

DOI: 10.12264/JFSC2023-0333

基于组合物种分布模型的海州湾矛尾虾虎鱼空间分布特征及其影响因素研究

陈晓琳^{1,3}, 纪云龙⁴, 李鹏程^{1,3}, 纪毓鹏^{1,3}, 徐宾铎^{1,3}, 张崇良^{1,3}, 任一平^{1,2,3}, 薛莹^{1,3}

1. 中国海洋大学水产学院, 山东 青岛 266003;
2. 崂山实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266237;
3. 海州湾渔业生态系统教育部野外科学观测研究站, 山东 青岛 266003;
4. 山东省渔业发展和资源养护总站, 山东 烟台 264003

摘要: 物种的空间分布能够反映个体在空间上的相互关系, 是物种与环境长期适应和选择的结果, 对物种的生长发育和资源利用等都具有显著影响。本研究基于 2013—2022 年春季和秋季在海州湾及其邻近海域进行的底拖网调查数据, 构建了 10 种单一物种分布模型(species distribution model, SDM), 结合真实技巧统计值(true skill statistic, TSS)和受试者工作特征曲线下面积值(area under ROC curve, AUC)筛选预测精度和准确性较优的模型作为基础模型, 并通过加权的方法分别构建不同季节的组合物种分布模型(ensemble species distribution model, ESDM), 以解析矛尾虾虎鱼(*Chaeturichthys stigmatias*)的空间分布特征及其影响因素。结果表明, ESDM 能够有效降低单一模型预测的不确定性, 提高模型预测的精度, 更加准确地解析海州湾矛尾虾虎鱼的空间分布特征。2013—2022 年春季, 矛尾虾虎鱼集中分布于海州湾西部近岸和南部海域, 东部和中北部海域分布较少, 分布重心的经度和纬度偏移范围大约为 1°; 秋季主要分布于海州湾西南部海域, 分布重心呈辐射状小幅度移动。本研究发现, 与矛尾虾虎鱼空间分布存在显著相关的影响因子为水深、饵料丰度、底层水温和底层盐度, 其中饵料丰度是春季最重要的影响因子, 水深是秋季最重要的影响因子。本研究在区域尺度上解析了海州湾矛尾虾虎鱼的空间分布特征及其分布重心的变化, 并探讨了影响因子重要性的季节差异, 可为海州湾矛尾虾虎鱼资源的可持续利用提供参考依据。

关键词: 矛尾虾虎鱼; 组合物种分布模型; 空间分布; 影响因素; 海州湾

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2024)03-0343-13

物种的空间分布特征反映了个体在空间上的相互关系, 是物种与环境长期适应和选择的结果^[1], 对物种的生长发育、资源利用等都具有显著影响^[2]。同时, 物种的时空分布与环境变化、群落动态、外来种入侵等密切相关^[3-4], 了解海洋渔业生物的空间分布信息是开展渔业生产和资源保护的重要前提。作为生物地理学研究的重要方向之一, 物种的空间分布与环境、生物因子之间的关系一

直是生态学研究热点^[5]。

物种分布模型(species distribution model, SDM)作为探究生物地理学和生态学研究的重要工具, 被广泛应用于气候变化对物种丰富度和群落稳定性的影响研究、物种分布区的预测、环境变化对渔业生物的影响以及渔业资源量评估等领域^[5-7]。常用的物种分布模型包括广义可加模型(generalized additive model, GAM)、最大熵模型

收稿日期: 2023-12-27; 修订日期: 2024-01-29.

基金项目: 山东省自然科学基金项目(ZR2023MD096).

作者简介: 陈晓琳(1999-), 女, 硕士研究生, 研究方向为渔业资源生态学. E-mail: 1831238048@qq.com

通信作者: 薛莹, 教授, 主要从事渔业资源生态学研究. E-mail: xueying@ouc.edu.cn

(maximum entropy model, MaxEnt)、随机森林(random forest, RF)模型^[8-9]等,各模型由于原理和基础假设不同,其适用类型或预测性能存在较大差异^[10]。以往研究更多关注于单一模型的应用或不同模型的比较^[8-9]。近年来,基于多种单一模型集成的组合物种分布模型(ensemble species distribution model, ESDM)因其可以有效提高模型的预测性能而备受关注^[8-10]。该方法是基于 R 语言开发的 BIOMOD2 (BIO diversity modelling 2) 物种分布集成预测平台,通过评价指标筛选优秀模型以构建组合物种分布模型(ESDM)^[11]。ESDM 集成了回归算法、分类算法、机器学习算法和包络算法等多种常见的单一模型方法,对输入的分布数据进行综合评估,并基于多种算法结构计算出最佳方案。该模型方法通过集成准确度优秀的模型对物种分布进行模拟和预测,以最大限度地提高模型的精度和物种分布的预测准确性^[11]。相较于单一模型,该方法具有输入对象更广泛、精确度更高和普适性更佳等优势,已被广泛用于模拟和预测物种的潜在分布区等研究中^[10]。

矛尾虾虎鱼(*Chaeturichthys stigmatias*)是暖温性近岸小型底栖鱼类,常分布于近岸河口附近的淤泥底质以及水深 60~90 m 的砂泥底质海域中,在我国沿岸、日本和朝鲜沿海广泛分布^[12],是目前海州湾及其邻近海域的主要鱼种之一^[13]。它是一年生鱼类,对环境适应能力强,繁殖力高,在海州湾生态系统中发挥重要的生态作用^[14]。海州湾属亚热带季风气候,其独特的海洋条件和复杂的水环境为海洋生物提供了多样化的生存空间,适合多种海洋生物的繁衍生息^[13]。近年来,受气候变化与人类活动等因素的综合影响,海州湾的渔业资源及群落结构发生了较大变化,蓝点马鲛(*Scomberomorus niphonius*)、黄鮟鱇(*Lophius litulon*)等高营养级捕食者数量减少,矛尾虾虎鱼等小型鱼类已逐渐成为海州湾的优势鱼种^[15-16]。以往有关矛尾虾虎鱼的研究主要集中于生长、繁殖和资源调查等方面^[14,17-18],而有关其空间分布的报道较少,亟待开展相关研究。

本研究根据 2013—2022 年春季和秋季在海州湾及其邻近海域进行的底拖网调查数据,构建

了 10 种单一物种分布模型(SDM),结合真实技巧统计值(true skill statistic, TSS)和受试者工作特征曲线下面积值(area under ROC curve, AUC)筛选预测精度和准确性较优的模型作为基础模型,并通过加权的方法分别构建不同季节的 ESDM,以解析矛尾虾虎鱼的空间分布特征及其影响因素,旨在为海州湾矛尾虾虎鱼资源的可持续利用提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 数据来源

本研究数据通过 2013—2022 年春季和秋季在海州湾及其邻近海域开展的底拖网调查获得(图 1)。按照《海洋调查规范》对样品进行采集、处理和分析^[19]。根据水深、水温、底质等环境因子差异将调查海域分为 A、B、C、D、E 共 5 个区域,在每个区域内按经纬度 10'×10'划分成小区,共 76 个小区,每个航次在每个区域内随机取样,共调查 18 个站位^[20]。调查船为 220 kW 单拖网渔船,网具网口宽度为 25 m,网口高度约 6 m,网囊网目为 17 mm,每个站位拖网时间约 1 h,拖速 2~3 kn。使用 CTD (型号为 CTD75M/1167)同步测定理化环境数据,包括水深、水温、盐度等。在数据分析前根据拖网时间(1 h)和拖速(2 kn)对调查数据进行标准化处理。

