文章编号:1674-5566(2024)03-0741-14

DOI:10.12024/jsou.20231004329

东太平洋不同海域环境因子对茎柔鱼分布的影响差异分析

崔佳楠',金鹏超',余为^{1,2,3,4,5},陈新军^{1,2,3,4,5}

(1.上海海洋大学海洋生物资源与管理学院,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:为探究东南太平洋不同海域环境因子对茎柔鱼栖息地分布的影响差异,利用东太平洋2016—2018 年赤道海域、秘鲁外海与2015—2017年智利外海3个海域茎柔鱼渔业生产数据,选取海表面温度(Sea surface temperature,SST)、涡旋动能(Eddy kinetic energy,EKE)、海表面盐度(Sea surface salinity,SSS)、海表面高度 (Sea surface height,SSH)、叶绿素 a 质量浓度(Chlorophyll-a, *Chl.* a)、混合层深度(Mixed layer depth,MLD)、溶 解氧质量浓度(Dissolved oxygen,DO)等7个海洋环境因子,建立最大熵模型以探究不同海域夏、秋两个季节 内茎柔鱼适栖息地分布情况以及探究环境因子对其影响的差异。结果显示,各海域不同季节最大熵模型的 受试者工作特征曲线下面积(Area under the curve,AUC)均大于0.8,实际捕捞位置与模型拟合的适宜栖息地 范围重合。3个海域适宜栖息地的变化情况如下:赤道夏季最适栖息地主要分布在110°W~120°W、1°N~3°S 海域;秋季,茎柔鱼最适栖息地主要分布在97°W~117°W、1.5°N~1.5°S海域,栖息地分布向东延伸。秘鲁外 海夏季最适栖息地主要分布在75°W~86°W、15°S~20°S海域;秋季,茎柔鱼最适栖息地主要分布在75°W~84° W、15°S~20°S海域,夏季到秋季最适宜栖息地整体向东南方向移动。智利外海夏季茎柔鱼最适栖息地主要 分布在73°W~85°W、20°S~30°S海域;秋季最适栖息地主要分布在75°W~85°W、20°S~28°S海域,夏季到秋季 适宜栖息地整体向东北缩减。最大熵贡献率结果显示,影响赤道、秘鲁和智利外海茎柔鱼分布的重要环境因 子分别为SSH、*Chl.*a、SSS、SST;SSH、MLD、DO、SST和SSH、SST、*Chl.*a、MLD。研究表明,不同海域影响茎柔鱼 分布的环境因子具有显著的地域差异。

关键词:东太平洋;茎柔鱼;栖息地模拟;最大熵模型;环境影响 中图分类号:S931.1 文献标志码:A

茎柔鱼(Dosidicus gigas)是广泛分布于东太 平洋海域的头足类资源之一^[1-2],具有较高的经济 价值,在我国头足类捕捞总产量中占据较大比 重^[3],主要作业渔场分布在赤道、秘鲁外海和智利 外海3个海域。茎柔鱼有1~2年的短暂寿命,对 环境较为敏感,这种特性使其分布范围和资源量 随着不同海洋环境变化而发生改变^[4-6]。研究^[7] 表明,地理环境的差异会导致不同海域茎柔鱼种 群的生物学产生一定差异。此外,温度是影响茎 柔鱼资源分布以及丰度最重要的环境因子^[7],在 不同海域中海洋环境对不同茎柔鱼地理种群的 资源丰度以及栖息地分布的影响可能存在差异, 但目前尚不明确差异如何。因此,探究不同海域 间海洋环境因子与茎柔鱼分布的关系有利于掌 握气候和环境变化下茎柔鱼渔场变动情况,也可 为茎柔鱼资源的可持续利用和科学管理提供依 据。

最大熵模型(Maximum entropy model, MaxEnt)是根据最大熵原理预测目标物种在地理 空间分布的物种分布模型(Species distribution model,SDM)。其原理旨在选择一种概率分布,以 保持对未知信息最大的不确定性。具体而言,通

Copyright © Editorial Office of Journal of Shanghai Ocean University (CC BY-NC-ND 4.0)

