



## 南极半岛周边海域南极磷虾栖息地适应性

王嘉龙<sup>1,2,3</sup>, 刘慧<sup>1,2,3</sup>, 朱国平<sup>1,2,3,4\*</sup>

(1. 上海海洋大学海洋生物资源与管理学院, 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:** 南极磷虾作为南极生态系统中的关键物种, 其栖息地适应性研究对可持续利用磷虾资源和了解南大洋生态系统均有重要作用。然而, 不同的模型算法会导致估算的磷虾栖息地适宜性出现较大的偏差。为了探索构建磷虾栖息地指数模型的合适方法, 实验利用海表温度 (sea surface temperature, SST)、海平面高度 (sea surface height, SSH)、海表面叶绿素 (sea surface chlorophyll, SSC)、海冰密集度 (sea ice concentration, SIC) 等环境因子, 分别采用神经网络拟合和一元非线性拟合方法, 并结合最小值法、最大值法、连乘法、算术平均法、几何平均法、加权算术平均法等算法构建磷虾栖息地适宜性指数 (habitat suitability index, HSI) 模型。结果显示, 神经网络模型预报结果更符合磷虾实际栖息分布情况, 而一元非线性拟合预测结果较为连续。最大值法和最小值法计算结果差异较大, 容易引进较大的误差。连乘法的预测效果较好, 算术平均法、几何平均法和加权算术平均法的预测结果相似, 且较为稳定。研究表明, 神经网络模型是构建南极磷虾 HSI 模型的合适方法。此外, 使用连乘法和加权算术平均法等算法能够提高模型预测结果的准确性和稳定性, 而最大值法和最小值法要慎重使用。本研究的方法和结论有助于评估类似物种在栖息地方面的适宜性, 对未来磷虾资源的评估和南极生态系统管理具有启示意义。同时, 该研究也为其他生态学领域中栖息地适宜性研究提供参考。

**关键词:** 南极磷虾; 栖息地适应性指数; 神经网络; 一元非线性拟合; 南极半岛

**中图分类号:** S 932.5<sup>†1</sup>

**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, 属于甲壳类海洋动物, 呈环南极分布。磷虾的主要摄食对象为浮游动植物; 同时, 磷虾又是海豹、海鸟以及鲸和鱼类等的重要捕食对象<sup>[1]</sup>。磷虾在南极生态圈中起着关键的联结作用, 对南极生态系统的功能和结构有着重要的影响, 被称为南大洋生态系统的关键物种<sup>[2]</sup>。磷虾资源量极为丰富, 据评估约为 (0.6~

1.0)×10<sup>9</sup> t, 开发潜力巨大<sup>[3]</sup>。我国于 2010 年开始磷虾资源的探捕性开发, 并于 2020 年达到历史最高产量 (11.6 万 t)。南极半岛水域是我国磷虾渔业的重要中心渔场, 同时也是南极磷虾资源分布的主要区域。磷虾资源开发已成为我国远洋渔业发展不可或缺的组成部分, 但磷虾资源分布具有典型的时空以及群体差异性<sup>[4-7]</sup>, 这也导致评估及预测磷虾资源变动变得非常困难且预测的精度较低,

收稿日期: 2021-12-21 修回日期: 2022-01-10

资助项目: 国家自然科学基金 (41776185); 国家重点研发计划国际科技创新合作重点专项 (2023YFE0104500)

第一作者: 王嘉龙 (照片), 从事海洋生物学研究, E-mail: wjljashow@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



这为开展磷虾渔场形成机制研究带来了较大的困难。为此, 寻找一种合适且简便的方法开展相关研究显得非常重要。

栖息地适应性指数模型 (habitat suitability index, HSI) 最早由美国地质调查局鱼类与野生生物署于 20 世纪 80 年代初提出, 用于描述野生动物的栖息地质量<sup>[8]</sup>。目前, HSI 已被广泛应用于渔情预报工作中。例如, 陈新军等<sup>[9]</sup>通过 4 种关联模型构建大眼金枪鱼 (*Thunnus obesus*) 栖息地模型以研究不同模型方法的稳健性。HSI 模型可以根据环境变量与物种之间的相关性, 预测物种的最适栖息地。但由于 HSI 模型并不具有普适性, 其模拟结果因算法不同而差异显著, 从而影响 HSI 的预报准确度。因此, 探究不同模型算法在 HSI 中的应用有助于选取更可靠的模型进行评价分析。目前, HSI 模型在磷虾资源分布研究中运用较为缺乏, 关于构建磷虾适宜性指数的最佳方法尚无定论。鉴于此, 本研究基于 2000—2009 年多国磷虾资源调查科学数据, 比较并验证两种栖息地适宜曲线绘制方法 (一元非线性拟合和神经网络拟合) 以及 6 种关联算法<sup>[10]</sup>(连乘法、最小值法、最大值法、算术平均法、几何平均法、加权平均算法) 在 HSI 预报中的准确性, 探索构建磷虾栖息地指数模型的合适方法, 为未来研究磷虾栖息分布提供指导。

## 1 材料与方法

### 1.1 磷虾密度数据

实验所用 2000—2009 年为期 10 年的磷虾资源密度数据来源于英国南极调查局 (British Antarctic Survey, BAS) 整合的多国环南极调查资料——KRILLBASE 数据库, 具体数据情况可参见刘慧等<sup>[11]</sup>。研究区域为南极半岛区域 (图 1)。计算所有站点磷虾资源密度的平均值和标准差, 若某站位的磷虾资源密度不在平均值 $\pm 3$  倍标准差之内, 则将该站点剔除。

