



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

陈洵子^{1,2}, 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 201306)

摘要: 南极磷虾为南大洋海洋生态系统中的关键物种, 但目前关于该物种栖息地研究仍较为有限, 这不利于对该物种分布的理解以及资源管理。实验利用南极磷虾资源密度数据与海表面温度、海表面叶绿素、海表面高度、净初级生产力和季节性海冰覆盖等 5 个环境因素, 通过 12 种算法的集成模型对南极磷虾栖息地进行分析。结果显示, 支持向量机、随机森林、多元自适应回归样条曲线、分类和回归树、多层感知机及递归分区和回归树等 6 种算法的性能优于其他算法; 而尽管生物判别分析、主域分析以及最大似然估计模型的性能各月间有所不同, 但整体上表现较差。其次, 年际环境变化与南极磷虾潜在栖息地的时空模式之间存在一定的联系。研究表明, 南极磷虾适宜栖息地主要位于布兰斯菲尔德海峡中部。本研究通过集成模型对南极磷虾栖息地的预测有助于南极磷虾资源的养护, 探究南极磷虾的最佳渔场和未来可能成为重要渔区的空间。

关键词: 南极磷虾; 栖息地; 集成模型; 模型性能; 布兰斯菲尔德海峡

中图分类号: S 931

文献标志码: A

海洋生态系统中, 影响渔业资源的环境变化呈显著动态特征, 且海洋学变量经常被用作替代指标, 以研究环境过程对物种分布和丰度的影响。这种复杂环境为海洋生物生命史的不同阶段提供了广泛的栖息地。例如, 物种分布通常与某些环境因素和中尺度海洋学特征 (如锋面和涡流等) 有关。如海洋鱼类和无脊椎动物的分布经常因环境因素的变化而改变, 最常见的方向是向高纬度以及深水域移动。这些对海洋-大气变化的反馈将导致物种丰富度模式^[1]、种群结构^[2]、生态系统功

能^[3]发生改变, 且气候变化的影响强度可能会根据关键生境类型的变化和栖息在这些生境中的物种的敏感性而在地理上有所不同^[4]。

使用预测模型进行的物种-环境研究主要基于以下假设: 物种的最佳栖息地由生物和环境因素共同控制而形成^[5], 即物种分布模型 (species distribution model, SDM) 可以较好地表征物种的自然分布, 特别是当使用指定的模型分析设计良好的调查数据和预测因子时。在这种情况下, 模型可以提供强大的生态洞察力以及预测能力。基于物

收稿日期: 2021-12-21 修回日期: 2022-01-21

资助项目: 国家重点研发计划 (2018YFC1406801); 国家自然科学基金 (41776185); 中科院国际合作重点项目 (183611KYSB20200059)

第一作者: 陈洵子 (照片), 从事空间生物统计方面研究, E-mail: cxzx98@163.com

通信作者: 朱国平, 从事生物海洋学与海洋生物资源管理研究, E-mail: gpzhu@shou.edu.cn



种存在数据和环境变量的模型是深入了解物种分布以及获得生物多样性保护和管理关键知识的重要工具^[6]。

目前, 物种分布已针对陆地、淡水和海洋环境以及许多来自生物群的物种进行建模, 而将SDM应用于海洋物种领域的研究则相对较少。此外, 解决环境变化对物种栖息地的潜在影响, 还需时空分辨率较高的海洋学数据。自1978年以来, 卫星遥感已成为渔业海洋学和渔业管理获取海表温度、温度锋和近地表浮游植物色素浓度图像的有力工具^[7]。遥感在收集数据的速度以及规模上极具优势, 可用于支持渔业开发和管理远洋物种。

南极磷虾 (*Euphausia superba*) 属于磷虾科 (Euphausiidae) 磷虾属 (*Euphausia*), 作为南极海洋食物网中的关键物种, 在营养级上下之间的能量传递中起着基本作用。各种研究已提供了有关南极磷虾栖息地的详细信息, 包括表层和次表层变量。作为环南极分布物种, 其生活史阶段和栖息地分布与环境条件的变化密切相关, 主要栖息在极锋以南的南大洋。从区域来看, 由于南大西洋复杂的岸线和岛屿群, 该区域南极磷虾的可用栖息地较广, 而南大西洋已被确认为密度最高的区域^[8], 但目前尚无明确定义这种高丰度的条件^[9]。自2000年以来, 南极磷虾作为南极海洋生物资源养护委员会 (Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources; CCAMLR) 48.1 亚区的主要捕捞目标^[10], 占据了该区域捕捞量的 99.9%, 特别是南设得兰群岛 (South Shetland Islands; SSI)、布兰斯菲尔德海峡 (Bransfield Strait; BS) 等周边水域。夏季时, 南极磷虾沿着南极半岛主要分布在陆架和开阔水域, 大部分种群栖息在 0~90°W^[8]。BS 作为一个可预测的南极磷虾高生物量分布区域, 其东部和西部为 48.1 亚区南极磷虾捕捞量最多的区域, 也是其主要产卵和索饵场之一。

尽管已有栖息地建模研究对南极磷虾进行了适度的预测, 但决定其分布和丰度的关键因素仍存在较大的不确定性^[11], 且其仅限于使用单一算法模型推断研究区域的潜在南极磷虾栖息地, 无法在大量的建模平台中进行最优选择。因此, 本实验基于卫星遥感获取的环境数据, 结合科学调查数据, 使用集成模型研究南极磷虾栖息地的时空格局, 以便更好地了解其生境特征以及空间栖息地对可变环境模式的响应。

1 材料与方法

1.1 研究区域

BS 内驻存着来自不同来源的水团, 其温、盐特征受到各方面的影响, 且该区域也是南极磷虾重要的产卵场和孵化场, 在南极半岛北部生态系统中起着关键作用; 因此, 本实验选择 BS 附近海域作为研究区域 (图 1), 时间范围为 2007 至 2011 年夏季 (1—3 月)。

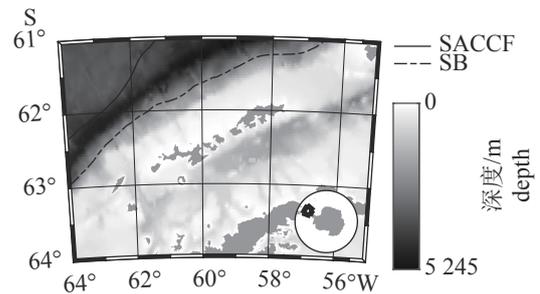


图 1 研究区域

SACCF. 南极绕极流南锋; SB. 南极绕极流南端

Fig. 1 Study area

SACCF. Southern Antarctic Circumpolar Current Front; SB. Southern Boundary of Antarctic Circumpolar Current

