

2004

Does Antarctic Krill Employ Body Shrinkage as an Overwintering Strategy?

Se-Jong Ju

H. Rodger Harvey

Old Dominion University, rharvey@odu.edu

H. C. Shinn

Y. Kim

S. H. Kang

Follow this and additional works at: https://digitalcommons.odu.edu/oeas_fac_pubs

 Part of the [Developmental Biology Commons](#), [Ecology and Evolutionary Biology Commons](#), and the [Marine Biology Commons](#)

Repository Citation

Ju, Se-Jong; Harvey, H. Rodger; Shinn, H. C.; Kim, Y.; and Kang, S. H., "Does Antarctic Krill Employ Body Shrinkage as an Overwintering Strategy?" (2004). *OEAS Faculty Publications*. 154.
https://digitalcommons.odu.edu/oeas_fac_pubs/154

Original Publication Citation

Ju, S.J., Harvey, H.R., Shin, H.C., Kim, Y., & Kang, S.H. (2004). Does antarctic krill employ body shrinkage as an overwintering strategy? *Ocean and Polar Research*, 26(4), 679-684. doi: 10.4217/OPR.2004.26.4.679

Note

남극크릴은 몸체축소를 월동기작으로 사용하는가?

주세종¹ · H. R. Harvey¹ · 신형철² · 김예동² · 강성호^{2*}¹Chesapeake Biological Laboratory, UMCES

P.O. Box 38, Solomons, MD 20688, USA

²한국해양연구원 부설 극지연구소

(425-600) 경기도 안산시 안산우체국 사서함 29호

Does Antarctic Krill Employ Body Shrinkage as an Overwintering Strategy?

Se-Jong Ju¹, H. R. Harvey¹, Hyoung-Chul Shin², Yeadong Kim², and Sung-Ho Kang^{2*}¹Chesapeake Biological Laboratory, UMCES

P.O. Box 38, Solomons, MD 20688, USA

²Korea Polar Research Institute, KORDI

Ansan P.O. Box 29, Seoul 425-600, Korea

Abstract : To determine if Antarctic krill employ body shrinkage as one of its overwintering mechanisms in the field, *Euphausia superba* and *Euphausia crystallorophias* were collected during fall and winter in and around Marguerite Bay through US Southern Ocean GLOBEC field programs during fall and winter 2001 and 2002. The relationships between the body length and weight of both krill species were exponentially correlated with no significant differences between the two species ($p > 0.05$). The ratio between eye diameter and body length of individual krill was examined in an expectation that it could be used as an indicator of the body shrinkage as previously suggested by Shin and Nicol (2002). These ratios were significantly different between the two krill species. Especially, *E. crystallorophias* had bigger eyes than *E. superba*. In both krill species, eye diameters were highly correlated with body lengths (regression coefficients ≥ 0.70). For *E. crystallorophias*, no significant differences of the ratio of eye diameter/body length were detected between fall and winter. Even though the ratios for *E. superba* were seasonally varied, it was not clear whether body shrinkage was an actual and critical overwintering mechanism for the krill population found in this study area. These results suggest that some individuals of *E. superba* might experience the body shrinkage during a part of their life, but this morphological index alone (eye diameter/body length) may be insufficient to unambiguously separate the shrunk krill from the non-shrunk ones in the field-collected animals.

Key words : 남극 크릴(Antarctic krill), 월동기작(overwintering mechanism), 몸체 축소(body shrinkage), 마가렛 만(Marguerite Bay), 눈의 지름(eye diameter)

1. 서 론

남극해에서 크릴은 수산자원적인 측면에서 뿐만 아니라

일차생산자(primary producer)와 최종소비자(top predator) 사이를 연결하는 남극 해양생태계 먹이그물에서 핵심적인 역할을 하는 것으로 알려져 있다. 그럼에도 불구하고 여름을 제외하곤 연구해역으로의 접근이 어려워 남극크릴의 겨울생태에 대한 연구가 아직도 많이 미흡한 실정이다. 특

