

# 南极磷虾年龄组成的体长频数 分布混合分析\*

王 荣 鲁北伟 李超伦 王文琪 吉 鹏

(中国科学院海洋研究所, 青岛 266071)

**提 要** 本文依据 1989/1990 和 1990/1991 两个南极夏季在普里兹湾以北海域所获的拖网样品,应用分布混合分析方法,研究大磷虾种群的年龄结构。结果表明,种群内最多可能包括 6 个年龄组: 当年幼体, 1<sup>+</sup>, 2<sup>+</sup>, 3<sup>+</sup>, 4<sup>+</sup> 和 5<sup>+</sup> 龄虾。年龄组成的地区变化较大, 特别是 1<sup>+</sup> 龄虾, 有时很强, 有时完全不存在; 5<sup>+</sup> 龄虾的比重很小, 平均不到 1%, 在多数样品中分析不出来。在全部 6 734 尾所分析的大磷虾(当年幼体 0<sup>+</sup> 不包括在内)中, 1<sup>+</sup> 龄占 25.63%, 2<sup>+</sup> 龄占 22.53%, 3<sup>+</sup> 龄占 43.46%, 4<sup>+</sup> 龄占 7.89%, 5<sup>+</sup> 龄占 0.49%。由于取样点都在外海, 1<sup>+</sup> 和 2<sup>+</sup> 龄虾的比例大大低于大磷虾种群实际应有的比例。在成体中 3<sup>+</sup> 龄虾占绝对优势 (83.8%), 反映生殖后的死亡率相当高。从各年龄组的平均体长可以发现, 从未成体(1<sup>+</sup>)到次成体(2<sup>+</sup>)体长增长很快 (14.22mm/a), 而从次成体到成体(3<sup>+</sup>), 生长主要是性腺发育, 体长增长缓慢 (5mm/a)。

**关键词** 南极磷虾 年龄组成 普里兹湾

通常称作南极磷虾的大磷虾(*Euphausia superba* Dana), 近 20 年来已成为南极研究的重点和热点。这不仅因为大磷虾是南大洋生态系统的关键成员, 而且还因为它是潜在的、人类可以利用的最大渔业资源。尽管如此, 由于南大洋特别严酷的自然条件和考察研究耗资巨大, 与其重要性相比, 目前已掌握的有关大磷虾生物学和资源的知识还很不够。譬如, 迄今对其总资源量尚难做出准确估计。由于年龄鉴定问题没解决, 作为资源研究的重大课题之一的种群结构研究也进展缓慢。

不光是磷虾, 整个甲壳动物的年龄鉴定问题都没有解决。早期的研究, 如 Ruud (1932), Marr (1962), Mackintosh (1972), 直观地根据体长频数分布上出现两个峰而判定大磷虾的寿命为 2 年。Ivanov (1970) 根据体长频数分布的多峰性曾提出种群中可能有多至 5 个年龄组, 但人们仍相信大磷虾的生命周期是 2 年。直到 Makarov (1975), Deny 等(1982)和 Thomas 等(1987), 发现大磷虾可以第二次性成熟, 人们才相信大磷虾的寿命可能超过 2 年。

大磷虾是多年生小型甲壳动物的直接证据是由 Ikeda (1985, 1987) 提出的。Ettershank (1983, 1984, 1985) 尝试把在高等动物中采用过的年龄色素 (age pigment) 方法用于大磷虾, 但仍有许多问题。Siegel (1987) 和 Hosie 等(1988, 1989) 把用于鱼类资源研究中的“分布混合分析” (distribution mixture analysis) 法试用于大磷虾种群分

