



## 南极磷虾资源分布热点分析的空间尺度效应

刘 慧<sup>1,2,3</sup>, 朱国平<sup>1,2,3,4\*</sup>

(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:** 空间尺度是生态学的一个重要研究领域, 但少有研究关注空间尺度对生物资源热点分析产生的影响。为了分析不同空间尺度对南极磷虾环南极分布热点的影响, 以 10 年为间隔, 将 1926—2016 年南极磷虾资源密度数据插值为 10'×10'、20'×20'、30'×30'、40'×40'、50'×50'、1°×1°、2°×2°、3°×3°、4°×4°、5°×5° 这 10 个空间尺度, 利用线性、对数、指数、幂律和多项式函数计算了南极磷虾资源全局密度、磷虾资源热(冷)点区密度与空间尺度之间的关系, 分析了热(冷)点区在不同空间尺度下质心与面积的变化。结果显示, 南极磷虾资源全局密度的最大值、偏度、峰度、变异系数与空间尺度之间存在显著的比例关系, 热点区的最大值、偏度、峰度、Q3、变异系数与空间尺度之间存在显著的比例关系, 而冷点区的最大值、平均值、标准差、偏度、峰度、Q3、变异系数与空间尺度之间存在显著的比例关系。热(冷)点区的面积随着空间尺度的增大而增大, 其位置受空间尺度变化的影响较大。当空间尺度大于 1°×1° 时, 热(冷)点区的质心偏移严重, 故不建议将大于 1°×1° 的空间尺度用于识别南极磷虾的局部空间格局。

**关键词:** 南极磷虾; 尺度效应; 热点; Getis-Ord  $G_i^*$

中图分类号: S 932

文献标志码: A

南极磷虾, 通常指南极大磷虾 (*Euphausia superba*), 以下简称磷虾, 为多年生大型甲壳类动物, 广泛分布于环南极陆架水域, 主要摄食海表的浮游生物, 如藻类和小型浮游动物<sup>[1-2]</sup>。磷虾因其丰富的资源量而成为南大洋生态系统中企鹅、海鸟、海豹等顶级捕食者的重要食物来源, 在南大洋生态系统中起着关键作用<sup>[3]</sup>。作为南大洋目前最重要的渔业形式<sup>[4]</sup>, 尽管磷虾渔业发展因生态等方面的考虑而受到限制, 但仍具有巨大的发展潜力<sup>[5]</sup>, 且该渔业的发展也已成为我国维护南极权益的国家战略。在发展磷虾渔业过程中, 确定其资源分布模式及其变动已

成为一个重要的研究内容, 但由于磷虾资源多变的时空动态, 致使目前关于其资源分布的研究并未取得较大的进展, 这其中就包括资源分布的时空尺度问题。

空间信息在生态领域的广泛应用使得尺度问题成为目前地学和环境科学研究中的热点问题之一, 其对评估生态结构和生物多样性等科学问题均有较大的理论与实用价值<sup>[6-7]</sup>。考虑到空间格局具有尺度依赖性, 即尺度效应, 因此不少学者已注意到尺度对空间格局的影响<sup>[8-9]</sup>。但出于各种考虑, 不同学者采用的分析尺度也各不相同, 如 Cruz 等<sup>[10]</sup>考虑渔业的作业规模而

收稿日期: 2020-03-04 修回日期: 2020-05-28

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

通信作者: 朱国平, E-mail: gpzhu@shou.edu.cn

将磷虾渔业数据处理成 9 km×9 km 的网格。Perry 等<sup>[11]</sup>以 2°×1°的空间尺度分析了磷虾不同生命阶段的栖息地分布,并结合水深及海温数据对其栖息地进行了划分。Atkinson 等<sup>[12]</sup>以 9°×3°的空间尺度分析了磷虾资源空间分布格局,并以 1°×0.5°的尺度分析了磷虾与叶绿素浓度之间的关系。也有学者针对磷虾资源分布的尺度问题进行了探讨,如 Murphy 等<sup>[13]</sup>研究了磷虾与环境以及其他营养级生物之间不同的相互作用尺度,并开发了一个分析南极海洋生态系统的概念框架。Reid 等<sup>[14]</sup>通过计算不同距离下捕食者与磷虾资源分布的莫兰指数(Moran's I),从而确定了捕食者与磷虾资源分布的特征尺度。最近,刘慧等<sup>[15]</sup>通过空间统计分析基于点数据识别了磷虾资源分布的热(冷)点,但在分析过程中仍发现一些问题需要解决,其中一个突出的问题:虽然点数据可较好地反映磷虾资源分布特征,但在开展长时间序列的大面分析时,因某些点位的数据不连续(如某些年份未开展调查)而导致热(冷)点识别出现偏差。此外,迄今为止,关于磷虾资源分布的研究尚未有合适的统一空间尺度,这为比较各研究的结果带来了挑战。更为严重的是,在某些情况下,如果采用不合适的空间尺度整合数据并开展进一步分析,可能会产生失真,甚至错误的结果<sup>[16]</sup>。因此,跨尺度的度量变化一直是生态学研究中的一个难点<sup>[17]</sup>。综上,本研究通过探究空间尺度对磷虾资源分布热点的影响,尝试寻找研究磷虾资源分布的合适空间尺度,从而为进一步开展磷虾资源时空分布以及渔场形成机制研究提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 数据来源

英国南极调查局(British Antarctic Survey, BAS)整合多国环南极调查资料建立了 KRILLBASE 数据库,该数据库主要统计了 1926—2016 年磷虾个体调查数据,包括调查时间、调查地点和磷虾密度等。由于各国数据的尺度和类型不同,调查过程中使用了不同的采样方法,为了减少由此产生的差异,该数据库按照 Atkinson 等<sup>[12]</sup>的方法对磷虾的密度(尾/m<sup>2</sup>)进行标准化。