### 1.2 环境数据

磷虾对环境温度极为敏感, 海表温度 (sea surface temperature, SST) 的变化将对磷虾分布产生重要的影响。与此同时, 海冰作为磷虾栖息地, 为正在越冬的磷虾成体和幼体提供了很好的饵料环境, 海冰密集度 (sea ice concentration, SIC) 对磷虾资源分布会产生极其重要的作用<sup>[12]</sup>。磷虾主

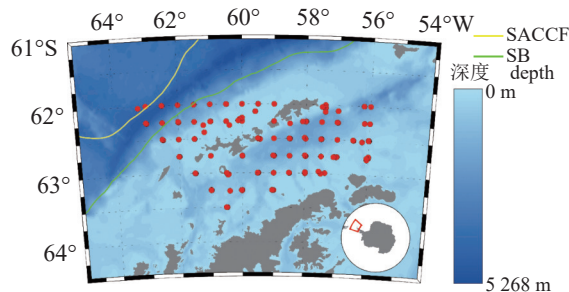


图 1 磷虾资源调查站点分布

圆点为调查站位。SB. 南极绕极流南端, SACCF. 南极绕极流南锋。

Fig. 1 Distribution of investigating sites of *E. superba* density

The circles signify survey stations. SB. southern boundary of Antarctic Circumpolar Current, SACCF. Southern Antarctic Circumpolar Current Front.

要以水体中的浮游植物 (如硅藻等) 为食物<sup>[13]</sup>, 因此海表面叶绿素 *a* 浓度 (sea surface chlorophyll *a*, SSC) 会影响到磷虾资源的分布。海平面高度 (sea surface height, SSH) 作为指示渔场的重要指标, 常被用于分析海洋生物的栖息地适应性以及渔场形成机制, 而 SSH 也是造成区域性海洋结构的主要因素, 其对磷虾分布的潜在影响值得关注。基于上述考虑, 实验选取 SST、SIC、SSC 以及 SSH 等 4 个环境因素作为磷虾分布的指示因子。上述环境数据均来自美国国家海洋与大气管理局 (National Oceanic and Atmospheric Administration, NOAA) 数据库。SST 和 SSC 的深度为 5 m, 时间分辨率为月平均, 空间分辨率为  $0.25^\circ \times 0.25^\circ$ 。SSH 基于遥感数据并结合多年平均海平面计算而得, 时间分辨率为月平均, 空间分辨率为  $0.75^\circ \times 0.75^\circ$ 。SIC 数据通过遥感数据计算得到, 用于反映南极半岛区域的浮冰密集度, 其值为 0~1; 时间分辨率为月平均、空间分辨率为  $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ 。因环境数据与磷虾密度数据的空间分辨率并不匹配, 需进行网格化以得到统一的空间分辨率数据。本实验采用平均化的方法将环境数据和磷虾密度数据重采样至空间分辨率为  $0.5^\circ \times 0.5^\circ$  的网格数据。

### 1.3 单因子适应性指数

栖息适宜曲线<sup>[10]</sup>可以反映环境变量与适宜性指数 (suitability index, SI) 的关系。通过绘制栖息适宜曲线, 计算单个环境变量因子对应的适宜性指数  $SI_i$ , 本研究分别通过一元非线性拟合和神经网络两种模型拟合绘制栖息适宜曲线。

实验中将数据插值至  $0.5^\circ \times 0.5^\circ$  的空间分辨率。

首先, 选择合适间隔将 SST、SSC、SSH、SIC 进行分组, 统计每个组间对应的磷虾资源密度总和, SI 值计算公式为<sup>[14]</sup>:

$$SI_j = N_j / N_{\max} \quad (1)$$

式中,  $N_j$  为第  $j$  组的磷虾资源密度的总和,  $N_{\max}$  为所有组磷虾资源密度总和的最大值,  $SI_j$  为第  $j$  组的适应性指数。本实验中, 假定  $N_{\max}$  所在海域为磷虾的最佳适宜栖息地, 将磷虾密度值为 0 的区域定义为不适宜磷虾的栖息地<sup>[15]</sup>。因此,  $SI_j$  值为 1 时认为该环境条件下最适合磷虾栖息, 而  $SI_j$  为 0 时则认为该环境不适合磷虾栖息生存。

实验中将各组间 SI 值与该组间环境中值进行对应, 建立 SI 与环境因子的离散关系。利用一元非线性拟合将离散的 SI 与环境变量关系转换成连续的随机变量关系。拟合函数为高斯函数, 公式:

$$SI_j = ae^{[-(x-b)/c]^2} \quad (2)$$

式中,  $SI_j$  为公式 (1) 计算的单因子适宜性指数,  $a$ 、 $b$ 、 $c$  为估算参数。 $x$  为 SSC、SST、SIC、SSH 各环境变量分组间隔的中值。运用曲线拟合工具求解各参数的值, 得到拟合函数和残差平方和, 残差平方和越小, 说明函数拟合效果越好。记录不同组间间隔的残差平方和, 残差平方和最小的分组间隔为最适分组间隔, 此时回归计算的高斯函数, 拟合效果最好。

利用神经网络拟合工具构建神经网络模型, 导入重新匹配后的环境变量和磷虾密度值, 进行训练。由于神经网络模型的结构并不稳健, 其拟合曲线并不唯一, 需依据经验知识和相关系数选择合适的适宜曲线。在估算 SI 值时, 采用最大值归一化的方法将 SI 的值映射到区间 [0,1] 上, 以便于后续处理。

