3-13.
- [17] Zavalacamin L A. Introducao Aos Estudos Sobre Alimentacao Natural em Peixes[M]. Maringa: Eduem, 1996.
- [18] Ferreira A, de Paula F R, de Barros Ferraz S F, et al. Riparian coverage affects diets of characids in Neotropical streams[J]. *Ecology of Freshwater Fish*, 2012, 21(1): 12-22.
- [19] Almeida-Silva P H, Tubino R A, Zambrano L C, et al. Trophic ecology and food consumption of fishes in a hypersaline tropical lagoon[J]. *Journal of Fish Biology*, 2015, 86(6): 1781-1795.
- [20] Roff G, Doropoulos C, Rogers A, et al. The ecological role of sharks on coral reefs[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2016, 31: 395-407.
- [21] Zhu G P, Zhang H T, Song Q, et al. Inferring trophic variation for Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the Antarctic Peninsula from the austral fall to early winter using stable isotope analysis[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2018, 37(6): 90-95.
- [22] Zhu G P, Deng B, Zhang H T, et al. Ontogenetic and temporal diet variation in adult Antarctic krill *Euphausia superba* at South Georgia during austral winter revealed by stable isotope analysis[J]. *Fisheries Research*, 2019, 215: 1-8.
- [23] 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 2016[J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2019, 34(5): 710-717. [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.]
- [24] 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. [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.]
- [25] Yan Y R, Lu H S, Jin X S. Marine fish feeding ecology and food web: Progress and perspectives[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2011, 35(1): 145-153. [颜云榕, 卢伙胜, 金显仕. 海洋鱼类摄食生态与食物网研究进展[J]. 水产学报, 2011, 35(1): 145-153.]
- [26] Heupel M R, Simpfendorfer C A. Science or slaughter: Need for lethal sampling of sharks[J]. *Conservation Biology*, 2010, 24(5): 1212-1218.
- [27] Buckland A, Baker R, Loneragan N, et al. Standardising fish stomach content analysis: The importance of prey condition[J]. *Fisheries Research*, 2017, 196: 126-140.
- [28] Baker R, Buckland A, Sheaves M. Fish gut content analysis: Robust measures of diet composition[J]. *Fish and Fisheries*, 2014, 15(1): 170-177.
- [29] Fu S J, Zeng L Q, Li X M, et al. The behavioural, digestive and metabolic characteristics of fishes with different foraging strategies[J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2009, 212(14): 2296-2302.
- [30] Thompson R B. Food of the squawfish *Ptychocheilus oregonensis* (Richardson) of the lower Columbia River[J]. *Fishery Bulletin*, 1959, 158: 43-58.
- [31] MacDonald J S, Waiwood K G, Green R H. Rates of digestion of different prey in Atlantic cod (*Gadus morhua*), ocean pout (*Macrozoarces americanus*), winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*), and American plaice (*Hippoglossoides platessoides*)[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1982, 39(5): 651-659.
- [32] Bowen S H. Quantitative description of the diet[M]//Murphy