\* 国家八五攻关专题, 85-905-02-01 号。王 荣, 男, 出生于 1934 年 5 月, 研究员。

收稿日期: 1993 年 9 月 13 日, 接受日期: 1995 年 4 月 28 日。

析,但只是对种群内可能存在的年龄组数做了估计,给出了各年龄组的平均体长和方差。这较以前的直观分析进了一大步,但最重要的各年龄组强度资料并未给出。主要困难是大磷虾各年龄组体长分布的交叉比鱼类要严重得多。在成体体长分布中有时可以反映出多峰性,有时即使存在多个年龄组也反映不出多峰性来。单纯根据“峰”去鉴别年龄组,在多数情况下是做不到的。

本文对传统的分布混合分析做了某些改进,使之适用于大磷虾的种群研究,并以此对 1989/1990 和 1990/1991 两年在普里兹湾地区所获的较丰富的大磷虾样品进行了分析,第一次获得了大磷虾种群年龄结构的概念。

### 1 材料和方法

大磷虾样品是在 1990 年 1 月 7 日—3 月 3 日和 1990 年 12 月 28 日—1991 年 1 月 11 日两个南极夏季,在印度洋区的普里兹湾 (Prydz Bay) 外海,在“极地”号考察船上采得的。测区范围和站位设置两年不完全相同,见图 1。1991 年的范围较大,是在 68°E 至 108°E 之间、62°S 以南至冰缘的扇形区内,覆盖面积约为 22.7 万平方海里。

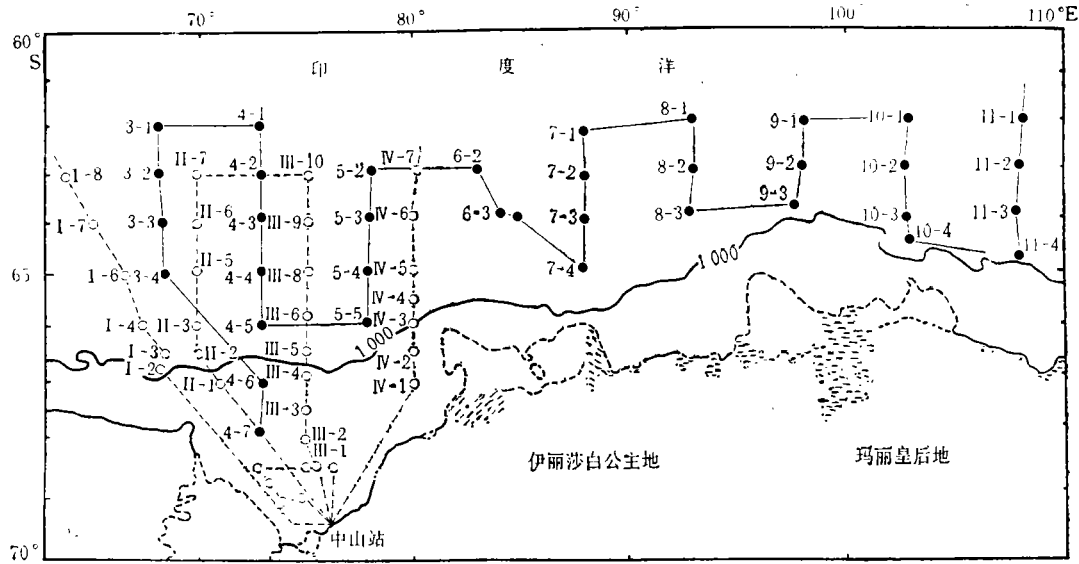


图 1 航线与拖网站位图

Fig. 1 Cruise track and localities of krill sampling in Prydz Bay region  
1989/1990 为虚线和空心圈, 1990/1991 为实线和实心圈

取样工具为国际通用的 IKMT (Isacc-Kidd Midwater Trawl) 网,网口宽 6 英尺,网孔 6mm。船速 3 节,从 100m 至表层进行斜拖网。共获样品 73 个,为提高分析的可靠性,选用大磷虾在 500 尾以上的样品用于分布混合分析,共分析大磷虾标本 6 734 尾。