### 1.2 热点分析

按照 10 年为间隔,将 1926—2016 年的磷

虾密度分成不同的年代,方法同刘慧等<sup>[15]</sup>。将原始数据集插值到 10'×10'、20'×20'、30'×30'、40'×40'、50'×50'、1°×1°、2°×2°、3°×3°、4°×4°、5°×5°这 10 个空间尺度上,并由景观生态学的角度引入“斑块”的概念<sup>[18]</sup>,每个斑块内的磷虾密度为该斑块内磷虾密度之和除以该斑块内磷虾密度调查的次数。

通常情况下,一个具有高(低)值的点未必为具有统计学意义的热(冷)点,而基于 Getis-Ord  $G_i^*$  的热点分析是使用最广泛的局部空间自相关统计,其识别的热(冷)点均为具有统计显著性的高(低)值的空间聚类。因此,热点分析中的热点表示具有高值的数据点被类似的高值点包围,而冷点则表示具有低值的数据点被类似的低值点所包围。具体的操作过程参见刘慧等<sup>[15]</sup>。

### 1.3 衡量指标

本研究选择 11 个非空间指标,即斑块数量、最小值、平均值、最大值、标准差、变异系数、偏度、峰度、第一四分位数(Q1)、中位数和第三四分位数(Q3)衡量空间尺度对磷虾资源密度分布的影响,并通过斑块类型面积和质心等空间指标分析磷虾热点与冷点受空间尺度变化所导致的空间分布变化。利用线性、对数、指数、幂函数和多项式函数的回归模型评估这些指标的尺度效应(表 1)。利用修正赤池信息准则(corrected Akaike Information Criterion, AICc)选择最适模型,以 AICc 值最小的模型为“最佳”模型<sup>[19]</sup>:  $y$  为指标,  $x$  为空间尺度。

对于线性、对数和指数函数,  $a>0$  表示空间尺度增加时指标的增长趋势,而  $a<0$  时表示下降趋势。对于多项式函数,  $n=2$  表示抛物线,而  $n>2$  则表示指标与相应空间尺度之间更为复杂的

表 1 评估指标尺度效应的回归模型

Tab. 1 Regression model used to evaluate scale effect of indicators

尺度关系 scaling relation	方程式 equation
线性 linear	$y=ax+b$
对数 logarithmic	$y=alnx+b$
指数 exponential	$y=be^{ax}$
幂 power	$y=bx^a$
多项式 polynomial	$y=a_nx^n+\dots+a_1x+a_0, n\geq 2$

关系, 指标与空间尺度之间的趋势关系无法单纯以  $a$  指征。对于幂律函数, 则计算分形维数  $d$ , 以量化由于空间尺度的变化而导致指标变化的程度。 $|d|$  接近 1 表示指标对空间尺度的变化不敏感, 若  $|d|$  较大 (如  $|d| \geq 1.3$ ), 则意味着空间指数对空间尺度的变化敏感<sup>[20]</sup>。分形维数  $d$  的计算公式<sup>[21]</sup>:

$$d = \begin{cases} 1 - a, & a < 0 \\ -1 - a, & a \geq 0 \end{cases}$$

## 2 结果

### 2.1 全局密度的尺度效应

统计各年代全体样本在不同尺度下的斑块总数, 随着空间尺度的增大, 斑块总数呈下降趋势, 其拟合方程显示各年份斑块总数与空间尺度之间均呈现显著的幂率关系 (表 2)。各年份中斑块总数的分形维数  $d$  均为正, 且  $d$  值均较大, 说明斑块总数对空间尺度的变化敏感。其中, 1946—1955 年  $d$  值最小, 2006—2016 年  $d$  值最大。随着时间的变化,  $d$  值先降低后增大, 磷虾资源商业性开发后的 1976—2016 年<sup>[22]</sup> 与之前的 1926—1955 年相比,  $d$  值增长了 25.8%。

表 2 南极磷虾分布斑块总数的拟合方程与分形维数

Tab. 2 Fitting equation and fractal dimension on total number of patches for *E. superba* distribution

十年际 decade	拟合方程 fitting equation	相关系数 $R^2$	分形维数 $d$
1926—1935	$y = 2275.655x^{-0.426}$	0.935	1.426
1936—1945	$y = 674.289x^{-0.233}$	0.752	1.233
1946—1955	$y = 64.676x^{-0.156}$	0.761	1.156
1976—1985	$y = 5710.753x^{-0.581}$	0.961	1.581
1986—1995	$y = 5552.064x^{-0.563}$	0.949	1.563
1996—2005	$y = 4419.475x^{-0.616}$	0.961	1.616
2006—2016	$y = 2404.616x^{-0.639}$	0.982	1.639

将空间尺度与 10 个非空间指标进行回归分析, 得到二者之间的拟合方程 (表 3)。除了最大值、偏度、峰度、变异系数外, 未发现其他指标与空间尺度之间存在显著的比例关系。最大值、偏度、峰度、变异系数与空间尺度多为幂函数或抛物线函数关系。随着空间尺度的增大, 最大值、偏度、峰度均呈下降趋势; 除了 2006—2016 年, 变异系数亦呈下降趋势。1°×1°尺度时,