- B R, Willis D W E. Fisheries Techniques. 2nd ed. Bethesda (MD): American Fisheries Society, 1996: 513-532.
- [33] Stone D M. Differential detection of ingested items evacuated from genus *Gila* Cyprinids by two nonlethal alimentary tract lavage techniques[J]. Journal of Freshwater Ecology, 2004, 19(4): 559-565.
- [34] Peterson M S, VanderKooy S J. Preservation-induced changes in morphometrics of fishes: Influence on prey size-choice in juvenile walleye, *Stizostedion vitreum* (Mitchill)[J]. Ecology of Freshwater Fish, 1996, 5(3): 133-139.
- [35] Chipps S R, Garvey J E. Assessment of diets and feeding patterns[C]//Guy C S, Brown M L. Analysis and Interpretation of Freshwater Fisheries Data. Bethesda (MD): American Fisheries Society, 2007: 473-514.
- [36] Hondolero D, Bluhm B A, Iken K. Caloric content of dominant benthic species from the northern Bering and Chukchi Seas: Historical comparisons and the effects of preservation[J]. Polar Biology, 2012, 35(4): 637-644.
- [37] Nielsen J M, Clare E L, Hayden B, et al. Diet tracing in ecology: Method comparison and selection[J]. Methods in Ecology and Evolution, 2018, 9(2): 278-291.
- [38] Poulton N J. FlowCam: Quantification and classification of phytoplankton by imaging flow cytometry[M]//Imaging Flow Cytometry. New York: Humana Press, 2016, 1389: 237-247.
- [39] Li Q, Sun X, Dong J Y, et al. Developing a microscopic image dataset in support of intelligent phytoplankton detection using deep learning[J]. ICES Journal of Marine Science, 2020, 77(4): 1427-1439.
- [40] Barkley E. Nahrung und filterapparat des walkeirbschens *Euphausia superba* Dana[J]. Zeitschrift für Fischerei und deren Hilfswissenschaften, 1940, 1: 65-156.
- [41] Hopkins T L, Torres J J. Midwater food web in the vicinity of a marginal ice zone in the western Weddell Sea[J]. Deep Sea Research Part A: Oceanographic Research Papers, 1989, 36(4): 543-560.
- [42] Haberman K L, Ross R M, Quetin L B, et al. Grazing by Antarctic krill *Euphausia superba* on *Phaeocystis antarctica*: An immunochemical approach[J]. Marine Ecology Progress Series, 2002, 241(1): 139-149.
- [43] Morris D J, Ricketts C. Feeding of krill around South Georgia. I: A model of feeding activity in relation to depth and time of day[J]. Marine Ecology Progress Series, 1984, 16(1-2): 1-7.
- [44] 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.
- [45] Priddle J, Watkins J, Morris D, et al. Variation of feeding by krill in swarms[J]. Journal of Plankton Research, 1990, 12(6): 1189-1205.
- [46] Kils U. Swimming and feeding of Antarctic krill, *Euphausia superba*[J]. Berichte zur Polarforschung, 1983, 4: 130-155.
- [47] Ullrich B, Storch V, Marschall H P. Microscopic anatomy, functional morphology, and ultrastructure of the stomach of *Euphausia superba* Dana (Crustacea, Euphausiacea)[J]. Polar Biology, 1991, 11(3): 203-211.
- [48] Hopkins T L. Food web of an Antarctic midwater ecosystem[J]. Marine Biology, 1985, 89(2): 197-212.
- [49] 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: 157-167.
- [50] Atkinson A, Meyer B, Stübing 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.
- [51] Zhu G H. Preliminary analysis of phytoplankton in stomach contents of Antarctic krill[J]. Acta Oceanologica Sinica, 1988, 10(5): 646-652. [朱根海. 南极大磷虾胃含物中浮游植物的初步分析[J]. 海洋学报, 1988, 10(5): 646-652.]
- [52] Ligowski R. Benthic feeding by krill, *Euphausia superba* Dana, in coastal waters off West Antarctica and in Admiralty Bay, South Shetland Islands[J]. Polar Biology, 2000, 23(9): 619-625.
- [53] Nishino Y, Kawamura A. Food habits of the Antarctic krill *Euphausia superba* Dana in South Shetland waters[J]. Bulletin of the Plankton Society of Japan, 1996, 43: 9-19.
- [54] Nishino Y, Kawamura A. Winter gut contents of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) collected in the south Georgia area[J]. Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology, 1994, 7: 82-90.
- [55] 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(3): 47-51.
- [56] Morris D J, Priddle. Observations on the feeding and moulting of the Antarctic krill, *Euphausia superba* Dana, in winter[J]. British Antarctic Survey Bulletin, 1984, 65: 57-63.
- [57] Kawaguchi K, Ishikawa S, Matsuda O. The overwintering strategy of Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) under the coastal fast ice off the Ongul Islands in Lützw-Holm Bay, Antarctica[J]. Memoirs of National Institute of Polar Research, 1986, 44: 67-85.