1.2 科学调查数据

研究数据来源于美国南极海洋生物资源计划 (Antarctic Marine Living Resources, AMLR) 南极磷虾声学调查数据。该数据集包含实测地点 (经度、纬度)、日期 (年, 月, 日), 以及用于栖息地模型分析的南极磷虾分布数据 (表 1), 即存在一缺失数据。另由于数据调查原因, 2007 年以及 2009 年缺少 2 月、3 月的南极磷虾分布数据。

表 1 2007—2011 年南极磷虾资源调查时间和覆盖范围

Tab. 1 Duration and coverage of the Antarctic krill resource surveys from 2007—2011

年份 year	调查时间 survey time	经度范围 longitude range	纬度范围 latitude range
2007	01-11~01-26	62.99°W~53.86°W	63.51°S~60.00°S
2008	01-18~03-07	62.99°W~53.80°W	63.51°S~60.00°S
2009	01-13~01-29	62.99°W~53.88°W	63.46°S~60.00°S
2010	01-28~03-06	62.97°W~53.82°W	63.24°S~59.98°S
2011	01-17~03-03	63.04°W~53.89°W	63.50°S~60.00°S

1.3 环境数据

南极磷虾对环境温度极为敏感^[12], 而海表面温度 (sea surface temperature, SST) 是其分布模式

的重要指标。海表面叶绿素 (sea surface chlorophyll, SSC) 提供了关于海洋生产力方面的信息, 对于探测 SST 图中并不明显的锋面和涡流非常重要。海表面高度 (sea surface height, SSH) 是影响渔场分布的关键环境因子之一。净初级生产力 (net primary productivity, NPP) 则反映了浮游动植物的分布情况。另据已有的研究表明, 季节性的海冰覆盖 (sea ice coverage, SIC) 和南极磷虾的补充量之间存在着密切的联系^[8, 13]。因此, 综合考虑环境变量对南极磷虾栖息地预测因子的重要性, 选取来源于美国国家海洋与大气管理局 (NOAA) 的 SST、SSC、SSH、SIC 以及 NPP 等 5 个环境变量进行栖息地建模。

由于数据在空间和时间分辨率上存在差异, 为确保科学调查数据与环境数据的分辨率相匹配, 在构建栖息地模型之前, 需对数据进行重新网格化。为此, 本实验将所有环境数据重新采样到最粗糙的 25 km 空间分辨率中, 并将物种存在数据与相应时间段的预测变量进行匹配, 即可得到研究区域范围内南极磷虾栖息地的普遍环境条件。

环境变量共线性分析 环境变量的共线性问题普遍存在于模型之中, 共线性可能会导致参数估计的不稳定和推理统计中的偏差^[14]。通过对存在严重共线性的变量进行检验并处理, 能够有效地提高模型预测的准确率。

相关系数和方差膨胀因子 (variance inflation factor, VIF)^[15] 可能是最广泛使用的方法, 相比较之下, VIF 能够较为全面地考虑环境变量^[16], 衡量每个预测变量被其余预测变量解释的强度。相关性分析方法仅考虑变量间的相关程度, 且影响南极磷虾栖息地的海洋环境因子众多且较为复杂。因此, 本实验通过综合考虑相关系数以及 VIF 值判断环境变量间是否存在共线性问题^[17], 具体步骤通过 R 语言实现。一般地, 若 $VIF > 5$, 则认为二者之间存在多重共线性^[18]。经过 2 种方法的检验, 各环境变量间不存在共线性问题。

1.4 使用 sdm 包进行栖息地建模

尽管有大量的模型平台可供选择, 但现有的模型比较研究表明, 由于模型特征复杂性的内在变化^[19], 不同的模型方法表现出不同程度的统计和预测性能。况且, 使用集成模型的最新进展证明, 它们有能力提高单个模型的准确性和预测能力, 解决基于模型的不确定性, 以及提供一个建模框架, 尤其是在海洋环境中^[6]。

Biomod、OpenModellor、ModEco、dismo 与 sdm 软件包是目前被广泛使用的集成建模软件包, 各具优势和局限性, 且软件包的使用还取决于用户体验和偏好, 硬件和软件规格, 实现算法的数量以及支持和维护的软件包等因素。通过比较, sdm 软件包包含多种算法; 因此, 本实验选择其中的 12 种算法进行物种栖息地分析, 分别为广义线性模型 (generalized linear model, GLM)、支持向量机 (support vector machines, SVM)、随机森林 (random forests, RF)、多元自适应回归样条曲线 (multivariate adaptive regression splines, MARS)、分类和回归树 (classification and regression trees, CART)、多层感知机 (multi-layer perceptron, MLP)、递归分区和回归树 (recursive partitioning and regression trees, RPART)、生物判别分析 (bioclim, BIOCLIM)、主域分析 (domain, DOM)、最大似然估计 (maxlike, MAXL)、最大熵 (maximum entropy, MAXENT) 以及径向基函数 (radial basis function, RBF) 模型。通过使用物种的存在数据和缺失数据计算栖息地适宜性指数 (habitat suitability index, HSI), 其中接近或等于 1 的值代表高潜力栖息地区域, 接近 0 的值代表不良栖息地区域。

RStudio 提供了一个理想平台, 可调整算法的选择、相关参数的设置以及集成模型的生成。研究以 SST、SSC、SSH、SIC 以及 NPP 作为预测环境变量, 将训练数据和测试数据按照 70 : 30 的比例进行分配, 并通过自举检验重复 10 次。在自举检验技术中, 每次抽取与原始数据大小相等的样本并将其用于训练数据时, 均需重复进行替换抽样。每次运行均使用未选择的观测值进行评估, 利用变量重要性图评估每个预测变量对模型拟合的贡献大小, 并通过变量响应曲线显示南极磷虾出现概率与各预测变量的关系。

1.5 模型性能评价

对模型性能进行评价是衡量模型可信度和适用性的重要指标^[20]。由于每个指标均量化了模型预测性能 (或敏感性) 的不同方面^[21]; 因此, 将采用多指标方法评估模型的性能, 即受试者工作特征 (receiver operating characteristic curve; ROC) 曲线、ROC 曲线下与坐标轴围成的面积 (area under curve; AUC)、点二列相关系数 (point biserial correlation coefficient, COR)、真实技巧统计值 (true skill statistic, TSS) 以及偏差 (deviance)。其中, TSS 已被证明比其他计量方法, 特别是 AUC,

