

DOI: 10.12264/JFSC2020-0297

秘鲁外海茎柔鱼栖息地时空分布及对环境因子的响应差异

方星楠¹, 何妍¹, 余为^{1, 2, 3, 4, 5}, 陈新军^{1, 2, 3, 4, 5}

1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;
2. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;
3. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306;
4. 农业农村部大洋渔业开发重点实验室, 上海 201306;
5. 农业农村部大洋渔业资源环境科学观测实验站, 上海 201306

摘要: 根据中国远洋渔业数据中心提供的 2012—2018 年东太平洋秘鲁外海茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)捕捞数据, 结合该海域环境数据, 包括海表面温度(sea surface temperature, SST)、海表面盐度(sea surface salinity, SSS)、叶绿素 a 浓度(chlorophyll-a, Chl-a)、净初级生产力(net primary production, NPP)、光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)、涡旋动能(eddy kinetic energy, EKE)和海平面异常(sea level anomaly, SLA), 利用最大熵模型研究了茎柔鱼栖息地的月间时空变化及环境因子的影响差异。结果显示: 1—8 月渔场纬度重心向北移动, 9—12 月向南偏移。渔场经度重心主要在 80°W~82°W 之间移动, 此外, 适宜栖息地重心与渔场重心变化一致。通过比较贡献率大小发现环境因子对茎柔鱼栖息地影响程度具有显著月间差异, 但基本以 SST、SSS、NPP 和 PAR 对栖息地影响最大。依据环境因子响应曲线估算的关键环境因子适宜范围与茎柔鱼适宜性较高栖息地基本重叠。研究表明, 利用最大熵模型模拟茎柔鱼栖息地具有较高精度, 茎柔鱼栖息地时空分布存在明显的月间变化, 且受环境因子影响显著。

关键词: 茎柔鱼; 最大熵模型; 时空分布; 月间差异; 秘鲁海域

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2021)05-0658-15

茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)广泛分布在东太平洋海域, 南北跨度大, 在赤道海域的分布范围可延伸至 140°W 左右, 是我国主要捕获的经济头足类之一^[1-2]。茎柔鱼只有 1 年生命周期, 其短生命周期生活史特征导致茎柔鱼的资源丰度和栖息地分布对海洋环境极为敏感。不同时空尺度的气候和海洋环境变化会导致茎柔鱼时空分布产生巨大差异, 为准确定位其渔场空间位置带来很大不确定性^[3-4]。因此, 探寻海洋环境与茎柔鱼时空分布之间的关系, 并建立科学有效的分布预测模型, 对于协助远洋渔业企业精确探测茎柔鱼渔场, 并对该资源的科学管理与可持续利用具有积极意义。

秘鲁海域是茎柔鱼重要的栖息地和捕捞渔场之一, 沿岸分布着秘鲁海流和上升流^[1,5]。秘鲁海流自智利南部开始向北流动, 并在秘鲁外海与赤道暖流系统交汇, 形成高生产力且复杂多变的海域环境^[6]。已有研究表明, 秘鲁海域的茎柔鱼资源丰度与栖息地分布受到局部海洋环境的调控作用^[7]。例如 Yu 等^[8]利用栖息地模型分析茎柔鱼栖息地的季节性变化, 表现为春至秋季适宜栖息地面积扩大, 但冬季适宜栖息地面积较小, 相对于厄尔尼诺(2015 年), 拉尼娜(2011 年)各环境因子适宜范围扩大导致适宜栖息地面积增加。而 Feng 等^[9]基于 CPUE 与环境因子关系分别建立广义加

收稿日期: 2020-09-11; **修订日期:** 2020-11-15.

基金项目: 国家重点研发计划项目(2019YFD0901405); 国家自然科学基金青年科学基金项目(41906073); 上海市自然科学基金项目(19ZR1423000).

作者简介: 方星楠(1996-), 硕士研究生, 研究方向为渔业海洋学. E-mail: 1324388278@qq.com

通信作者: 余为, 副研究员, 研究方向为渔业海洋学. E-mail: wyu@shou.edu.cn

性模型和空间自回归模型, 预测秘鲁外海茎柔鱼栖息地分布, 认为空间自回归模型要优于广义加性模型。此外, 近年美国学者 Frawley 等^[10]研究结果同样也表明, 茎柔鱼渔场内水温上升会导致该种群无法洄游至岸边索饵, 使得近海资源难以恢复。梳理以往研究发现, 选取的大多数因子多为海表温度(sea surface temperature, SST)、海平面异常(sea level anomaly, SLA)、海表面盐度(sea surface salinity, SSS)等环境因子^[8-12], 但与鱼类摄食饵料密度和扩散分布密切相关的因子, 例如叶绿素浓度(chlorophyll-a, Chl-a)、净初级生产力(net primary production, NPP)、光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)、涡旋动能(eddy kinetic energy, EKE)等物理-生态因子对茎柔鱼栖息地时空分布的影响尚未探明和区分^[7,11-13]。此外, 也未考虑环境因子对茎柔鱼栖息地分布影响的月间或季节差异。

因此, 本研究选取 2012—2018 年我国在秘鲁外海茎柔鱼的作业数据, 耦合与茎柔鱼生长代谢、摄食等密切相关的 7 个环境因子, 利用最大熵模型对秘鲁外海茎柔鱼栖息地的月间分布进行模拟, 深入探索秘鲁外海海域茎柔鱼栖息地月间时空分布规律, 并评估多元环境因子对茎柔鱼栖息地分布的影响和差异, 为茎柔鱼渔场的探测提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 渔获数据

茎柔鱼渔获数据来自中国远洋渔业数据中心, 时间为 2012—2018 年, 时间分辨率为月。数据内容包括作业经纬度、作业时间、作业次数、渔获量等。研究海域范围为 8°S~20°S, 75°W~95°W, 空间分辨率为 0.5°×0.5°。本研究主要分析秘鲁外海茎柔鱼月间时空变动情况, 数据均以月为单位进行建模分析。

1.2 环境数据

环境数据包括 SST、SSS、Chl-a、SLA、EKE、NPP、PAR 共 7 个环境因子。其中 SST 与 Chl-a 数据来源于美国大学夏威夷研究中心(<http://apdrc.soest.hawaii.edu>), 数据空间分辨率为 9 km, 时间

分辨率为月; NPP 数据来自俄勒冈州立大学网站(<http://orca.science.oregonstate.edu>), 数据空间分辨率为 5'×5', 时间分辨率为月; SSS 来源于 NOAA Coast Watch ERDDAP 数据库(<https://coastwatch.pfeg.noaa.gov>), 数据空间分辨率为 0.25°×0.25°, 时间分辨率为 3 d; PAR、SLA、海流 U 和 V 数据来自 Ocean-Watch 网站(<https://oceanwatch.pifsc.noaa.gov>), 数据空间分辨率分别为 0.25°×0.25°, 时间分辨率分别为天。将所有环境数据的时空分辨率进行处理成 0.5°×0.5°, 且依据海流 U 和 V 计算得出涡流动能 EKE, 计算公式如下:

$$EKE = \frac{U^2 + V^2}{2} \quad (1)$$

式中, U 和 V 分别代表海流的东西和南北分量。

1.3 CPUE 与渔场重心计算

定义 0.5°×0.5°为一个渔区, 按月计算每个渔区内的 CPUE, 其中捕捞努力量以作业天数计算。对 CPUE 和捕捞努力量进行逐月平均, 分析两者的月间变化。CPUE 的计算公式如下:

$$CPUE_i = \frac{C_i}{n_i} \quad (2)$$

式中, C_i 为渔区 i 的总渔获量; n_i 为渔区 i 的捕捞努力量。

利用渔场重心法, 计算各月茎柔鱼渔场的经纬度重心, 来表征渔场重心位置的月间变化情况。渔场经度和纬度重心的计算公式如下:

$$LONG_m = \sum_{i=1}^k C_i \times X_i / \sum_{i=1}^k C_i \quad (3)$$

$$LATG_m = \sum_{i=1}^k C_i \times Y_i / \sum_{i=1}^k C_i \quad (4)$$

式中, $LONG_m$ 和 $LATG_m$ 分别为经度和纬度重心位置; c_i 为渔区 i 的捕捞努力量; X_i 为渔区 i 的经度; Y_i 为渔区 i 的纬度; k 为海域中渔区总个数; m 为月份。