2006—2016 年变异系数出现两个抛物线的拐点, 小于该尺度内的变异系数随尺度变化而下降, 而在大于该尺度下呈现出增长趋势 (表 3)。

### 2.2 热 (冷) 点非空间指标的尺度效应

除 1946—1955 年外, 其余年份在不同空间尺度下均存在热点, 而仅在 1926—1935 年的 20'×20' 尺度下, 1986—1995 年的 10'×10'、20'×20'、30'×30'、40'×40' 和 50'×50' 尺度下, 2006—2016 年的 10'×10' 和 20'×20' 尺度下存在冷点。为了简便及考虑统计所需的样本数量, 此处仅选取 1986—1995 年的冷点进行分析。随着空间尺度的增大, 热点与冷点的斑块数量呈下降趋势, 其拟合方程显示各年份斑块数量与空间尺度之间均呈幂函数关系 (表 4)。各年份中斑块数量的分形维数  $d$  与全局相比, 除 1936—1945 年外, 其他年份中的热点与冷点  $d$  值均较大, 1996—2005 年  $d$  值最大。

对于热点, 其磷虾资源密度的最大值、偏度、峰度、Q3、变异系数与空间尺度多为指数、幂函数或抛物线函数关系 (表 5), 而其他非空间指标并未发现明确的比例关系。随着空间尺度的增大, 最大值、偏度、峰度以及变异系数均呈下降趋势; 最大值被均一化, 但 Q3 却呈现上升趋势。1935—1945 年的变异系数在 2°×2° 尺度确定了其抛物线的拐点。偏度随着空间尺度增加而降低, 说明热点区的磷虾密度由右偏态逐渐向正态分布接近, 特别是 2006—2016 年, 其在 4°×4° 与 5°×5° 尺度下的峰度小于 0, 热点区磷虾资源密度转变为左偏态。峰度随着空间尺度增加而降低, 说明随着空间尺度增加, 热点区的磷虾密度由尖峰态转变为低峰态。

对于冷点, 其磷虾密度的最大值、平均值、标准差、偏度、峰度、Q3 及变异系数与空间尺度之间均为抛物线函数关系 (表 5)。随着空间尺度增大, Q3 先上升后下降, 最大值、平均值、标准差、偏度以及变异系数均呈下降趋势, 冷点区的磷虾密度由右偏态逐渐向正态分布接近。峰度先下降后上升, 在 40'×40' 时达到最低, 说明随着空间尺度的增加, 冷点区的磷虾资源密度由尖峰态转变为低峰态, 再转变为尖峰态。

### 2.3 热 (冷) 点区空间指标的尺度效应

在不同尺度下, 1926—1935 年、1936—1945

表 3 南极磷虾密度热点分析统计量与空间尺度之间关系的拟合方程

Tab. 3 Fitting equation of relationship between spatial scale and statistical variable in hotspot analysis of *E. superba* density

指标 index	十年际 decade	拟合方程 fitting equation	相关系数 $R^2$	分形维数 $d$
最大值 maximum	1926—1935	$y = -2\ 684.057\ln x + 16\ 314.445$	0.933	-
	1936—1945	$y = 0.005x^2 - 7.348x + 1\ 876.449$	0.947	-
	1946—1955	$y = -0.000\ 3x^2 + 0.060x + 19.995$	0.806	-
	1976—1985	$y = 0.133x^2 - 70.644x + 11\ 673.746$	0.941	-
	1986—1995	$y = 4\ 113.844e^{-0.009x}$	0.882	-
	1996—2005	$y = 42\ 776.929x^{-0.657}$	0.897	1.657
	2006—2016	$y = -161.144\ln(x) + 1\ 355.804$	0.687	-
偏度 skewness	1926—1935	$y = -0.000\ 2x^2 + 0.027x + 11.293$	0.879	-
	1936—1945	$y = 0.000\ 04x^2 + 0.049x + 15.908$	0.964	-
	1946—1955	$y = -0.000\ 01x^2 - 0.002x + 4.484$	0.978	-
	1976—1985	$y = 0.000\ 1x^2 - 0.064x + 13.232$	0.894	-
	1986—1995	$y = 0.000\ 06x^2 - 0.053x + 14.549$	0.878	-
	1996—2005	$y = -5.015\ln x + 33.103$	0.858	-
	2006—2016	$y = 8.303x^{-0.138}$	0.652	1.138
峰度 kurtosis	1926—1935	$y = -0.003x^2 + 0.379x + 156.874$	0.851	-
	1936—1945	$y = 0.002x^2 - 1.397x + 274.420$	0.956	-
	1946—1955	$y = -0.000\ 06x^2 - 0.029x + 24.363$	0.984	-
	1976—1985	$y = 0.003x^2 - 1.368x + 196.338$	0.889	-
	1986—1995	$y = 277.251e^{-0.009x}$	0.846	-
	1996—2005	$y = 2\ 639.197x^{-0.649}$	0.858	1.649
	2006—2016	$y = 102.348x^{-0.312}$	0.701	1.312
变异系数 CV	1926—1935	$y = -0.000\ 04x^2 - 0.004x + 7.489$	0.921	-
	1936—1945	$y = -0.000\ 006x^2 - 0.013x + 8.253$	0.909	-
	1946—1955	$y = -0.000\ 004x^2 - 0.002x + 3.280$	0.966	-
	1976—1985	$y = 0.000\ 07x^2 - 0.033x + 7.179$	0.932	-
	1986—1995	$y = 0.000\ 02x^2 - 0.019x + 5.744$	0.956	-
	1996—2005	$y = -0.000\ 003x^2 - 0.012\ 9x + 6.42$	0.713	-
	2006—2016	$y = 0.000\ 4x^2 - 0.041\ 3x + 3.651 (x \leq 1^\circ)$ $y = 0.000\ 004x^2 + 0.000\ 1x + 2.423 (x \geq 1^\circ)$	0.829 0.771	- -

注：符号“-”表示无法计算分形维数 $d$ ，下同

Notes: the symbol “-” signifies the fractional dimension  $d$  that cannot be estimated, the same below