提供了更加稳健的性能度量^[22-23], 反映了真正的生态现象。因此, 根据 12 个模型的评估结果, 选择 TSS 值作为加权指标, 创建集成预测的单个算法, 对南极磷虾整体栖息地进行预测评估。

2 结果

2.1 模型评估结果

通过 TSS、AUC、COR、Deviance 等 4 个指标评估使用 12 种算法构建的集成模型, 结果表明

各算法所表现的模型性能各不相同。其中, RF、MARS、SVM、MLP、RPART、CART 表现出了较好的性能。而相比较之下, DOM、BIOC 以及 MAXL 的模型性能则相对较差 (图 2)。

集成模型的 ROC 曲线图, 越靠近左上角表明模型的评估结果越优。其中, 2009 年 1 月、2010 年 1 月以及 2011 年 2 月各算法的性能均相对较差 (表 2)。而相比较之下, 除去这些数据, RF、MAXENT、SVM 表现出了更高的性能。综合来看, 以 RF 算法生成的模型性能最优。

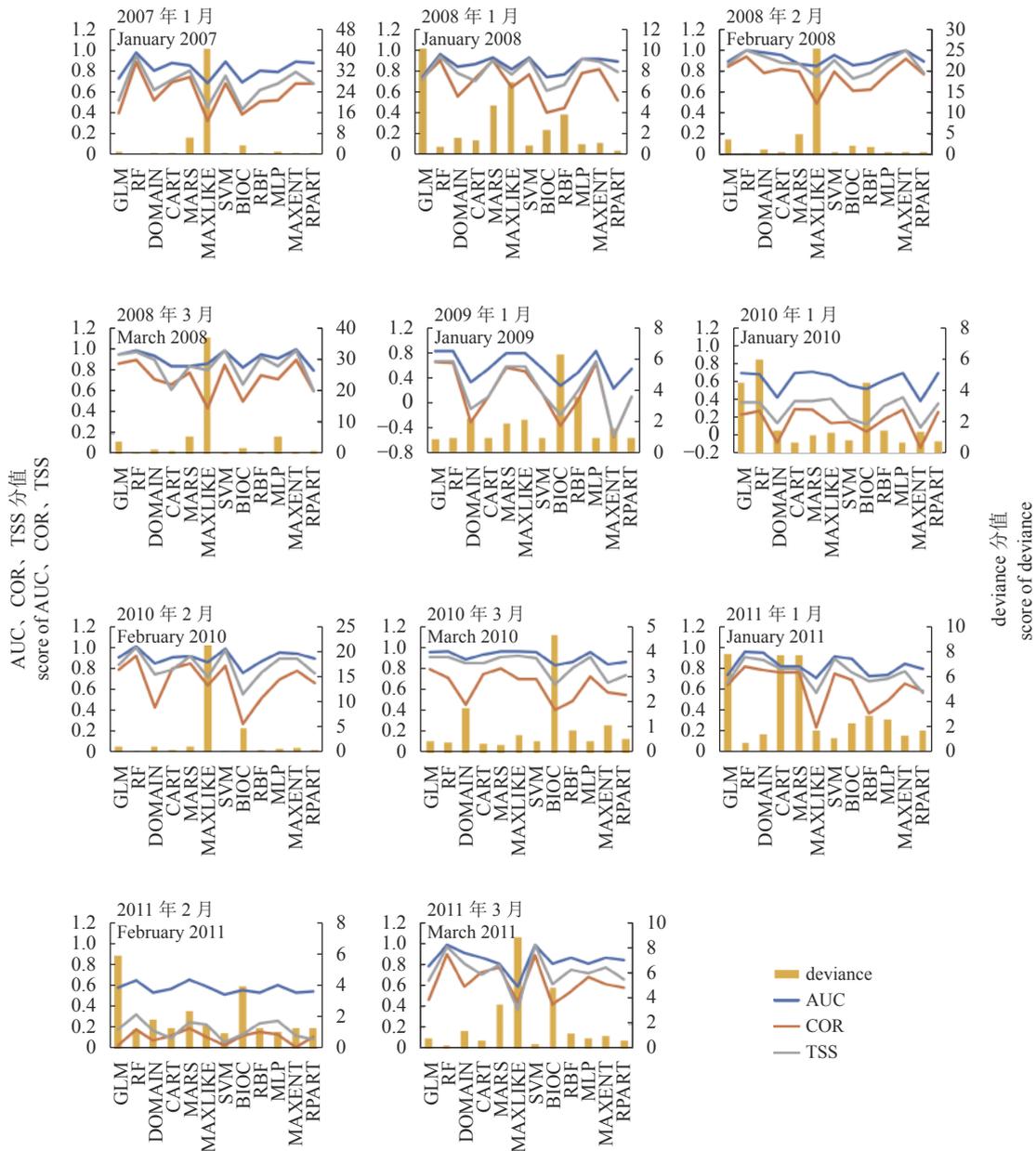


图 2 2007—2011 年各月模型性能评价结果

Fig. 2 Model performance evaluation results by month from 2007—2011

表2 性能相对较差算法的 AUC 值

Tab. 2 AUC for algorithms with relatively poor performance

年份 year	月份 month	模型 model	AUC (训练集) AUC (train set)	AUC (测试集) AUC (test set)
2009	1月 Jan.	GLM	0.851	0.809
		RF	0.852	0.811
		DOMAIN	0.606	0.551
		CART	0.684	0.539
		MARS	0.851	0.809
		MAXLIKE	0.851	0.806
		SVM	0.601	0.503
		BIOC	0.498	0.485
		RBF	0.69	0.549
		MLP	0.851	0.809
		MAXENT	0.297	0.238
		RPART	0.601	0.503
		2010	1月 Jan.	GLM
RF	0.8			0.716
DOMAIN	0.431			0.518
CART	0.77			0.672
MARS	0.8			0.697
MAXLIKE	0.814			0.66
SVM	0.678			0.554
BIOC	0.509			0.509
RBF	0.776			0.604
ML	0.797			0.689
MAXENT	0.379			0.382
RPART	0.758			0.666
2011	2月 Feb.			GLM
		RF	0.718	0.641
		DMAIN	0.532	0.503
		CART	0.73	0.556
		MARS	0.738	0.67
		MAXLIKE	0.698	0.564
		SVM	0.499	0.493
		BIOC	0.361	0.554
		RBF	0.623	0.656
		MLP	0.72	0.6
		MAXENT	0.512	0.421
		RPART	0.721	0.544