1.4 最大熵模型

最大熵模型(maximum entropy model, MaxEnt)原理是根据不完全信息(存在点的位置与环境图层), 选择满足限制条件下最大熵的分布作为最优分布^[14-15]。模型的最新软件 MAXENT3.4.1 下载网址为 <https://biodiversityinformatics.amnh.org/>

open_source/maxent/. Sample 区域输入各月存在点的位置数据,其中包括物种名称、经度和纬度,并以.CSV 格式进行保存。将各个环境因子由 Arcgis10.2 转换成分辨率为 $0.5^{\circ} \times 0.5^{\circ}$ 的 ASC II 格式,并输入到环境图层。运行前设置随机选择 75% 的茎柔鱼样本数据作为训练集, 25% 的茎柔鱼样本数据作为测试集进行测试,并重复运行 10 次,来消除可能存在的随机性,其余参数均设置成默认参数^[14]。结果以 Logistic 格式输出,即每个渔区的物种存在概率的范围为 0~1 之间,以存在概率来定义栖息地适宜指数(HSI)^[14]。最大熵模型采用受试者工作特征曲线(receiver operating characteristic curve, ROC)分析方法来进行模型精度的评价。该方法以假阳性率为横坐标,真阳性率为纵坐标绘制而成,AUC 值为 ROC 曲线下的面积。AUC 值越大,表明物种分布与环境变量的相关性越大,模型预测效果越好^[14-16]。

各月模拟结果所输出分布图以 ASC II 格式输出,将输出的文件导入 Arcgis10.2 中转换成 CSV 文件,其中包括每个渔区的经度、纬度和 HSI。贡献率排在前 3 位的环境因子被选为关键环境因子,

结合响应曲线得出适宜范围。绘制各月关键环境因子的适宜范围分布图,与适宜 HSI 区域进行叠加,分析茎柔鱼栖息地月间变化与环境因子的响应情况。选取 $HSI > 0.6$ 的海域为适宜栖息地海域^[14],依据以下公式计算适宜栖息地经、纬度重心,并与渔场重心进行对比,验证渔场空间位置与适宜栖息地时空分布的关联。

$$LONG_SH_m = \sum_{i=1}^k P_i \times X_i / \sum_{i=1}^k P_i \quad (5)$$

$$LATG_SH_m = \sum_{i=1}^k P_i \times Y_i / \sum_{i=1}^k P_i \quad (6)$$

式中, $LONG_SH_m$ 和 $LATG_SH_m$ 分别为适宜栖息地经、纬度重心位置; P_i 为渔区 i 的 HIS; X_i 为渔区 i 的经度, Y_i 为渔区 i 的纬度; k 为海域中 $HSI > 0.6$ 渔区总个数; m 为月份。

2 结果与分析

2.1 茎柔鱼捕捞努力量、CPUE、渔场重心的月间变化

由图 1 可知,捕捞努力量与 CPUE 均存在明显的月间变化。1—4 月捕捞努力量与 CPUE 均明

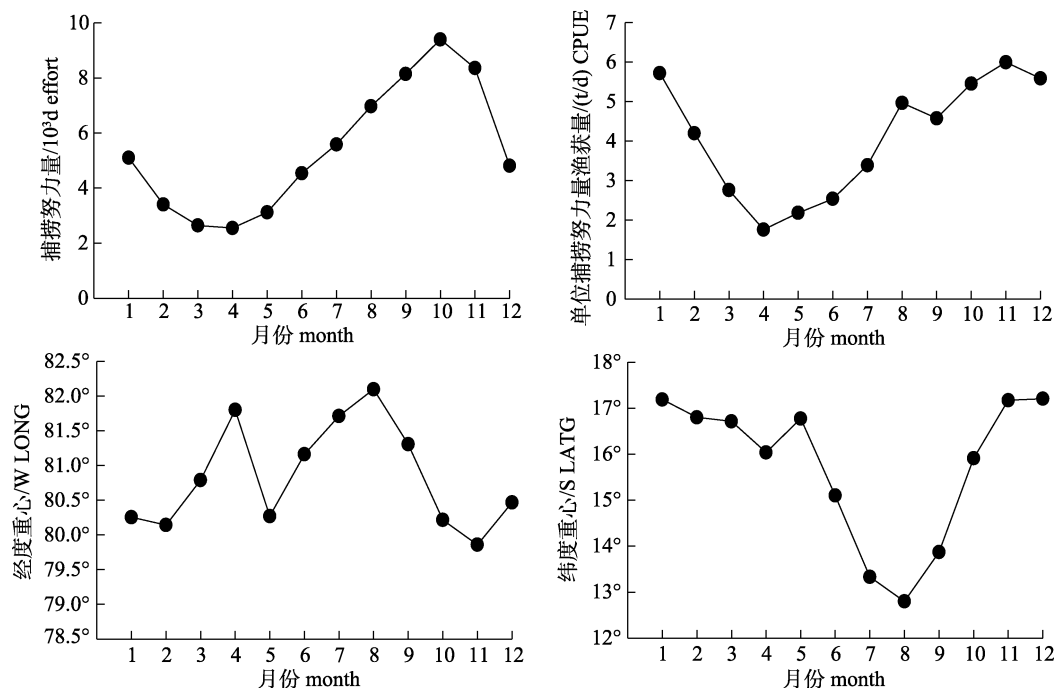


图 1 秘鲁外海茎柔鱼捕捞努力量、CPUE、经度重心、纬度重心的月间变化

Fig. 1 Monthly variations of fishing effort, CPUE, longitudinal gravity centers of fishing effort (LONG) and latitudinal gravity centers of fishing effort (LATG) of *Dosidicus gigas* in Peru

显下降, 随后逐渐增加。8—11月作业规模相对较大, 10月捕捞努力量达到最高值, 随后又逐渐下降。但CPUE在4月达到了最低之后, 随后逐渐增加, 8—12月, CPUE逐渐稳定在4.5~6 t/d之间。在经度方向上, 渔场重心在 $80^{\circ}\text{W}\sim 82^{\circ}\text{W}$ 之间移动, 东西横跨两个经度左右。1—4月渔场重心向西移动, 5月向东移动, 6—8月向西返回, 9—11月东移。在纬度方向上, 大致可以分为两个过程, 1—8月, 渔场重心向北移动, 其中前5月迁移较小, 6—8月偏移较大, 8月达到最北部 12.5°S 。9—12月, 渔场向南偏移, 9—11月偏移较大, 每月1个纬度左右。

2.2 茎柔鱼渔场环境因子的月间变化

秘鲁海域茎柔鱼渔场各环境因子的月间变化如图2所示。SST在1—3月逐渐增加, 4—9月降低, 3月和9月SST分别达到最高和最低。SSS在

4—9月先增加后减小, 6月盐度最高, 9月最低, 其他月份盐度波动较小。PAR呈现先增加后减小的变化趋势, 即1—7月逐渐降低, 随后月份逐渐增大。NPP在1—7月逐渐减小, 随后月份显著增加。Chl-a在1—4月缓慢增加, 5—7月逐渐减小, 8—12月逐渐增加。SLA呈现先增加后减小的变化趋势, 即在1—5月逐渐增加, 6—12月逐渐减小。EKE在1—6月逐渐增加, 7—10月又逐渐下降, 11月和12月有所回升。

2.3 模型统计结果

最大熵模型通过计算ROC曲线下的面积AUC值评价模型模拟效果, 其值越大, 表明模拟效果越好。如表1可知, 各月模型模拟精度均大于0.75, 表明最大熵模型对茎柔鱼栖息地模拟较为吻合, 分析结果可靠。