收稿日期: 2023-10-12 修回日期: 2023-12-06

基金项目:国家重点研发计划(2023YFD2401303);上海市人才发展项目(2021078);上海市自然科学基金(23ZR1427100);国家自 然科学基金青年基金(41906073)

作者简介: 崔佳楠(1998—), 女, 硕士研究生, 研究方向为渔业海洋学。E-mail: 1453976763@qq.com

通信作者:余 为,E-mail:wyu@shou.edu.cn

版权所有 ©《上海海洋大学学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)

过利用物种已知存在的坐标点数据和非生物环 境因子数据,模型通过迭代优化的方式分配概 率,并在已知的限制下对未知情况的预测有更多 可能性^[8]。本研究将根据茎柔鱼渔业捕捞点数据 和影响东太平洋茎柔鱼资源分布潜在的7个海洋 环境因子数据^[9-10],包括海表面温度(Sea surface temperature,SST)、涡旋动能(Eddy kinetic energy, EKE)、海表面盐度(Sea surface salinity, SSS)、海 表面高度(Sea surface height, SSH)、叶绿素 a 质量 浓度(Chlorophyll-a, Chl.a)、混合层深度(Mixed layer depth, MLD) 和溶解氧浓度(Dissolved oxygen, DO), 运用 MaxEnt 分别对东太平洋3个海 域的茎柔鱼栖息地分布进行建模,分析不同海域 内茎柔鱼分布对不同环境因子的响应特征及差 异,厘清不同海域中茎柔鱼夏、秋季栖息地的分 布情况,增强对不同地理空间茎柔鱼栖息地分布 对多元环境因子响应差异的认知。

1 材料与方法

1.1 渔业数据

茎柔鱼渔业数据为中国远洋鱿钓渔船的捕 捞作业数据,来源于上海海洋大学中国远洋渔业 数据中心。渔业数据包括作业公司名称、作业渔 船名称、作业时间(年、月、日)、作业位置(经度、 纬度)、日产量(单位:t)。赤道和秘鲁外海茎柔鱼 渔业数据时间范围为2016—2018年夏季(1-2 月、12月)、秋季(3-5月),智利外海茎柔鱼渔业 数据时间范围为2015—2017年夏季(1—2月、12 月)、秋季(3-5月)。赤道海域茎柔鱼渔场的空 间范围为5°N~5°S,85°W~125°W,秘鲁外海茎柔 鱼渔场的空间范围为5°S~20°S,75°W~115°W, 智利外海茎柔鱼渔场的空间范围为20°S~47°S, 70°W~110°W(图1),3个海域渔业数据点均分布 于专属经济区外且空间分辨率为0.5°×0.5°。定 义一个0.5°×0.5°大小的空间为一个渔区,通过每 个渔区的总渔获量除以总捕捞努力量计算每个 渔区内的单位捕捞努力量渔获量(Catch per unit effort, CPUE)_o

1.2 海洋环境数据

基于前人研究^[9-10]结果,分析认为SST、SSS、 SSH、Chl.a、DO、EKE、MLD是影响茎柔鱼潜在的 环境因子,包括调控茎柔鱼的资源丰度、分布和 摄食条件,因此本文选择以上7个环境因子作为 潜在的环境指标分析。为避免环境因子间存在 自相关或共线性,采用方差膨胀因子(Variance inflationfactor, VIF)对SST、SSS、SSH、Chl.a、DO、 EKE、MLD等7个因子进行检验分析,结果表明各 环境因子VIF<3,均可带入模型进行分析。所有 环境数据来源于世界气候研究计划官网(https:// esgf-node.llnl.gov/search/cmip6/)。赤道、秘鲁外海 数据时间范围为2016-2018年1-5月、12月,智 利外海海域时间范围为2015—2017年1—5月、 12月。赤道海域环境数据空间范围为5°N~5°S, 85°W~125°W,秘鲁外海环境数据空间范围为5° S~20°S,75°W~115°W,智利外海环境数据空间范 围 20°S~47°S, 70°W~110°W。所有环境数据空间 分辨率为50 km×50 km。将各海域环境数据按照 夏季(1-2月、12月)、秋季(3-5月)预处理完成 后输入最大熵模型并结合渔业数据进行建模。 涡流动能EKE通过海流U和V计算得到^[11]。