*Corresponding author. E-mail : shkang@kopri.re.kr

히, 남극의 겨울은 생물이 살기에는 매우 열악한 환경조건(낮은 일조량, 저온, 얼음 등)이므로 많은 극지생물들은 이러한 환경을 극복하기 위해 여러가지 특별한 생화학적 기작들을 가지고 있는 것으로 알려져 왔다(Raymond and Fritsen 2000; Thomas and Dieckmann 2002). 특히 남극 크릴의 생존, 가입 및 개체군 크기를 결정하는데 중요한 인자가 되는 크릴의 월동에 대한 이해를 넓히기 위해 지금까지 다양한 연구가 수행되었다(Ikeda and Dixon 1982; Huntley 1994; Shin and Nicol 2002; Atkinson et al. 2002; Meyer et al. 2002; Ju and Harvey 2004).

이런 연구를 통해서 알려진 남극크릴의 월동기작들은 다음과 같다. 첫째, 크릴은 섭취하는 먹이종류를 상황(계절)에 따라 효과적으로 바꿀 수 있다. 즉, 그들의 주된 먹이인 식물 플랑크톤이 풍부한 계절에는 초식성(herbivory)이었다가 식물플랑크톤이 거의 사라지는 겨울에는 살아남기 위해 잡식성(omnivory)이나 육식성(carnivory)으로 섭식 유형을 바꾼다는 것이다(Schnack 1985; Huntley 1994). 둘째, 겨울이 오기 전까지 풍부한 에너지원(지방, 단백질 등)을 체내에 축적하여 이를 소모하며 겨울을 난다는 것이다(Hagen et al. 1996; Ju and Harvey 2004). 이러한 과정은 크릴의 몸체축소(body shrinkage)와도 연관될 수 있다(Ikeda and Dixon 1982; Sun et al. 1995; McGaffin et al. 2002; Shin and Nicol 2002). 셋째, 겨울동안 동면 등을 통하여 생리활동을 최소화하여 최소한의 에너지 소비로 겨울을 난다는 것이다(Torres et al. 1994). 그 외에도 한 가지 기작이 아니라 앞에서 열거된 모든 기작들을 상황과 지역에 따라 다양하게 적용하여 월동할 수도 있다는 것이다(Quetin and Ross 1991; Torres et al. 1994; Quetin et al. 1996).

특히 위에서 열거된 월동기작들 중 두 번째 기작으로 인한 몸체축소(body shrinkage)기작은 이미 잘 알려져 있음에도 불구하고, 이 기작이 실제 남극에서는 얼마나 공통된 월동기작인지에 대해서는 거의 알려지지 않았다. 더군다나 인위적인 실험실 조건하에서만 일어날 수 있는 결과로 여기는 회의적인 견해도 적지 않다(Nicol 2000). 최근에 보고된 Shin and Nicol(2002)의 연구에 의하면 실험실 실험을 통하여 크릴에게 먹이공급을 극도로 제한할 때 몸체의 축소가 일어나는데 몸체가 수축하더라도 눈은 수축하지 않으며 눈의 크기는 몸체의 축소 전후로 큰 변화가 없다는 것이다. 하지만 먹이공급을 계속 받은 크릴은 눈과 몸의 크기가 일정한 비율을 유지하며 성장하고 있음을 보였다. 그래서 이 연구는 크릴의 눈과 몸 크기의 관계(eye diameter/body length ratio)를 이용하여 현장에서 채집된 크릴의 월동상태와 축소기작의 발생 가능성을 확인할 수 있을 것이라고 제안하였다. 그 외에도, 최근 McGaffin et al.(2002)의 연구에서도 남극크릴의 몸체축소 기작을 근육

속의 세포핵 밀도 변화에 의해 추정될 수 있음을 제안하고 있다.