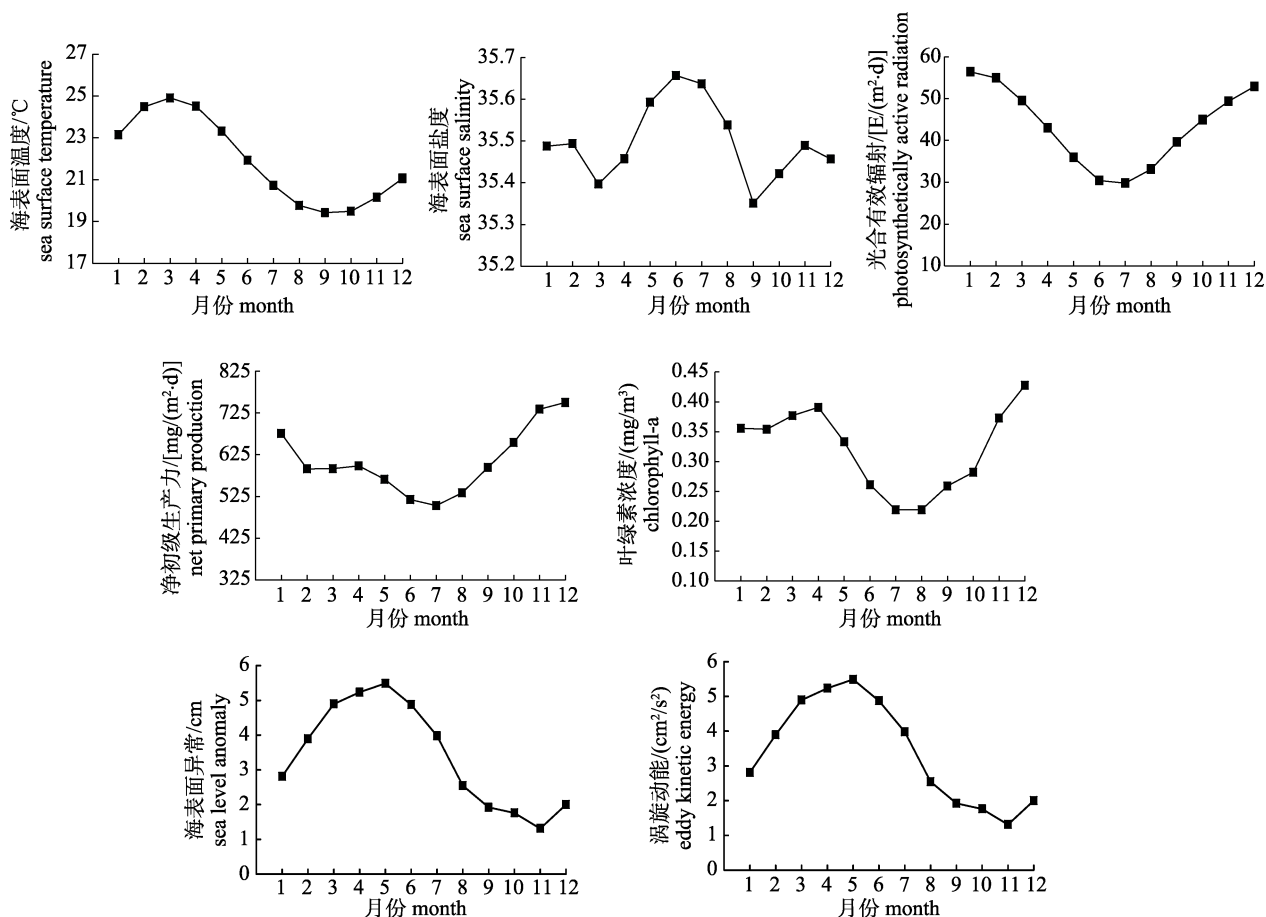


图2 秘鲁外海茎柔鱼渔场各环境因子(平均值)的月间变化

Fig. 2 Monthly changes of environmental factors (means) in the fishing ground of *Dosidicus gigas* in Peru

表 1 1—12 月秘鲁外海茎柔鱼最大熵模型结果精度统计

Tab. 1 Statistical results of <i>Dosidicus gigas</i> with MaxEnt from January to December in Peru	
月份 month	AUC±SD
1 月 January	0.779±0.050
2 月 February	0.814±0.041
3 月 March	0.837±0.030
4 月 April	0.855±0.042
5 月 May	0.840±0.032
6 月 June	0.779±0.022
7 月 July	0.809±0.030
8 月 August	0.801±0.017
9 月 September	0.840±0.035
10 月 October	0.789±0.040
11 月 November	0.792±0.031
12 月 December	0.781±0.041

2.4 茎柔鱼栖息地分布月间变化

如图 3 所示，秘鲁外海茎柔鱼实际作业位置主要集中在 HSI 较高的位置，表明最大熵模型模拟的效果较好，秘鲁海域 1—12 月茎柔鱼栖息地分布存在着明显的月间变化。1 月适宜栖息地主要分布在 75°W~85°W、12°S~20°S 海域，2、3 月适宜栖息地逐渐向南收缩且逐渐变窄，适宜栖息地面积有所减小。4 月适宜栖息地最窄，4—7 月适宜栖息地逐渐向北移动，东西方向上有所扩张，适宜栖息地面积增加。8 月、9 月适宜栖息地位置变化较小，但在经度方向上逐渐向东收缩。随后月份适宜栖息地位置又逐渐向南移动，适宜栖息地有所变宽。

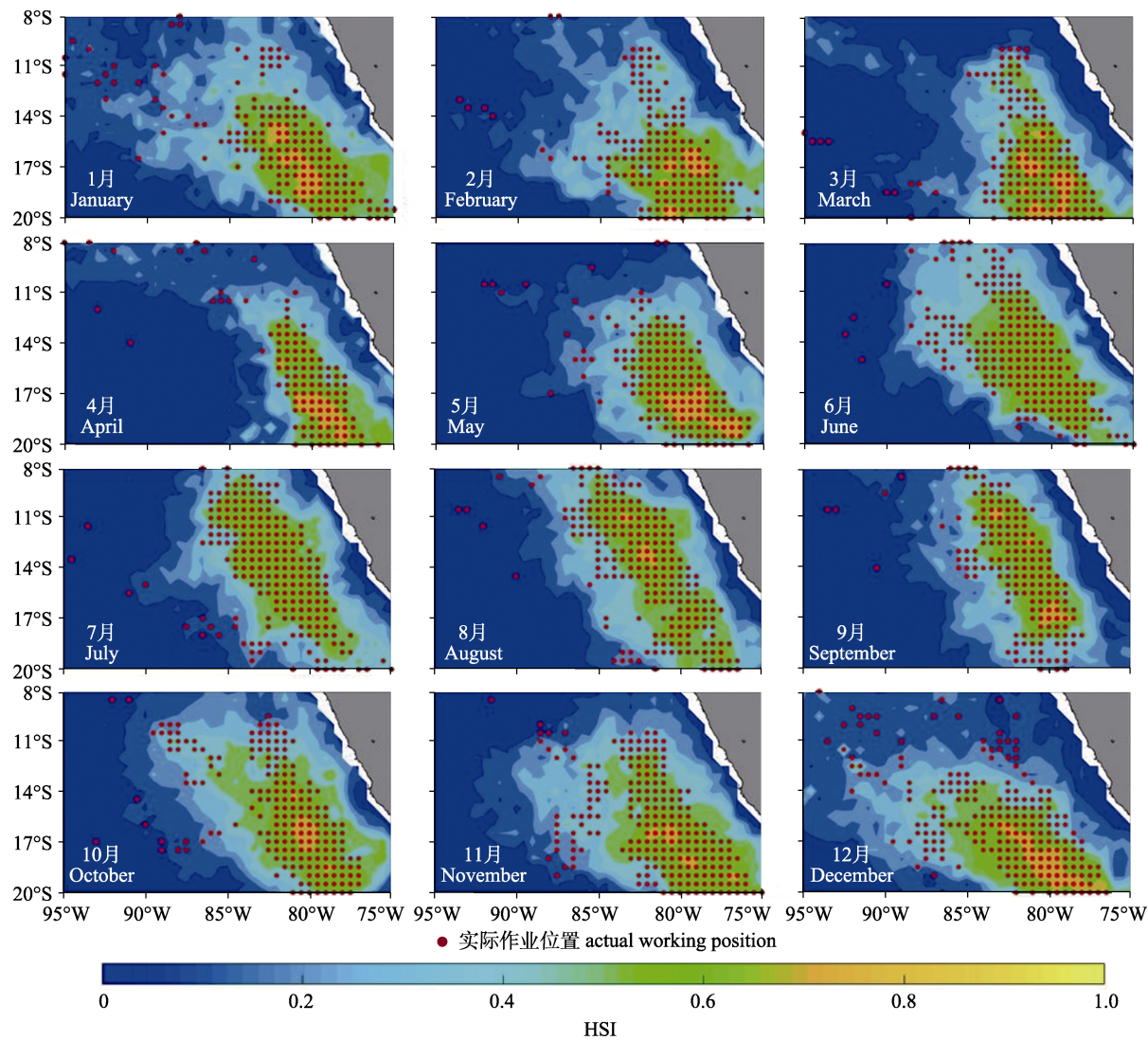


图 3 1—12 月秘鲁外海茎柔鱼栖息地分布图
Fig. 3 Habitat distribution of *Dosidicus gigas* off Peru from January to December

2.5 适宜栖息地重心变化

依据最大熵模型结果所得到的每个渔区的 HSI 值, 并依据 1.2.2 中的方法计算, 得到适宜栖息地经纬度重心的月间变化, 再与实际作业渔场经、纬度重心进行对比。如图 4 所示, 渔场重心与适宜栖息地重心变化相对同步, 皮尔逊相关性

检验方法表明, 渔场重心与适宜栖息地重心呈显著正相关, 经度方向上的相关系数为 0.606 ($P<0.05$), 纬度方向上的相关系数为 0.961 ($P<0.01$), 这表明最大熵模型模拟的茎柔鱼栖息地月间变化结果较好, 且基本上渔场重心位置随适宜栖息地重心变化而变化。