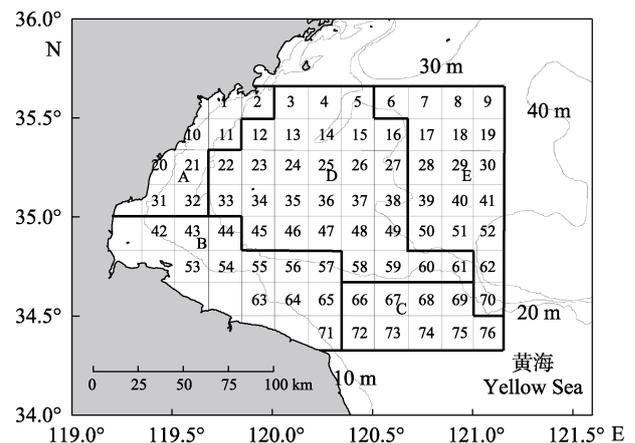


图 1 海州湾调查区域图

A、B、C、D、E 为不同采样大区,网格中数字 1~76 代表不同采样小区。

Fig. 1 Sampling areas in Haizhou Bay
A, B, C, D and E represent different sampling areas. Number 1~76 in the squares represent different subsections of the sampling areas.

1.2 组合物种分布模型构建与评价

在建模前使用方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF)对所有变量包括: 水深(depth)、表层水温(sea surface temperature, SST)、底层水温(sea bottom temperature, SBT)、表层盐度(sea surface salinity, SSS)、底层盐度(sea bottom salinity, SBS)、经度(longitude)和饵料生物丰度(preyness, PD)进行多重共线性检验, 筛选 VIF<4 的因子加入模型^[21]。根据胃含物分析结果, 选择马氏刺蛇尾(*Ophiothrix marenzelleri*)、紫蛇尾(*Ophiopholis mirabilis*)、萨氏真蛇尾(*Ophiura sarsii*)和对虾科(Penaeidae)作为海州湾矛尾虾虎鱼的主要饵料生物, 饵料生物丰度由主要饵料种类的相对渔获量之和经对数转换后获得。

本研究选择 10 种常见的物种分布模型(表 1)分别建模, 随机选取 70%的分布数据样本作为训练数据, 剩余 30%作为测试数据, 基于评价指标 TSS 值^[22-23]和 AUC 值^[24]评估模型的准确性(表 2), 重复交叉验证 100 次^[22]。TSS 值是真实技巧统计值, 是一种基于误差矩阵计算出的指标, 集成特异度与灵敏度对模型进行评价, 在具备 Kappa 统计值优点的同时, 克服了传统模型中存在的不足^[23]。TSS 值的阈值为[0, 1], 真阳性率与假阳性率的差值越大时, TSS 值越接近于 1, 模型预测效果越好, 反之则表示模型预测效果越差。AUC 值是受试者工作特征曲线(receiver operator characteristic curve, ROC)与坐标轴(横轴为 FPR, 纵轴为 TPR)所围成的面积值, 其中, ROC 是指受试者在不同条件和

不同标准下截断模型预测概率的曲线^[25]。AUC 值是分析 ROC 的重要指标, 可对试验结果进行综合比较, 是评价生态位预测结果的最佳指标之一^[25]。AUC 值的阈值为[0.5, 1], 其值越接近于 1, 表示模型拟合度越高, 模型与解释变量之间的相关性越强; 反之则表示模型预测效果越差, 越接近于随机估计。

本研究筛选出 AUC 值>0.85 且 TSS 值>0.70 的单一物种分布模型作为基础模型, 采用加权平均方法构建组合物种分布模型^[24,26]。计算公式如下:

$$W_j = \frac{r_j}{\sum_{j=1}^h r_j} \quad (1)$$

式中, W_j 表示第 j 个模型的权重, 通过第 j 个模型的 AUC 值与所有模型 AUC 值总和的比值确定; r_j 表示第 j 个单一模型的 AUC 值; h 表示 AUC 值大于 0.85 的单一模型总个数。

1.3 空间重心分布

本研究基于组合物种分布模型模拟和预测海州湾矛尾虾虎鱼的空间分布情况。模型结果通过模型内嵌的栖息地适宜性指数(habitat suitability index, HSI)呈现, HSI 的阈值为[0, 1], 其值越接近 1 表示栖息地适宜性越高, 反之则表示栖息地适宜性越低^[27], 具体公式如下:

$$HSI = \sum_{k=1}^m W_k SI_k \quad (2)$$

式中, W_k 为第 k 个影响因子的权重; SI_k 表示第 k 个影响因子的适宜度, m 表示影响因子的个数。

表 1 本研究选用的 10 种单一物种分布模型

Tab. 1 Ten species distribution models for single species applied in this study

序号 no.	模型名称 model name	缩写 abbreviation
1	人工神经网络模型 artificial neural networks model	ANN
2	分类树分析模型 classification tree analysis model	CTA
3	柔性判别分析模型 flexible discriminant analysis model	FDA
4	广义相加模型 generalized additive model	GAM
5	广义增强模型 generalized boosted model	GBM
6	广义线性模型 generalized linear model	GLM
7	多元适应回归样条函数 multivariate additive regression splines	MARS
8	最大熵模型 maximum entropy model	MaxEnt
9	随机森林模型 random forest model	RF
10	表面分布区分室模型 surface range envelope model	SRE

表 2 空间分布模型中评价指标 TSS 值和 AUC 值的参考标准

Tab. 2 Standards for evaluating indicators TSS and AUC values in spatial distribution models

评价指标 standardization	极好 excellent	良好 good	一般 general	差 poor	失败 failed
TSS	0.8-1.0	0.6-0.8	0.4-0.6	0.2-0.4	<0.2
AUC	0.9-1.0	0.8-0.9	0.7-0.8	0.6-0.7	<0.6

采用 Surfer 13 软件绘制矛尾虾虎鱼适宜的栖息地分布图，与基于底拖网调查数据绘制的实际资源量分布图进行对比分析。此外，以 2013 年矛尾虾虎鱼的空间分布重心为原点，以箭头所指方向表示年份的推移，绘制矛尾虾虎鱼 2013—2022 年空间分布重心的移动轨迹。

物种在地理空间上的移动轨迹通常使用空间分布重心来呈现^[28]。本研究使用物种分布数据中的纬度和经度平均值计算物种分布重心，具体公式如下：

$$X = \frac{\sum_i^n (c_i \cdot x_i)}{\sum_i^n c_i} \quad (3)$$

$$Y = \frac{\sum_i^n (c_i \cdot y_i)}{\sum_i^n c_i} \quad (4)$$

式中， X 表示物种分布重心的纬度， Y 表示物种分布重心的经度， c_i 表示物种分布重心对应的栖息地适宜性指数 HSI， x_i 表示第 i 个物种出现点的纬度， y_i 表示第 i 个物种出现点的经度， n 表示物种出现站位的总个数。

2 结果与分析

2.1 模型性能比较和评估

春季 10 种单一物种分布模型的 AUC 值范围为 0.78~0.93，秋季 10 种模型的 AUC 值范围为 0.58~0.92 (图 2)。其中，春季和秋季模型模拟和预测性能最好的模型分别为 GAM 和 RF，其 AUC 值分别为 0.93 和 0.92。此外，基于 AUC 和 TSS 值确定春季的基础模型包括 GAM、GBM、RF 和 MARS，秋季的基础模型包括 GAM、GBM 和 RF (表 3)。