- [58] Daly K L, MacAulay M C. Influence of physical and biological mesoscale dynamics on the seasonal distribution and behavior of *Euphausia superba* in the Antarctic marginal ice zone[J]. Marine Ecology Progress Series, 1991, 79(1-2): 37-66.
- [59] Huntley M E, Nordhausen W, Lopez M D G. Elemental composition, metabolic activity and growth of Antarctic krill *Euphausia superba* during winter[J]. Marine Ecology Progress Series, 1994, 107(1): 23-40.
- [60] Zhu G H. Study on distribution characteristics of microphytoplankton of the Bransfield Strait and adjacent waters of Elephant Island[J]. Donghai Marine Science, 1993, 11(3): 40-52. [朱根海. 南极布兰斯菲尔德海峡及象岛邻近水域小型浮游植物的分布特征研究[J]. 东海海洋, 1993, 11(3): 40-52.]
- [61] Sun J, Liu D Y, Ning X R, et al. Phytoplankton in the Prydz Bay and the adjacent Indian sector of the Southern Ocean during the austral summer 2001/2002[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2003, 34(5): 519-532. [孙军, 刘东艳, 宁修仁, 等. 2001/2002 年夏季南极普里兹湾及其邻近海域的浮游植物[J]. 海洋与湖沼, 2003, 34(5): 519-532.]
- [62] Luan Q S, Sun J Q, Wu Q, et al. Phytoplankton community in adjoining water of the Antarctic peninsula during austral summer 2010[J]. Advances in Marine Science, 2012, 30(4): 508-518. [栾青杉, 孙坚强, 吴强, 等. 2010 年夏南极半岛邻近海域的浮游植物群落[J]. 海洋科学进展, 2012, 30(4): 508-518.]
- [63] Oakes S A. Winter ecology of young Antarctic krill, *Euphausia superba*: feeding on the sea ice microbial community with implications for growth models[D]. Santa Barbara: University of California, 2008.
- [64] Polito M J, Reiss C S, Trivelpiece W Z, et al. Stable isotopes identify an ontogenetic niche expansion in Antarctic krill (*Euphausia superba*) from the South Shetland Islands, Antarctica[J]. Marine Biology, 2013, 160(6): 1311-1323.
- [65] Quetin L B, Ross R M, Clarke A. Krill energetics: Seasonal and environmental aspects of the physiology of *Euphausia superba*[M]//El-Sayed S Z. Southern Ocean Ecology: the BIOMASS Perspective. Cambridge: Cambridge University Press, 1994: 165-184.
- [66] Meyer B, Saborowski R, Atkinson A, et al. Seasonal differences in citrate synthase and digestive enzyme activity in larval and postlarval Antarctic krill, *Euphausia superba*[J]. Marine Biology, 2002, 141(5): 855-862.
- [67] Gonçalves-Araujo R, de Souza M S, Tavano V M, et al. Influence of oceanographic features on spatial and interannual variability of phytoplankton in the Bransfield Strait, Antarctica[J]. Journal of Marine Systems, 2015, 142: 1-15.
- [68] Gerringa L J A, Alderkamp A C, Laan P, et al. Iron from melting glaciers fuels the phytoplankton blooms in Amundsen Sea (Southern Ocean): Iron biogeochemistry[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2012, 71-76: 16-31.
- [69] Assmy P, Henjes J, Klaas C, et al. Mechanisms determining species dominance in a phytoplankton bloom induced by the iron fertilization experiment EisenEx in the Southern Ocean[J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 2007, 54(3): 340-362.
- [70] Mendes C R B, de Souza M S, Garcia V M T, et al. Dynamics of phytoplankton communities during late summer around the tip of the Antarctic Peninsula[J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 2012, 65: 1-14.
- [71] Mendes C R B, Tavano V M, Leal M C, et al. Shifts in the dominance between diatoms and cryptophytes during three late summers in the Bransfield Strait (Antarctic Peninsula)[J]. Polar Biology, 2013, 36(4): 537-547.
- [72] García-Muñoz C, Sobrino C, Lubián L M, et al. Factors controlling phytoplankton physiological state around the South Shetland Islands (Antarctica)[J]. Marine Ecology Progress Series, 2014, 498: 55-71.
- [73] Ducklow H W, Baker K, Martinson D G, et al. Marine pelagic ecosystems: The west Antarctic Peninsula[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences, 2007, 362(1477): 67-94.
- [74] Garibotti I A, Vernet M, Ferrario M E. Annually recurrent phytoplanktonic assemblages during summer in the seasonal ice zone west of the Antarctic Peninsula (Southern Ocean)[J]. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 2005, 52(10): 1823-1841.
- [75] Montes-Hugo M A, Doney S C, Ducklow H W, et al. Recent changes in phytoplankton communities associated with rapid regional climate change along the western Antarctic Peninsula[J]. Science, 2009, 323(5920): 1470-1473.
- [76] Schloss I R, Abele D, Moreau S, et al. Response of phytoplankton dynamics to 19-year (1991-2009) climate trends in Potter Cove (Antarctica)[J]. Journal of Marine Systems, 2012, 92(1): 53-66.
- [77] Bathmann U V, Scharek R, Klaas C, et al. Spring development of phytoplankton biomass and composition in major water masses of the Atlantic sector of the Southern Ocean[J]. Deep Sea Research Part II Topical Studies in Oceanography, 1997, 44(1-2): 51-67.
- [78] Jacques G, Panouse M. Biomass and composition of size fractionated phytoplankton in the Weddell-Scotia Confluence area[J]. Polar Biology, 1991, 11(5): 315-328.