1.3 最大熵模型

基于软件 MaxEnt 3.4.1 (https://biodiversity informatics.amnh.org/open_source/maxent/)构建最 大熵模型。数据输入软件前先对环境数据与渔 业数据进行格式处理:将环境数据导入 ArcMap10.4软件中,将7个环境数据转化为以 0.5°×0.5°为分辨率的ASCII 栅格数据;将包括茎 柔鱼物种名称、作业点位置(经度、纬度)和非0的 渔业捕捞量的文件按夏季、秋季保存为CSV格 式。将栅格数据和渔业数据加入到模型中后,随 机设置茎柔鱼数据样本的70%为训练集,剩余 30%设置为测试集,重复计算10次,消除模型运 算的随机性,选择最终结果以Logistic格式输出, 以0~1的茎柔鱼出现概率定义为茎柔鱼的栖息地 适宜性指数(Habitat suitability index,HSI)^[12]。

最大熵模型精度通过受试者工作特征曲线 (Receiver operating characteristic curve, ROC)下方 的面积(Area undercurve, AUC)的大小来进行评 价。AUC 值越大,表明最大熵模拟的茎柔鱼出现 点与海洋环境因子相关性越高,模型精度越大, 一般 AUC>0.8 时,模型模拟预测精度较高^[13]。 通过模型分析不同海域夏季、秋季各环境因子对 东太平洋茎柔鱼栖息地适宜性的贡献率来评价 该环境因子对茎柔鱼的重要程度,通过贡献率排 序得到不同环境因子对茎柔鱼栖息地分布的重 要性程度。根据模型输出的单环境因子响应曲 线得到茎柔鱼对单个环境因子的适宜范围,分析 不同海域不同季节内适宜环境范围的差异。根 据模型输出的 ASC II 栅格数据可得到导入模型 研究范围内的茎柔鱼栖息地适宜性指数。将3个 海域夏季、秋季的结果导出并根据栖息地适宜性 指数大小对海域范围进行不同适宜性的划分,将 [0,0.2)的HSI分布区定义为茎柔鱼栖息地的不适宜区,[0.2,0.6)的HSI分布区定义为茎柔鱼栖 息地的一般适宜区,[0.6,0.8)的HSI分布区定义 为茎柔鱼栖息地的较适宜区,[0.8,1.0]的HSI分 布区定义为茎柔鱼最适宜栖息地^[14-15]。



Fig. 1 Spatial distribution of *D. gigas* fishing ground at the equator, off Peru and Chile

2 结果

2.1 最大熵模型栖息地模拟结果的精度检验

2016—2018年赤道海域、秘鲁外海海域与 2015—2017年智利外海3个海域夏、秋季茎柔鱼 AUC值如表1所示。夏、秋季赤道、秘鲁和智利外 海模拟的AUC值分别为0.885、0.854、0.910、 0.893、0.928、0.903,均大于0.8,说明各海域夏、秋 季茎柔鱼最大熵模型模拟精度较高。

2.2 不同海域环境因子对最大熵模型的贡献

最大熵模型中3个海域环境变量的贡献率结 果如表2所示。

夏季赤道海域,SSH、SSS、MLD贡献率较高, 贡献率分别为47.0%、28.6%、13.3%;秋季对模型 贡献较大的环境因子为 Chl.a、SST、SSS、SSH,贡 献率分别为 37.6%、25.1%、14.0%、10.3%。夏季 到秋季贡献率上升的环境因子有 Chl.a、DO、SST, 上升幅度最大的环境因子为 SST,上升了 24.1%; 其余环境因子贡献率表现为下降,下降幅度最大 的环境因子为 SSH,下降了 36.7%。

表1 不同海域夏、秋季茎柔鱼 MaxEnt 模型的精度统计 Tab. 1 Statistical results of MaxEnt models for *D. gigas* in different seas in summer and autumn