2.2 预测环境变量重要性

评估每个变量的重要性和/或可视化物种对预测变量的响应是目前已知预测变量重要性的最主

要的2种方法,显示了某些算法对于变量分别随时间变化重要性的一致性。

根据各变量的响应曲线图结果,可以发现不同算法对于变量的响应表现出差异。值得注意的是,有些算法例如RBF以及MLP在检测变量的响应方面表现较差,呈现出相对单调的形状(图3),而其他模型却能捕捉到相应的信号。

通过探究环境变量在各个模型中的贡献程度,能够更好地说明用于构建模型的变量相对重要性。数值高的变量表明该变量对于模型拟合栖息地适应性具有较高的贡献度,反之亦然。通过统计重要性差异较大的变量来看,BIOC、SVM、DOMAIN和MARS算法中,SSH在2010年3月、2011年1月以及2011年3月表现出较强的重要性值;MAX-ENT、CART、RF以及MAXL模型中,NPP在2010年3月和2011年2月变量贡献排在前位;MAXL、RF、BIOC、MLP、RPART以及CART模型中,SST则在2010年1月和2011年1月贡献较大(表3)。

经过统计各变量在相同时间、不同模型中表现出最强重要性的次数后可以发现,SST、NPP以及SSH分别对1月、2月、3月的模型影响较大,而SSH在2008年以及2010年的模型中的重要性值基本排在前列。但总体来说,各模型间参数并不稳健。相同的数据集上,单个模型提供的结果略有不同。与完全依赖单一算法的模型相比,使用集成模型方法显得更为恰当。

2.3 适宜栖息地评估

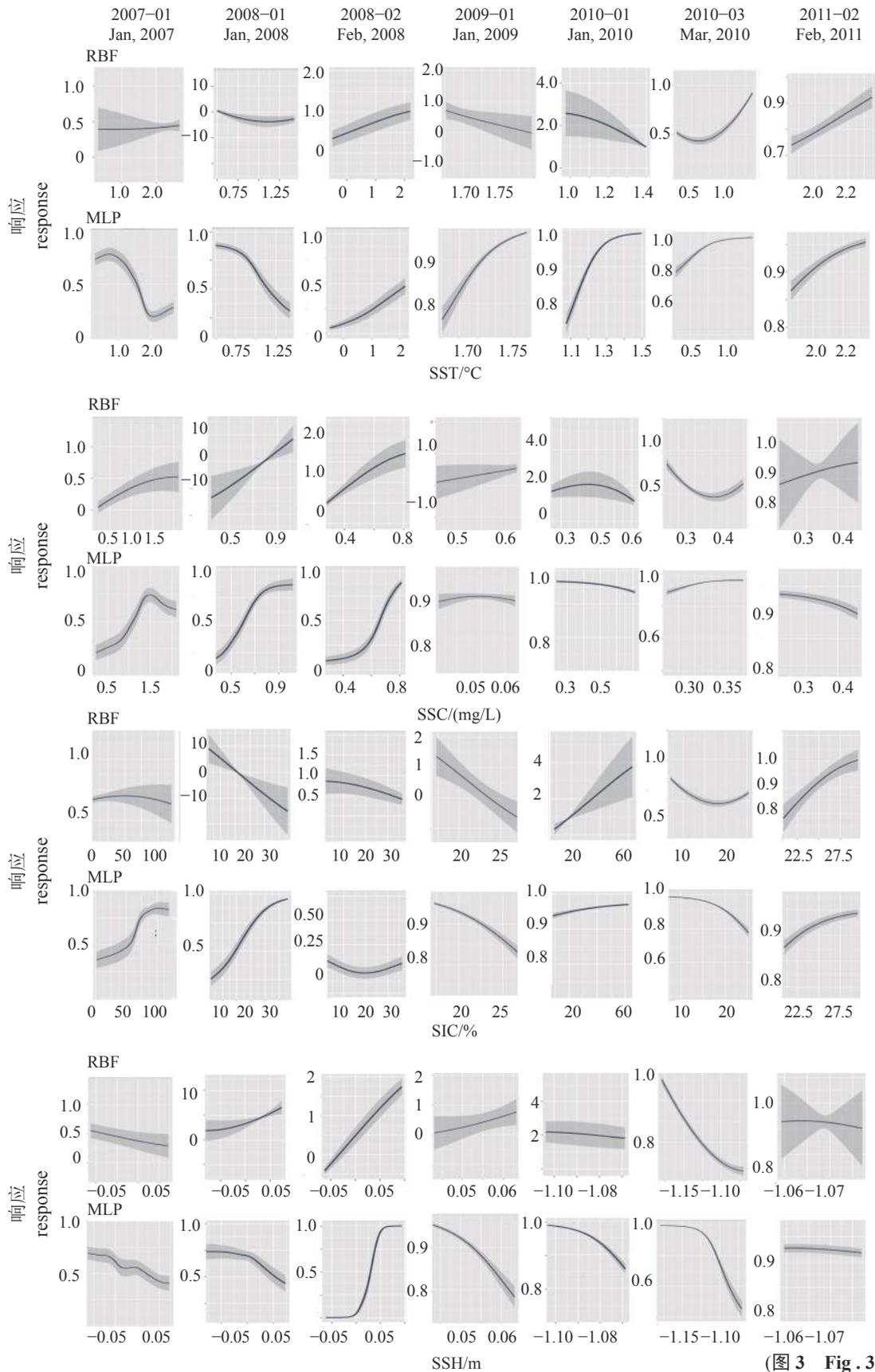
集成预测集合了单个算法的输出,图4通过长期视角显示了2007—2011年南极磷虾栖息地适宜区域。尽管不同年份之间无疑会有一些变化,但从整体来看,适宜栖息地(HSI>0.7)主要分布于布兰斯菲尔德海峡中部。

3 讨论

3.1 集成模型性能比较

由于模型是对现实的表征,但任何模型均无法完美地模拟现实情况。集成模型的发展聚合了不同模型的输出,尽量减少可变性和固有的建模限制,并最小化一些“噪音”产生的错误和不确定性的数据和模型结构,更有助于说明每种算法的优缺点,以及栖息地特征的时空变化。

不同的模型由于其构建原理不同,预测变量的选择、变量间相互关系的处理以及模型的外推



(图 3 Fig. 3)