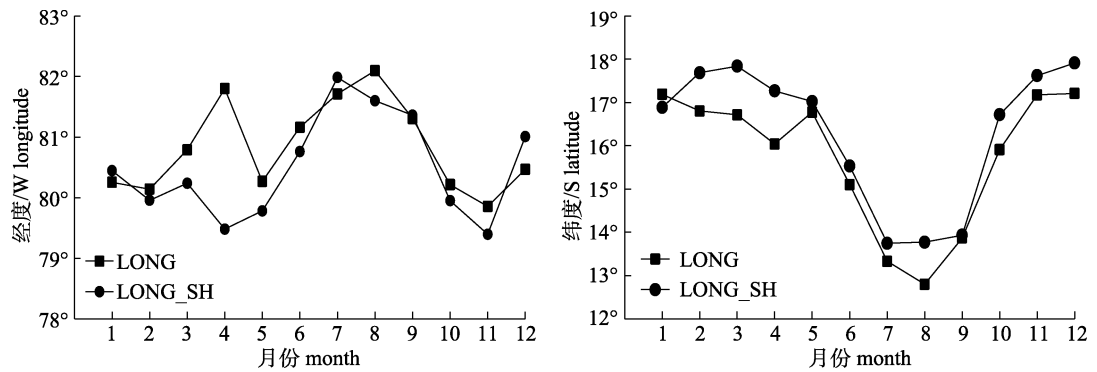


图 4 秘鲁外海茎柔鱼渔场重心(LONG)与适宜栖息地重心(LONG-SH)的月间变化
Fig. 4 Monthly variation of fishing ground gravity center (LONG) and suitable habitat gravity center (LONG-SH) of *Dosidicus gigas* in Peru

2.6 环境因子贡献率

最大熵模型模拟结果中环境因子贡献率的月间变化如表 2 所示, 7 个环境因子当中, 贡献率排在前 3 的环境因子为各月影响栖息地时空分布的关键环境因子。各月间环境因子贡献率有所差异, 但相邻月份贡献率较高的环境因子相对一致。例如, 11—2 月 SST、SSS、NPP 均对模型贡献率较大, 2—5 月 SSS 和 PAR 对模型贡献率较大, 6—8 月 NPP、PAR 对模型贡献率较大。1 月环境因子贡献率较大的为 SSS、SST、NPP 和 Chl-a; 自 2 月开始, PAR 对模型贡献率较大, 并持续到 9 月。

NPP 在 3 月、4 月和 9 月、10 月的贡献率有所下降, SSS 在 6—8 月的贡献率较低, 在其他月份的贡献率均较高。SST 在 4、5 和 9 月贡献率较低, 1—3 月、10—12 月贡献率均较高。Chl-a 在 8 月、9 月相对于其他环境因子, 对模型的贡献率最大。各月 EKE 对模型贡献率均较小, SLA 在 3 月、7 月对模型贡献率相对较大, 均在 10%以上, 其他月份均较小。各月关键环境因子的累计贡献率分别为 89.2%、72.2%、81.2%、97.0%、89.4%、91.5%、89.3%、83.6%、85.7%、87.6%、77.5%、81.4%, 均超过 75%以上, 表明其对栖息地分布影响显著。

表 2 1—12 月秘鲁外海茎柔鱼最大熵模型中环境因子贡献率

Tab. 2 Contribution rate of environmental factors in MaxEnt of *Dosidicus gigas* in Peru from January to December

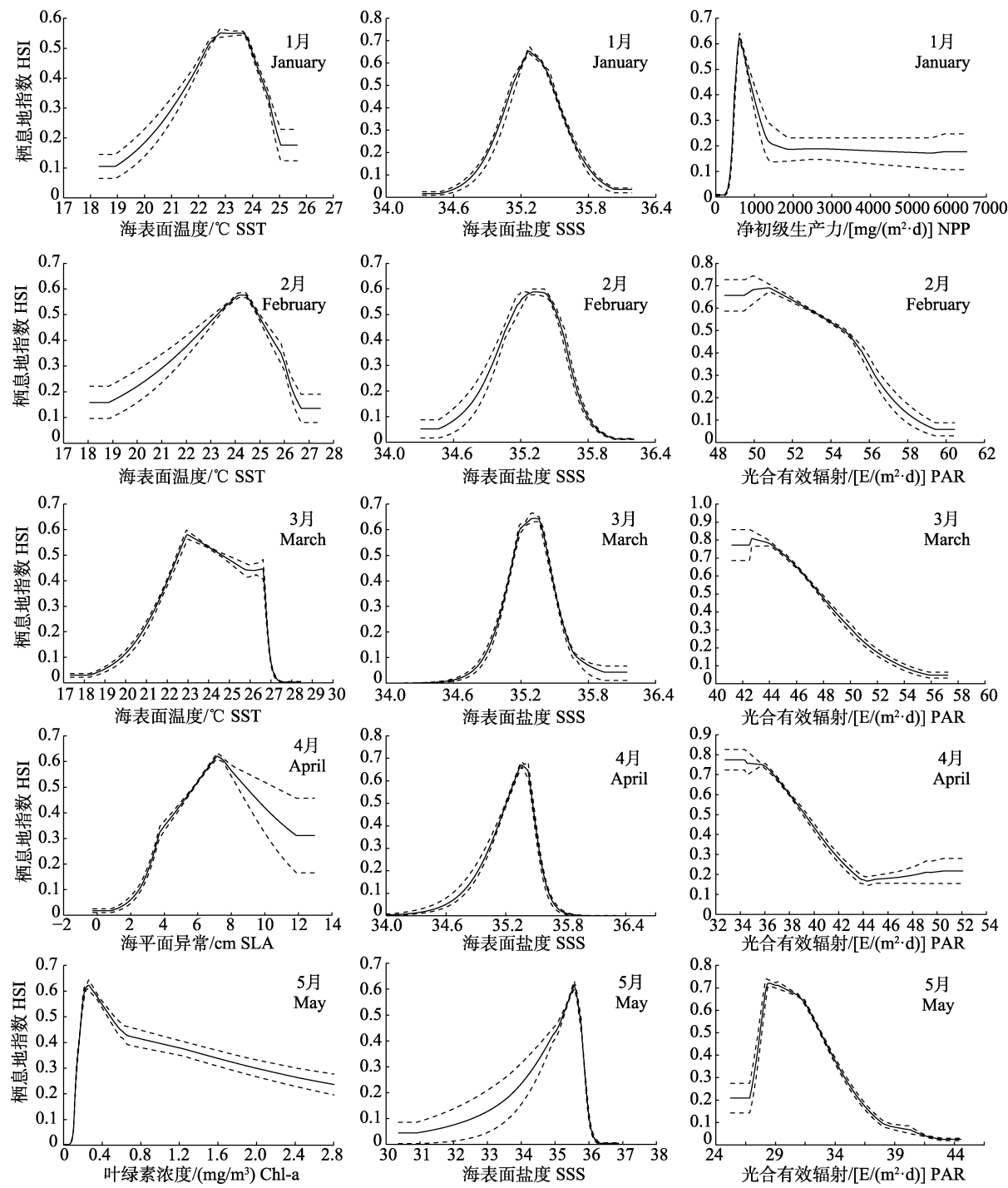
环境变量 environment variable	贡献率/% contribution rate											
	1 月 Jan	2 月 Feb	3 月 Mar	4 月 Apr	5 月 May	6 月 Jun	7 月 Jul	8 月 Aug	9 月 Sept	10 月 Oct	11 月 Nov	12 月 Dec
海表面温度 sea surface temperature	15.5	21.7	17.7	0.7	1.5	4.5	12	6.4	3.8	36.2	39	33.9
海表面盐度 sea surface salinity	55.6	33.6	26.2	56.4	21	3	2.7	5.8	30.6	5.4	18.9	12.6
净初级生产力 net primary production	18.1	15.9	1.7	0.4	6.2	73.9	58.9	18.9	2.6	1.3	19.6	34.9
光合有效辐射 photosynthetically active radiation	1.2	16.9	37.3	38.3	56.4	12.1	18.4	16.6	16.5	41.7	3.5	10.6
叶绿素 a 浓度 chlorophyll-a	8.1	1.8	0.1	1.2	12	1	2.2	48.1	38.6	5.4	4.7	0.9
涡旋动能 eddy kinetic energy	0.6	0.5	0	0.7	0.8	0	1.2	0.4	0.8	0.2	0.5	2.5
海平面异常 sea level anomaly	0.8	6.6	17.1	2.3	2	5.5	4.6	3.8	7.1	9.7	13.8	4.7

注: 表中加粗数字为各月筛选出的关键环境因子贡献率。
Note: The bold data in the table indicate the contribution rates of the key environmental factors in each month.