하지만, 아직 겨울동안 남극해역으로의 접근이 어려워 자연조건하에서의 크릴의 월동기작에 대한 연구가 절대적으로 부족하다. 그러므로 실험실 연구에서 보여진 몸체 축소(body shrinkage)기작이 과연 자연 조건 하에서도 발생하는지를 살펴보기 위하여 본 연구를 수행하였다. 또한 이러한 월동기작의 종 간의 비교를 위해 남극에 서식하는 대표적인 두 종의 크릴(*E. superba*와 *E. crystallophias*)을 채집하여 이를 살폈다. 일반적으로 *E. superba*는 남극해에 광범위하게 서식하는 세계에서 가장 풍부한 크릴 종으로서, 주로 식물플랑크톤의 농도가 높은 봄과 여름에 산란을 하며 일반적으로 초식성으로 알려져 있으나 식물플랑크톤이 부족한 시기에는 잡식성으로 변한다. 반면에 *E. crystallophias*는 연안종으로 주로 남극연안에 서식하며 식물플랑크톤 bloom전에 산란을 하며 초식성으로 알려져 있으나 식물플랑크톤이 부족한 시기에는 detritus를 주로 섭식하는 것으로 알려져 있다(Siegel 2000).

2. 재료 및 방법

본 연구는 미국 Southern Ocean GLOBEC Field Program의 일환으로서, 남극반도의 서쪽에 위치해 있는 마가렛만(Marguerite Bay)을 중심으로 한 지역에서 수행되었

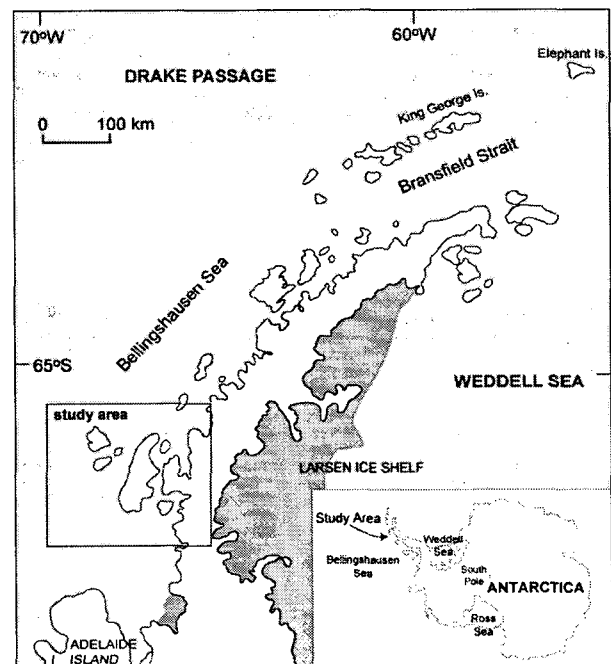


Fig. 1. Location of study area near Marguerite Bay, west of the Antarctic Peninsula.

다(Fig. 1). 2001년 7월 25일부터 8월 20일까지(겨울)와 2002년 4월 13일부터 5월 6일까지(가을)에 미국 쇄빙선 R/V L. M. Gould 승선하여 수행되었으며, 2002년 7월 31일부터 9월 18일까지(겨울)는 미국 쇄빙선 R/V N. B. Palmer로 수행되었다. 이 연구기간중 연안역, 특히 복잡하고 다양한 해저지형을 가지고 있는 Crystal Sound와 Alexander Island의 북쪽해역에서 많은 크릴군집들이 발견되었다.

크릴은 그물망 크기가 333 μm 인 그물이 설치된 Multiple Opening/Closing Net & Environmental Sensing System (MOCNESS)를 이용하여 주로 60~200 m 깊이로부터 채집되었다. 특히 겨울동안은 해빙의 확장으로 인해 크릴채집에 어려움이 있었지만, 지역적으로 얼음이 얼지않은 polynya(얼음사이에 호수처럼 열려있는 물)지역에서 주로 채집되었다. 채집된 크릴은 즉시 선상에서 해부현미경을 통하여 종별로 구분하여 눈의 직경(eye diameter, ED)과 총체장(total length, TL), 눈 바깥 끝(anterior margin of the eye)에서 꼬리 끝(tip of the telson)까지의 길이를 측정하였다. 각 크릴 개체는 다양한 분석을 위해 8 ml 유리 용기로 옮긴 후 분석 전까지 -70°C 로 냉동 보관되었다. 채집된 크릴의 습중량(wet weight, WW)과 건중량(dry weight, DW)은 -20°C 로 실험실에 운반하여 녹인 후 증류수로 한번 씻은 후에 습중량을 측정하였다. 건중량은 크릴을 60°C 드라이 오븐에서 48시간 말린 후에 측정되었다.