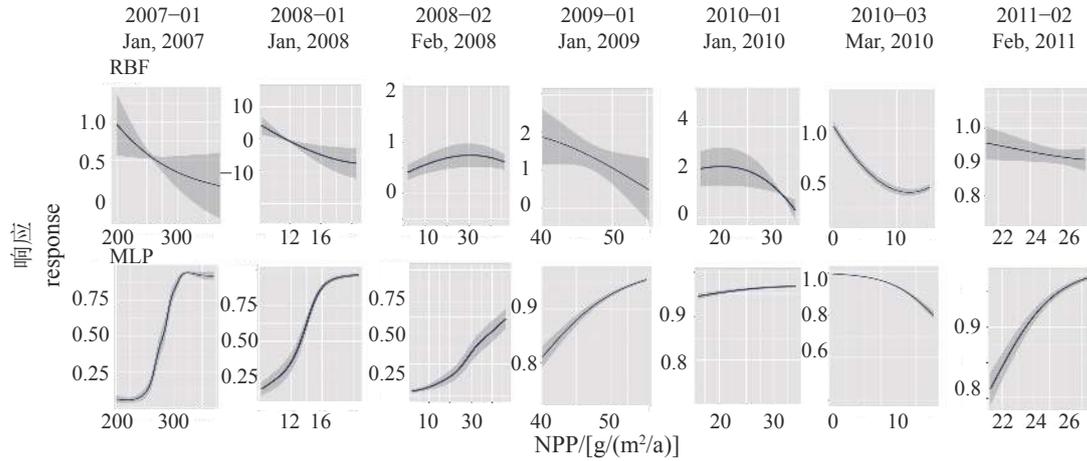


图3 RBF 以及 MLP 的响应曲线图

Fig. 3 Response curves of RBF and MLP

表3 模型中相对重要的变量

Tab. 3 Variables of relative importance in the models

模型 model	时间 time	SSH	SIC	NPP	SSC	SST
RF	2010-01	0.08	0.09	0.5	0.44	0.72
	2010-03	0.34	0.38	0.5	0.37	0.09
	2011-01	0.2	0.03	0.13	0.04	0.07
	2011-02	0.46	0.22	0.71	0.24	0.39
DOMAIN	2010-03	0.4	0.11	0.14	0.19	0.04
	2011-01	0.52	0.28	0.07	0.03	0.19
	2011-03	0.42	0.32	0.05	0.04	0.13
CART	2010-01	0.05	0.09	0.1	0.07	0.85
	2011-01	0.04	0.04	0.94	0.03	0.05
MARS	2010-03	0.91	0.04	0.04	0.05	0.16
	2011-01	0.82	0.27	0.63	0.65	0.61
	2011-03	0.91	0.9	0.78	0.85	0.83
MAXENT	2010-03	0.03	0.75	0.08	0.04	0.04
	2011-02	0.04	0.14	0.83	0.04	0.05
MAXL	2010-03	0.18	0.9	0.93	0.43	0.1
	2011-02	0.06	0.04	0.7	0.08	0.33
SVM	2010-03	0.2	0.07	0.18	0.08	0.09
	2011-01	0.55	0.22	0.17	0.04	0.08
	2011-03	0.42	0.6	0.5	0.49	0.47
BIOC	2010-01	0.16	0.22	0.04	0.04	0.62
	2011-01	0.27	0.28	0.26	0.04	0.42
MLP	2010-01	0.22	0.03	0.12	0.05	0.9
	2011-01	0.54	0.04	0.57	0.27	0.64
RPART	2010-01	0.03	0.05	0.02	0.07	0.9
	2011-01	0.03	0.07	0.72	0.03	0.04
RBF	2011-03	0.28	0.9	0.12	0.1	0.18
	2007-01	0.71	0.38	0.08	0.03	0.11
GLM	2008-02	0.12	0.19	0.92	0.53	0.44

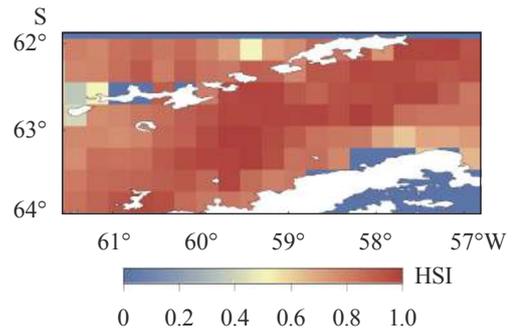


图4 布兰斯菲尔德海峡南极磷虾适宜栖息地

Fig. 4 Habitat suitability of Antarctic krill in the Bransfield Strait

能力等是造成模型预测结果存在差异的主要原因。根据各模型的 ROC 来看，针对 2009 年 1 月、2010 年 1 月与 2011 年 2 月的所有算法，性能均较差，其主要原因可能是这些日期南极磷虾物种分布数据相对较少，从而影响了模型的训练。BIOC 模拟准确度会随着样本容量的增加呈现先增后缓的趋势；例如，2010 年 1 月，其 TSS 值为 0.12，而随着 2010 年 2 月样本量增加后，TSS 值也呈递增趋势。但当样本量增加到一定值时，模型性能并不能得到显著提高，类似的结果在先前的研究中也发现^[24]。与 BIOC 同样表现出较差性能的是 DOMA，其输出值为分类置信度，并非概率估计。当将评估范围的相似性值转为物种的存在-缺失区域时，需选择一个阈值，而这个阈值主要根据以往的经验知识或主观人为判定，缺乏一定的客观性。与其他算法相比，MAXENT 模型统计学精度较优，可能是在建模环境变量及其相互作用的影响下，当有更多的数据可用时，模型的数学复杂性将逐步得到改善。其只需要物种的存在数据，

且在样本量较少的情况下也能表现出较好的性能, 如 2008 年 3 月。但若与同时利用物种存在-缺失数据的算法相比(如 RF), 其观测到的分布结果相对仍略差一点。RF 能在小样本时呈现出较好的效果, 这归因于它们比判别方法具有更快的收敛速度和更高的渐近误差。相比之下, 判别方法, 如 GLM 则会随着数据量的增加而提高其准确性, 甚至可能超过在大样本量下提供的结果。

响应曲线的形状、峰值以及峰值附近的值范围提供了影响 HSI 图的重要信息, 可以深度解析南极磷虾在不同环境中的生态位。其中, 影响模型性能的值由具体算法中每条曲线的峰值表示, 但有些算法, 如 MLP、RBF 等, 在检测某些变量的响应方面表现不佳, 因此显示的为单调响应函数。与完全依赖单一算法模型相比, 这强调了多算法方法的重要性。

尽管多模型方法试图评估模型结构的不确定性, 并纳入这种可变性, 但输入数据也可能通过 SDM 的固有假设影响模型的准确性和解释。例如, SDM 假设物种与环境处于伪平衡状态, 且所使用的分布数据代表了物种的整个生态位^[5]。但实际上, 由于适应性、物种相互作用和扩散对物种分布的影响, 这些数据可能仅反映物种真实生态位中的一个空间子集, 那么对于估计潜在的分布可能并不准确^[25]。因此, 对于模型表现优劣问题, 还需应用和比较更多模型评估方法, 结合已有研究进行深入了解, 才能更好地解决生态问题。