#### 1.4 HSI 模型的构建

当构建环境因子与单一因子适宜性指数模型后, 采用不同的关联方法将各种 SI 值综合起来得出综合栖息地适宜指数 (habitat suitability index, HSI)<sup>[10]</sup>。本实验引用了 6 种关联方法, 分别为连乘法 (continued product, CP)、最大值法 (maximum, Max)、最小值法 (minimum, Min)、算术平均法 (arithmetic mean, AM)、几何平均法 (geometric mean, GM)<sup>[16]</sup>、赋予权重的算术平均法 (weighted mean, WM)。WM 的计算公式:

$$r_i = \frac{1}{\sum_{y=1}^m |HSI_{i,y} - SI_{i,y}|} \quad (3)$$

$$w_i = \frac{r_i}{\sum_{i=1}^n r_i} \quad (4)$$

$$HSI_{WM} = \sum_{i=1}^n w_i SI_i \quad (5)$$

式中,  $m$  为插值后网格的数量,  $HSI_{i,y}$  为第  $i$  个环境因子在第  $y$  个网格的 HSI 值,  $SI_{i,y}$  为第  $i$  个环境因子在第  $y$  个网格的 SI 值,  $r_i$  为第  $i$  个环境因子的 HSI 值与 SI 值绝对误差和的倒数,  $n$  为环境因子的个数,  $HSI_{WM}$  为综合所有环境因子的 HSI,  $w_i$  表示第  $i$  个环境因子的权重。权重均大于 0 但小于 1, 权重越大, 表明该环境变量对综合 HSI 的影响越大。

#### 1.5 HSI 模型的验证

为比较不同模型预报的精确度以选择合适的栖息地指数模型算法, 实验分别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) 曲线下与坐标轴围成的面积 (area under curve, AUC)、均方根误差 (root mean square error, RSME) 以及 HSI 空间分布图和磷虾真实密度分布的重叠率。

本实验将大于 0.7 的 HSI 值定义为最适宜磷虾栖息 (以 1 表示), 将 HSI 小于 0.7 的值定义为最不宜磷虾栖息 (以 0 表示)。根据 SI 值与模型的 HSI 值计算 AUC 值。通过比较观测值与拟合值的差值计算 RMSE。将 HSI 模型计算得到的 HSI 值和 SI 值按照高、中、低分为 3 个区间<sup>[17]</sup>, 分别统计不同区间的重叠百分比。重叠百分比越高表明该区域的预测越准确。根据上述 3 个指标综合探讨不同模型的预报性能及磷虾的适宜栖息环境。

## 2 结果

### 2.1 SI 模型建立

基于一元非线性拟合的栖息适宜曲线显示, SSC 与 SIC 的栖息适宜曲线呈穹顶状, SI 值随着环境变量的变换呈先增加后减小的趋势 (图 2-a, d), 它们的最适区间分别为 0.2113~0.7869 mg/m<sup>3</sup> 和 10.60%~12.87%。随着 SST 的增加, SI 值不断降低 (图 2-b), 最适值出现在 -1.0~-0.5 °C。SSH 的栖息适宜曲线与 SST 类似, 呈单调递减趋势



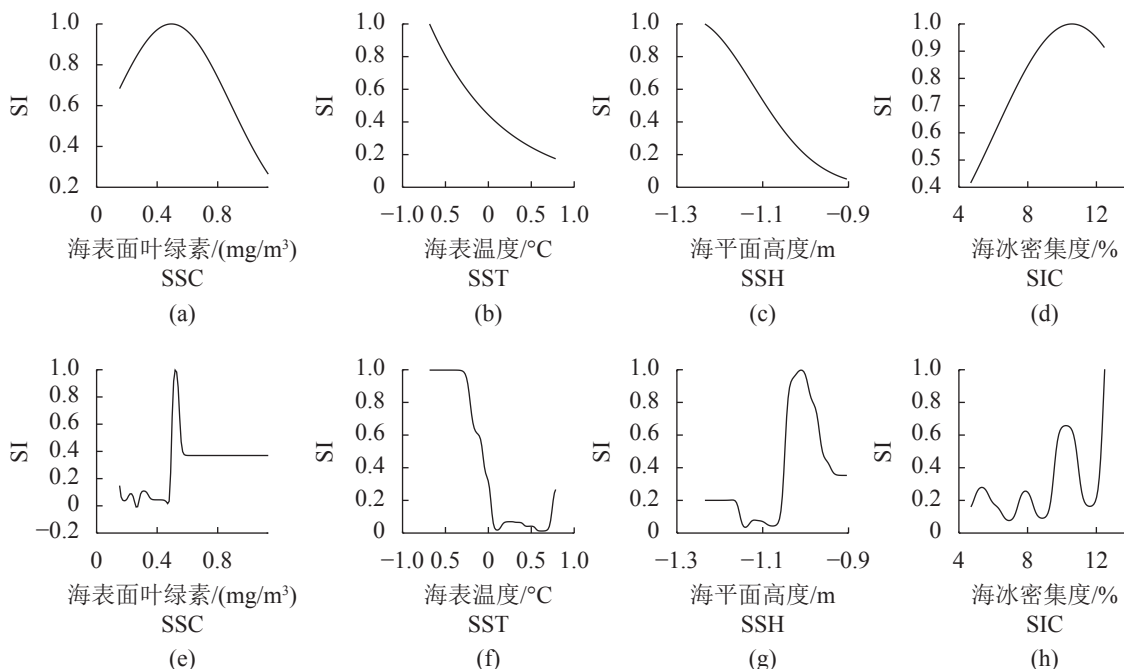


图2 一元非线性 (a~d) 与神经网络 (e~h) 模型拟合适宜性指数曲线

SST. 海表温度, SSH. 海平面高度, SSC. 海表面叶绿素, SIC. 海冰密集度。

Fig. 2 Fitting suitability index curve fitted by univariate nonlinear model (a-d) and neural network model (e-h)

SST. sea surface temperature, SSH. sea surface heights, SSC. sea surface chlorophyll-*a* concentration, SIC. sea ice concentration.