3. 결과 및 토의

겨울에 채집된 크릴의 습중량(WW)과 총체장(TL)사이에는 지수함수적 관계를 보이며($R^2=0.98$, $n=138$; $p>0.05$), 이런 관계가 두 크릴 종 사이에서는 통계학적인 차이를 보이지는 않는 것으로 나타났다. 각각 크릴의 건중량(DW)과 습중량(WW)은 높은 상관관계를 보였으며($n=77$ 과 $n=26$; $r>0.92$), 이러한 결과들은 Table 1에 다른 연구 결과들과 함께 나타났다. Table 1에서 비교된 것처럼 본

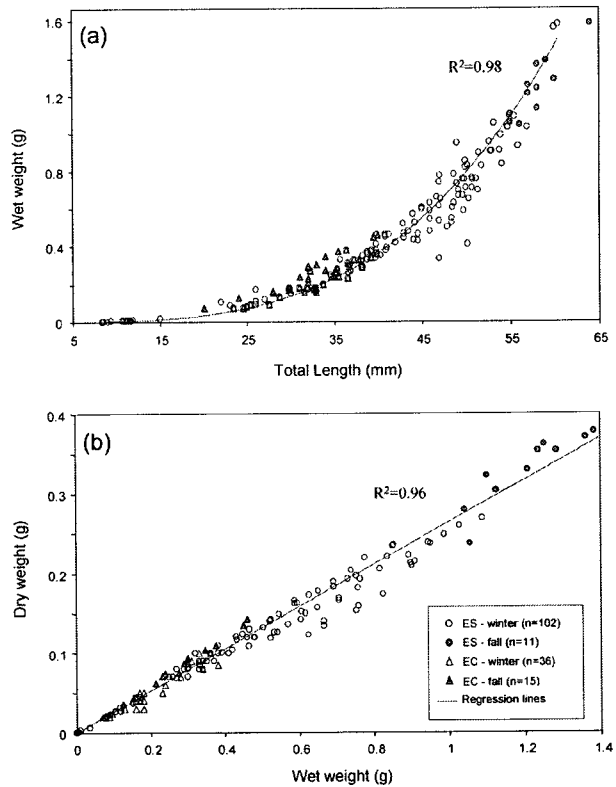


Fig. 2. Relationships between (a) wet weight and total length for krill collected and (b) relationship between dry weight and wet weight for *Euphausia superba* (ES) and *Euphausia crystallorophias* (EC). Regressions are only for *Euphausia superba* from winter.

연구 결과가 다른 연구와 계절의 결과들과 유사한 관계를 보였으며, 비록 매우 제한된 측정이지만 2002년 가을에 채집된 크릴도 유사한 관계를 보이고 있다(Fig. 2).

2001년 겨울, 2002년 가을과 겨울에 채집된 *E. superba*의 몸 길이는 각각 48.23 ± 6.96 mm(mean \pm 1 SD; $n=340$),

Table 1. The relationships between wet weight (WW, mg) and total length (TL, mm) and between wet weight (WW, mg) and dry weight (DW, mg) for Antarctic Euphausiids.

Species	Equation	Sampling season & location	Source
<i>Euphausia superba</i>	$WW=0.005TL^{3.283}$	Summer in the Southwest Indian Ocean	Färber-Lorda (1994)
	$WW=0.004TL^{3.202}$	Summer in the west of Antarctic Peninsula	Lascara et al. (1999)
	$WW=0.009TL^{2.940}$	Winter in the west of Antarctic Peninsula	Lascara et al. (1999)
	$WW=0.003TL^{3.436}$	Winter in the study area	The present study
	$DW=0.216WW$	Summer in the west of Antarctic Peninsula	Ikeda & Mitchell (1982)
	$DW=0.250WW$	Winter in the study area	The present study
<i>Euphausia crystallorophias</i>	$WW=0.005TL^{3.244}$	Winter in the study area	The present study
	$DW=0.254WW$	Winter in the study area	The present study