- [79] Lovenduski N S, Gruber N. Impact of the southern annular mode on southern ocean circulation and biology[J]. *Geophysical Research Letters*, 2005, 32(11): L11603.
- [80] Schaafsma F L, Kohlbach D, David C, et al. Spatio-temporal variability in the winter diet of larval and juvenile Antarctic krill, *Euphausia superba*, in ice-covered waters[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2017, 580: 101-115.
- [81] Yu J L, Li R X, Huang F P. A preliminary study on the ecology of the phytoplankton in great wall bay, Antarctica[J]. *Antarctic Research*, 1992, 4(4): 34-39. [俞建鑫, 李瑞香, 黄凤鹏. 南极长城湾浮游植物生态的初步研究[J]. *南极研究*, 1992, 4(4): 34-39.]
- [82] Williams G D, Meijers A J S, Poole A, et al. Late winter oceanography off the Sabrina and Banzare coast (117–128°E), East Antarctica[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2011, 58(9-10): 1194-1210.
- [83] Beaugrand G, Brander K M, Alistair Lindley J, et al. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea[J]. *Nature*, 2003, 426(6967): 661-664.
- [84] Frederiksen M, Edwards M, Richardson A J, et al. From plankton to top predators: Bottom-up control of a marine food web across four trophic levels[J]. *Journal of Animal Ecology*, 2006, 75(6): 1259-1268.
- [85] Birt V L, Birt T P, Goulet D, et al. Ashmole's halo: Direct evidence for prey depletion by a seabird[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1987, 40: 205-208.
- [86] Frederiksen M, Wright P J, Harris M P, et al. Regional patterns of kittiwake *Rissa tridactyla* breeding success are related to variability in sandeel recruitment[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2005, 300: 201-211.
- [87] Montevecchi W A. Birds as indicators of change in marine prey stocks[M]//Furness R W, Greenwood J J D. *Birds as Monitors of Environmental Change*. Dordrecht: Springer, 1993: 217-266.
- [88] Kawamura A. Food habits of *Euphausia superba* and the diatom community[M]//El-Sayed S Z. *Biological Investigations of Marine Antarctic Systems and Stocks (BIOMASS), II*. Cambridge: SCAR/SCOR, Scott Polar Research Institute, 1981: 65-68.
- [89] Reid K. The diet of Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella* Peters 1875) during winter at South Georgia[J]. *Antarctic Science*, 1995, 7(3): 241-249. Schmidt K, Atkinson A, Petzke K J, et al. Protozoans as a food source for Antarctic krill, *Euphausia superba*: Complementary insights from stomach content, fatty acids, and stable isotopes[J]. *Limnology and Oceanography*, 2006, 51(5): 2409-2427.

Stomach content analysis and feeding habit of the Antarctic krill *Euphausia superba*: A review

XUE Mei^{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 Center for Oceanic Fisheries, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: Antarctic krill (*Euphausia superba*) has become a key species in the Antarctic ecosystem due to its abundant biomass and important position in the food web; therefore, its ecological role and feeding activities have garnered increasing attention. Antarctic krill is a typical phytophagous zooplankton, but also exhibits a certain degree of omnivorous behavior, as its feeding composition differs owing to the varying dominance of phytoplankton in the sea, thus having the potential to be a natural sampler of phytoplankton. The study of stomach content analysis has a long history, but those studies have significant spatiotemporal differences and the study areas were sparse and uneven with regard to circumpolarly. With the application of emerging approaches in the study of feeding habits, stomach content analysis has lacked necessary attention in recent years, due to being time-consuming, labor-intensive, and requiring a high-level of professional knowledge. However, as a direct way to examine the short-term feeding activity of Antarctic krill, the limitation of this single approach could be overcome by combining the traditional method, i.e. stomach content analysis, with lipid biomarker analysis, stable isotope analysis, PCR, and other emerging methods. Such practice will provide more accurate and comprehensive data on the feeding ecology of Antarctic krill for future studies. This paper summarized and concluded the research status of the stomach contents of krill, methods and applications, major gastric species, and seasonal, sea area, and ontogenetic differences, and further explored the potential of stomach content analysis of krill as a natural sampler of phytoplankton in the Southern Ocean. The results provide new scientific ideas for further study of the trophic dynamics of the Antarctic marine ecosystem.

Key words: *Euphausia superba*; stomach content analysis; algae; feeding habit; natural sampler

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