采用加权平均方法，分别对春季和秋季筛选

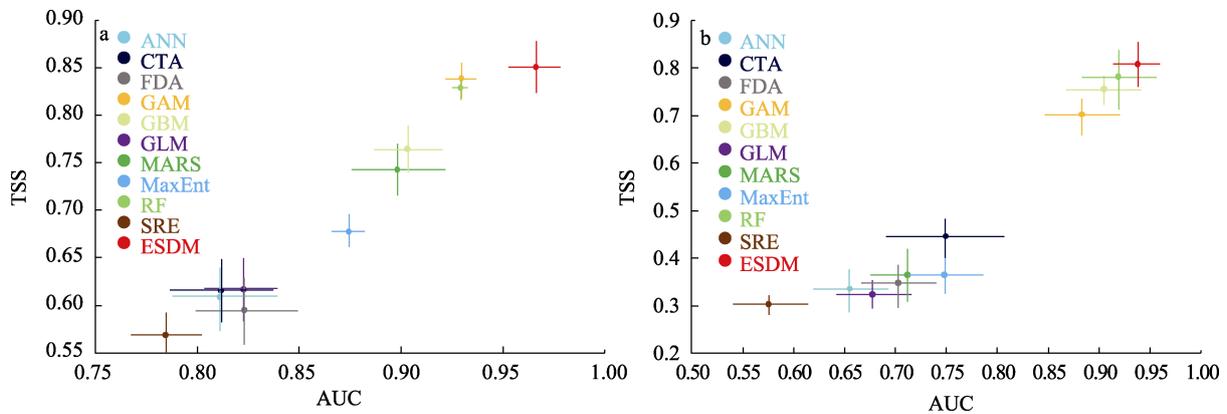


图 2 海州湾矛尾虾虎鱼单一物种分布模型和组合物种分布模型的 TSS 与 AUC 值比较
a. 春季; b. 秋季。ANN: 人工神经网络模型; CTA: 分类树分析模型; FDA: 柔性判别分析模型; GAM: 广义加性模型; GBM: 广义增强模型; GLM: 广义线性模型; MARS: 多元适应回归样条函数; MaxEnt: 最大熵模型; RF: 随机森林模型; SRE: 表面分布区分室模型; ESDM: 组合物种分布模型。

Fig. 2 Comparison of TSS and AUC value of individual models and ensemble species distribution model of *Chaeturichthys stigmatias* in Haizhou Bay

a. Spring; b. Autumn. ANN: artificial neural networks model; CTA: classification tree analysis model; FDA: flexible discriminant analysis model; GAM: generalized additive model; GBM: generalized boosted model; GLM: generalized linear model; MARS: multivariate additive regression splines; MaxEnt: maximum entropy model; RF: random forest model; SRE: surface range envelope model; ESDM: ensemble species distribution model.

表 3 春季和秋季各个基础模型和组合物种分布模型的 TSS 和 AUC 值

Tab. 3 Values of TSS and AUC values of different basic models and ensemble species distribution model in spring and autumn

季节 season	模型 model	TSS	AUC
春季 spring	GAM	0.84	0.93
	GBM	0.76	0.90
	MARS	0.74	0.90
	RF	0.83	0.93
	ESDM	0.85	0.97
秋季 autumn	GAM	0.70	0.88
	GBM	0.76	0.90
	RF	0.78	0.92
	ESDM	0.81	0.94

注: GAM, 广义加性模型; GBM, 广义增强模型; MARS, 多元适应回归样条函数; RF, 随机森林模型; ESDM, 组合物种分布模型.

Note: GAM, generalized additive model; GBM, generalized boosted model; MARS, multivariate additive regression splines; RF, random forest model; ESDM, ensemble species distribution model.

表 4 海州湾矛尾虾虎鱼单一物种分布模型和组合物种分布模型中影响因子的重要性

Tab. 4 Importance of influence factors in individual models and ESDM of *Chaeturichthys stigmatias* in Haizhou Bay

模型 model	春季 spring				秋季 autumn			
	水深 depth	底层水温 SBT	底层盐度 SBS	饵料丰度 PD	水深 Depth	底层水温 SBT	底层盐度 SBS	饵料丰度 PD
ANN	0.85	0.10	0.20	0.93	0.83	0.34	0.13	0.59
CTA	0.92	0.06	0.01	0.93	0.58	0.28	0.19	0.06
FDA	0.50	0.05	0.39	0.02	0.51	0.36	0.03	0.11
GAM	0.62	0.42	0.61	0.04	0.40	0.28	0.22	0.05
GBM	0.56	0.12	0.07	0.09	0.39	0.22	0.12	0.11
GLM	0.75	0.05	0.11	0.09	0.42	0.28	0.11	0.18
MARS	0.73	0.12	0.19	0.60	0.52	0.32	0.05	0.10
MaxEnt	0.64	0.06	0.04	0.67	0.39	0.28	0.16	0.10
RF	0.33	0.08	0.23	0.07	0.32	0.25	0.17	0.10
SRE	0.44	0.42	0.32	0.76	0.31	0.21	0.31	0.10
ESDM	0.56	0.19	0.28	0.72	0.37	0.25	0.17	0.09

注: 表中数值代表有效影响因子在各模型中对目标物种的空间分布的影响程度. ANN: 人工神经网络模型; CTA: 分类树分析模型; FDA: 柔性判别分析模型; GAM: 广义加性模型; GBM: 广义增强模型; GLM: 广义线性模型; MARS: 多元适应回归样条函数; MaxEnt: 最大熵模型; RF: 随机森林模型; SRE: 表面分布区分室模型; ESDM: 组合物种分布模型.

Note: The values in the table represent the influence of influence factors on the spatial distribution of target species in each model. ANN: artificial neural networks model; CTA: classification tree analysis model; FDA: flexible discriminant analysis model; GAM: generalized additive model; GBM: generalized boosted model; GLM: generalized linear model; MARS: multivariate additive regression splines; MaxEnt: maximum entropy model; RF: random forest model; SRE: surface range envelope model; ESDM: ensemble species distribution model.

2.3 矛尾虾虎鱼的空间分布特征及其分布重心变化

研究发现, 矛尾虾虎鱼在调查区域内均有分

的单一模型进行集成, 构建不同的组合物种分布模型. 结果表明, 春季的组合物种分布模型的 AUC 和 TSS 的平均值分别为 0.97 和 0.85, 秋季分别为 0.94 和 0.81, 均高于所有单一物种分布模型(图 2).

2.2 影响因子的重要性

经方差膨胀因子(VIF)检验用于模型构建的变量为水深、底层水温、底层盐度、经度和饵料生物丰度, 其对单一物种分布模型和组合物种分布模型的重要性结果如表 4. 组合物种分布模型在春、秋季影响因子的重要性排序不同, 其中春季为饵料丰度>水深>底层盐度>底层水温; 秋季为水深>底层水温>底层盐度>饵料丰度(表 4). 对比组合物种分布模型与单一物种分布模型结果发现, 影响因子的重要性在不同模型间差别较大. 其中, 春季 ANN 与 ESDM 的影响因子重要性排序结果一致; 秋季 CTA、GAM、GBM、MaxEnt 和 RF 与 ESDM 的影响因子重要性排序结果一致.