分布混合分析的理论前提是,动物各年龄组的  $L/F$  (Length/Frequency) 分布可以认为是正态的,种群总的  $L/F$  分布则是各年龄组  $L/F$  分布的叠加。这一点对大磷虾是成立的,因为生殖群体的生殖期集中在夏季一个很短的时间里,而我们能够确认的当年幼体和  $1^+$  龄虾的  $L/F$  分布是典型的正态分布。计算前首先根据体长分布范围确定可

能存在的年龄组数 ( $k$ ), 然后根据总  $L/F$  分布给出各年龄组分布参数的初始值:  $\mu_i$  (平均体长),  $\sigma_i^2$  (方差) 和  $p_i$  (该年龄组在种群中所占比例),  $i = 1, 2, \dots, k$ 。计算实际上是一个迭代过程, 直到迭代过程收敛达到最佳拟合。计算结果是唯一的, 与初始值的选定无关。

传统的混合分布分析必须先确定存在的年龄组数, 一般是用概率纸作图法去判断。在某些场合可以比较清楚地确定年龄组数, 多数场合则不能。如在成体虾群中往往以  $3^+$  和  $4^+$  为主, 兼有  $2^+$  和  $5^+$  龄组, 其总  $L/F$  分布表现为一个正态分布。用概率纸方法去分析将会得出只有一个年龄组的结论, 而事实是有 4 个年龄组。因此在设定可能存在的年龄组数时, 必须考虑样品总的体长分布范围和各年龄组的平均体长和分布范围。

在把分布混合分析用于大磷虾种群分析时, 对年龄组数不做一种设定, 而是根据种群的体长分布范围和已有的有关各年龄组的平均体长和分布范围的知识做多种设定, 分别运算, 从中选出符合大磷虾生长规律的最佳拟合 ( $\chi^2$  检验), 作为种群年龄结构的估计。为了确保分析结果的可靠性, 只选用大磷虾在 500 尾以上的单个样品用作分析。在数学运算方面, 对原方法也做了某些改进, 有关方法的讨论见鲁北伟等 (1995)<sup>1)</sup>。

## 2 结果与讨论

**2.1 年龄组成** 分析结果 (表 1) 表明, 种群年龄结构的地区差异较大, 而变化最大的是  $1^+$  龄, 有时有, 有时无。  $5^+$  龄只在 1990 年 2 月 18 日 III-8 站的样品 (图 2) 中出现,

表 1 用混合分布分析确定的大磷虾各年龄组的参数

Tab. 1 *Euphausia superba* parameters of age groups determined by distribution mixture analysis

站 位	采样日期 (年·月·日)	$1^+$			$2^+$			$3^+$		
		$L$	S.D.	$P$	$L$	S.D.	$P$	$L$	S.D.	$P$
I-7	1990.01.07	—	—	—	39.90	2.45	40.25	45.11	2.36	54.69
III-8	1990.02.18	28.40	2.66	21.06	41.81	2.07	6.64	46.40	2.20	51.73
10-3	1990.12.30	26.73	2.76	4.13	41.67	2.35	38.18	46.23	2.33	52.33
6-3	1991.01.04	26.26	2.47	63.39	39.64	2.91	10.07	44.89	2.60	24.00
3-3	1991.01.09	22.36	2.54	8.19	40.01	2.65	58.37	45.94	2.21	28.24
3-4	1991.01.10	23.85	2.42	6.03	39.08	2.19	24.08	44.23	2.47	66.55