年、1976—1985 年及 2006—2016 年均存在 1 个热点区，1986—1995 年和 1996—2005 年均存在 2 个热点区，1986—1995 年存在 1 个冷点区。由质心表示热点区和冷点区的位置，不同尺度

下同一热点区的位置显然不同，有的年份甚至产生了较大的差异 (图 1，图中数字代表空间尺度的大小，单位为 $^\circ$ )。1926—1935 年，热点区的质心沿着西北—东南方向移动，由  $10' \times 10'$  至



表 4 热点分析南极磷虾密度斑块数量与空间尺度之间关系的拟合方程及分形维数

Tab. 4 Fitting equation and fractal dimension of relationship between spatial scale and number of patches for *E. superba* density in hotspot analysis

斑块类型 type of patch	指标 index	十年际 decade	拟合方程 fitting equation	相关系数 $R^2$	分形维数 $d$
热点 hotspot	斑块数量 number of patches	1926—1935	$y = 1693.524x^{-0.652}$	0.969	1.652
		1936—1945	$y = 14.219x^{-0.135}$	0.908	1.135
		1976—1985	$y = 981.706x^{-0.565}$	0.898	1.565
		1986—1995	$y = 328.011x^{-0.452}$	0.741	1.452
		1996—2005	$y = 2296.941x^{-0.849}$	0.916	1.849
		2006—2016	$y = 228.006x^{-0.811}$	0.863	1.811
冷点 coldspot	斑块数量 number of patches	1986—1995	$y = 2805.163x^{-1.311}$	0.895	2.311

5°×5°整体偏移了约 9°×3°, 且各空间尺度上的偏移均较大(图 1-a)。1936—1945 年, 热点区的质心整体上偏移了约 6°×1°, 在小于 30' 的尺度内偏移了约 1°×0.4°, 而质心在大于 30' 尺度上的偏移范围则是小于 30' 尺度偏移范围的 24 倍(图 1-b)。1976—1985 年, 热点区的质心整体上偏移了约 12°×4°, 在小于 60' 的尺度内偏移了约 2°×1°, 而质心在大于 60' 尺度上的偏移范围是小于 60' 尺度偏移范围的 21 倍(图 1-c)。1986—1995 年, 2 个热点区的质心整体上分别偏移了约 9°×3°和 3°×2°, 在比 30' 更精细的尺度内偏移均不明显, 但在更大尺度上波动剧烈(图 1-d, 1-e)。1996—2005 年, 其中一个热点区的质心整体上偏移较小, 偏移了约 2°×1°(图 1-f); 另一个热点区的质心整体上偏移了 8°×2°, 其质心在大于 50' 尺度上的偏移范围为小于 50' 尺度偏移范围的 79 倍(图 1-g)。2006—2016 年, 热点区的质心整体上偏移了 4°×2°, 在各尺度下偏移均较大(图 1-h)。1986—1995 年, 冷点区的质心整体上偏移了 5°×2°, 其质心在大于 30' 尺度上的偏移范围为小于 30' 尺度偏移范围的 26 倍(图 1-i)。

随着空间尺度增加, 虽然热(冷)点(即斑块)的数量随之减少, 但单个热(冷)点的面积却随之增加; 结果显示, 总体上, 热(冷)点区的面积(斑块类型面积)也呈现增加的趋势。1996—2005 年, 在小于 1°×1°时, 热点区的面积随着尺度增加呈现上升的状态, 在 1°×1°时突然下降, 之后又随着尺度的增大而增大。在所有时间内, 热点区的面积与空间尺度之间均为抛物线函数关系(表 6)。1986—1995 年, 冷点区的面积与空

间尺度呈抛物线关系。

### 3 讨论

#### 3.1 尺度效应

通过对近百年大尺度密度数据开展的磷虾资源分布热(冷)点全局和局部空间格局尺度效应分析发现, 磷虾资源分布热(冷)点全局和局部空间格局均受空间尺度的显著影响。斑块类型面积、斑块数量、最大值、平均值、标准差、偏度、峰度、Q3 及变异系数与空间尺度之间存在着多种关系, 包括对数、指数、幂律和多项式的比例关系。基于同源磷虾资源密度数据, 本研究并未识别出各空间模式之间的线性关系。无论是斑块总数, 还是不同斑块类型的数量, 均呈幂函数下降关系, 这与 Feng 等<sup>[23]</sup>的研究结果一致。基于幂函数关系计算出的分形维数  $d$ (表 2, 表 4)可知, 与全局对比, 热(冷)点具有更大的分形维数。这表明, 与全局相比, 热点和冷点对空间尺度的变化敏感度更高; 斑块数量与空间尺度密切相关。然而, 当斑块距离较远且数量较少时, 需要更大的空间尺度才能降低斑块数量, 如 1946—1955 年, 在 10'×10'、20'×20'、30'×30'和 40'×40'尺度下, 斑块总数并未发生改变, 这使得较小空间尺度下难以获得斑块总数与空间尺度之间的比例关系。本研究结果还显示, 不同空间尺度下, 斑块的位置存在显著的差异, 即质心随着空间尺度而变化; 尽管斑块类型面积与空间尺度之间呈高度正相关, 但质心的偏移轨迹未呈现明显的规律。物种数

表 5 南极磷虾密度热(冷)点统计数据的拟合方程

Tab. 5 Fitting equation on statistical variables for hotspot (coldspot) of *E. superba* density