布, 趋于分布在 34.4°N~35.2°N, 119.4°E~120.7°E 之间的海域(图 3). 在春季, 2013—2015 年矛尾虾虎鱼集中分布在海州湾南部海域, 2016—2018 年

主要分布区向西部近岸转移, 2019—2022 年主要分布于西部近岸, 春季矛尾虾虎鱼总体集中分布于西部近岸和南部海域, 在东部和中北部海域较少分布(图 4)。春季的分布重心先向西北方向移动,

在 2018 年开始向东南方向移动, 2022 年的分布重心位于 2013 年的东南方向, 10 年间空间分布重心的经、纬度变化范围仅为 1°左右(图 5)。

在秋季, 2013—2018 年矛尾虾虎鱼在海州湾西

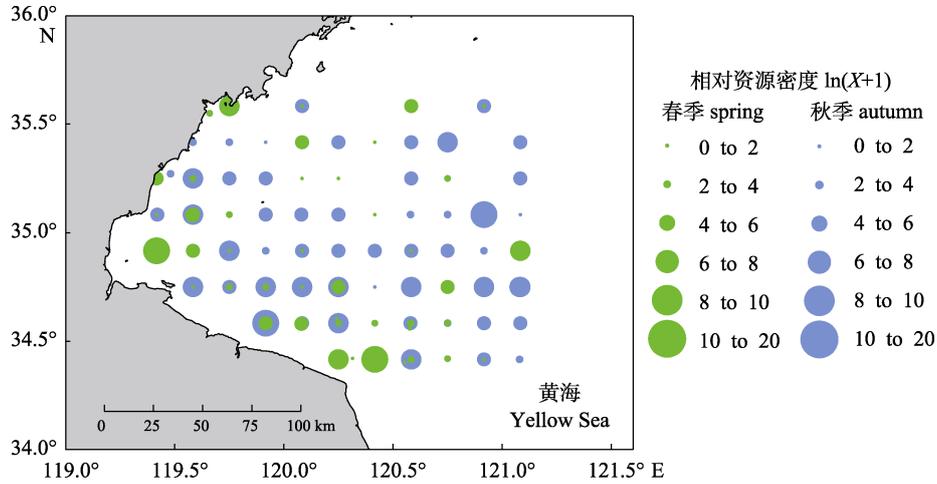


图 3 2013—2022 年春季与秋季海州湾矛尾虾虎鱼相对资源密度分布图

Fig. 3 Distribution of relative resources densities of *Chaeturichthys stigmatias* in Haizhou Bay during spring and autumn of 2013–2022

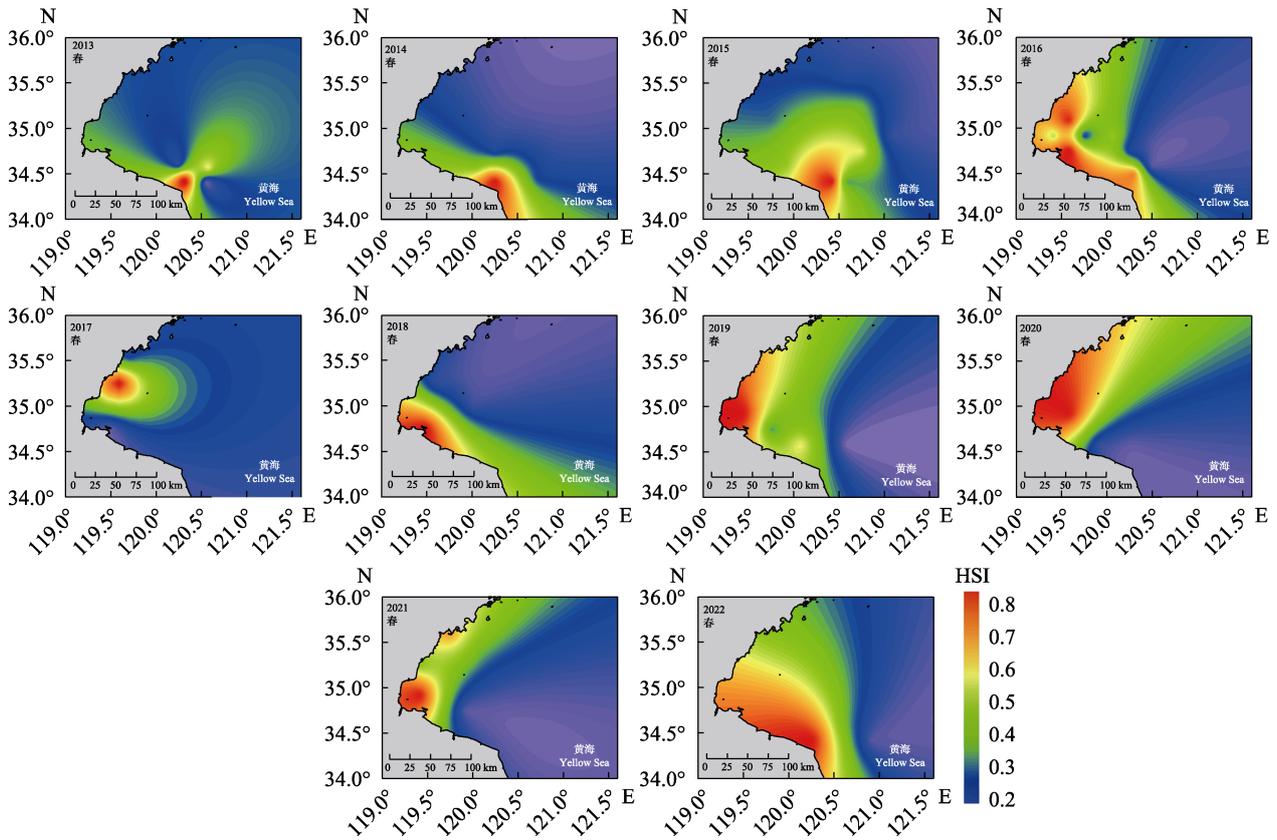


图 4 2013—2022 年春季海州湾矛尾虾虎鱼的栖息地适宜性

Fig. 4 Habitat suitability of *Chaeturichthys stigmatias* in Haizhou Bay during spring of 2013–2022

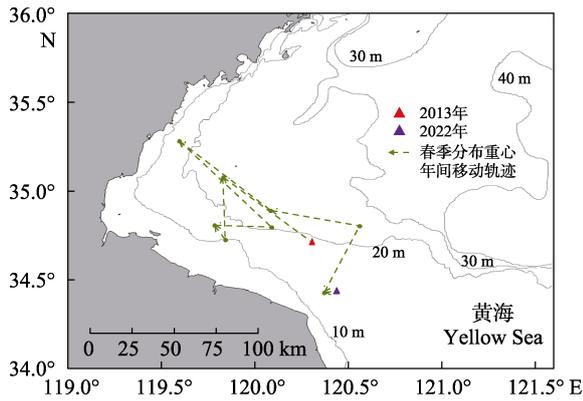


图 5 2013—2022 年春季海州湾矛尾虾虎鱼空间分布重心的移动轨迹

Fig. 5 Movement trends of the distribution center of *Chaeturichthys stigmatias* in Haizhou Bay during spring of 2013—2022

南近岸分布较多, 2019 年分布范围变广, 2020—2022 年西部近岸和中东部海域均有分布(图 6)。10 年间矛尾虾虎鱼的分布重心基本位于水深 20~30 m 范围内, 经度最大偏移约为 0.38°, 纬度最大偏移

约为 0.19°, 呈辐射状小幅度移动, 2022 年分布重心位于 2013 年的西北方向(图 7)。

总体来看, 秋季矛尾虾虎鱼的分布范围比春季更广, 10 年间秋季矛尾虾虎鱼的空间分布重心比春季更集中, 空间分布重心的移动范围也小于春季。

3 讨论

3.1 模型的比较

在以往有关海洋物种空间分布的研究中, 考虑到不同物种的生理、生态特征和数据可获得性等因素, 各种类型的物种分布模型已被广泛应用^[8-10]。目前, 针对各种模型的优势和局限性等已有相关研究, 但仍缺乏对物种分布模型适用性的深入探讨。在本研究涉及的 10 种单一模型中, 各因子的重要性存在较大差异, 这表明针对某种研究对象, 由于不同类型的模型往往存在特定差异, 因此往往会产生不同的分析结果。此外, 响应变