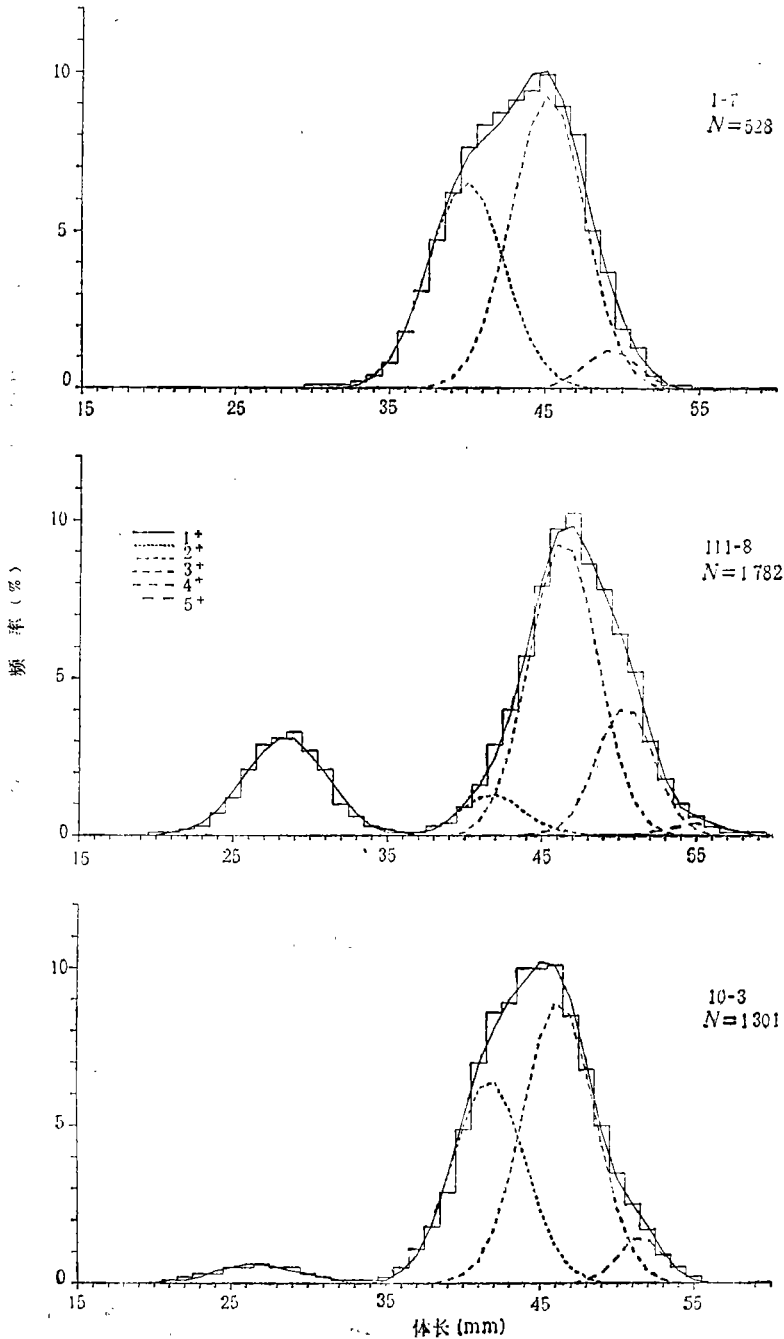
  

站 位	采样日期 (年·月·日)	$4^+$			$5^+$			磷虾个数	$\chi^2$ 值	自由 度
		$L$	S.D.	$P$	$L$	S.D.	$P$			
I-7	1990.01.07	49.27	1.69	5.07	—	—	—	526	1.168	22
III-8	1990.02.18	50.39	1.82	18.74	54.85	1.90	1.84	1 782	5.180	33
10-3	1990.12.30	51.56	1.44	5.35	—	—	—	1 301	4.729	29
6-3	1991.01.04	51.59	1.71	2.54	—	—	—	1 912	4.700	34
3-3	1991.01.09	50.58	1.60	5.19	—	—	—	599	1.883	33
3-4	1991.01.10	49.53	1.56	3.34	—	—	—	614	4.181	30

$L$ : 平均体长, mm; S.D.: 标准差, mm;  $P$ : 在种群中所占百分比;  $\chi^2$ :  $\chi^2$  检验值;  $1^+ - 5^+$ : 表示 1 至 5 年龄组。

1) 鲁北伟等, 1995, 分布混合分析及其在南极磷虾种群结构研究中的应用。(待出版)