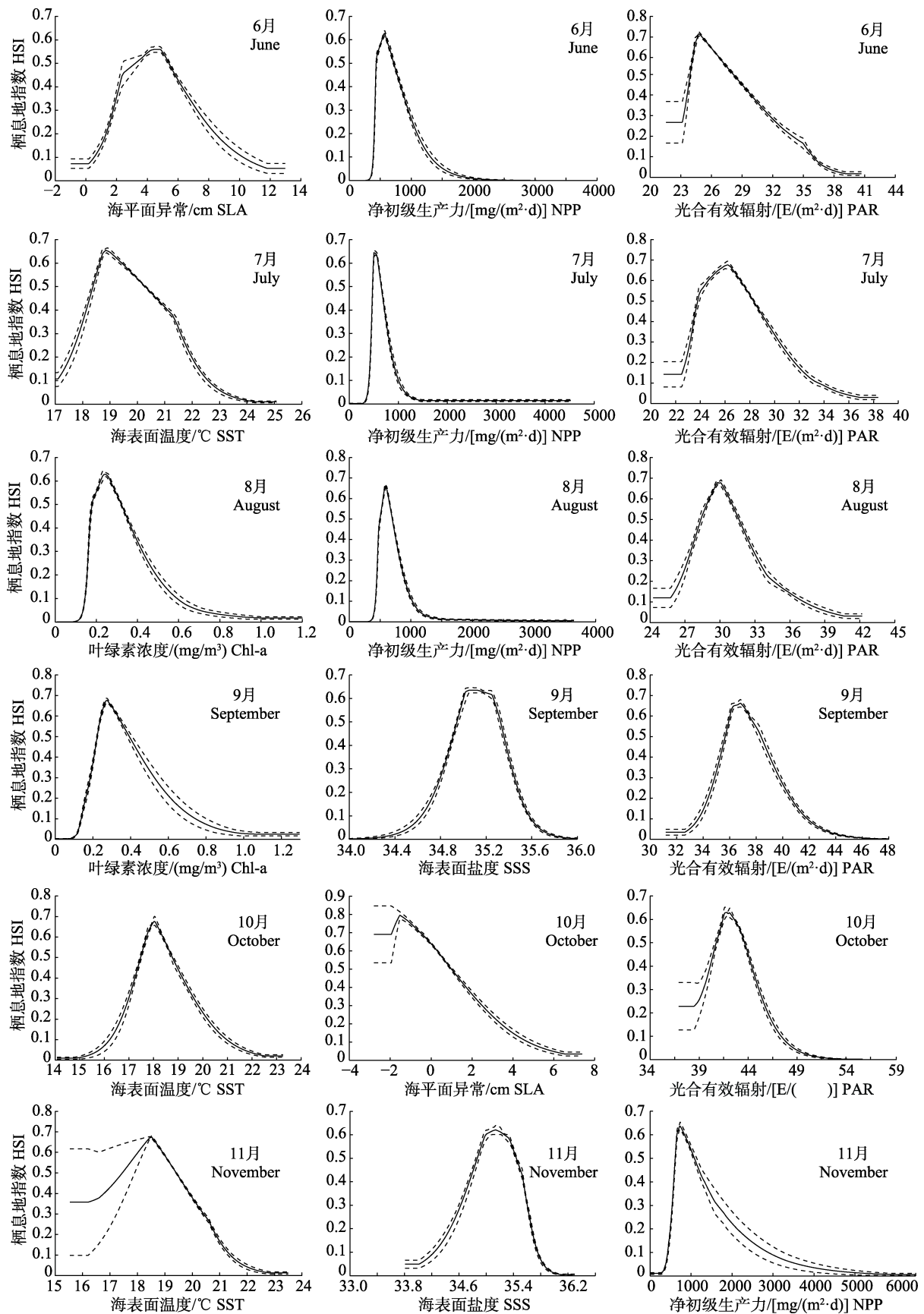
2.7 关键环境因子响应曲线

选取各月贡献率排在前 3 位的环境因子为关键环境因子, 各月关键环境因子的响应曲线如图 5 所示, 响应曲线大多呈抛物线, 个别月份 PAR、SLA 与 HSI 呈负相关关系。SST 在 1—3 月适宜范围逐渐增大, 随后月份逐渐减小。适宜 SSS 范

围整体上变化不大, 而适宜 PAR 在 2—10 月呈现先减小后增加的趋势变化, NPP 在 1 月、11—12 月的适宜范围要高于 6—8 月。Chl-a 在 5 月、8—9 月对模型贡献率较大, 其中 5 月的适宜范围要高于 8—9 月的适宜范围。SLA 在 4 月、6 月和 10 月对模型的贡献率较大, 适宜范围逐渐减小。



(待续 to be continued)



(待续 to be continued)

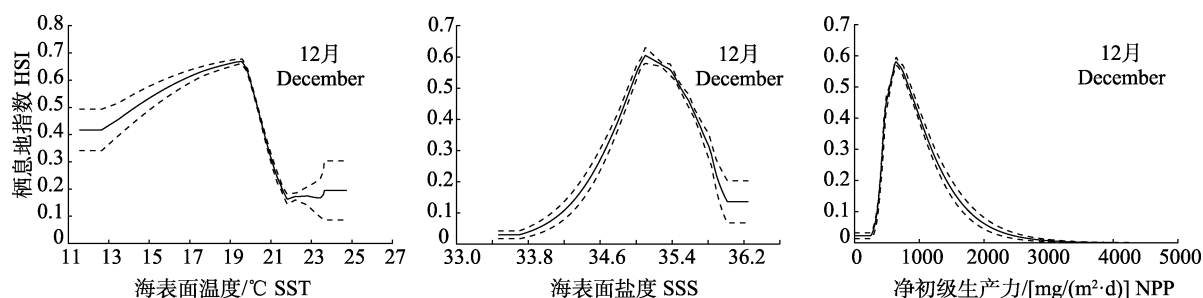


图 5 秘鲁外海茎柔鱼渔场各月关键环境因子响应曲线

实线为均值, 上下虚线分为最大值和最小值。

Fig. 5 Response curves of key environmental factors in each month of *Dosidicus gigas* in Peru

The solid line is the mean value, and the up and down dotted lines indicate the maximum and minimum value, respectively.

SST: sea surface temperature; SLA: sea level anomaly; SSS: sea surface salinity; Chl-a: chlorophyll-a;

NPP: net primary production; PAR: photosynthetically active radiation; EKE: eddy kinetic energy.

由图 5 可得, 1 月适宜 SST、SSS、NPP 分别为 21.7~24.3 °C、35.1~35.4、450~880 mg/(m²·d); 2 月适宜 SST、SSS、PAR 分别为 22.2~25.5 °C、35.1~35.6、48.5~55.6 E/(m²·d); 3 月适宜 SST、SSS、PAR 分别为 22.0~26.6 °C、35.1~35.5、41.2~48.3 E/(m²·d); 4 月适宜 SLA、SSS、PAR 分别为 2~10 cm、35.1~35.5、32.7~40.0 E/(m²·d); 5 月适宜 Chl-a、SSS、PAR 分别为 0.14~0.6 mg/m³、34.9~35.8、27.5~33.7 E/(m²·d); 6 月适宜 SLA、NPP、PAR 分别为 3~7 cm、425~750 mg/(m²·d)、23.6~29.8 E/(m²·d); 7 月适宜 SST、NPP、PAR 分别为 18.1~21.1 °C、450~680 mg/(m²·d)、23.5~29.3 E/(m²·d); 8 月适宜 Chl-a、NPP、PAR 分别为 0.18~0.35 mg/m³、450~730 mg/(m²·d)、27.8~32.4 E/(m²·d); 9 月适宜 Chl-a、SSS、PAR 分别为 0.19~0.43 mg/m³、34.9~35.3、35.3~39.0 E/(m²·d); 10 月适宜 SST、PAR、SLA 分别为 17.2~19.2 °C、40.2~44.4 E/(m²·d)、-2~3 cm; 11 月适宜 SST、SSS、NPP 分别为 16.8~19.9 °C、34.8~35.5、550~1100 mg/(m²·d); 12 月适宜 SST、SSS、NPP 分别为 13.0~20.6 °C、34.8~35.7、500~900 mg/(m²·d)。