Table 2. Results of regression analysis between eye diameter (mm) and total length (mm) of *Euphausia superba* and *Euphausia crystallorophias*. A: slope ($\pm 95\%$ confidence limit); B: intercept ($\pm 95\%$ confidence limit); Adj. r^2 : adjusted regression coefficient; ns: not significant ($p > 0.05$); *: significant at $p = 0.01$; **: significant at $p \leq 0.001$.

Species			
Sampling season	A	B	Adj. r^2
<i>Euphausia superba</i>			
Winter-01	0.046 \pm 0.003**	0.099 \pm 0.127 ^{ns}	0.782
Fall-02	0.047 \pm 0.001**	-0.119 \pm 0.058**	0.865
Winter-02	0.050 \pm 0.004**	0.036 \pm 0.157 ^{ns}	0.762
<i>Euphausia crystallorophias</i>			
Winter-01	0.058 \pm 0.006**	0.055 \pm 0.140 ^{ns}	0.759
Fall-02	0.060 \pm 0.007**	-0.076 \pm 0.248 ^{ns}	0.704

40.43 \pm 7.87 mm(n=680)와 38.43 \pm 6.22 mm(n=184)이며, 2001년 겨울과 2002년 가을에 채집된 *E. crystallorophias*는 29.24 \pm 4.21(n=188)와 34.31 \pm 4.64 mm(n=118)였다. 채집된 두 종의 크릴 중 *E. superba*가 *E. crystallorophias*보다 평균적으로 더 큰 것으로 나타났으며(T-test at $p=0.05$), 같은 크릴 종내에서 총체장(TL)의 계절적인 차이는 없었다. 회귀분석으로 채집된 크릴의 눈 직경(ED)과 총체장(TL) 사이의 관계를 살펴본 결과(Table 2), 상대적으로 *E. crystallorophias*가 *E. superba*보다 몸 크기(총체장)에 비해 더 큰 눈을 가지고 있으며, 같은 종에서는 채집된 계절에 관계없이 유사한 관계를 보였다. 이 결과만으로 단순히 크릴이 자연환경에서 몸체 축소(body shrinkage)를 월동기적으로 수용하지 않는다고는 할 수 없을 것 같다. 특히, Table 2에 보여준 것처럼 본 연구에서 측정된 *E. superba*의 눈 직경과 총체장사이의 관계(slope \geq 0.046)는 Shin and Nicol(2002)에 의해서 제시된 몸체축소가 일어나지 않았을 때의 관계(slope=0.044; in Fig. 3(a))보다 약간 더 크게 나타났다. 이러한 차이는 이 지역에 서식하는 크릴이 몸체축소를 했거나 하고 있다는 걸 간접적으로 시사하며, 또한 Fig. 3에서 보인 것처럼, 크릴의 몸 길이가 커질수록 눈의 크기가 더욱 광범위해지고 있음을 볼 수 있다. 흥미롭게도, 이러한 경향은 Shin and Nicol(2002)에 의해서 가정된 경향과 잘 일치하고 있다. 그리고, 통계학적인 유의성을 발견하지는 못했지만, 대체로 총체장(TL)이 큰 크릴(TL $>$ 40 mm for *E. superba*과 TL $>$ 30 mm for *E. crystallorophias*)은 겨울에 채집된 크릴의 눈 크기가 가을에 채집된 크릴보다 더 큰 것으로 나타났다. 덧붙여서, *E. superba*의 경우 2001년 겨울 보다는 2002년 겨울에 채집된 크릴이 더 큰 눈을 가진 것으로 나타났다(Table 2와 Fig. 3(a)). 이는 2001년 겨울에 비해 2002년