(图 2-c)。

神经网络拟合的栖息适宜曲线与一元非线性拟合的结果有所不同 (图 2-e~h)。SSC 的最适区间与一元非线性拟合的最适区间大致相符, 神经网络构建的 SI 指数最大值出现在 SSC 浓度为  $0.5190 \text{ mg/m}^3$  时, 但 SSC 浓度大于  $0.6000 \text{ mg/m}^3$  之后, SI 值变化与 SSC 浓度关系不明显, SI 值随着叶绿素浓度的增长保持不变 (图 2-e)。SST 小于  $0^\circ\text{C}$  时, SI 指数呈单调下降趋势, 其后有一处小波峰, SST 大于  $0.5^\circ\text{C}$  时, SI 值随着温度的增加呈指数式增长 (图 2-f)。SSH 的栖息最适值出现在  $-1 \text{ m}$  左右, 与一元非线性拟合的结果有较大的区别, SSH 指数曲线存在一个波峰和一个波谷的情况, 波谷位于  $-1.15\sim-1.05 \text{ m}$  (图 2-g)。与此同时, SIC 的神经网络拟合曲线呈现多个波峰的特征, 且在海冰密集度大于  $12.00\%$  时, SI 值呈爆发式增长趋势 (图 2-h)。

## 2.2 HSI 空间分布差异

一元非线性拟合和神经网络拟合在 6 种不同关联算法的 HSI 分布上呈现显著的差异。基于一元非线性模型计算的 HSI 在空间中较为连续, 不

会出现斑块的现象, 其空间走向为沿西北至东南方向, 栖息适宜指数不断增大, 南极半岛南侧海域在不同的模型算法中均呈现较高的 HSI 水平 (图 3-a~f)。而基于神经网络构建的 HSI 模型, 整体上预测水平较低, 且容易出现斑块, 预测效果并不连续 (图 3-g~l)。两个模型及不同关联方法的预测结果均表明, 布兰斯菲尔德海峡南侧, 尤其是靠近威德尔海部分的水域适宜磷虾栖息。不同环境变量的权重系数结果显示, 神经网络拟合中, SSC 在构建 HSI 模型时具有更重要的影响, 而在一元非线性拟合中, SST 的影响更大 (表 1)。

## 2.3 HSI 模型验证

RMSE 结果表明, 相比一元非线性拟合算法, 神经网络预测准确度更高 (表 2)。尽管 AUC 结果表明, 一元非线性拟合算法的预测性能较好, 但 RMSE 和 AUC 的指标均表明, 连乘法的表现结果较为稳健, 而最大值法和最小值法的预测效果较为极端。此外, 算数平均法、几何平均法和加权算术平均法的差异较小。