比重很小,仅占 1.84%。其他样品中未出现 5<sup>+</sup> 龄的分布不等于一定没有 5<sup>+</sup> 龄的虾,而是说明它的数量已少到不能用分布混合分析去辨别它的存在。尽管样品间差异很大,特别表现在各年龄组的强度上,但种群内的年龄组数是清楚的,而且是一致的。即一般只包括 4 个年龄组,最多 5 个。如果把当年幼体(0<sup>+</sup>)也算在内,则最多有 6 个年龄组: 0<sup>+</sup>, 1<sup>+</sup>, 2<sup>+</sup>, 3<sup>+</sup>, 4<sup>+</sup> 和 5<sup>+</sup>。



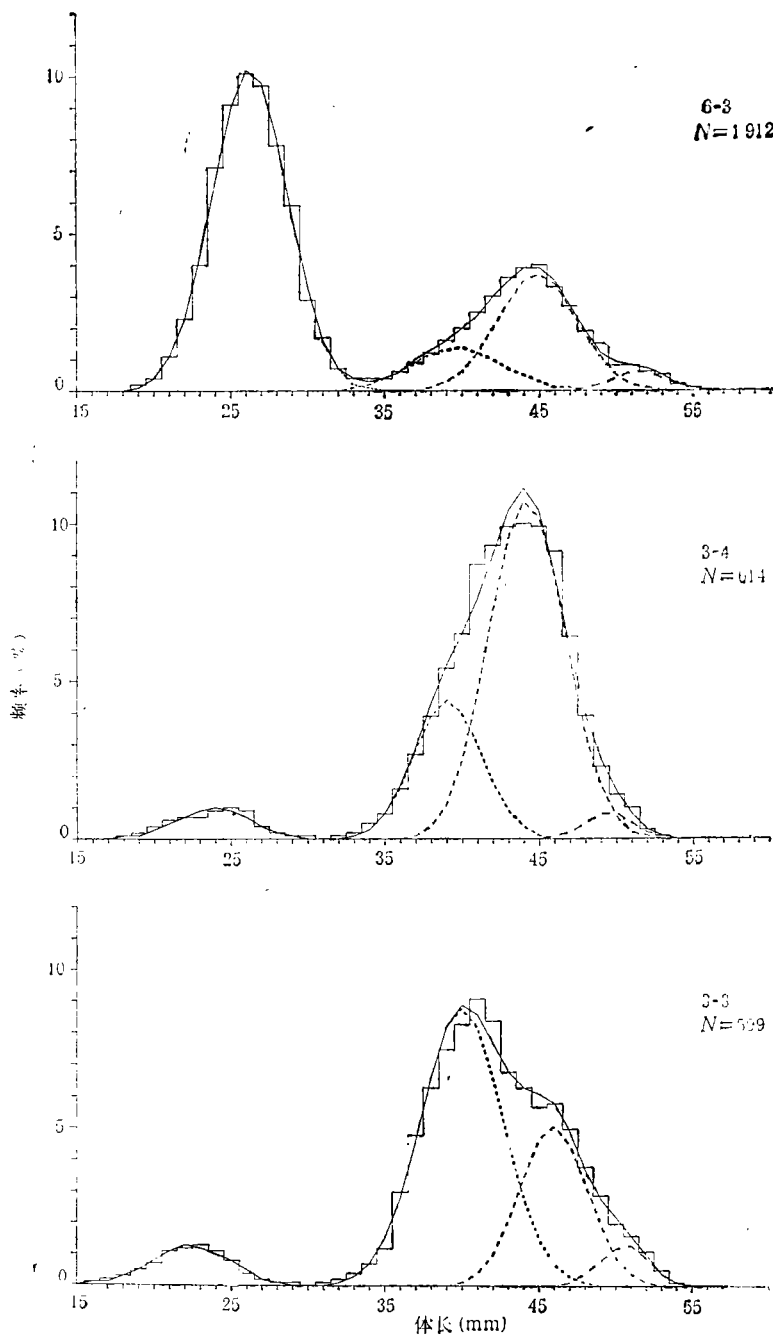


图 2 大磷虾种群 L/F 分布

Fig. 2 L/F distribution of *Euphausia superba* population in Prydz Bay region  
直方图为样品的实测分布,实线为拟合的样品总的分布,虚线为拟合的各年龄组的分布