3.2 南极磷虾栖息地的水文环境特征

南极半岛北部的大型海洋生态系统包括几个近海岛屿, 北面是 SSI, 南面是史密斯群岛以及昂韦尔岛, 东面为茹安维尔岛。在这些岛屿和南极半岛之间, 受来自别林斯高晋海影响的过渡水 (transitional zonal water with Bellingshausen influence, TBW) 流入 BS, 而由威德尔海流入的威德尔海过渡水 (transitional zonal water with Weddell Sea influence, TWW) 会在 BS 南侧陆架西部汇交。BS 南侧和北侧陆架边缘也因地形变化存在两个明显的锋面, 即布兰斯菲尔德海峡锋 (Bransfield Front, BF) 和半岛锋 (Peninsula Front, PF)。此外, BS 中部还存在着较为强烈的中尺度涡结构。该区域海洋学条件复杂, 各种性质明显不同的水团、洋流和锋面因当地条件而改变, 从而在南极半岛北部形成了一个动态的环境。崎岖多变的海底, 包括岛屿周围的陆架、BS 中 3 个深盆以及南设得兰海

沟等, 提供了额外的水文和环流变化。南极绕极流 (Antarctic circumpolar current, ACC) 将温暖的绕极深层水 (circumpolar deep water, CDW) 输送到该区域, 加速了南极磷虾卵和早期幼体的发育, 使后期幼体在耗尽其碳储备之前就到达表层, 成为南极磷虾成功繁殖及孵化的一个重要组成部分。

变性绕极深层水 (modified circumpolar deep water, MCDW) 作为上绕极深层水 (upper circumpolar deep water, UCDW) 与来自 ACC 南部边缘陆架的较冷和较少的盐水混合的结果^[26], 通过史密斯岛、斯诺岛和洛岛之间的间隙以及乔治王岛和象岛之间的间隙进入 BS, 将大量的营养物质带到陆架上, 有利于提高南极磷虾的生物量。SSI 以北陆架区的南极陆坡流 (Antarctic slope current, ASC) 将 SSI 西南锋区的南极磷虾幼体输送到 BS 区域。而这股海流由于沿上坡流动, 在南极磷虾的下降-上升周期中, 可能会困住在锋面区释放的幼体。此外, 盛行的表层海流还可通过利文斯顿岛或象岛的西南部将锋区的南极磷虾幼体运送到 BS。事实上, 一些沿着陆坡大量繁殖的南极磷虾正是通过这两条路径由锋面区进入 BS。

南极半岛以西陆架环流的外部以 ACC 东北流主导, 而内部则由向南的沿海流提供。正如 Stein^[27] 所说, 在这个顺时针的流动中可能存在一个或多个中尺度涡旋。因此, 由于南极磷虾的行为和盛行流, 与 BS-SSI 的北部地区相比, 南极磷虾在南极半岛地区的滞留可能会受到更大的影响, 从而影响到其补充量。南极磷虾的不同生命阶段会在物理环境中经历不同的变化, 因此每个生命阶段所对应的栖息地也各不相同。南极磷虾的栖息地包括了一些物理特征, 其界限是物种生物学与其物理和生物环境之间相互作用的产物。尽管已进化出与周围生态系统过程有关的生理和行为变化, 以最大限度地保留在这些栖息地内, 但当受到海洋动力学影响时, 南极磷虾仍可能离开最佳的栖息地。就总体来说, 潜在的适宜栖息地预测仅包括一个更短的时间尺度, 南极磷虾最佳生态位的水平和垂直位移可能会导致其栖息地发生短期变化。虽然短期内可能存在小范围的地理迁移, 但因自身结构和功能上的限制被约束在局部单元里, 环境生态位相对稳定。

SSC 通常被认为是食物可用性的代表, 其浓度受到透光层营养物质的运输和可用性的影响; 高浓度意味着有利的进食机会^[28]。南极磷虾以冰

藻为食,随着SSC浓度的下降,其适宜栖息地会进一步收缩^[29]。但从模型重要性图中来看,相较于其他变量,SSC在栖息地模型中的变量贡献值较低,这也表明通过SSC反映南极磷虾食物源的丰度并不可靠,另一个解释也可能是过高的SSC会产生饱和效应。南极磷虾通过昼夜垂直移动分布在不同深度的水层中,通常集中在密度跃层内觅食。因此,对SSC的测量可能不适合用于模拟频繁垂直移动南极磷虾的水平空间分布。为此,需要开展深入分析,以了解南极磷虾和浮游植物空间分布之间的关联;例如,通过调查在不同深度收集的现场数据予以改善。而诸如SST和SIC之类的环境条件对南极磷虾幼体的生存起了主要控制作用。温度影响其下降-上升周期,而海冰则影响冬季食物以及庇护所的可用性。海洋物种的生长通常取决于温度;因此,海洋变暖可能是影响生物量以及南极磷虾生态位的水平和垂直位移的主要机制之一^[30],即可能会对南极磷虾的生物量和捕食者的数量产生负面影响。生长在冰底的微生物群落为越冬的南极磷虾提供食物来源,而这个冰底群落在春季海冰融化时向表层水体释放藻类。因此,更大范围的海冰导致更广泛的海冰群落,即更多的藻类生物量被释放到表层海水中。冬季的海冰覆盖范围和春季的破冰时间对南极磷虾的发育至关重要,海冰的减少会导致南极磷虾在生命阶段越冬栖息地的质量和数量发生变化^[31]。物理环境的这种变化今后可能会继续下去,导致低冰年和无冰年的数量增加^[32]。这可能会对食物网和依赖海冰的南极磷虾捕食者产生负面影响。因此,冬季海冰的退缩可能成为南极磷虾数量下降的主要驱动因素。但由于冬季较难对这一栖息地进行取样,海冰在南极磷虾生活史中的确切作用仍未得到清晰的阐明^[33]。SSH作为海洋动态的重要指标,提供了水体运动的信息,并延伸到热能和营养物质的流动,从而影响到生产力。浮游植物支持海洋食物网,并对南极海洋生态系统的恢复力起着关键作用,其丰度和组成变化可能对整个区域生态系统的结构和功能产生直接影响,进而导致海洋食物网各个层面发生重要变化,影响南极磷虾等关键物种的丰度、繁殖以及分布模式^[34]。NPP在某些算法中具有较高的变量贡献值,这说明,与利用SSC作为食物来源的指标相比,NPP可能更为合适。更高的NPP区域,中上层鱼类、顶级捕食者以及底层物种的丰度也较高^[35]。