3 个等级下 HSI 空间分布图与 SI 分布图的重叠比率结果显示, 一元非线性拟合算法中, 算数平

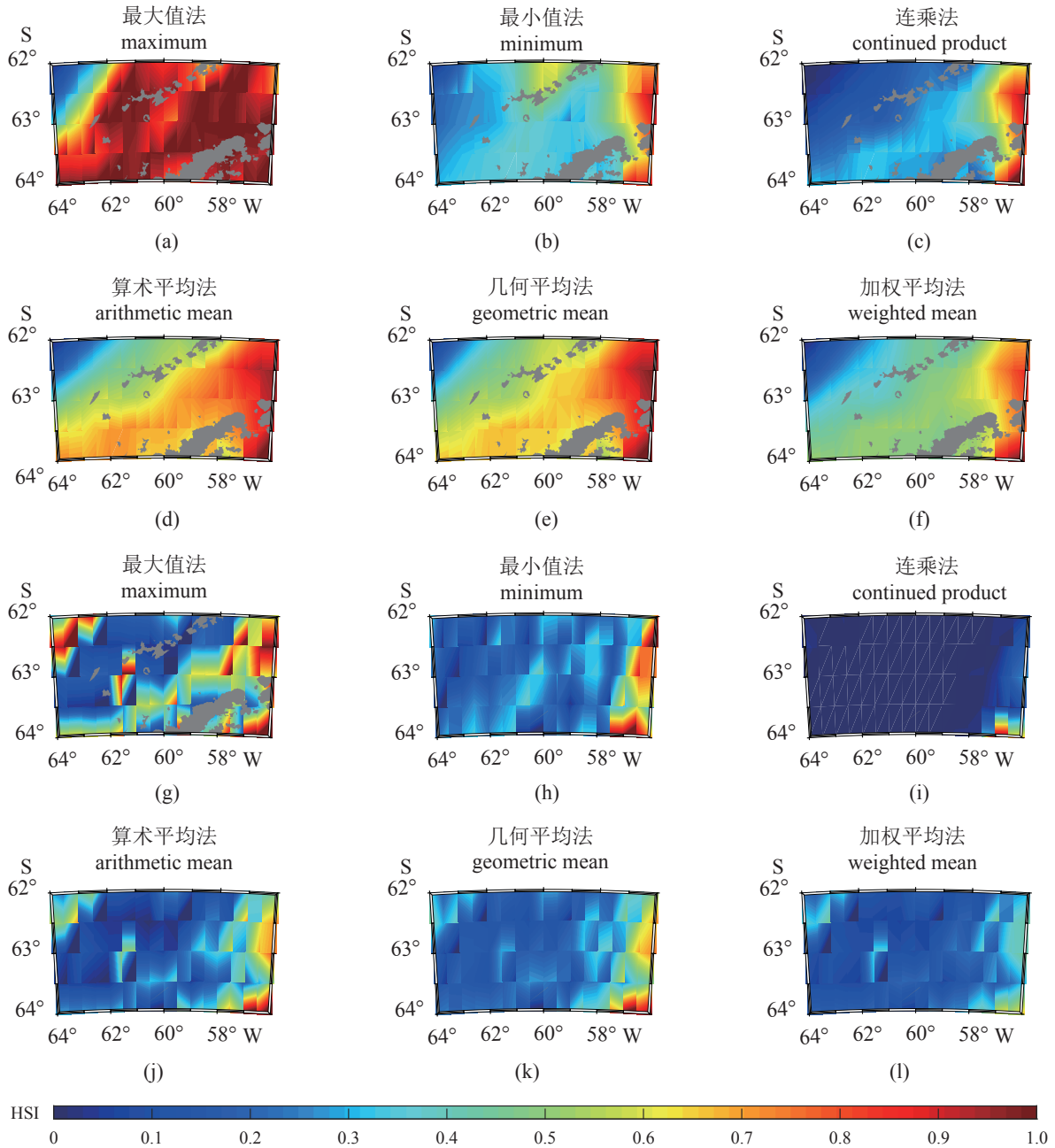


图3 一元非线性模型(a-f)和神经网络模型(g-l)拟合的HSI空间分布

Fig. 3 Spatial distribution of HSI values calculated by univariate nonlinear model (a-f) and neural network model (g-l)

表1 两种模型中环境变量的相对重要性

Tab. 1 Relative importance of environment variables in two models

模型 model	海表水温 sea surface temperature	海平面高度 sea surface height	叶绿素a浓度 sea surface chlorophyll a	海冰密集度 sea ice concentration
神经网络拟合 neural network model	0.24	0.27	0.28	0.21
一元非线性拟合 univariate nonlinear model	0.43	0.24	0.15	0.18

均法、几何平均法、加权平均法的计算结果相似，且对于 HSI 大于 0.7 的计算结果较为准确。最小值法和连乘法对于预测低 HSI 值较有优势(表3)。

相比一元非线性拟合算法，神经网络算法得到的 HSI 结果均趋于 0~0.3，且不同的关联算法之间的差别不大。

表 2 两种模型的 AUC 值和 RMSE

Tab. 2 AUC and RMSE values derived from two models

模型评估指标 model assessment metrics	模型 model	最大值法 maximum	最小值法 minimum	连乘法 continued product	算术平均法 arithmetic mean	几何平均法 geometric mean	加权算术平均 weighted mean	平均值 mean
RMSE	一元非线性模型 univariate nonlinear model	0.822 1	0.301 5	0.224 8	0.548 5	0.504 3	0.466 7	0.478 0
	神经网络模型 neural network model	0.444 5	0.256 7	0.277 8	0.253 6	0.244 6	0.255 9	0.288 9
AUC	一元非线性模型 univariate nonlinear model	0.785 2	0.548 1	0.637 0	0.674 1	0.637 0	0.659 3	0.656 8
	神经网络模型 neural network model	0.600 0	0.592 6	0.600 0	0.400 0	0.600 0	0.414 8	0.534 6

表 3 各 HSI 等级下两种模型预报值与真实值重叠区域百分比

Tab. 3 Percentage of overlapping area between the predicted and actual values of two models at different HSI values

HSI	模型 model	HSI 预报值与真实值重叠百分比/% overlapping percentage of HSI calculated from predicted and true values					
		最大值法 maximum	最小值法 minimum	连乘法 continued product	算术平均法 arithmetic mean	几何平均法 geometric mean	加权算术平均 weighted mean
0~0.3	一元非线性模型 univariate nonlinear model	0	49	87	0	0	0
0.3~0.7		0	100	50	17	33	50
0.7~1.0		100	0	0	67	33	0
0~0.3	神经网络模型 neural network model	54	100	100	87	100	87
0.3~0.7		33	0	0	0	0	0
0.7~1.0		0	0	0	0	0	0

### 3 讨论

#### 3.1 环境因子对磷虾栖息地分布的影响

关于磷虾的适宜栖息温度, 张瑛瑛等<sup>[18]</sup>研究表明, 磷虾渔业单位捕捞努力量渔获量 (catch per unit effort, CPUE) 在  $-1.0\sim-0.8\text{ }^{\circ}\text{C}$  内出现最大值的概率较大。朱国平等<sup>[19]</sup>认为, 磷虾渔业渔场表温在  $0.5\sim 1.0\text{ }^{\circ}\text{C}$  及  $1.0\sim 1.5\text{ }^{\circ}\text{C}$  时平均 CPUE 较高。然而, 上述研究的时间、空间以及分析尺度等均有所不同, 结果的可比性不高<sup>[5]</sup>。总的来讲, 温度对于磷虾资源分布的影响机制较为复杂<sup>[20]</sup>。关于温度对磷虾分布的影响仍需要进一步研究, 从而提高栖息地适宜模型预测的准确性。海冰对磷虾的栖息环境具有重要的作用, 磷虾经常依附于海冰进行栖息繁衍, 获取浮冰下的浮游生物为食<sup>[21-22]</sup>。基于神经网络拟合的海冰浓度栖息适宜指数曲线在海冰密集度大于 12.00% 时, 随着海冰密集度的增加而呈现指数式增长, 这与陈峰等<sup>[16]</sup>的研究相符。后者认为, 海冰面积的增长与以磷虾捕捞数据表征的丰度指标呈正比。本研究中, 一元非线性拟合表明, 磷虾适宜栖息地指数在海冰密集度低时, 呈下降趋势, 表明磷虾丰度与海