2.2 各年龄组在种群内的比例 各年龄组在种群中的比重因时因地而异。如1990年1月I-7站(表1),完全没有1<sup>+</sup>龄,1991年1月6-3站(表1),1<sup>+</sup>龄非常强(63.39%)。从低龄到高龄各年龄组的数量应当是呈指数衰减,各年龄组在种群内的百分比也自然应

当是相对低龄的大于相对高龄的。但我们的分析结果显示,在 3<sup>+</sup> 龄以前并非如此。两次考察进行过分布混合分析样品的各年龄组的总的强度见表 2。

对于 1<sup>+</sup> 龄和 2<sup>+</sup> 龄的比重反而低于 3<sup>+</sup> 的原因,目前尚难给出肯定的解释。从已掌握的资料看,最大可能是低龄虾与高龄虾分布区的不同造成的。高龄虾的分布偏向外海无冰区,低龄虾偏向冰区和冰缘区,在南极半岛地区和普里兹湾都曾发现过这种现象 (Wang et al., 1990; 王荣等,1993)。表 1 中所列举的 6 个拖网点都在外海的无冰区(水深有 5 个点在 2 000m 以上,一个点为 1 000m) 因而大龄虾偏多。另一个可能的原因是我们所用 IKMT 网的网孔太大 (6mm),一部分低龄虾逃逸。

尽管表 2 中低龄虾的比重与整个种群内的实际比重相比是大大偏低了,从累计比重看,3<sup>+</sup> 和 3<sup>+</sup> 以前的虾占了 91.62%,而 4<sup>+</sup> 和 4<sup>+</sup> 以前为 99.51%。说明 3<sup>+</sup> 以后自然死亡率非常高。3<sup>+</sup> 到 4<sup>+</sup> 龄减少了 70% 到 90%,4<sup>+</sup> 至 5<sup>+</sup> 减少 90% 到 100%。可以认为,成体虾群是以 3<sup>+</sup> 龄为主的。

表 2 大磷虾种群中各年龄组的比重(%)

Tab. 2 Proportion (%) of different age-groups to the total population of *Euphausia superba* in Prydz Bay region

年龄组	1 <sup>+</sup>	2 <sup>+</sup>	3 <sup>+</sup>	4 <sup>+</sup>	5 <sup>+</sup>
1989/1990	19.0	18.93	47.07	13.75	1.24
1990/1991	30.53	26.83	38.80	3.84	—
两年合计	25.63	22.53	43.46	7.89	0.49
累积	25.63	48.16	91.62	99.51	100.00

**2.3 生长率** 从拟合的各年龄组平均体长的增长,可以估计大磷虾的生长率。将各样品每个年龄组的平均体长用 Ikeda (1985) 的生长曲线更正到统一日期 (1 月 15 日),再从体长增长算出日增长率,结果见表 3。可以看出,随着年龄的增长生长率明显降低。具体取值取决于生长期的长度。普里兹湾地区夏季相对较短,一般为 3—4 个月,但冬季冰下摄食情况不明,实际生长期较难估计。

表 3 大磷虾的生长率

Tab. 3 Growth rate of *Euphausia superba* in Prydz Bay region

年龄组	平均体长	体长增长	生长率(mm/d)			
			三个月	四个月	五个月	六个月
1 <sup>+</sup>	25.70					
2 <sup>+</sup>	40.47	14.77	0.160	0.120	0.096	0.080
3 <sup>+</sup>	45.52	5.05	0.056	0.042	0.034	0.028
4 <sup>+</sup>	50.52	5.00	0.056	0.042	0.034	0.028
5 <sup>+</sup>	54.52	4.00	0.044	0.033	0.027	0.022