值得注意的是,BS东南部茹安维尔岛和西南部塔岛处存在较多的涡旋;这些区域的海流流速相对迟缓,使得初级生产力有所提高^[36]。特别是在南极磷虾产卵的陆坡附近,沿着中尺度涡旋区边缘形成了对维持种群至关重要的耦合对流-滞流环流系统^[37]。若中尺度涡旋对初级生产者,乃至南极磷虾的滞留作用,提供了一个极好的索饵场,从而导致该区域的南极磷虾资源丰度较高,这也较好地解释了BS中部HSI偏高的情况。

3.3 总结

目前,全面评估所有可能的环境因子对生态系统的影响并不现实。本实验使用了5个预测变量,但这些变量并非唯一对南极磷虾栖息地有重要意义的环境变量。实际上,南极磷虾受到一系列物理驱动因素的影响,通过生长以外的其他过程影响南极磷虾的生存,例如补充量、自然死亡率、紫外线照射和海洋酸化等变量,且影响结果可能因生命史阶段而异^[23]。此外,冰川融化,岸流模式变化等局部尺度的作用力,以及大规模的气候循环,例如厄尔尼诺/南方涛动和南环状模等均影响着南极沿海生产力的长期变化^[38]。另外,5个环境指标的空间分辨率相对较粗,尤其是SSH和SIC,这对于预测精细区域的南极磷虾适宜性栖息地而言仍然较大,这也部分导致本实验结果与实际南极磷虾渔业的重点渔区有所偏移。空间尺度对于南极磷虾资源时空分布研究影响较大^[39-40],不同的空间尺度下其分布并非一致,25'×25'空间尺度可作为1'×1'~60'×60'尺度内资源分布研究比较分析的尺度阈^[41]。因此,后续研究需要考虑采用更为精细的环境变量开展预测分析,且对相关结果进行比较时需考虑空间尺度的影响。

值得注意的是,本实验使用的环境指标均为表层环境因子,而南极磷虾是一种中上层垂直移动的物种,这会对模型预测结果产生一定的影响。相较于水平分布可视化来说,南极磷虾的水下空间位置变化模拟较为复杂,涉及到不同深度水层,还需要更多的研究分析南极磷虾的中尺度结构如何随垂直分布而变化。就BS区域而言,复杂的水团加上高度变动的海冰情况,使得该区域南极磷虾资源适宜栖息地预测极为困难,这些因素也需要在后续的研究中加以重视。此外,南极磷虾的空间分布特性也并非均由环境因素所驱动,也可能与南极磷虾个体之间的信息传递以及生活习

性相关, 这还需进一步研究。

感谢参与 AMLR 项目的科研人员在海上数据收集过程中提供的支持。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] Cheung W W L, Lam V W Y, Sarmiento J L, *et al.* Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios[J]. *Fish and Fisheries*, 2009, 10(3): 235-251.
- [2] MacNeil M A, Graham N A J, Cinner J E, *et al.* Transitional states in marine fisheries: adapting to predicted global change[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, 365(1558): 3753-3763.
- [3] Petchey O L, McPhearson P T, Casey T M, *et al.* Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function[J]. *Nature*, 1999, 402(6757): 69-72.
- [4] Harley C D G, Hughes A R, Hultgren K M, *et al.* The impacts of climate change in coastal marine systems[J]. *Ecology Letters*, 2006, 9(2): 228-241.
- [5] Guisan A, Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models[J]. *Ecology Letters*, 2005, 8(9): 993-1009.
- [6] Robinson N M, Nelson W A, Costello M J, *et al.* A systematic review of marine-based species distribution models (SDMs) with recommendations for best practice[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2017, 4: 421.
- [7] Laurs R M, Fiedler P C, Montgomery D R. Albacore tuna catch distributions relative to environmental features observed from satellites[J]. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 1984, 31(9): 1085-1099.
- [8] Atkinson A, Siegel V, Pakhomov E, *et al.* Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean[J]. *Nature*, 2004, 432(7013): 100-103.
- [9] Constable A J, Nicol S, Strutton P G. Southern Ocean productivity in relation to spatial and temporal variation in the physical environment[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2003, 108(C4): 8079.
- [10] CCAMLR, Report of the twenty-ninth meeting of the Commission[R]. Hobart, Australia: commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources, 2010.
- [11] Nicol S, Foster J. Recent trends in the fishery for Antarctic krill[J]. *Aquatic Living Resources*, 2003, 16(1): 42-45.
- [12] Atkinson A, Shreeve R S, Hirst A G, *et al.* Natural growth rates in Antarctic krill (*Euphausia superba*): II. predictive models based on food, temperature, body length, sex, and maturity stage[J]. *Limnology and Oceanography*, 2006, 51(2): 973-987.
- [13] Ross R M, Quetin L B, Newberger T, *et al.* Trends, cycles, interannual variability for three pelagic species west of the Antarctic Peninsula 1993-2008[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2014, 515: 11-32.
- [14] Dormann C F, Elith J, Bacher S, *et al.* Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance[J]. *Ecography*, 2013, 36(1): 27-46.
- [15] Marquardt D W. Generalized inverses, ridge regression, biased linear estimation, and nonlinear estimation[J]. *Technometrics*, 1970, 12(3): 591-612.
- [16] 朱钰, 郑屹然, 尹默. 统计学意义下的多重共线性检验方法[J]. *统计与决策*, 2020, 36(7): 34-36.
- [16] Zhu Y, Zheng Y R, Yin M. Multicollinearity test under statistical significance[J]. *Statistics & Decision*, 2020, 36(7): 34-36 (in Chinese).
- [17] 宋利明, 任士雨, 张敏, 等. 基于集成学习的大西洋热带海域黄鳍金枪鱼渔情预报[J]. *中国水产科学*, 2021, 28(8): 1069-1078.
- [17] Song L M, Ren S Y, Zhang M, *et al.* Fishing ground forecasting models for yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the tropical waters of the Atlantic Ocean based on ensemble learning[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2021, 28(8): 1069-1078 (in Chinese).
- [18] Akinwande M O, Dikko H G, Samson A. Variance inflation factor: as a condition for the inclusion of suppressor variable(s) in regression analysis[J]. *Open Journal of Statistics*, 2015, 5(7): 754-767.
- [19] Pearce J, Ferrier S. Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression[J]. *Ecological Modelling*, 2000, 133(3): 225-245.
- [20] Wenger S J, Olden J D. Assessing transferability of ecological models: an underappreciated aspect of statistical