冰密集度不一定呈简单的单调线性增长关系。有研究也指出, 磷虾更倾向于栖息于下冰面粗糙程度大的海冰区域, 而不是面积大的海冰<sup>[23]</sup>。磷虾主要以硅藻为摄食对象, 这导致浮游植物的分布对磷虾资源分布有着显著的影响<sup>[24]</sup>, 而 SSC 可以较好地反映浮游植物生物量。SSC 的栖息适宜曲线显示, HSI 随着叶绿素浓度的增加呈现先增加、后降低的趋势, Atkinson 等<sup>[25]</sup>的研究对此提出一个合理的解释, 即磷虾并不一定只会选择高资源量的区域作为其适宜栖息地, 因为这些高资源量的区域往往伴随着更多的捕食者, 被捕食的风险也会较高。叶绿素浓度高的水域往往也是鱼类、海豹以及鲸鱼等可能以磷虾为食的生物所聚集的区域, 而来自捕食者的风险将会对磷虾密度造成显著的影响。因此, 磷虾有可能选择一个食物来源不高, 但被捕食风险也较小的区域作为合适的栖息场所。SSH 与水深有关, 在较深的水域, 其水文环境较为复杂, 而磷虾的游泳能力较弱, 容易受到海流、涡旋等水文动力因素的影响。例如, 中尺度漩涡往往伴随着较高的初级生产力, 可能会成为磷虾的适宜栖息地。因此, 尽管 SSH 可以反映水文信息, 但它对磷虾群体分布可能不会产

生直接影响, 尽管中尺度涡旋可以以裹挟磷虾群的方式输送磷虾, 但这种输送的范围以及量仍需要进一步研究。本研究中, 两种模型算法得出的 SSH 适宜区间并不相同, 这与两种模型的算法有一定的关系, 但另一个侧面也反映出 SSH 与磷虾栖息分布之间的关系较为复杂, 需要进一步从更深层次的水体运动及水文结构, 如海洋锋面、中尺度涡旋以及水团等角度探讨。此外, 磷虾的活动范围通常在表层至 200 m 水深, 但本研究基于表层的环境数据构建 HSI 模型, 这可能会给 HSI 模型的预测结果带来误差。

### 3.2 栖息地指数模型分析

适宜曲线绘制的准确与否直接影响到栖息地指数模型的不确定性水平。常用 SI 模型构建的方法包括 2 种<sup>[10]</sup>。一种是通过数理模型或经验知识绘制栖息适宜曲线, 这种方法针对单因子构建, 而忽略了不同环境变量之间的交互作用。冯波等<sup>[26]</sup>采用的分位数回归法考虑不同因子交互作用对印度洋大眼金枪鱼 HSI 模型的影响, 进一步得出 HSI, 达到较好的预测效果。对于单因子 SI 模型, 经验赋值是一种操作简单、主观性强的方法, 但需要专业的知识。例如, 陈新军等<sup>[9]</sup>基于经验赋值的方法计算印度洋大眼金枪鱼的 HSI, 并在实证研究中证明经验赋值具有一定的可行性。而数理模型因其具有操作简单, 预测准确度高的优点也被广泛应用于 SI 模型的构建。例如, 郭爱等<sup>[27]</sup>利用一元非线性模型建立了 5 个水温因子与 SI 指数的关系。张亚男等<sup>[17]</sup>基于正态分布模型构建长鳍金枪鱼 (*T. alalunga*) 的 HSI 模型, 预测准确率达到 71.82%。近年来, 随着人工智能技术的发展, 神经网络也被愈发广泛地应用在渔情预报方面。相比一般的统计方法, 神经网络的建模方法更为复杂, 但预测效率高, 预测结果更准确<sup>[28]</sup>。不足的是, 神经网络模型引用模型参数较多, 模型结构并不稳健, 容易发生过拟合的现象, 导致预报出现较大的误差。本研究发现, 神经网络拟合算法绘制的 HSI 分布图呈现斑块状的特征, 这更符合物种的实际分布情况, 而一元非线性拟合中, HSI 空间分布图较为连续, 可以反映生物栖息环境的空间走向, 更适合探究磷虾随着环境变化而导致生物栖息分布的变化。本研究中, 神经网络拟合估算 HSI 水平较为保守, 主要集中在 0~0.3, 但结合最大值法可以得到较好的预测结果; 一元非线性拟合算法获得的 HSI 较为乐观, 结合最小

值法可以得到较好的预测效果。

### 3.3 关联算法

不同的关联算法会导致 HSI 分布出现明显差异。本研究发现, 最大值法和最小值法的不确定性较大, 容易引起较大的误差, 不同的指标对于最大值法和最小值法会给出截然相反的评价。最大值法对 HSI 预报做出乐观估计, 整体预测 HSI 水平偏高, 易于中心渔场的发现。而最小值法和连乘法给出 HSI 预报的保守估计, 其中, 连乘法对于零值较为敏感<sup>[10]</sup>, 即其中一个因子 SI 值为零, 会导致整个 HSI 均为零。但综合不同的指标来看, 连乘法的预报效果较好。算术平均法和几何平均法在渔业预报中已得到广泛的应用<sup>[29]</sup>, 其搭建的 HSI 模型具有更为稳健的优点。本研究中, 算术平均法和几何平均法的预测结果相似, 且受模型算法的影响不大。加权平均算法考虑环境因子对生物的栖息适宜性有不同的影响, 权重的大小反映环境变量与 HSI 的关系程度<sup>[30]</sup>, 但其权重的大小并不能完全反映真实情况下环境变量对磷虾栖息分布的重要程度。因此, 在生物和环境变量关系并不确定的情况下, 盲目采用加权平均算法获得的结果可能并不理想, 本研究结果也反映出这一特点(表 2)。

## 4 总结

本研究结果显示, 神经网络模型是构建南极磷虾 HSI 模型的合适方法, 而使用连乘法和加权算术平均法等算法可提高模型预测结果的准确性和稳定性。但由于不同的模型算法会产生差异较大的预测结果。因此, 在选择模型算法时需要格外谨慎。采用多个不同指标可以综合检验模型的预报性能, 使得模型预报结果更具有说服力。尽管从表观上看, 复杂的模型更适合模拟生物的栖息环境, 因为实际中生物分布往往受到更为复杂的因素影响, 但复杂的模型会导致过度拟合现象的出现, 盲目追求模型的复杂性将会导致本末倒置的结果。