### 3 讨论

分布混合分析是研究大磷虾种群结构的有效方法。用这一方法对普里兹湾水域大磷虾的种群结构所作的分析获得了满意的结果。虽然所得结论仍然是借助于数理方法的一

种判断和估计,并非绝对肯定。但较之以前的直观分析,则是前进了一大步。不仅获得了种群年龄组成的概念,而且首次定量地获得了各年龄组(世代)强度的概念。这对研究资源动态是极其重要的。

有关普里兹湾邻近海域大磷虾种群的年龄组成,Hosie 等(1988,1989)认为最多包括5个年龄组(当年幼体在内),王荣等(1993)认为主要是4个年龄组,4<sup>+</sup>已不多,5<sup>+</sup>更少。这次用分布混合分析说明了普里兹湾地区(可以代表印度洋区)大磷虾种群最多可以包括6个年龄组。

本研究的测区主要在冰缘以北的外海,1<sup>+</sup>和2<sup>+</sup>龄相对数量少,因而低龄组比重比种群内应有的比重偏低。尽管如此,从表2仍可看到,3<sup>+</sup>龄和3<sup>+</sup>以下的累计比重已达91.62%。如果把4<sup>+</sup>包括进去,则达99.51%。1<sup>+</sup>龄属于未成体(juvenile),2<sup>+</sup>龄属于次成体(subadult),3<sup>+</sup>和3<sup>+</sup>以上为成体。在成体中,3<sup>+</sup>龄是主体,占87%。这一数字概念很重要,因为从南极磷虾渔业讲,捕捞群体的组成将决定着资源的性质,从而影响着渔业对策。

3<sup>+</sup>龄以后的比重迅速衰减,反映进入成体以后的自然死亡率相当高,3<sup>+</sup>至4<sup>+</sup>龄的衰减约为70%—90%,4<sup>+</sup>龄至5<sup>+</sup>龄为90%—100%。大磷虾在印度洋区为3年性成熟(王荣等,1993),从以上情况看第一次生殖后的死亡率相当高。虽然有一部分个体可以第二次性成熟,很显然,在产卵群体中补充群体远远大于剩余群体。这也正是大磷虾资源年际变化大的原因。

大磷虾的生长率在其生命周期内有很大变化。从1<sup>+</sup>到2<sup>+</sup>龄是未成体到次成体的阶段,主要是体长的增长,因而增长率最高,为0.08—0.16mm/d。因而1<sup>+</sup>和2<sup>+</sup>龄的L/F分布可以完全区分得开,基本上不存在交叉。从2<sup>+</sup>至3<sup>+</sup>龄是从次成体到成体的发育阶段,主要是性腺的发育,生长率大为降低。在即将排卵的雌性(3DF)中,卵巢重占了体重的42%(王荣等,1989)。能量的累计主要体现在性腺发育上。体重增长自然降低,其结果是各年龄组L/F分布的严重交叉。

## 参 考 文 献

- 王荣、陈时华,1989,大磷虾性比、怀卵量与某些生殖特点的分析,南极研究,3: 61—67。  
 王荣等,1993a,普里兹湾邻近海域大磷虾(*Euphausia superba* Dana)的生殖特点研究,南极研究,5(4): 12—21。  
 王荣等,1993b,普里兹湾邻近海域大磷虾(*Euphausia superba* Dana)种群结构研究,南极研究,5(4): 24—31。  
 Berman, M. S., McVey, A. L. and George Ettershank, 1989, Age determination of Antarctic krill using fluorescence and image analysis of size, *Polar Biol.*, 9: 267—271。  
 Deny, C. F. and McWhinnie, M. A., 1982, Fecundity and ovarian cycles of the Antarctic krill *Euphausia superba*, *Can. J. Zool.*, 60: 2 414—2 423。  
 Ettershank, G., 1983, Age structure and cyclical annual size change in the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana), *Polar Biol.*, 2: 189—193。  
 Ettershank, G., 1984, A new approach to the assessment of longevity in the Antarctic krill (*Euphausia superba*), *J. Crust. Biol.*, 4(spec. 1): 295—305。  
 Ettershank, G., 1985, Population age structure in males and juveniles of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana), *Polar Biol.*, 4: 199—201。  
 Hosie, G. W. et al., 1988, Distribution, abundance and population structure of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) in the Prydz Bay region, Antarctica, *Polar Biol.*, 8: 213—224。  
 Hosie, G. W. et al., 1989, Krill and zooplankton in the western Prydz Bay region, September—Nov-