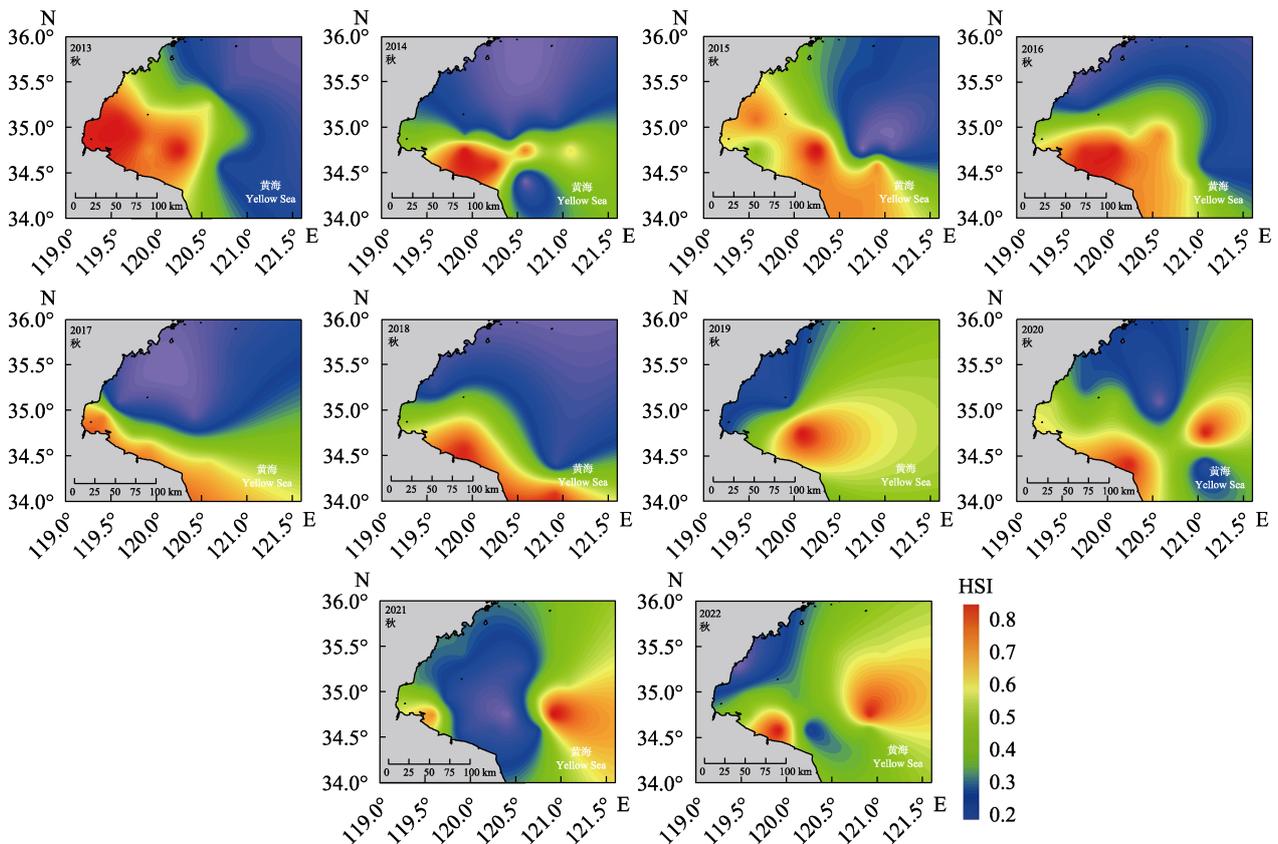


图 6 2013—2022 年秋季海州湾矛尾虾虎鱼的栖息地适宜性

Fig. 6 Habitat suitability of *Chaeturichthys stigmatias* in Haizhou Bay during autumn of 2013—2022

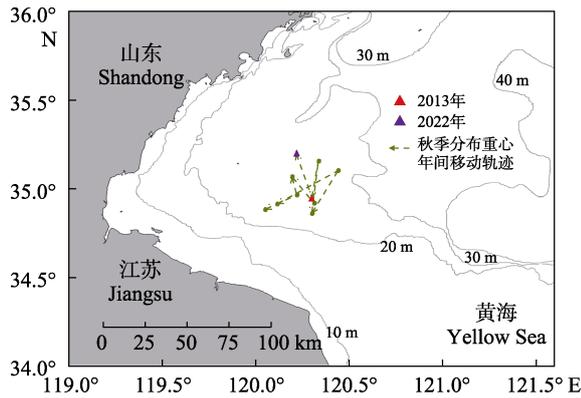


图 7 2013–2022 年秋季海州湾矛尾虾虎鱼空间分布重心的移动轨迹

Fig. 7 Movement trends of the distribution center of *Chaeturichthys stigmatias* in Haizhou Bay during autumn of 2013–2022

量的类型也会对物种分布模型产生较大影响。Parra 等^[29]发现,不同类型的响应变量会产生不同的响应曲线,并伴随着一定的解释偏差。本研究选择的基础模型均是基于回归算法和机器学习算法的模型,其 AUC 和 TSS 值较高,主要原因可能是回归算法更擅长处理数值型的响应变量^[30],而机器学习算法随样本量的增加能够很好反映样本间的内在关联^[31]。GAM、GBM、MARS 和 RF 具有较强的可解释性,能够灵活处理不平衡数据^[32]。它们对于噪声和异常值具有一定的稳健性,因此模型整体受异常值和缺失值的影响较小。同时,它们能够通过计算特征的重要性指标来评估其贡献大小,从而自动选择重要特征^[32-33]。此外,MARS 和 GAM 的非线性建模能力强,能够更准确地捕捉数据中的非线性结构,有效处理多个特征之间的交互作用,而 GBM 具有良好的可扩展性和弹性,在处理大量特征和样本的情况下仍然具有较好的性能^[33]。因此,以上 4 个模型在预测矛尾虾虎鱼空间分布时表现较好。而被剔除的模型中,CTA 和 FDA 适用于解决分类问题^[34],GLM 和 MaxEnt 在特征选择上存在不足,SRE 属于包络算法^[32],对异常值十分敏感,因此在本研究中精度最低。

尽管如此,被筛选出的单一模型仍存在一定的局限性,如不确定性较大、过度拟合和需要特定的适用类型等^[29,31],缺乏普适性。其中,不确定

性是指模型预测结果与真实情况之间的差异或不确定程度^[11,35]。不同因素或变量会对物种分布产生不同影响,而单一物种分布模型往往只考虑影响物种分布的部分因素,因此可能无法全面反映物种分布的复杂性和多样性。相较于单一模型,组合物种分布模型集成了不同单一模型的初始条件和参数化条件,它能够综合多种单一模型的优势,将其输出结果、误差以及不确定性进行分离,并将模型的主要趋势和参与建模的单一模型相映射^[11],避免了过拟合情况。而本研究基于 TSS 和 AUC 值评估模型的准确性,发现 ESDM 的 TSS 和 AUC 值高于所有参与建模的单一模型,可见 ESDM 能够提供更准确、更全面的海州湾矛尾虾虎鱼的分布预测,并减少单一模型预测的偏差和不确定性,与徐玲玲^[36]和 Grenouillet 等^[37]的结论相一致。可见,通过使用组合物种分布模型 (ESDM) 将多个模型结果进行组合和集成,利用不同模型之间的差异和互补性,能够更好地反映物种分布的变化,并提供更可靠的预测结果。此外,该方法具有研究对象更广泛的优势^[10],为研究物种分布及其与环境因子的关系提供了一种更具普适性的方法。