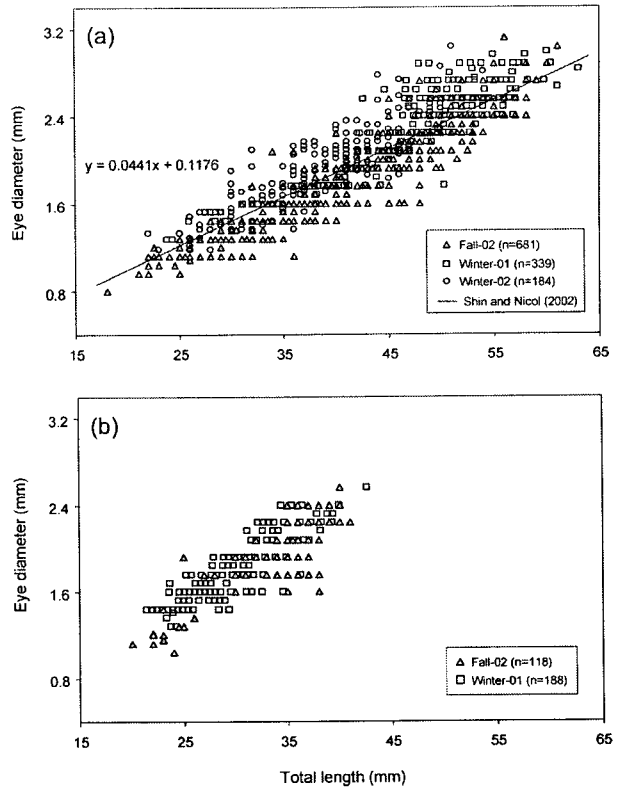


Fig. 3. Relationship between total length and eye diameter of the field-collected krill ((a) *Euphausia superba* and (b) *Euphausia crystallorophias*). In Fig. 3(a), a line represents the hypothetical relationship of eye diameter/total length for not-shrunked *Euphausia superba* by Shin and Nicol (2002).

겨울에 더 분명한 크릴의 몸체축소기작이 있었음을 짐작할 수 있다. 특히 이러한 사실은 같은 지역과 시기에 측정된 겨울 유생크릴(larval krill)의 성장율 결과(2002년 겨울의 유생크릴의 성장율이 2001년 겨울보다 훨씬 낮음)와도 잘 일치한다(Daly's personal communication). 이러한 차이는 크릴의 중요한 먹이원인 해빙에 서식하는 생물군(sea-ice associated organisms)의 농도가 2002년에 매우 낮아졌을 뿐만 아니라, 해빙의 형성이 2001년에 비해 2002년에 더 일찍 형성되는 등의 겨울 서식환경의 변화에 의한 결과로 연관지을 수 있다(Daly et al. 2004). 그러므로, 크릴이 서식하는 지역의 시·공간적인 환경변화(특히 sea-ice의 형성시기, 먹이량, 광량 등)에 따라 월동기작(즉, 몸체 축소의 수용정도가 달라질 수 있음을 시사한다. 또한 크릴의 성별 및 연령(크기)에 따른 생활사의 차이가 몸체축소의 정도에 영향을 줄 가능성도 배제할 수 없다.

만약, 몸체 축소 기작이 그동안 알려진 다양한 월동기작들과 비교할 때 가장 열악한 환경조건에서 최후로 수용되는 생존 전략이라고 본다면, 이 기작은 다른 월동기작의

수용정도에 따라서 크게 영향을 받게된다. 예를 들어, 에너지원인 지방이 *E. crystallorophias*(지방 함유량: 건중량의 40~50%)의 경우처럼 겨울을 나기에 충분할 정도로 체내에 축적할 수 있다면, 다른 월동기작의 필요성이 줄어들게 된다(Hagen *et al.* 1996; Ju and Harvey 2004). 하지만, *E. superba*(지방 함유량: 건중량의 10~30%) 경우처럼 지방의 체내 축적 정도가 겨울을 나기에 상대적으로 부족하다면, 크릴은 겨울동안 체외로 부터 에너지를 섭취하든지 아니면 겨울동안 생리활동을 최소화해야 한다. 그래서 *E. superba* 경우 겨울동안에는 그들의 주 먹이인 식물 플랑크톤의 절대적인 부족으로 인하여 먹이 섭취형태를 잡식성으로 바꾸어서 detritus나 다른 동물플랑크톤(요각류)을 먹이로 섭식하며 월동을 하기도 한다(Ju and Harvey 2004). 이런 기작들의 수용에도 불구하고 크릴의 월동에 어려움이 있다면, 그들은 생존을 위해 다른 월동 전략 즉 몸체축소와 같은 기작을 수용해야 할 것이다(McGaffin *et al.* 2002).