- mber 1985, *Polar Biol.*, 2: 34—45.
- Ivanov, B. G., 1970, On the biology of the Antarctic krill *Euphausia superba*, *Mar. Biol.*, 7: 340—351.
- Mackintosh, N. A., 1972, Life cycle of Antarctic krill in relation to ice and water conditions, *Discovery Rep.*, 36: 1—94.
- Makarov, R. R., Denys, C. J., 1980, Stages of sexual maturity of *Euphausia superba* Dana, *BIOMASS Handbook*, 11: 1—13.
- Marr, J. S. W., 1962, The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana), *Discovery Rep.* 32: 33—464.
- Siegel, V., 1987, Age and growth of Antarctic Euphausiacea (Crustacea) under natural conditions, *Mar. Biol.*, 95: 483—495.
- Ruud, J. T., 1932, On the biology of Southern Euphausiidae, *Hvalrad Skr.*, 2: 1—105.
- Thomas, P. G. and Ikeda, T., 1987, Sexual regression, shrinkage, rematuration and growth of spent female *Euphausia superba* in the laboratory, *Mar. Biol.*, 95: 357—363.
- Wang, R. 1990, Population structure of Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) in the waters north and west of Antarctic Peninsula, *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, 8(2): 101—108.

## AGE-GROUPS OF ANTARCTIC KRILL (*EUPHAUSIA SUPERBA* DANA) BY DISTRIBUTION MIXTURE ANALYSIS FROM LENGTH-FREQUENCY DATA

Wang Rong, Lu Beiwei, Li Chaolun, Wang Wenqi, Ji Peng  
(*Institute of Oceanology, Academia Sinica, Qingdao 266071*)

### ABSTRACT

Age-groups of krill (*Euphausia superba* Dana) collected from the Prydz Bay region in austral summer of 1989/1990 and 1990/1991 were studied by means of distribution mixture analysis from length-frequency data. The results showed that krill population might consist of as many as six age-groups: 0<sup>+</sup>, 1<sup>+</sup>, 2<sup>+</sup>, 3<sup>+</sup>, 4<sup>+</sup> and 5<sup>+</sup>. Differences in age structure of samples collected at different stations were great, especially in the strengths of 1<sup>+</sup> age-groups. Age group 5<sup>+</sup> was very weak (small), no more than 1% by average. Among the 6 734 specimens (larvae not included) analysed, 1<sup>+</sup> accounted for 25.63%; 2<sup>+</sup>, 22.53%; 3<sup>+</sup>, 43.46%; 4<sup>+</sup>, 7.89% and 5<sup>+</sup> 0.49%. The proportions of 1<sup>+</sup> and 2<sup>+</sup> age-groups observed might be much lower than the real ones in the krill population, since all the samples used for the present study were from the open area. That the 3<sup>+</sup> was the dominant (87.3%) age-group among the adults indicated that mortality after spawning must be high. The increases between the mean body lengths of successive age groups showed that high growth rate (14 mm/a) occurred in the stage from 1<sup>+</sup> juvenile to the 2<sup>+</sup> subadult, and decreased rapidly (5mm/a) during the stage from subadult to the adult (3<sup>+</sup>), owing to the growth of sexual products.

**Key words** Antarctic krill Population structure Prydz Bay