2.8 关键环境因子适宜范围分布

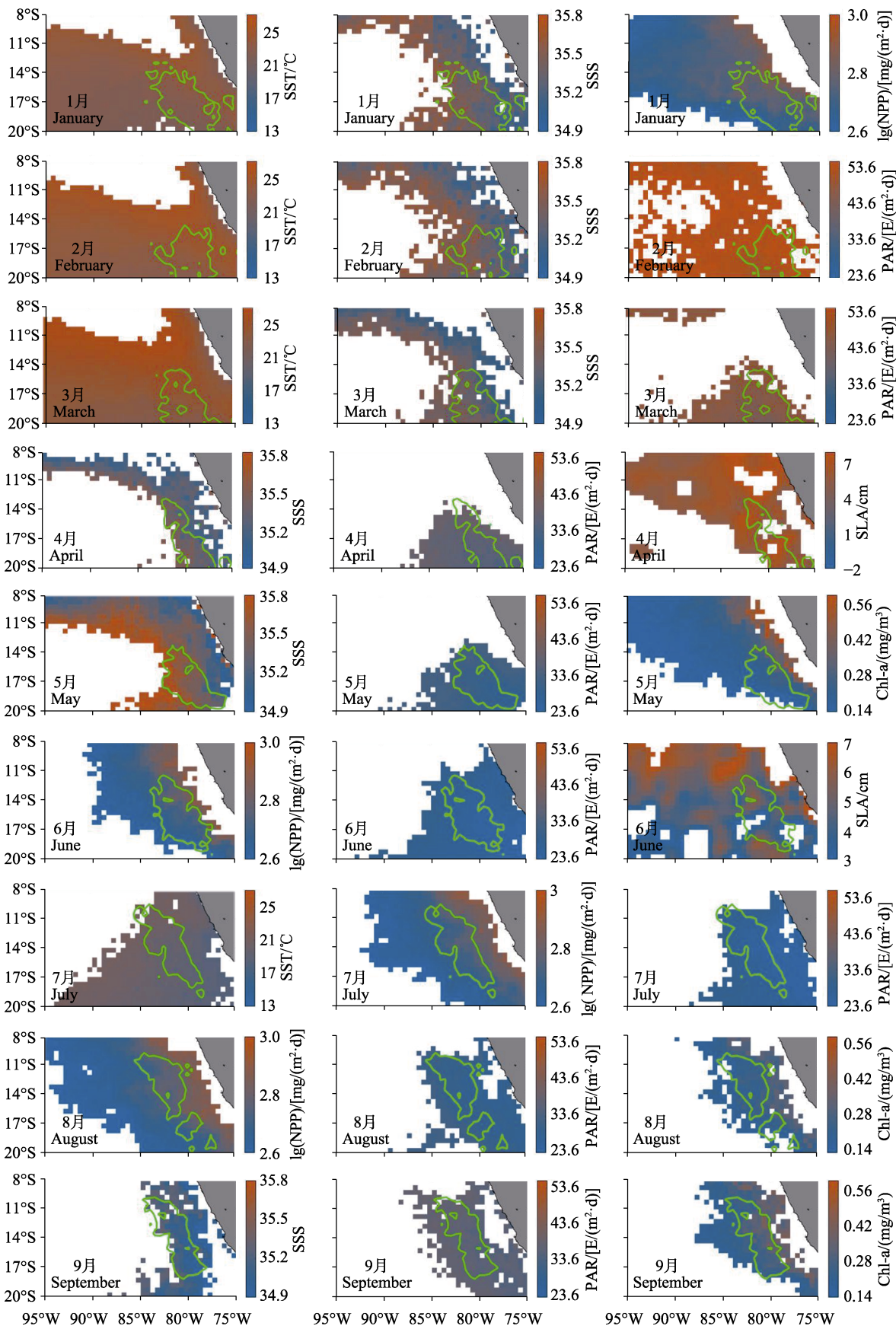
由图 6 可看出, 高 HSI 海域均分布在关键环境因子适宜范围内, 表明各月最大熵模型模拟效果较好, 验证了选取的关键环境因子与响应曲线的合理性。1—4 月 SSS 适宜范围大致呈带状分布, 并与高 HSI 海域叠加效果较好, 对模型的贡献率相对较大。而 1—3 月 SST 的适宜范围较大, 对模

型的贡献率相比 SSS 较低。自 2 月开始, PAR 对模型的贡献率均较大, 并持续到 9 月, 高 HSI 海域明显随适宜 PAR 范围的移动而移动。尤其是在 3—5 月, 适宜 PAR 范围呈三角形分布在秘鲁东南海域, 并与高 HSI 海域叠加较好。而 6 月、7 月适宜 NPP 范围呈较宽的带状分布, 并与高 HSI 海域叠加最好。8 月和 9 月, 高 HSI 逐渐靠近沿岸, 沿岸海域 Chl-a 浓度较高, 并与高 HSI 海域叠加较好, 对模型贡献率最大。10—12 月, 适宜 SST 逐渐向秘鲁南部海域移动, 并成为贡献率最大的环境因子, 高 HSI 海域也逐渐向南移动。

3 讨论

3.1 最大熵模型结果及其优势

本研究基于 2012—2018 年中国鱿钓渔船在秘鲁外海作业的数据, 并选取 SST、SSS、NPP 等 7 个环境因子, 以月为单位进行建模, 分析秘鲁海域茎柔鱼栖息地的月间变化。各月模型精度 AUC 值均大于 0.75(表 1), 适宜栖息地与实际作业位置较好重叠, 表明最大熵模型对各月栖息地模拟效果较好。秘鲁海域茎柔鱼适宜栖息地存在明显的月间变化(图 3), 且各月模型所预测的适宜栖息地重心与渔场重心(图 4)有较好的一致性。此外, 最大熵模型可以依据环境因子贡献率的大小来判断环境因子对栖息地分布的影响程度^[17]。本研究发现, 各月关键环境因子适宜范围分布与适宜栖息地基本重叠(图 6), 验证了最大熵模型依据贡献率选取关键环境因子与依据响应曲线得出适



(待续 to be continued)

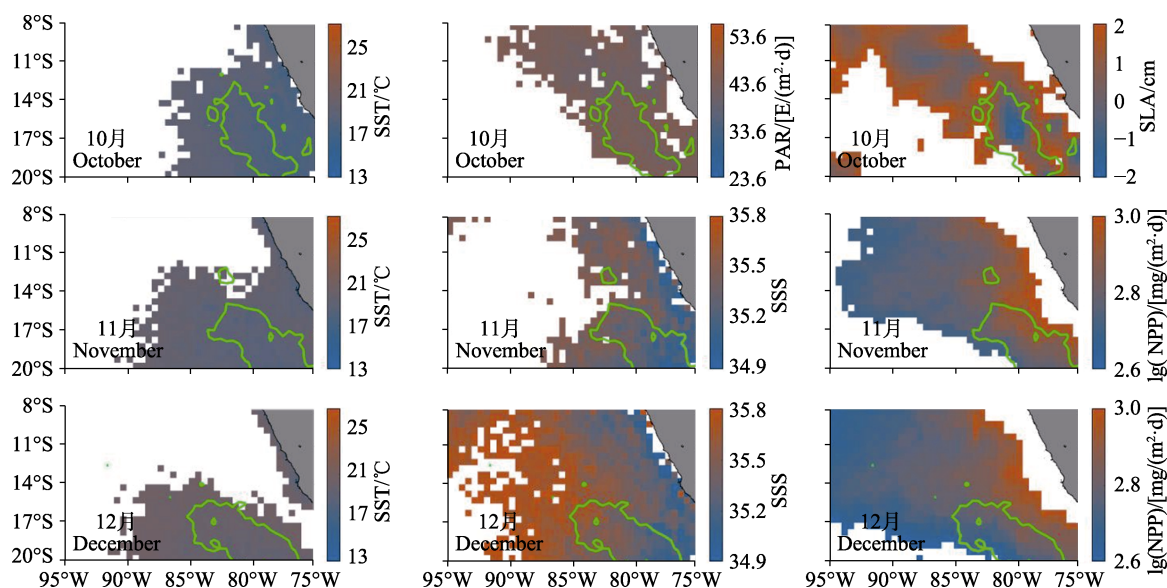


图 6 秘鲁外海茎柔鱼渔场各月关键环境因子适宜区间与适宜栖息地(绿线)分布图

SST: 海表面温度; SLA: 海平面异常, SSS: 海表面盐度; Chl-a: 叶绿素 a;
NPP: 净初级生产力; PAR: 光合有效辐射; EKE: 涡旋动能。

Fig. 6 Monthly distribution of suitable ranges of key environmental factors and suitable habitats (green line) of *Dosidicus gigas* in Peru

SST: sea surface temperature; SLA: sea level anomaly; SSS: sea surface salinity; Chl-a: chlorophyll-a;
NPP: net primary production; PAR: photosynthetically active radiation; EKE: eddy kinetic energy.

宜范围的合理性与可靠性。当可选取的环境因子较多时, 如何挑选关键环境因子建立模型是首要考虑的问题。以往研究中环境因子多为人为选取, 且未考虑到环境因子对栖息地影响的月间差异。而最大熵模型可以依据环境因子对物种的关系, 忽略影响较小的因子, 并有效处理环境因子之间的交互关系^[18], 提高模型的精确性和可靠性。以上均表明, 最大熵模型在物种分布模拟、主要环境因子筛选、以及环境因子对物种分布影响的定量描述上表现出优越性^[16], 已经成为物种分布研究与生态位建模的主要工具之一^[14-19]。如 Alabia 等^[15,20]利用最大熵模型分析北太平洋柔鱼(*Ommastrephes bartramii*)栖息地的季节变化, 认为 SST 与 SSS 是影响柔鱼分布的重要环境因子, 并研究未来海温变暖下柔鱼栖息地的变动情况。而陈芃等^[21]利用最大熵模型分析了阿根廷滑柔鱼鱼汛月份栖息地的分布情况, 发现与作业位置变动情况一致。