环境变量的选择对模型预测性能有着重要的影响<sup>[31]</sup>, HSI 模型的构建主要依赖生物对环境变量的响应关系, 而全面纳入所有环境变量因素进入模型中并不现实。为此, 如提高模型的预测能力, 除了构建更为合适的模型, 开展目标生物的基础生物学与生态学研究非常重要。设置关键的



输入变量以及它们的权重是构建后续模型必不可少的步骤, 这对于模型的准确性至关重要。

感谢英国南极调查局和参与实地调查的技术人员对研究工作的支持。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

### 参考文献 (References):

- [1] Atkinson A, Siegel V, Pakhomov E A, *et al.* A reappraisal of the total biomass and annual production of Antarctic krill[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2009, 56(5): 727-740.
- [2] 朱国平. 南极磷虾种群生物学研究进展 I—年龄、生长与死亡[J]. *水生生物学报*, 2011, 35(5): 862-868.  
Zhu G P. Population biology of Antarctic krill *Euphausia superba*. I - age, growth and mortality[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2011, 35(5): 862-868 (in Chinese).
- [3] Siegel V. Distribution and population dynamics of *Euphausia superba*: summary of recent findings[J]. *Polar Biology*, 2005, 29(1): 1-22.
- [4] 朱国平, 朱小艳, 夏辉, 等. 2011年夏秋季南奥克尼群岛水域南极磷虾集群时空分布[J]. *生态学杂志*, 2013, 32(4): 912-919.  
Zhu G P, Zhu X Y, Xia H, *et al.* Spatiotemporal distribution patterns of Antarctic krill aggregations around the South Orkney Islands in austral summer-autumn 2011[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(4): 912-919 (in Chinese).
- [5] 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).
- [6] Brierley A S, Saunders R A, Bone D G, *et al.* Use of moored acoustic instruments to measure short-term variability in abundance of Antarctic krill[J]. *Limnology and Oceanography: Methods*, 2006, 4(2): 18-29.
- [7] Fielding S, Watkins J L, Trathan P N, *et al.* Interannual variability in Antarctic krill (*Euphausia superba*) density at South Georgia, Southern Ocean: 1997-2013[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2014, 71(9): 2578-2588.
- [8] Shim J S, Kim R K, Yoon K B, *et al.* A basic research for the development of habitat suitability index model of *Pelophylax chosonicus*[J]. *Journal of the Korean Society of Environmental Restoration Technology*, 2020, 23(1): 49-62.
- [9] 陈新军, 冯波, 许柳雄. 印度洋大眼金枪鱼栖息地指数研究及其比较[J]. *中国水产科学*, 2008, 15(2): 269-278.  
Chen X J, Feng B, Xu L X. A comparative study on habitat suitability index of bigeye tuna, *Thunnus obesus* in the Indian Ocean[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2008, 15(2): 269-278 (in Chinese).
- [10] 龚彩霞, 陈新军, 高峰, 等. 栖息地适宜性指数在渔业科学中的应用进展[J]. *上海海洋大学学报*, 2011, 20(2): 260-269.  
Gong C X, Chen X J, Gao F, *et al.* Review on habitat suitability index in fishery science[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2011, 20(2): 260-269 (in Chinese).
- [11] 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).
- [12] Shi Y Q, Sun S, Li C L, *et al.* Population distribution, structure and growth condition of Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) during the austral summer in the Southern Ocean[J]. *Advances in Polar Science*, 2014, 25(3): 183-191.
- [13] Kawaguchi S, Takahashi Y. Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) eat salps[J]. *Polar Biology*, 1996, 16(7): 479-481.
- [14] 范秀梅, 唐峰华, 崔雪森, 等. 基于栖息地指数的西北太平洋日本鲭渔情预报模型构建[J]. *海洋学报*, 2020, 42(12): 34-43.  
Fan X M, Tang F H, Cui X S, *et al.* Habitat suitability index for chub mackerel (*Scomber japonicus*) in the Northwest Pacific Ocean[J]. *Haiyang Xuebao*, 2020, 42(12): 34-43 (in Chinese).
- [15] 崔雪森, 周灿, 唐峰华, 等. 西北太平洋柔鱼渔场非参数栖息地适宜性指数模型[J]. *广东海洋大学学报*, 2020, 40(6): 53-62.  
Cui X S, Zhou C, Tang F H, *et al.* Nonparametric habitat suitability index model for *Ommastrephes bartramii* fishing ground in the Northwest Pacific Ocean[J]. *Journal of Guangdong Ocean University*, 2020, 40(6): 53-62 (in Chinese).