斑块类型 type of patch	指标 index	十年际 decade	拟合方程 fitting equation	相关系数 $R^2$	分形维数 $d$
热点 hotspot	最大值 maximum	1926—1935	$y=-2\ 684.057\ln x+16\ 314.445$	0.933	-
		1936—1945	$y=0.005x^2-7.347x+1\ 876.392$	0.948	-
		1976—1985	$y=0.133x^2-70.644x+11\ 673.746$	0.941	-
		1986—1995	$y=4\ 091.423e^{-0.009x}$	0.882	-
		1996—2005	$y=42\ 776.929x^{-0.657}$	0.897	1.657
		2006—2016	-	-	-
	偏度 skewness	1926—1935	$y=-0.000\ 001x^2-0.019x+7.917$	0.947	-
		1936—1945	$y=-0.000\ 01x^2-0.002x+2.544$	0.961	-
		1976—1985	$y=-1.599\ln x+10.868$	0.950	-
		1986—1995	$y=0.000\ 04x^2-0.032x+6.569$	0.948	-
		1996—2005	$y=-3.517\ln(x)+20.530$	0.916	-
		2006—2016	$y=-0.541\ln x+2.998$	0.755	-
	峰度 kurtosis	1926—1935	$y=76.745e^{-0.0068x}$	0.949	-
		1936—1945	$y=-0.000\ 02x^2-0.016x+7.728$	0.944	-
		1976—1985	$y=-14.81\ln x+86.898$	0.958	-
		1986—1995	$y=54.697e^{-0.012x}$	0.913	-
		1996—2005	$y=277.530e^{-0.036x}$	0.936	-
		2006—2016	$y=13.765x^{-0.460}$	0.729	1.460
	第三四分位数 Q3	1926—1935	$y=-0.000\ 07x^2+0.472x-3.037$	0.967	-
		1936—1945	$y=39.777e^{0.005x}$	0.888	-
		1976—1985	$y=-0.014x^2+6.669x-140.802$	0.921	-
		1986—1995	$y=-0.000\ 4x^2+0.746x+41.433$	0.912	-
		1996—2005	$y=0.002x^2-0.439x+67.661$	0.856	-
		2006—2016	$y=105.736\ln x-114.041$	0.641	-
变异系数 CV	1926—1935	$y=0.000\ 01x^2-0.017x+5.504$	0.952	-	
	1936—1945	$y=0.000\ 06x^2-0.011x+2.964(x\leq 2^\circ)$	0.927	-	
		$y=0.000\ 1x^2-0.041x+6.139(x\geq 2^\circ)$	0.777	-	
	1976—1985	$y=0.000\ 07x^2-0.033x+4.960$	0.950	-	
	1986—1995	$y=0.000\ 01x^2-0.013x+3.671$	0.961	-	
	1996—2005	$y=4.345e^{-0.004x}$	0.839	-	
2006—2016	$y=-0.252\ln(x)+2.334$	0.781	-		
冷点 coldspot	最大值 max	1986—1995	$y=0.212x^2-23.934x+683.240$	0.840	-
	平均值 mean		$y=-0.001x^2-0.249x+18.077$	0.717	-
	标准差 SD		$y=-0.002x^2-1.189x+67.277$	0.659	-
	偏度 skewness		$y=0.002x^2-0.211x+8.292$	0.895	-
	峰度 kurtosis		$y=0.035x^2-2.982x+75.653$	0.977	-
	第三四分位数 Q3		$y=-0.005x^2+0.245x+3.501$	0.897	-
	变异系数 CV		$y=0.000\ 1x^2-0.054x+4.173$	0.765	-

注：符号“-”表示无明确的函数关系以及对应的系数和分形维数

Notes: the symbol "-" signifies no explicit relationship between them and the coefficient  $R^2$  and fractional dimension  $d$  derived from the relationship