3.2 秘鲁外海茎柔鱼栖息地变动分析

本研究发现, 秘鲁外海茎柔鱼栖息地明显存在南北移动现象。徐冰等^[22]研究秘鲁茎柔鱼时空分布特征, 发现茎柔鱼渔场 1—6 月向北移动, 7—

12 月向南移动, 且认为由于秘鲁茎柔鱼南北洄游导致了渔场月间的南北变化。本研究认为, 茎柔鱼适宜栖息地 1—8 月向北移动, 前 5 个月适宜栖息地大致在 16°S~17°S, 6 月和 7 月偏移较大, 8—12 月向南移动。而在经度方向上, 茎柔鱼栖息地重心大致在 80°W~82°W 之间移动, 并分别在 5 月、11 月最接近秘鲁沿岸。秘鲁海域为茎柔鱼主要的产卵场之一, 茎柔鱼的部分仔鱼和卵会随洪堡海流向北洄游, 在洄游过程中逐渐生长。到达赤道海域后, 成熟的茎柔鱼一部分会留在赤道海域, 另一部分则向南洄游到秘鲁海域, 并在沿岸进行产卵^[23]。秘鲁海域茎柔鱼也存在近岸、离岸的洄游活动, 远洋海域中分布着体型较小未成熟的茎柔鱼, 在逐渐靠近沿岸的过程中成熟, 并在沿岸的温暖水域进行产卵^[24-25]。由此可见, 茎柔鱼的栖息地变动与其摄食、生长、繁殖、洄游等不同生活史阶段的时空分布较为一致, 也证明本文适宜栖息地变动的可靠性。

3.3 环境因子对栖息地变动的影响

最大熵模型可以依据环境因子的贡献率来解释不同环境因子对物种的影响程度^[14,20]。如表 2

所示, 各月筛选出来的关键环境因子在种类以及贡献率排序上均有一定的差异, 表明各月间不同环境因子对茎柔鱼栖息地分布影响具有差异。SST 是影响茎柔鱼分布的关键环境因子之一, 通常作为渔场寻找的重要指标^[7-11,26]。如陈新军等^[26]认为 SST 对秘鲁外海茎柔鱼资源产量以及分布具有显著影响。Yu 等^[27]利用栖息地模型探究秘鲁海域水温变化对茎柔鱼栖息地的影响, 当海水温度升高时茎柔鱼渔场向南移动, 且适宜栖息地面积逐渐减小。盐度对茎柔鱼分布范围存在重要影响, 高盐度锋面可能制约茎柔鱼的迁移和洄游过程^[28]。方学燕等^[11]基于 SST、SSS、SSH 和 Chl-a 4 个环境因子分别组合建立栖息地模型, 并以基于 SST、SSS 的模型预测效果最佳。本研究结果表明, SST 是 10—12 月、1—3 月和 7 月模型模拟结果中重要的环境变量。而 4—8 月 SSS 波动较大(图 2), 此期间其贡献率较小, 但在 1—6 月、9—12 月对模型的贡献率较大, SSS 的适宜范围均以带状分布, 且与适宜栖息地较好重叠。

PAR 指能被浮游植物中叶绿体利用且能进行光合作用的那部分辐射能, Chl-a 是浮游植物进行光合作用的主要色素, 两者均对初级生产力具有一定的影响^[13,29]。而初级生产力是海洋生态系统中基础的营养潜力指标, 其大小及分布影响着渔业资源的分布与丰度^[30]。余为等^[13]研究 PAR 对秘鲁外海茎柔鱼渔场及资源变动的影响, 认为 PAR 的适宜范围面积比例与秘鲁外海茎柔鱼 CPUE 呈明显的正相关关系, 且最适 PAR 纬度重心与 CPUE 纬度重心变化较为一致。余为等^[32]、温健等^[31]基于 SST 与 PAR 两个环境因子建立栖息地模型, 该模型能较好预测西北太平洋柔鱼栖息地热点海域, 而 NPP 对北太平洋柔鱼的资源量与渔场分布也具有调控作用。本研究结果表明, 相对于 Chl-a, NPP 和 PAR 对秘鲁外海茎柔鱼适宜栖息地分布影响相对较大, 这可能是因为 3 个环境因子空间分布的差异性。整体来说, PAR 在 2—10 月均对模型的贡献较大, 尤其是在 3—5 月, 适宜范围近似三角形分布, 并与适宜区重叠效果很好, 其他月份适宜范围分布均为长条状分布; NPP 在 6—8 月、11 月至翌年 2 月均可能成为限制茎柔鱼

分布的关键环境因子, 秘鲁沿岸海域是茎柔鱼的主要产卵场所, 10 月至翌年 2 月与 6—8 月为两个主要的产卵高峰期, 可能需要较大饵料丰度, 造成 NPP 贡献升高^[23]。而 Chl-a 仅在 8 月、9 月对模型贡献较大, SLA、EKE 对秘鲁海域茎柔鱼适宜栖息地变动影响较小, 各月贡献率均较低。由图 6 可以看出, 贡献率排在最高的环境因子与适宜栖息地重合最好, 如 3—5 月的 PAR 和 8 月、9 月的 Chl-a 等, 由此可以验证模型依据贡献率所筛选的关键环境因子的准确性与其响应曲线适宜范围的合理性。

此外, 局部海洋环境的改变时, 渔场分布也随之发生改变^[3-4,8]。Yu 等^[8]研究表明, 当 Niño 1+2 海域异常变冷时, 秘鲁外海茎柔鱼的渔场重心随适宜 SST 和 SSH 海域向北移动; Niño 1+2 海域异常变暖时, 茎柔鱼的渔场重心随适宜 SST 和 SSH 海域向南移动。本研究结果表明, 3—8 月适宜栖息地间随适宜 PAR 范围逐渐向北移动, 10—12 月, 适宜栖息地又随适宜 SST 逐渐向南移动。

4 展望

本研究侧重分析秘鲁外海茎柔鱼的月间时空分布以及环境因子的影响差异, 但基于时空范围的局限性, 研究结果只描述当下秘鲁海域茎柔鱼的时空分布特征, 而茎柔鱼在东南太平洋分布较广, 我国作业海域主要包括秘鲁、赤道、智利 3 个海域^[2], 其他海域的分布情况尚未明确。因此, 未来研究可以基于最大熵模型分析各个海域茎柔鱼的栖息地分布, 比较各个海域环境对茎柔鱼影响的差异性, 还可以将 3 个海域结合起来, 分析整个东南太平洋茎柔鱼渔场的时空变动情况。此外, 影响物种分布的环境数据很多, 相关研究表明, 水温垂直结构^[32]、混合层深度^[14]等对头足类资源及其栖息地分布均有影响, 因此未来建模时可以充分考虑影响物种的潜在环境因子。

参考文献:

- [1] Nigmatullin C M, Nesis K N, Arkhipkin A I. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae)[J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 9-19.
- [2] Chen X J, Qian W G, Liu B L, et al. Productive survey and