- [16] 陈峰, 陈新军, 刘必林, 等. 海冰对南极磷虾(*Euphausia superba*)资源丰度的影响[J]. 海洋与湖沼, 2011, 42(4): 495-499.  
Chen F, Chen X J, Liu B L, *et al.* Effect of sea ice on the abundance index of Antarctic krill *Euphausia superba*[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2011, 42(4): 495-499 (in Chinese).
- [17] 张亚男, 官文江, 李阳东. 印度洋长鳍金枪鱼栖息地指数模型的构建与验证[J]. 上海海洋大学学报, 2020, 29(2): 268-279.  
Zhang Y N, Guan W J, Li Y D. Construction and verification of a habitat suitability index model for the Indian Ocean albacore tuna[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2020, 29(2): 268-279 (in Chinese).
- [18] 张瑛瑛, 徐博, 张衡, 等. 南极磷虾渔场(48渔区)CPUE的年、月变化及其与海表温度、叶绿素浓度的关系[J]. 生态学杂志, 2020, 39(5): 1685-1694.  
Zhang Y Y, Xu B, Zhang H, *et al.* Interannual and monthly variations of catch per unit effort and the relation with sea surface temperature and chlorophyll concentration in fishing grounds (fishing area 48) of Antarctic krill[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(5): 1685-1694 (in Chinese).
- [19] 朱国平, 冯春雷, 吴强, 等. 南极磷虾调查CPUE指数变动的影响因素初步分析[J]. 海洋渔业, 2010, 32(4): 368-373.  
Zhu G P, Feng C L, Wu Q, *et al.* Preliminary analysis on factors impacting CPUE index variations in Antarctic krill survey[J]. *Marine Fisheries*, 2010, 32(4): 368-373 (in Chinese).
- [20] Brown M, Kawaguchi S, Candy S, *et al.* Temperature effects on the growth and maturation of Antarctic krill (*Euphausia superba*)[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2010, 57(7-8): 672-682.
- [21] 杨文杰, 许柳雄. 环境因素对南极磷虾资源分布影响的研究进展[J]. 大连海洋大学学报, 2014, 29(3): 316-322.  
Yang W J, Xu L X. A review: research progress on environmental factors affecting resource distribution of Antarctic krill[J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2014, 29(3): 316-322 (in Chinese).
- [22] Brierley A S, Fernandes P G, Brandon M A, *et al.* Antarctic krill under sea ice: elevated abundance in a narrow band just south of ice edge[J]. *Science*, 2002, 295(5561): 1890-1892.
- [23] Meyer B, Freier U, Grimm V, *et al.* The winter pack-ice zone provides a sheltered but food-poor habitat for larval Antarctic krill[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1(12): 1853-1861.
- [24] Smith R C, Dustan P, Au D, *et al.* Distribution of cetaceans and sea-surface chlorophyll concentrations in the California current[J]. *Marine Biology*, 1986, 91(3): 385-402.
- [25] Atkinson A, Siegel V, Pakhomov E A, *et al.* Oceanic circumpolar habitats of Antarctic krill[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, 362: 1-23.
- [26] 冯波, 陈新军, 许柳雄. 多变量分位数回归构建印度洋大眼金枪鱼栖息地指数[J]. 广东海洋大学学报, 2009, 29(3): 48-52.  
Feng B, Chen X J, Xu L X. Multivariate quantile regression on habitat suitability index of *Thunnus obesus* in the Indian Ocean[J]. *Journal of Guangdong Ocean University*, 2009, 29(3): 48-52 (in Chinese).
- [27] 郭爱, 陈新军. 利用水温垂直结构研究中西太平洋鲣鱼栖息地指数[J]. 海洋渔业, 2009, 31(1): 1-9.  
Guo A, Chen X J. Studies on the habitat suitability index based on the vertical structure of water temperature for skipjack *Katsuwonus pelamis* purse-seine fishery in the Western-Central Pacific Ocean[J]. *Marine Fisheries*, 2009, 31(1): 1-9 (in Chinese).
- [28] 陈嘉博. 机器学习算法研究及前景展望[J]. 信息通信, 2017(6): 5-6.  
Chen J B. Study on machine learning algorithm and its perspective[J]. *Information & Communications*, 2017(6): 5-6 (in Chinese).
- [29] Chen X J, Li G, Feng B, *et al.* Habitat suitability index of Chub mackerel (*Scomber japonicus*) from July to September in the East China Sea[J]. *Journal of Oceanography*, 2009, 65(1): 93-102.
- [30] Li F Q, Cai Q H, Fu X C, *et al.* Construction of habitat suitability models (HSMs) for benthic macroinvertebrate and their applications to instream environmental flows: a case study in Xiangxi River of Three Gorges Reservoir region, China[J]. *Progress in Natural Science*, 2009, 19(3): 359-367.
- [31] Tian S Q, Chen X J, Chen Y, *et al.* Evaluating habitat suitability indices derived from CPUE and fishing effort data for *Ommatrephes bratramii* in the northwestern Pacific Ocean[J]. *Fisheries Research*, 2009, 95(2-3): 181-188.

## Habitat suitability of Antarctic krill (*Euphausia superba*) in the Antarctic Peninsula

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

(1. College of Marine Living Resource Sciences and Management, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. Polar Research Center, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

3. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Polar Marine Ecological System Research Room, 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*) is a key species in the Antarctic ecosystem. Investigating its habitat suitability can help the sustainable use of this resource and enhance our understanding of the Southern Ocean ecosystem. Such work is also useful for assessing krill population and exploring main fishing ground. However, different model algorithms may result in large deviations in calculating habitat suitability index (HSI) for krill resource. Therefore, this study aimed to explore appropriate methods for constructing HSI models for *E. superba* by using environmental factors such as sea surface temperature (SST), sea surface height (SSH), sea surface chlorophyll (SSC), and sea ice concentration (SIC). Two fitting methods, Neural Network (NN) model and Univariate Nonlinear (UN) model, were used to fit the environmental factors. Six algorithms, including minimum value, maximum value, product, arithmetic mean, geometric mean, and weighted arithmetic mean, were combined to construct HSI models. The results showed that the neural network model better predicted the actual distribution of habitats, while the univariate nonlinear regression method yielded more consistent results. The maximum and minimum value methods showed greater differences in their calculated results, introducing larger errors compared to other approaches. The continued multiplication method produced good predictive performance, while the arithmetic, geometric, and weighted arithmetic mean methods had similar results and were more stable. The proposed methods and conclusions in this study are of guiding significance for the assessment of similar species and the prediction of their habitats in the future.

**Key words:** *Euphausia superba*; habitat suitability index; neural network; univariate nonlinear regression; Antarctic Peninsula

**Corresponding author:** ZHU Guoping. E-mail: [gpzhu@shou.edu.cn](mailto:gpzhu@shou.edu.cn)

**Funding projects:** National Natural Science Foundation of China (41776185); ‘Inter-governmental Science and Technology Innovation (STI) Cooperation Special Programme’ of the National Key Research and Development Program of China (2023YFE0104500)