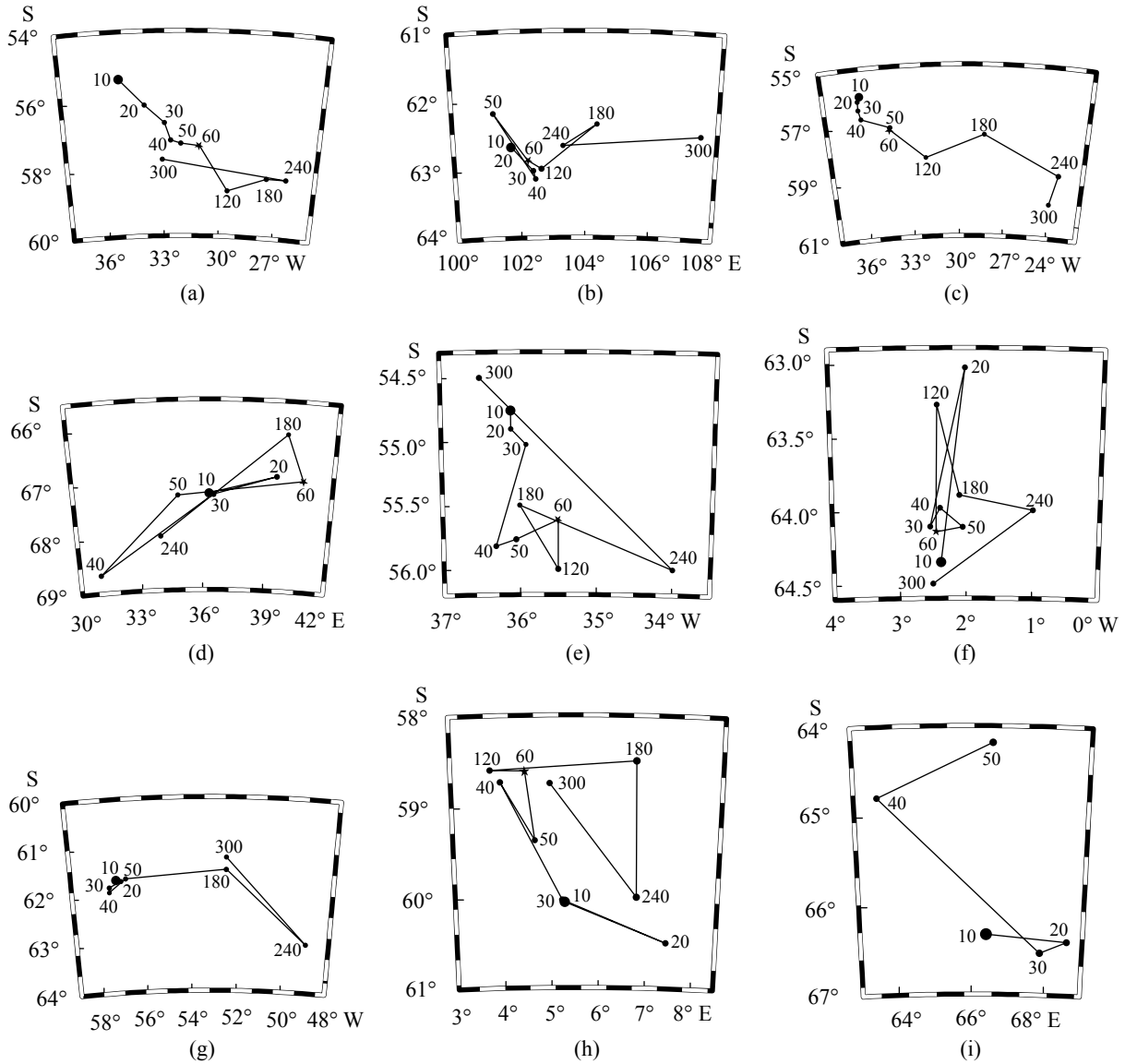


图 1 不同空间尺度下的南极磷虾密度热(冷)点区质心变化

Fig. 1 Variation in centroid of hotspot (coldspot) areas of *E. superba* density at different spatial scales

表 6 南极磷虾密度热(冷)点区面积的拟合方程

Tab. 6 Fitting equation on coverage of hotspot (coldspot) area of *E. superba* density

斑块类型 type of patch	指标 index	时间 decade	拟合方程 fitting equation	$R^2$
热点区 hotspot area	面积 coverage	1926—1935	$y = -1\ 281.604x^2 + 1\ 472\ 601.372x - 4\ 123\ 741.565$	0.991
		1936—1945	$y = -518.574x^2 + 281\ 194.469x - 6\ 705\ 324.262$	0.895
		1976—1985	$y = -2\ 317.754x^2 + 1\ 485\ 565.906x - 11\ 343\ 007.292$	0.954
		1986—1995	$y = -2\ 230.302x^2 + 1\ 026\ 056.534x - 13\ 079\ 357.750$	0.912
		1996—2005	$y = 2\ 199.455x^2 - 325\ 135.448x + 26\ 856\ 155.613$	0.915
		2006—2016	$y = -208.170x^2 + 313\ 441.089x - 7\ 608\ 806.520$	0.980
冷点区 coldspot area	面积 coverage	1986—1995	$y = 15\ 339.442x^2 - 586\ 455.383x + 6\ 858\ 067.165$	0.983

量与采样面积之间的关系是生态学中最古老且记录最丰富的模式之一,而数量、面积具有较强的尺度依赖性<sup>[24-25]</sup>。许多研究表明,在不同尺度上分析生境可以了解生物多样性与群落结构的分布<sup>[26-27]</sup>,以及空间尺度如何影响生态过程<sup>[28-29]</sup>。尺度效应的研究不局限于单个斑块的尺度大小,还可关注通过改变整个研究区域的范围分析尺度变化对生态的影响<sup>[30]</sup>。需要明确的是,本研究回归方程中的具体参数可能不适用于其他大洋性物种,因为这些参数会受到数据集选择的影响,若为短时间序列数据,如几个月,因其具有更大的偶然性而可能不适用于研究尺度效应。

### 3.2 热(冷)点区的连续性与时间持久性

通过空间统计手段(Getis-Ord  $G_i^*$ )识别磷虾资源分布的热点与冷点,且多个热(冷)点聚集时才被认为是热(冷)点区。本研究显示,仅在1986—1995年的10'×10'、20'×20'、30'×30'、40'×40'和50'×50'尺度下存在冷点区,这是由于不同空间尺度下格网内的磷虾资源密度计算为平均值,随着空间尺度增大,磷虾资源密度的空间格局具更大概率趋于均一化。而在部分尺度下并未发现同一热点区,比如1986—1995年a热点区在2°×2°和5°×5°尺度下以及1996—2005年b热点区在1°×1°和2°×2°尺度下均未发现,但在其更小与更大的空间尺度下均存在,这与Getis-Ord  $G_i^*$ 的原理有关,即具有统计意义( $z$ 得分大于1.96)才能被识别为热点。

热点区在南桑威奇群岛海域(1926—1935年、1976—1985年和1986—1995年),冷点区在普里兹湾西侧海域(1976—1985年和1986—1995年)的空间聚类时间较为持久,其广阔的陆架以及复杂的海流为磷虾提供了充足的食物来源<sup>[31]</sup>,有利于磷虾以此作为栖息地。而有的热(冷)点区域时间持久性不足,如莫森海海域、白岛海域、南奥克尼群岛海域和阿德莱德岛海域。在不同空间尺度下,观察到热(冷)点区的时间持久性保持一致,说明热(冷)点区的时间持久性不受空间尺度的影响或受到的影响程度较小。在后续研究中,针对时间持久性与空间尺度之间的关系,可以开展与统计量、斑块数量和斑块面积类似的量化分析。