한편, 최근에 남극크릴 외에 태평양 중위도해역에서 서식하는 크릴인 *E. pacifica*도 산란후에 몸체축소를 하는 것으로 관찰되었다(Shaw *et al.* 2004). 이러한 사실로 볼 때, 몸체축소가 단지 남극크릴의 월동을 위한 기작으로만 여길 수 없으며, 어떠한 극한 환경이나 조건하에서의 생존을 위한 크릴의 일반적인 기작으로 볼 수도 있다.

본 연구 결과에 따르면, 본 해역에서 채집된 크릴들중, 특히 *E. superba*의 일부가 몸체 축소를 월동기작으로 사용하였다 하더라도 단순히 크기와 몸 길이사이의 관계만으로 채집된 크릴에서 몸체 축소를 경험한 개체와 경험하지 않은 개체를 정량적으로 분리하기는 어려운 것으로 보인다. 이러한 점에서 단지 형태적인 추정을 통하여 크릴의 다양한 기작과 군집구조를 이해한다는 것은 불가능하며, 각 개체마다 적용할 수 있는 측정방법들, 앞서서도 언급한 근육속의 세포핵 밀도 혹은 RNA/DNA ratio(Shin 2000) 등을 병행한다면, 좀 더 정량적인 남극 크릴의 몸체 축소 기작 뿐만 아니라 크릴의 겨울 생태 및 군집구조를 이해하는데 더 유용한 정보를 제공할 것이다.

사 사

We thank the captain and crews of the R/V *L. M. Gould* and *N. B. Palmer* and technicians and personals of Raytheon Polar Services Company for assistance with field collections and technical and travel supports. J. Zimmerman, K. Scolardi, K. Daly, and J. Torres of University of South Florida and S. Klosterh of Chesapeake Biological Laboratory are thanked for sample collections and processes. S. Kim and S.Y. Hong are thanked for the review

and valuable comments on this manuscript. This work was supported by the NSF through the Southern Ocean GLOBEC Program (OPP-9910043). This manuscript is contribution No.3806 of The University of Maryland Center for Environmental Science and contribution No.498 for US GLOBEC Program. S.-J. Ju was also partially supported by KOPRI projects PM21700 and PN04003.

참고문헌

- Atkinson, A., B. Meyer, D. Stübing, W. Hagen, K. Schmidt, and U.V. Bathmann. 2002. Feeding and energy budgets of Antarctic krill *Euphausia superba* at the onset of winter - II. Juveniles and adults. *Limnol. Oceanogr.*, 47(4), 953-966.
- Daly, K., J. Torres, S. Gallager, J. Donnelly, J. Zimmerman, and J. Bellucci. 2004. Carbon budgets for overwintering larval krill. EOS, Trans., AGU, 84(52), Ocean Sci. Meet., Suppl., Abstract OS12F-03.
- Färber-Lorda, J. 1994. Length-weight relationships and coefficient of condition of *Euphausia superba* and *Thysanoessa macrura* (Crustacea: Euphausiacea) in southwest Indian Ocean during summer. *Mar. Biol.*, 118, 645-650.
- Hagen, W., E.S. Van Vleet, and G. Kattner. 1996. Seasonal lipid storage as overwintering strategy of Antarctic krill. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 134, 85-89.
- Huntley, M.E., W. Nordhausen, and M.D. Lopez. 1994. Elemental composition, metabolic-activity and growth of Antarctic krill *Euphausia superba* during winter. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 107(1-2), 23-40.
- Ikeda, T. and A.W. Mitchell. 1982. Oxygen uptake, ammonia excretion and phosphate excretion by krill and other Antarctic zooplankton in relation to their body size and chemical composition. *Mar. Biol.*, 71, 283-298.
- Ikeda, T. and P. Dixon. 1982. Body shrinkage as a possible overwintering mechanism of the Antarctic krill, *Euphausia superba*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 62, 143-151.
- Ju, S.-J. and H.R. Harvey. 2004. Lipids as markers of nutritional condition and diet in the Antarctic krill, *Euphausia superba* and *Euphausia crystallorophias* during austral winter. *Deep-Sea Res II* (in press).
- Lascara, C.M., E.E. Hofmann, R.R. Ross, and L.B. Quetin. 1999. Seasonal variability in the distribution of Antarctic krill, *Euphausia superba*, west of the Antarctic Peninsula. *Deep-Sea Res. I*, 46, 925-949.
- McGaffin, A.F., S. Nicol, and D.A. Ritz. 2002. Changes in muscle tissue of shrinking Antarctic krill. *Polar Biol.*, 25, 180-186.
- Meyer, B., A. Atkinson, D. Stübing, B. Oettl, W. Hagen,