3.2 非生物和生物因子的影响效应

海洋环境是影响鱼类空间分布的重要因素^[38]。其中,非生物因子如温度、盐度和水深等通过影响栖息地的环境特征来影响物种的空间分布,而捕食者、竞争者以及饵料生物丰度等生物因子则通过影响物种间营养相互作用,进而对物种的空间分布产生影响^[39-40]。本研究表明,矛尾虾虎鱼空间分布的影响因子存在明显的季节差异,其中春季饵料生物的重要性最高,其次为水深,这可能与该鱼种的生活习性有关。矛尾虾虎鱼每年 3 月达到性成熟,于 4 月到 5 月下旬产卵,之后相继死亡^[12,17,41],期间需要大量摄入饵料生物进行能量存储,为产卵做准备^[42]。此时,其摄食强度较高,因此饵料生物丰度会对其空间分布产生较大影响。春季,海州湾近岸水域水深较浅,水温回升较快,有利于饵料生物的生长^[43],丰富的饵料生物为矛尾虾虎鱼的生长、发育和繁殖提供了良好的饵料条件。水深作为一个综合性的影响因子,

其梯度变化能够通过影响水温、盐度等其他环境因子, 进而影响矛尾虾虎鱼的空间分布^[44]。此外, 春季矛尾虾虎鱼主要分布于海州湾近岸浅水区, 有利于降低其被其他大型捕食者捕食的概率^[41]。

与春季不同, 秋季水深对矛尾虾虎鱼空间分布的影响最大, 其次为底层水温和底层盐度, 饵料生物丰度的重要性较小, 这可能与该海域地形特征以及矛尾虾虎鱼的生态特性相关。海州湾及其邻近海域水深整体呈西南近岸较浅, 东北远岸较深的分布特征^[13], 而矛尾虾虎鱼具有由近岸浅滩向远岸深水区做季节间短距离移动的习性^[12,45]。秋季矛尾虾虎鱼以补充群体为主, 对水深和海底地势变化造成的透明度和溶解氧等水文要素的变化更为敏感^[39], 且其游泳能力较弱, 因此秋季该群体受水深的影响较大。此外, 作为广盐性的近海暖温性底层鱼类, 矛尾虾虎鱼适宜的海水盐度和温度范围分别为 18~27 °C^[46]和 17~22 °C, 而秋季调查海域的盐度和水温均符合矛尾虾虎鱼的适宜栖息环境, 因此它们不是矛尾虾虎鱼空间分布的主要限制因子。已有研究表明^[46-47], 即使在温度和盐度等环境因子变化较大的河口、浅湾等水域(如黄河口、莱州湾), 矛尾虾虎鱼仍是主要的定居性优势种, 这可能与它们适应温盐变化的能力较强有关。值得注意的是, 秋季饵料生物丰度的重要性较低, 可能是由于秋季矛尾虾虎鱼的个体较小, 其摄食能力和饵料需求量相对较低^[48-49], 饵料生物丰度足以满足个体对能量的需求, 因此饵料生物丰度不是主要的制约因素。

综上所述, 矛尾虾虎鱼的栖息分布是非生物和生物因素共同作用的结果。Xue 等^[49]研究表明, 在模型中纳入生物因子可显著提高模型对目标物种空间分布的预测性能。需要注意的是, 在将饵料丰度作为生物因子加入栖息分布模型时, 需要考虑研究对象摄食习性的季节差异。

3.3 矛尾虾虎鱼空间分布重心的变化趋势

本研究表明, 2013—2022 年间矛尾虾虎鱼空间分布重心的变化趋势存在季节差异, 这可能与矛尾虾虎鱼的生态特性有关。矛尾虾虎鱼通常会在不同季节做深浅水区之间的短距离移动^[45]。春季产卵后的群体和当年生幼鱼需要补充大量能量

以保证其生长和发育, 因此它们开始向较深海域移动, 进行索饵活动, 故空间分布重心也随之向深水区移动, 最终造成秋季分布重心的离岸距离较春季更大的现象。由于矛尾虾虎鱼不进行长距离的洄游, 仅做短距离的深浅水移动^[45], 故其空间分布重心未发生大幅度偏移。与此同时, 在气候变化的背景下, 海洋中低营养级饵料生物生物量和空间分布的变化, 也会对矛尾虾虎鱼的空间分布重心产生影响^[50]。需要指出的一点是, 矛尾虾虎鱼的空间分布重心虽然在 10 年间呈现出一定的变化趋势, 但是尚未发生显著的迁移, 这可能与本研究的时空尺度较小有关, 仅反映局部的变化趋势^[44,51]。未来应进一步扩大研究的时空尺度, 以期全面揭示我国近海矛尾虾虎鱼空间分布的变化规律。

4 不足与展望

本研究基于 Biomod2 物种分布平台分析比较了多个物种分布模型, 择优构建组合物种分布模型并评估模型性能。研究发现, 组合物种分布模型可以极大提高模型模拟和预测效果, 有利于更加科学、有效地开展物种栖息分布的相关研究。但该模型的不确定性会导致物种分布模拟结果存在差异, 其影响可能会超过由环境因子组合引起的不确定性^[26], 在研究中需要引起关注。此外, 本研究选择的环境因子比较有限, 侧重于对矛尾虾虎鱼空间分布产生直接影响的环境因子, 并未考虑其生态学特性以及人为因素的影响, 如迁移能力、物种的相互作用、底质类型、捕捞活动以及海域利用变化等^[52]。在后续研究中, 应补充考虑更多生态学特性和人为干扰等因素, 以提高物种分布模型预测的准确性。

参考文献:

- [1] Dale M R T. Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1999: 207-276.
- [2] Druckenbrod D L, Shugart H H, Davies I. Spatial pattern and process in forest stands within the Virginia piedmont[J]. Journal of Vegetation Science, 2005, 16(1): 37-48.
- [3] Zhang X Q. Geographical distribution and climatic suitability of typical eco-economical tree species in the dryland of