### 3.3 最大允许空间尺度

最佳空间尺度即最能反映地理特征和生物资源特征的尺度。不适当的空间尺度可能会掩盖一些重要信息,从而无法准确地阐释磷虾资源分布的空间格局。用于确定最佳尺度的方法较多,Feng等<sup>[32]</sup>利用茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)的单位捕捞努力量渔获量(CPUE)数据插值到不同的空间尺度上,计算不同尺度下的莫兰指数,并认为Moran's I的第一个峰为最佳尺度,而小于60'×60'的最后一个峰为最大允许尺度。Epperson<sup>[33]</sup>将空间自相关图上Moran's I首先穿过x轴的点所对应的尺度定义为特征空间尺度。Bjørnstad等<sup>[34]</sup>将空间自相关图上Moran's I与零值无显著差异的最小尺度视为特征空间尺度。Reid等<sup>[14]</sup>通过计算不同距离下磷虾资源分布的Moran's I,综合两种方法将Moran's I首次穿过x轴的尺度和第一个与零值无显著差异的尺度均视为特征尺度,并在此基础上得出:基于科学考察的磷虾数据得出的特征尺度为200 km,而基于磷虾渔业数据得出的特征尺度为150 km。

总的来说,上述各种方法均有其优、缺点。Feng等<sup>[32]</sup>的方法必定能找到最佳尺度,但不一定能找到最大允许尺度,且该方法已定义了最大允许尺度不可超过60'×60'。Reid等<sup>[14]</sup>根据Moran's I代表空间自相关的状态这一特性<sup>[35]</sup>,将空间状态发生突变所对应的尺度视为特征尺度具有其理论依据,但该方法不一定能找到特征尺度。两种方法的思路均为将空间指标的“拐点”出现时的尺度视为一个特别的尺度。依照这种思路,由非空间指标来看,本研究发现,1°×1°和2°×2°分别定义了全局与热点区的变异系数拐点。由质心的偏移程度来看,尺度大于1°×1°的热点区和冷点区质心与较小尺度的质心显著不同。因此,使用大于1°×1°的空间尺度确定磷虾资源的格局并不合适。由斑块类型面积来看,1996—2005年,热点区的面积变化趋势在1°×1°时出现了突变。综上所述,本研究建议将1°×1°视为大尺度磷虾资源分布热点分析的最大允许空间尺度。而对于开展尺度较小的热点分析或者资源分布分析,则应根据具体的研究目标和生物种类以及栖息地类型予以选择。此外,本研究显示,对于所有数据,与非空间指标相比,空间指标与空间尺度之间具有更清晰的比



例关系, 且无论尺度大小, 均鲜有波动的趋势。虽然非空间指标与空间尺度整体上确定了比例关系, 但在小于  $1^{\circ} \times 1^{\circ}$  时, 非空间指标出现剧烈的波动。因此, 空间指标更适合作为进行空间分析的最大允许尺度的指标。

感谢英国南极调查局提供相关数据, 感谢参与实地调查的技术人员为研究工作的进展给予的大量支持, 感谢万树杰和尉晓英在数据处理上提供的帮助。

### 参考文献 (References):

- [1] 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.  
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(in Chinese).
- [2] 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.  
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 in 2016[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2019, 34(5): 710-717(in Chinese).
- [3] Nicol S, Endo Y. Krill fisheries: development, management and ecosystem implications[J]. *Aquatic Living Resources*, 1999, 12(2): 105-120.
- [4] Kawaguchi S, Nicol S. Learning about Antarctic krill from the fishery[J]. *Antarctic Science*, 2007, 19(2): 219-230.
- [5] Nicol S, Foster J. Recent trends in the fishery for Antarctic krill[J]. *Aquatic Living Resources*, 2003, 16(1): 42-45.
- [6] Lammert M, Allan J D. Assessing biotic integrity of streams: effects of scale in measuring the influence of land use/cover and habitat structure on fish and macroinvertebrates[J]. *Environmental Management*, 1999, 23(2): 257-270.
- [7] Peterson G, Allen C R, Holling C S. Ecological resilience, biodiversity, and scale[J]. *Ecosystems*, 1998, 1(1): 6-18.
- [8] Turner M G, O'Neill R V, Gardner R H, et al. Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern[J]. *Landscape Ecology*, 1989, 3(3-4): 153-162.
- [9] Wiens J A. Spatial scaling in ecology[J]. *Functional Ecology*, 1989, 3(4): 385-397.
- [10] Cruz FS, Ernst B, Arata J A, et al. Spatial and temporal dynamics of the Antarctic krill fishery in fishing hotspots in the Bransfield Strait and South Shetland Islands[J]. *Fisheries Research*, 2018, 208: 157-166.
- [11] Perry F A, Atkinson A, Sailley S F, et al. Habitat partitioning in Antarctic krill: spawning hotspots and nursery areas[J]. *PLoS One*, 2019, 14(7): e0219325.
- [12] Atkinson A, Siegel V, Pakhomov E A, et al. Oceanic circumpolar habitats of Antarctic krill[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, 362: 1-23.
- [13] Murphy E J, Morris D J, Watkins J L, et al. Scales of interaction between Antarctic krill and the environment[M]//Sahrhage D. Antarctic Ocean and Resources Variability. Berlin: Springer, 1988: 120-130.
- [14] Reid K, Sims M, White R W, et al. Spatial distribution of predator/prey interactions in the Scotia Sea: implications for measuring predator/fisheries overlap[J]. *Deep Sea Research-Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2004, 51(12-13): 1383-1396.
- [15] 刘慧, 朱国平. 近百年来南极磷虾分布冷热点的时空变动[J]. 应用生态学报, 2020, 31(3): 1015-1022.  
Liu H, Zhu G P. Spatial-temporal variation in hotspot and coldspot of Antarctic krill distribution in recent 100 years[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(3): 1015-1022(in Chinese).
- [16] Zhang J X, Atkinson P M, Goodchild M F. Scale in spatial information and analysis[M]. Boca Raton: CRC Press, 2014: 1-16.
- [17] Cushman S A, Littel J, McGarigal K. The problem of ecological scaling in spatially complex, nonequilibrium ecological systems[M]//Cushman S A, Huettmann F. Spatial complexity, informatics, and wildlife conservation. Tokyo: Springer, 2010: 43-63.
- [18] Forman R T T, Godron M. Patches and structural components for a landscape ecology[J]. *BioScience*, 1981, 31(10): 733-740.
- [19] Burnham K P, Anderson D R, Huyvaert K P. AIC model selection and multimodel inference in behavioral eco-