- and U.V. Bathmann. 2002. Feeding and energy budgets of Antarctic krill *Euphausia superba* at the onset of winter - I. Furcilia III larvae. *Limnol. Oceanogr.*, 47(4), 943-952.
- Nicol, S. 2000. Understanding krill growth and aging: the contribution of experimental studies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57 (Suppl. 3), 168-177.
- Quetin, L.B. and R.M. Ross. 1991. Behavioural and physiological characteristics of the Antarctic krill, *Euphausia superba*. *Amer. Zool.*, 31, 49-63.
- Quetin, L.B., R.M. Ross, T.K. Frazer, and K.L. Haberman. 1996. Factors affecting distribution and abundance of zooplankton, with an emphasis on Antarctic krill, *Euphausia superba*. p. 357-371. In: *Foundation for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula*. Antarctic Research Series, Vol. 70, eds. by Ross, R.M., E.E. Hofmann, and L.B. Quetin, American Geophysical Union, Washington D.C.
- Raymond, J.A. and C.H. Fritsen. 2000. Ice-active substances associated with Antarctic freshwater and terrestrial photosynthetic organisms. *Antarct. Sci.*, 12(4), 418-424.
- Schnack, S.B. 1985. Feeding by *Euphausia superba* and copepod species in response to varying concentrations of phytoplankton. p. 311-323. In: *Antarctic nutrient cycles and food webs*. eds. by Siegfried, W.R., P.R. Condy, and R.M. Laws, Springer-Verlag.
- Shaw, C.T., Feinberg, L.R. and W.T. Peterson. 2004. Molt-
ing and growth rates of two species of euphausiids off the Oregon Coast: seasonal, spatial and life stage differences. ASLO/TOS Ocean Res. Conf., Honolulu, Hawaii, USA.
- Shin, H.-C. 2000. Condition indicators for Antarctic krill, *Euphausia superba*. Ph. D. thesis, University of Tasmania, Tasmania, Australia. 144 p.
- Shin, H.-C. and S. Nicol. 2002. Using the relationship between eye diameter and body length to detect the effects of long-term starvation on Antarctic krill *Euphausia superba*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 239, 157-167.
- Siegel, V. 2000. Krill (Euphausiacea) life history and aspects of population dynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57 (suppl. 3), 130-150.
- Sun, S., W. de la Mare, and S. Nicol. 1995. The compound eye as an indicator of age and shrinkage in Antarctic krill. *Antarct. Sci.*, 7, 387-392.
- Thomas, D.N. and G.S. Dieckmann. 2002. Antarctic sea ice - a habitat for extremophiles. *Science*, 295, 641-644.
- Torres, J.J., J. Donnelly, T.L. Hopkins, T.M. Lancraft, A.V. Aarset, and D.G. Ainley. 1994. Proximate composition and overwintering strategies of Antarctic micronektonic crustacea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 113, 221-232.

Received Jul. 8, 2004
Accepted Nov. 10, 2004