- northwest China[D]. University of Chinese Academy of Sciences (Research Center for Eco-environments and Soils and Water Conversation, Chinese Academy of Science & Ministry of Education), 2018: 3-8. [张晓芹. 西北旱区典型生态经济树种地理分布与气候适宜性研究[D]. 中国科学院大学(中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心), 2018: 3-8.]
- [4] Wang Z W, Yin J, Wang X, et al. Habitat suitability evaluation of invasive plant species *Datura stramonium* in Liaoning Province: Based on Biomod2 combination model[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(5): 1272-1280. [王子文, 尹进, 王星, 等. 辽宁省入侵植物曼陀罗的生境适宜性评价——基于 Biomod2 组合模型[J]. 应用生态学报, 2023, 34(5): 1272-1280.]
- [5] Luan J, Zhang C L, Xu B D, et al. Relationship between catch distribution of Portunid crab (*Charybdis bimaculata*) and environmental factors based on three species distribution models in Haizhou Bay[J]. Journal of Fisheries of China, 2018, 42(6): 889-901. [栾静, 张崇良, 徐宾铎, 等. 海州湾双斑螯栖息分布特征与环境因子的关系[J]. 水产学报, 2018, 42(6): 889-901.]
- [6] Ramirez-Villegas J, Cuesta F, Devenish C, et al. Using species distributions models for designing conservation strategies of tropical Andean biodiversity under climate change[J]. Journal for Nature Conservation, 2014, 22(5): 391-404.
- [7] Mainali K P, Warren D L, Dhilepan K, et al. Projecting future expansion of invasive species: comparing and improving methodologies for species distribution modeling[J]. Global Change Biology, 2015, 21(12): 4464-4480.
- [8] Li W, Pu Y, Tian H W, et al. Spatial and temporal distribution characteristics and optimum habitat conditions of *Paracribitis variegatus* in Heishui River[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2023, 30(4): 515-524. [李文, 蒲艳, 田辉伍, 等. 黑水河红尾副鲃时空分布特征及其最适生境条件[J]. 中国水产科学, 2023, 30(4): 515-524.]
- [9] Tang Y X, Pi J, Liu X H, et al. Predicting potential distribution of *Corbicula fluminea* under climate change scenarios using MaxEnt model[J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(10): 4250-4259. [唐杨欣, 皮杰, 刘新华, 等. 基于最大熵模型预测气候变化下河蚬在中国的潜在分布[J]. 生态学报, 2023, 43(10): 4250-4259.]
- [10] Bi Y Q, Zhang M X, Chen Y, et al. Applying Biomod2 for modeling of species suitable habitats: A case study of *Paeonia lactiflora* in China[J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2022, 47(2): 376-384. [毕雅琼, 张明旭, 陈元, 等. 基于 Biomod2 组合模型的中国野生芍药 *Paeonia lactiflora* 适宜生境分布[J]. 中国中药杂志, 2022, 47(2): 376-384.]
- [11] Araujo M B, New M. Ensemble forecasting of species distributions[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2007, 22: 42-47.
- [12] Wu H L, Zhong J S. Fauna Sinica[M]. Beijing: Science Press, 2008: 311-312. [伍汉霖, 钟俊生. 中国动物志[M]. 北京: 科学出版社, 2008: 311-312.]
- [13] Ren Y P. Fishery Resources and Habitat Environment in Haizhou Bay[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2022: 1-9, 187. [任一平. 海州湾渔业资源与栖息环境[M]. 北京: 中国农业出版社, 2022: 1-3, 187.]
- [14] Wang Y Q, Wang J, Xue Y, et al. Width and overlap of spatial and temporal ecological niches for main fish species in the Yellow River estuary[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2019, 26(5): 938-948. [王雨群, 王晶, 薛莹, 等. 黄河口水域主要鱼种的时空生态位宽度和重叠[J]. 中国水产科学, 2019, 26(5): 938-948.]
- [15] Sun P F, Shan X J, Wu Q, et al. Seasonal variations in fish community structure in the Laizhou Bay and the Yellow River Estuary[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(2): 367-376. [孙鹏飞, 单秀娟, 吴强, 等. 莱州湾及黄河口水域鱼类群落结构的季节变化[J]. 生态学报, 2014, 34(2): 367-376.]
- [16] Yang T, Shan X J, Jin X S, et al. Keystone species of fish community in the Laizhou Bay[J]. Journal of Fisheries of China, 2016, 40(10): 1613-1623. [杨涛, 单秀娟, 金显仕, 等. 莱州湾鱼类群落的关键种[J]. 水产学报, 2016, 40(10): 1613-1623.]
- [17] Zhang J X, Zhang Y L, Liu S D, et al. The biological characteristics and seasonal variations of *Chaeturichthys stigmatias* inhabiting the coastal waters of Shandong Province[J]. Periodical of Ocean University of China, 2021, 51(7): 122-130. [张家旭, 张云雷, 刘淑德, 等. 山东近海矛尾虾虎鱼生物学特征及其季节变化[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2021, 51(7): 122-130.]
- [18] Meng K K, Wang J, Zhang C L, et al. The fishery biological characteristics of *Chaeturichthys stigmatias* in the Yellow River estuary and its adjacent waters[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2017, 24(5): 939-945. [孟宽宽, 王晶, 张崇良, 等. 黄河口及其邻近水域矛尾虾虎鱼渔业生物学特征[J]. 中国水产科学, 2017, 24(5): 939-945.]
- [19] General Administration of Quality Supervision, Inspection

- and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration of the People's Republic of China. GB/T 12763.6-2007, Specifications for Oceanographic Survey-part 6: Marine Biological Survey[S]. Beijing: Standards Press of China, 2008: 56-62. [国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. GB/T 12763.6-2007, 海洋调查规范第6部分: 海洋生物调查[S]. 北京: 中国标准出版社, 2008: 56-62.]
- [20] Xu B D, Zhang C L, Xue Y, et al. Optimization of sampling effort for a fishery-independent survey with multiple goals[J]. Environmental monitoring and assessment, 2015, 187(5): 252.
- [21] Belsley David A, Kuh Edwin, WelschRoy E. Regression diagnostics: Identifying influential data and sources of collinearity[J]. Royal Statistical Society, 1981, 144(3): 367-368.
- [22] Guisan A, Zimmermann N E. Predictive habitat distribution models in ecology[J]. Ecology Modelling, 2000, 135: 147-186.
- [23] Peirce C S. The numerical measure of the success of predictions[J]. Science, 1884, 4(93): 453-454.
- [24] Drew C A, Wiersma Y F, Huettmann F. Predictive Species and Habitat Modeling in Landscape Ecology[M]. New York: Springer, 2010: 195-196
- [25] Guo Y L, Li X, Zhao Z F, et al. Predicting the impacts of climate change, soils and vegetation types on the geographic distribution of *Polyporus umbellatus* in China[J]. Science of the Total Environment, 2019, 648: 1-11.
- [26] Fielding A H, Bell J F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models[J]. Environment Conservation, 1997, 24: 38-49.
- [27] 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. [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.]
- [28] Chen Y L. Interannual variations in population characteristics of anchovy (*Engraulis japonicus*) and redistribution of its wintering stock under climate change scenarios in the Yellow Sea[D]. Ocean University of China, 2014. [陈云龙. 黄海鳀鱼种群特征的年际变化及越冬群体的气候变化情景分析[D]. 中国海洋大学, 2014.]
- [29] Parra E H, Pham K C, Menezes M G, et al. Predictive modeling of deep-sea fish distribution in the Azores[J]. Deep-Sea Research Part II, 2016, 145 49-60.
- [30] Elith J, Leathwick J. Predicting species distributions from museum and herbarium records using multiresponse models fitted with multivariate adaptive regression splines[J]. Diversity and Distributions, 2007, 13(3): 265-275.
- [31] Li X, Wang Y. Applying various algorithms for species distribution modelling[J]. Integrative Zoology, 2013, 8(2): 124-135.
- [32] Guo Y L, Zhao Z F, Qiao H J, et al. Challenges and development trend of species distribution model[J]. Advances in Earth Science, 2020, 35(12): 1292-1305. [郭彦龙, 赵泽芳, 乔慧捷, 等. 物种分布模型面临的挑战与发展趋势[J]. 地球科学进展, 2020, 35(12): 1292-1305.]
- [33] Li X, Wang Y. Applying various algorithms for species distribution modelling[J]. Integrative Zoology, 2013, 8(2): 124-135.
- [34] Linden A, Yarnold P R. Modeling time-to-event (survival) data using classification tree analysis[J]. Journal of evaluation in clinical practice, 2017, 23(6): 1299-1308.
- [35] Araújo M B, New M. Ensemble forecasting of species distributions[J]. Trends in Ecology and Evolution, 2007, 22(1): 42-47.
- [36] Xu L L. A study on potential habitat distribution models of Pacific saury in the Northwest Pacific Ocean[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2022. [徐玲玲. 西北太平洋秋刀鱼潜在栖息地分布模型研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2022.]
- [37] Grenouillet G, Buisson L, Casajus N, et al. Ensemble modelling of species distribution: the effects of geographical and environmental ranges[J]. Ecography, 2011, 34(1): 9-17.
- [38] Ciannelli L, Bailey K, Olsen E M, et al. Evolutionary and ecological constraints of fish spawning habitats[J]. ICES journal of marine science, 2015, 72(2): 285-296.
- [39] Jørgensen C, Dunlop E S, Opdal A F, et al. The evolution of spawning migrations: state dependence and fishing-induced changes[J]. Ecology, 2008, 89: 3436-3448.
- [40] Wang L, Zhang Z, Lin L, et al. Redistribution of the lizardfish *Harpadon nehereus* in coastal waters of China due to climate change[J]. Hydrobiologia, 2021, 848(20): 4919-4932.
- [41] Heyns-Veale R E, Bernard F T A, Richoux B N, et al. Depth and habitat determine assemblage structure of South Africa's warm-temperate reef fish[J]. Marine Biology, 2016, 163(7): 1-17.
- [42] Johnson D W, Stirling B S, Paz J, et al. Geographic variation in demography of black perch (*Embiotoca jacksoni*): Effects of density, food availability, predation, and fishing[J].

- Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2019, 516: 16-24.
- [43] Tang Q S, Ye M Z. The Exploitation and Conservation of Nearshore Fisheries Resources off Shandong[M]. Beijing: Agriculture Press, 1990. [唐启升, 叶懋中, 山东近海渔业资源开发与保护[M]. 北京: 农业出版社, 1990.]
- [44] Du Y, Xu B D, Xue Y, et al. Analysis of temporal and spatial heterogeneity of Japanese squid (*Loliolus japonica*) in Haizhou Bay and adjacent waters[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2017, 24(3): 558-565. [都煜, 徐宾铎, 薛莹, 等. 海州湾及邻近海域日本枪乌贼时空分布的异质性[J]. 中国水产科学, 2017, 24(3): 558-565.]
- [45] Fang H Y, Ji Y P, Zhang S H, et al. Research of fishery biology of the neritic fish *Synechogobius ommaturus* in the area of the Huanghe Delta[J]. Periodical of Ocean University of China, 2005, 35(5): 733-736. [范海洋, 纪毓鹏, 张士华, 等. 黄河三角洲斑尾复虾虎鱼渔业生物学的研究[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2005, 35(5): 733-736.]
- [46] Liu X, Zhang C L, Ren Y P, et al. The fishery biological characteristics of *Chaeturichthys stigmatias* in the Yellow River estuary and its adjacent waters[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2015, 22(4): 791-798. [刘潇, 张崇良, 任一平, 等. 黄河口及邻近水域矛尾虾虎鱼资源丰度的时空分布[J]. 中国水产科学, 2015, 22(4): 791-798.]
- [47] Zhang L C. Study on the community structure and fishery biological characteristics of Gobioidae in Laizhou Bay[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2019. [张良成. 莱州湾虾虎鱼群落结构及渔业生物学研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2019.]
- [48] Ran F X, Jin W J, Huang S, et al. Research progress on the effects of salinity change on fish[J]. Journal of Northwest A&F University, 2020, 48(8): 10-18. [冉凤霞, 金文杰, 黄岫, 等. 盐度变化对鱼类影响的研究进展[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2020, 48(8): 10-18.]
- [49] Xue Y, Tanaka K, Yu H M, et al. Using a new framework of two-phase generalized additive models to incorporate prey abundance in spatial distribution models of juvenile slender lizardfish in Haizhou Bay, China[J]. Marine Biology Research, 2018, 14(5): 508-523.
- [50] Chen L. Ecological effects of hydrological connectivity of wetland on macrozoobenthic community and food web in the intertidal zone of the Yellow River Estuary[D]. Yantai: YanTai University, 2023. [陈莉. 黄河口潮间带湿地水文连通性对大型底栖动物群落及食物网的生态效应[D]. 烟台: 烟台大学, 2023.]
- [51] Du Y, Xu B D, Xue Y, et al. Seasonal variations of spatial structure of Japanese squid (*Loligo japonica*) and octopus (*Octopus ochellatus*) in Haizhou Bay[J]. Journal of Fisheries of China, 2017, 41(12): 1888-1895. [都煜, 徐宾铎, 薛莹, 等. 海州湾日本枪乌贼和短蛸空间结构的季节变化[J]. 水产学报, 2017, 41(12): 1888-1895.]
- [52] Guo Y L, Zhao Z F, Qiao H J, et al. Challenges and development trend of species distribution model[J]. Advances in Earth Science, 2020, 35(12): 1292-1305. [郭彦龙, 赵泽芳, 乔慧捷, 等. 物种分布模型面临的挑战与发展趋势[J]. 地球科学进展, 2020, 35(12): 1292-1305.]

Spatial distribution of *Chaeturichthys stigmatias* and influence factors in Haizhou Bay based on ensemble species distribution model

CHEN Xiaolin^{1,3}, JI Yunlong⁴, LI Pengcheng^{1,3}, JI Yupeng^{1,3}, XU Binduo^{1,3}, ZHANG Chongliang^{1,3}, REN Yiping^{1,2,3}, XUE Ying^{1,3}

1. College of Fisheries, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;
2. Function Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Laoshan Laboratory, Qingdao 266237, China;
3. Field Observation and Research Station of Haizhou Bay Fishery Ecosystem, Ministry of Education, Qingdao 266003, China;
4. Shandong Fisheries Development and Resources Conservation Center, Yantai 264003, China

Abstract: The spatial distribution of species can reflect the interrelationships among individuals, which are the result of long-term adaptation and selection between species and the environment. This has a significant impact on the development and resource utilization of species. This study constructed 10 species distribution models based on the samples collected from the bottom trawl surveys in Haizhou Bay and adjacent waters during springs and autumns of 2013–2022. We selected models with better performance and prediction accuracy to construct an ensemble species distribution model (ESDM) based on the true skill statistic and area under the receiver operator characteristic (ROC) curve. We analyzed the spatial distribution of *Chaeturichthys stigmatias* and the influencing factors. The results showed that ESDM could effectively reduce the uncertainty of single-species distribution models, improve the accuracy of model prediction, and analyze the spatial distribution characteristics of *C. stigmatias* in Haizhou Bay with higher accuracy. *C. stigmatias* generally concentrated in the western coastal and southern waters of Haizhou Bay during the spring seasons of 2013–2022, with lower distribution in the eastern, central, and northern waters. The longitude and latitude deviation ranges of the distribution center during this period were approximately 1°. *C. stigmatias* were mainly distributed in the southwestern area of Haizhou Bay during autumn, with the distribution center moving slightly. Additionally, we found that water depth, prey density, sea bottom temperature, and sea bottom salinity were significantly correlated with the spatial distribution of *C. stigmatias* in Haizhou Bay, of which prey density generated the greatest effect in spring, and water depth generated the greatest effect in autumn. This study analyzed the spatial distribution characteristics and changes in the distribution centers of *C. stigmatias* on a regional scale and explored seasonal differences in important influencing factors. This study provides basic information for sustainable utilization of *C. stigmatias*.

Key words: *Chaeturichthys stigmatias*; ensemble species distribution model; spatial distribution; influence factor; Haizhou Bay

Corresponding author: XUE Ying. E-mail: xueying@ouc.edu.cn