- validation[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, 3(2): 260-267.
- [21] Elith J, Graham C H. Do they? How do they? Why do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models[J]. *Ecography*, 2009, 32(1): 66-77.
- [22] Shabani F, Kumar L, Ahmadi M. A comparison of absolute performance of different correlative and mechanistic species distribution models in an independent area[J]. *Ecology and Evolution*, 2016, 6(16): 5973-5986.
- [23] de la Hoz C F, Ramos E, Puente A, *et al.* Climate change induced range shifts in seaweeds distributions in Europe[J]. *Marine Environmental Research*, 2019, 148: 1-11.
- [24] Wisz M S, Hijmans R J, Li J, *et al.* Effects of sample size on the performance of species distribution models[J]. *Diversity and Distributions*, 2008, 14(5): 763-773.
- [25] Soberón J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species[J]. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1115-1123.
- [26] Whitworth III T, Orsi A H, Kim S J, *et al.* Water masses and mixing near the antarctic slope front[M]//Jacobs S S, Weiss R F. *Ocean, Ice, and Atmosphere: Interactions at the Antarctic Continental Margin*, Volume 75. Washington: American Geophysical Union, 1998: 1-27.
- [27] Stein M. The distribution of water masses in the South Shetland Islands area during FIBEX[J]. *Memoirs of National Institute of Polar Research*, 1983, 27: 16-23.
- [28] Polovina J J, Mitchum G T, Evans G T. Decadal and basin-scale variation in mixed layer depth and the impact on biological production in the Central and North Pacific, 1960-88[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 1995, 42(10): 1701-1706.
- [29] Hill S L, Phillips T, Atkinson A, *et al.* Potential climate change effects on the habitat of antarctic krill in the weddell quadrant of the Southern Ocean[J]. *PLoS One*, 2013, 8(8): e72246.
- [30] Koenigstein S, Mark F C, Göbbling-Reisemann S, *et al.* Modelling climate change impacts on marine fish populations: Process - based integration of ocean warming, acidification and other environmental drivers[J]. *Fish and Fisheries*, 2016, 17(4): 972-1004.
- [31] Melbourne-Thomas J, Corney S P, Trebilco R, *et al.* Under ice habitats for Antarctic krill larvae: could less mean more under climate warming?[J]. *Geophysical Research Letters*, 2016, 43(19): 10322-10327.
- [32] Stammerjohn S E, Martinson D G, Smith R C, *et al.* Trends in Antarctic annual sea ice retreat and advance and their relation to El Niño–Southern Oscillation and Southern Annular Mode variability[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2008, 113(C3): C03S90.
- [33] Marr J W S. The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana)[R]. *Discovery Report 32*, Cambridge: University Press, 1962: 33-464.
- [34] Seyboth E, Groch K R, Rosa L D, *et al.* Southern right whale (*Eubalaena australis*) reproductive success is influenced by krill (*Euphausia superba*) density and climate[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 28205.
- [35] Ducklow H W, Baker K, Martinson D G, *et al.* Marine pelagic ecosystems: the West Antarctic Peninsula[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, 362(1477): 67-94.
- [36] Ichii T, Katayama K, Obitsu N, *et al.* Occurrence of Antarctic krill (*Euphausia superba*) concentrations in the vicinity of the South Shetland Islands: relationship to environmental parameters[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 1998, 45(8): 1235-1262.
- [37] Nicol S. Krill, currents, and sea ice: *Euphausia superba* and its changing environment[J]. *BioScience*, 2006, 56(2): 111-120.
- [38] Höfer J, Giesecke R, Hopwood M J, *et al.* The role of water column stability and wind mixing in the production/export dynamics of two bays in the Western Antarctic Peninsula[J]. *Progress in Oceanography*, 2019, 174: 105-116.
- [39] 刘慧, 朱国平. 南极磷虾资源分布热点分析的空间尺度效应[J]. *水产学报*, 2020, 44(11): 1851-1861.
- Liu H, Zhu G P. Effect of spatial scale on hotspot analysis of Antarctic krill (*Euphausia superba*) distribution[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2020, 44(11): 1851-1861 (in Chinese).
- [40] 万树杰, 朱国平. 2018年夏季南奥克尼群岛南极磷虾资源丰度多尺度空间异质性[J]. *水产学报*, 2021, 45(5): 716-725.
- Wan S J, Zhu G P. Multi-scale analysis on spatial heterogeneity for abundance of Antarctica krill (*Euphausia*

- superba*) in the South Orkney Islands in summer 2018[J]. Journal of Fisheries of China, 2021, 45(5): 716-725 (in Chinese).
- [41] 刘慧, 朱国平. 基于变点分析的南极半岛南极磷虾资源分布空间格局尺度效应研究 [J]. 水产学报, 2022, 46(3):359-367 .
- Liu H, Zhu G P. Scale effect of spatial pattern for Antarctic krill distribution around Antarctic Peninsula based on changepoint analysis[J]. Journal of Fisheries of China, 2022, 46(3): 359-367(in Chinese).

Habitat of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the Bransfield Strait based on ensembled species distribution model

CHEN Xunzi^{1,2}, 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: Species Distribution Models (SDM) are important tools for exploring future changes in global biodiversity. However, relatively few studies have applied multi-model approaches to assess biogeographic changes globally, especially in marine environments. Antarctic krill (*Euphausia superba*) is a key species in the Southern Ocean marine ecosystem, but researches on its habitat are still limited, which hampers the understanding of its distribution and resource management. To this end, based on the resource density data of Antarctic krill and five environmental factors including Sea Surface Temperature, Sea Surface Chlorophyll, Sea Surface Height, Net Primary Productivity and Sea Ice Coverage, through ensembled models of 12 algorithms, we analyzed the habitat of Antarctic krill. Our results showed that, of the 8 algorithms, the Support Vector Machines, Random Forests, Multivariate Adaptive Regression Splines, Classification and Regression Trees, Multi-Layer Perceptron, and Recursive Partitioning and Regression Trees consistently outperformed the others; while the Bioclim, Domain, and Maxlike had poor performance, although they also differed among months. Besides, there was a link between inter-annual environmental variability and the spatial and temporal patterns of potential habitat for Antarctic krill. The results showed that the suitable habitat for Antarctic krill is mainly located in the central Bransfield Strait. The prediction of Antarctic krill habitat by ensembled model is helpful for the conservation of Antarctic krill resources, and for the exploration of the best fishing ground for Antarctic krill and the space of important fishing area in the future.

Key words: *Euphausia superba*; habitat; ensembled model; model performance; Bransfield Strait

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

Funding projects: National Key R & D Project (2018YFC1406801); National Natural Science Foundation of China (41776185); International Key Project of Chinese Academy of Sciences (183611KYSB20200059)