- fishery for major pelagic economic squid in the world[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2019, 28(3): 344-356. [陈新军, 钱卫国, 刘必林, 等. 主要经济大洋性鱿鱼资源渔场生产性调查与渔业概况[J]. 上海海洋大学学报, 2019, 28(3): 344-356.]
- [3] Waluda C M, Yamashiro C, Rodhouse P G. Influence of the ENSO cycle on the light-fishery for *Dosidicus gigas* in the Peru Current: An analysis of remotely sensed data[J]. Fisheries Research, 2006, 79(1-2): 56-63.
- [4] Wen J, Qian M T, Yu W, et al. Habitat variations of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* off Peru under El Niño and La Niña events with different intensities[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2020, 27(9): 1095-1103. [温健, 钱梦婷, 余为, 等. 多类型厄尔尼诺和拉尼娜事件下秘鲁外海茎柔鱼栖息地的变动[J]. 中国水产科学, 2020, 27(9): 1095-1103.]
- [5] Ye X C. Conclusion and analysis on the experimental fishing of *Dosidicus gigas* in the offlying sea of Peru and Costa Rica in 2001[J]. Marine Fisheries, 2002, 24(4): 165-169. [叶旭昌. 2001 年秘鲁外海和哥斯达黎加外海茎柔鱼探捕结果及其分析[J]. 海洋渔业, 2002, 24(4): 165-169.]
- [6] Montecino V, Lange C B. The Humboldt Current System: Ecosystem components and processes, fisheries, and sediment studies[J]. Progress in Oceanography, 2009, 83(1-4): 65-79.
- [7] Yu W, Chen X J, Zhang Y. Seasonal habitat patterns of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* off Peruvian waters[J]. Journal of Marine Systems, 2019, 194: 41-51.
- [8] Yu W, Yi Q, Chen X J, et al. Climate-driven latitudinal shift in fishing ground of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) in the Southeast Pacific Ocean off Peru[J]. International Journal of Remote Sensing, 2017, 38(12): 3531-3550.
- [9] Feng Y J, Chen X J, Liu Y. Examining spatiotemporal distribution and CPUE-environment relationships for the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* offshore Peru based on spatial autoregressive model[J]. Journal of Oceanology and Limnology, 2018, 36(3): 942-955.
- [10] Frawley T H, Briscoe D K, Daniel P C, et al. Impacts of a shift to a warm-water regime in the Gulf of California on jumbo squid (*Dosidicus gigas*)[J]. ICES Journal of Marine Science, 2019, 76(7): 2413-2426.
- [11] Fang X Y, Chen X J, Ding Q. Optimization fishing ground prediction models of *Dosidicus gigas* in the high sea off Chile based on habitat suitability index[J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2014, 34(4): 67-73. [方学燕, 陈新军, 丁琪. 基于栖息地指数的智利外海茎柔鱼渔场预报模型优化[J]. 广东海洋大学学报, 2014, 34(4): 67-73.]
- [12] Hu Z M, Chen X J, Zhou Y Q, et al. Forecasting fishing ground of *Dosidicus gigas* based on habitat suitability index off Peru[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2010, 32(5): 67-75. [胡振明, 陈新军, 周应祺, 等. 利用栖息地适宜指数分析秘鲁外海茎柔鱼渔场分布[J]. 海洋学报, 2010, 32(5): 67-75.]
- [13] Yu W, Chen X J. Influences of photosynthetically active radiation on abundance and distribution of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in the Southeast Pacific Ocean off Peru[J]. Haiyang Xuebao, 2017, 39(11): 97-105. [余为, 陈新军. 东南太平洋秘鲁海域光合有效辐射对茎柔鱼资源丰度和空间分布的影响研究[J]. 海洋学报, 2017, 39(11): 97-105.]
- [14] Gong C X, Chen X J, Gao F. Modeling the potential distribution of the neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the Northwest Pacific Ocean based on a MaxEnt model[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2020, 27(3): 336-345. [龚彩霞, 陈新军, 高峰. 基于最大熵模型模拟西北太平洋柔鱼潜在栖息地分布[J]. 中国水产科学, 2020, 27(3): 336-345.]
- [15] Alabía I D, Saitoh S I, Mugo R, et al. Seasonal potential fishing ground prediction of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the western and central North Pacific[J]. Fisheries Oceanography, 2015, 24(2): 190-203.
- [16] Zhang Y, Li J, Lin W, et al. Prediction of potential distribution area of *Erigeron philadelphicus* in China based on MaxEnt model[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2011, 22(11): 2970-2976. [张颖, 李君, 林蔚, 等. 基于最大熵生态位元模型的入侵杂草春飞蓬在中国潜在分布区的预测[J]. 应用生态学报, 2011, 22(11): 2970-2976.]
- [17] Zhang T J, Liu G, Worthington T A, et al. Modeling and analysis of eco-hydrological factors influencing fish distribution [J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2015, 31(S2): 237-245.
- [18] Elith J, Phillips S J, Hastie T, et al. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists[J]. Diversity and Distributions, 2011, 17(1): 43-57.
- [19] Phillips S J, Dudík M. Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation[J]. Ecography, 2008, 31(2): 161-175.
- [20] Alabía I D, Saitoh S I, Igarashi H, et al. Future projected impacts of ocean warming to potential squid habitat in western and central North Pacific[J]. ICES Journal of Marine Science, 2016, 73(5): 1343-1356.
- [21] Chen P, Chen X J. Analysis of habitat distribution of Argentine shortfin squid (*Illex argentinus*) in the southwest Atlantic Ocean using maximum entropy model[J]. Journal of Fisheries of China, 2016, 40(6): 893-902. [陈芃, 陈新军. 基于最大熵模型分析西南大西洋阿根廷滑柔鱼栖息地分布[J]. 水产学报, 2016, 40(6): 893-902.]

- [22] Xu B, Chen X J, Qian W G, et al. Spatial and temporal distribution of fishing ground for *Dosidicus gigas* in the offshore waters of Peru[J]. Periodical of Ocean University of China, 2011, 41(11): 43-47. [徐冰, 陈新军, 钱卫国, 等. 秘鲁外海茎柔鱼渔场时空分布分析[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2011, 41(11): 43-47.]
- [23] Hu G Y, Fang Z, Chen X J. Review on the life history of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Eastern Pacific Ocean[J]. Journal of Fisheries of China, 2018, 42(8): 1315-1328. [胡贯宇, 方舟, 陈新军. 东太平洋茎柔鱼生活史研究进展[J]. 水产学报, 2018, 42(8): 1315-1328.]
- [24] Alegre A, Ménard F, Tafur R, et al. Comprehensive model of jumbo squid *Dosidicus gigas* trophic ecology in the Northern Humboldt current system[J]. PLoS One, 2014, 9(1): e85919.
- [25] Csirke J, Alegre A, Argüelles J, et al. Main biological and fishery aspects of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Peruvian Humboldt Current System[C]// Proceedings of the 3rd Meeting of the Scientific Committee of the South Pacific Regional Fisheries Management Organization, Port Vila, Vanuatu, 2015.
- [26] Chen X J, Zhao X H. Preliminary study on the catch distribution of *Dosidicus gigas* and its relationship with sea surface temperature in the offshore waters of Peru[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2006, 15(1): 65-70. [陈新军, 赵小虎. 秘鲁外海茎柔鱼产量分布及其与表温关系的初步研究[J]. 上海水产大学学报, 2006, 15(1): 65-70.]
- [27] Yu W, Chen X J. Ocean warming-induced range-shifting of potential habitat for jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in the Southeast Pacific Ocean off Peru[J]. Fisheries Research, 2018, 204: 137-146.
- [28] Ichii T, Mahapatra K, Watanabe T, et al. Occurrence of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* aggregations associated with the countercurrent ridge off the Costa Rica Dome during 1997 El Niño and 1999 La Niña[J]. Marine Ecology Progress Series, 2002, 231: 151-166.
- [29] Zhao H, Zhang S P. Review on spatial-temporal variation of China' offshore phytoplankton chlorophyll and primary productivity and their variational mechanism[J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2014, 34(1): 98-104. [赵辉, 张淑平. 中国近海浮游植物叶绿素、初级生产力时空变化及其影响机制研究进展[J]. 广东海洋大学学报, 2014, 34(1): 98-104.]
- [30] Yu W, Chen X J, Yi Q. Relationship between spatio-temporal dynamics of neon flying squid *Ommastrephes bartramii* and net primary production in the northwest Pacific Ocean[J]. Haiyang Xuebao, 2016, 38(2): 64-72. [余为, 陈新军, 易倩. 西北太平洋海洋净初级生产力与柔鱼资源量变动关系的研究[J]. 海洋学报, 2016, 38(2): 64-72.]
- [31] Wen J, Lu X Y, Chen X J, et al. Predicting the habitat hot spots of winter-spring cohort of *Ommastrephes bartramii* in the northwest Pacific Ocean based on the sea surface temperature and photosynthetically active radiation[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2019, 28(3): 456-463. [温健, 陆鑫一, 陈新军, 等. 基于海表温度和光合有效辐射的西北太平洋柔鱼冬春生群体栖息地热点预测[J]. 上海海洋大学学报, 2019, 28(3): 456-463.]
- [32] Hu Z M, Chen X J, Zhou Y Q. Distribution of fishing ground of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) and its relationship with structure of sea water temperature in the waters off Peru[J]. Journal of Fisheries of China, 2009, 33(5): 770-777. [胡振明, 陈新军, 周应祺. 秘鲁外海茎柔鱼渔场分布和水温结构的关系[J]. 水产学报, 2009, 33(5): 770-777.]

Spatio-temporal distribution of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* off Peru and differences in the effects of environmental conditions

FANG Xingnan¹, HE Yan¹, YU Wei^{1, 2, 3, 4, 5}, CHEN Xinjun^{1, 2, 3, 4, 5}

1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China;
3. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China;
4. Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China;
5. Scientific Observing and Experimental Station of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China

Abstract: The jumbo flying squid *Dosidicus gigas* is widely distributed in the eastern Pacific Ocean and has high value as one of the main economic cephalopods in China. This study combined fisheries data for *D. gigas* off Peru, obtained from the National Data Center of Distant-water Fisheries of China, in the eastern Pacific Ocean from 2012 to 2018, with environmental data including sea surface temperature (SST), sea surface salinity (SSS), chlorophyll-a (Chl-a), net primary production (NPP), photosynthetically active radiation (PAR), eddy kinetic energy (EKE), and sea level anomaly (SLA). We explored the temporal and spatial variation of *D. gigas* in fishing grounds over annual seasons using maximum entropy models (MaxEnt) to compare the effects of different environmental conditions. The results showed that the focus of fishing moved northward from January to August and southward from September to December. Longitudinally, the focus of fishing moved back and forth between 80°W and 82°W, consistent with changes in the suitability of habitat. Moreover, the key environmental factors selected were different, based on their contribution rate each month, among which SST, SSS, NPP, and PAR had major effects on habitat. According to the optimal environmental ranges obtained from the response curves of these key environmental factors, the range of suitable environments significantly overlapped with that of suitable habitats. The results indicated that the maximum entropy model was highly accurate at predicting the population abundance of *D. gigas* off Peru, which showed obvious monthly variations and were significantly affected by environmental factors.

Key words: *Dosidicus gigas*; maximum entropy model; spatio-temporal distribution; monthly difference; Peru Sea
Corresponding author: YU Wei. E-mail: wyu@shou.edu.cn