- logy: some background, observations, and comparisons[J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2011, 65(1): 23-35.
- [20] Feng Y J, Chen L J, Chen X J. The impact of spatial scale on local Moran's I clustering of annual fishing effort for *Dosidicus gigas* offshore Peru[J]. *Journal of Oceanology and Limnology*, 2019, 37(1): 330-343.
- [21] Feng Y J, Liu Y. Fractal dimension as an indicator for quantifying the effects of changing spatial scales on landscape metrics[J]. *Ecological Indicators*, 2015, 53: 18-27.
- [22] CCAMLR. CCAMLR Statistical Bulletin, Vol. 31[R]. Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources, 2019.
- [23] Feng Y J, Chen X J, Liu Y. The effects of changing spatial scales on spatial patterns of CPUE for *Ommastrephes bartramii* in the northwest Pacific Ocean[J]. *Fisheries Research*, 2016, 183: 1-12.
- [24] Palmer M W, White P S. Scale dependence and the species-area relationship[J]. *The American Naturalist*, 1994, 144(5): 717-740.
- [25] Crawley M J, Harral J E. Scale dependence in plant biodiversity[J]. *Science*, 2001, 291(5505): 864-868.
- [26] Krawchuk M A, Taylor P D. Changing importance of habitat structure across multiple spatial scales for three species of insects[J]. *Oikos*, 2003, 103(1): 153-161.
- [27] Schmidt M H, Thies C, Nentwig W, *et al.* Contrasting responses of arable spiders to the landscape matrix at different spatial scales[J]. *Journal of Biogeography*, 2008, 35(1): 157-166.
- [28] Thompson R C, Wilson B J, Tobin M L, *et al.* Biologically generated habitat provision and diversity of rocky shore organisms at a hierarchy of spatial scales[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1996, 202(1): 73-84.
- [29] Blanchard A L, Feder H M. Interactions of habitat complexity and environmental characteristics with macrobenthic community structure at multiple spatial scales in the northeastern Chukchi Sea[J]. *Deep Sea Research-Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2014, 102: 132-143.
- [30] Thies C, Steffan-Dewenter I, Tschardt T. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales[J]. *Oikos*, 2003, 101(1): 18-25.
- [31] Sokolov S, Rintoul S R. On the relationship between fronts of the Antarctic Circumpolar Current and surface chlorophyll concentrations in the Southern Ocean[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2007, 112(C7): C07030.
- [32] Feng Y J, Chen X J, Gao F, *et al.* Impacts of changing scale on Getis-Ord  $G_i^*$  hotspots of CPUE: a case study of the neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the northwest Pacific Ocean[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2018, 37(5): 67-76.
- [33] Epperson B K. Spatial autocorrelation of genotypes under directional selection[J]. *Genetics*, 1990, 124(3): 757-771.
- [34] Bjørnstad O N, Falck W. Nonparametric spatial covariance functions: estimation and testing[J]. *Environmental and Ecological Statistics*, 2001, 8(1): 53-70.
- [35] Moran P A P. Notes on continuous stochastic phenomena[J]. *Biometrika*, 1950, 37(1-2): 17-23.

## Effect of spatial scale on hotspot analysis of Antarctic krill (*Euphausia superba*) distribution

LIU Hui<sup>1,2,3</sup>, ZHU Guoping<sup>1,2,3,4\*</sup>

(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:** While the importance of spatial scale in ecology is well established, few studies have investigated the impact of spatial scale on hotspot analysis of biological resources. In this study, in order to analyze the impact of spatial scale on hotspot analysis of Antarctic krill (*Euphausia superba*) density distribution around Antarctica, the krill density data from 1926 to 2016 by 10-year period was interpolated into ten spatial scales, i.e., 10'×10', 20'×20', 30'×30', 40'×40', 50'×50', 1°×1°, 2°×2°, 3°×3°, 4°×4°, and 5°×5°, respectively, and linear, logarithmic, exponential, power-law, and polynomial functions were used to calculate the relationship between the global krill density, krill density in hotspot (coldspot) areas and the spatial scale, and the variations in centroid and hotspot (coldspot) areas at different spatial scales were also analyzed. The results showed that there was a significant scaling relationship between the maximum, skewness, kurtosis, Coefficient of Variation (CV) of global krill density and the spatial scale. Significant scaling relationship between the maximum, skewness, kurtosis, third quartile (Q3), and CV of the krill density in hotspot area and the spatial scale was found. A significant scaling relationship was also found between the maximum, mean, standard deviance (SD), skewness, kurtosis, Q3, CV and spatial scale for the coldspot area. The size of the hotspot (coldspot) area increased with the increasing of the spatial scale, and the offset of centroid indicated the locations of the hotspot (coldspot) areas were greatly affected by the spatial scale. Significant shift of centroid for hotspot (coldspot) areas occurred when the spatial scale was greater than 1°×1°. Therefore, it is not recommended to use spatial scale that is greater than 1°×1° to identify the local spatial pattern for hotspot analysis of krill density.

**Key words:** *Euphausia superba*; spatial scale; hotspot; Getis-Ord  $G_i^*$

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

**Funding projects:** National Natural Science Foundation of China (41776185); National Key R & D Project (2018YFC1406801)