不同海域	精度±标准差 AUC±SD					
Different sea area	夏季Summer	秋季 Autumn				
赤道海域Equator	0.885±0.019	0.854±0.011				
秘鲁外海 Off Peru	0.910±0.014	0.893±0.036				
智利外海 Off Chile	0.928±0.019	0.903±0.007				

夏、秋季节秘鲁外海贡献率超过10%的环境 因子分别为SSH、DO和SSH、MLD、SST、DO,贡献 率分别为55.4%、16.2%和52.1%、18.9%、10.7%、 10.4%。夏季到秋季贡献率上升的环境因子有 MLD、SST、SSS、EKE,其余环境因子贡献率表现 为下降,其中上升幅度最大的环境因子为MLD, 上升了9.3%,下降幅度最大的环境因子为DO,下 降了5.8%。SSH和EKE分别为夏、秋两季中贡献 率最高和最低的环境因子。

夏、秋季节智利外海贡献率超过10%的环境 因子分别为SSH、SST、MLD、Chl.a和SST、SSH、 Chl.a、MLD,贡献率分别为49.3%、24.5%、10.8%、 10.7%和41.1%、34.8%、12.2%、11.1%。SST、 MLD、Chl.a、EKE的贡献率由夏季到秋季表现为 上升,其余环境因子贡献率表现为下降,其中SST 贡献率增长幅度最大,增长了16.6%,SSH贡献率 下降最快,下降了14.5%。

2.3 不同海域夏、秋季环境因子响应曲线及最 适范围

根据最大熵模型得到7个环境因子对于赤 道、秘鲁外海与智利外海夏、秋季茎柔鱼栖息地 适宜性的响应曲线,估算得到茎柔鱼栖息地的环 境因子的适宜范围。从不同海域茎柔鱼栖息地 适宜性与各环境因子的响应曲线可知,响应曲线 均大致呈现正态分布,趋势较为一致,但不同环 境因子间响应曲线的波动程度有所差别,不同海 域、不同季节间相同环境因子适宜范围有所差 别。

	表2 不同海域夏、秋季茎柔鱼最大熵模型中环境因子贡献率
Tab. 2	Contribution rate of environmental factors in affecting D. gigas distribution in different seas in summer and

autumn

	赤道 Equator				秘鲁外海 Off Peru			智利外海 Off Chile				
排序 Rank	夏季 Summer		秋季 Autumn		夏季 Summer		秋季 Autumn		夏季 Summer		秋季 Autumn	
	环境变量 Environment variable	贡献率 Percent contribution /%										
1	SSH	47.0	Chl.a	37.6	SSH	55.4	SSH	52.1	SSH	49.3	SST	41.1
2	SSS	28.6	SST	25.1	DO	16.2	MLD	18.9	SST	24.5	SSH	34.8
3	MLD	13.3	SSS	14.0	MLD	9.6	SST	10.7	MLD	10.8	Chl.a	12.2
4	Chl.a	4.3	SSH	10.3	SST	8.0	DO	10.4	Chl.a	10.7	MLD	11.1
5	EKE	3.6	MLD	8.5	Chl.a	6.5	SSS	4.0	DO	3.5	EKE	0.5
6	DO	2.2	DO	3.1	SSS	3.9	Chl.a	2.1	SSS	1.0	DO	0.3
7	SST	1.0	EKE	1.5	EKE	0.5	EKE	1.7	EKE	0.1	SSS	0.1

根据表2和图2可知,夏季赤道海域茎柔鱼栖息地分布的环境因子重要性排序为SSH、SSS、MLD、*Chl.*a、EKE、DO、SST,其适宜范围分别为0.46~0.47 m、35.1~35.4、8.25~13.0 m、0.87~0.96 mg/m³、100~300 cm²/s²、0.210~0.219 mol/m³、23.0~25.7 ℃;影响秋季赤道海域茎柔鱼栖息地分布的环境因子排序为*Chl.*a、SST、SSS、SSH、MLD、DO、EKE,其适宜范围分别为2.77~5.76 mg/m³、24.0~26.7 ℃、35.2~35.4、0.47~0.49 m、6.53~14.38 m、0.205~0.215 mol/m³、74~134 cm²/s²。

根据表2和图3可知,夏季秘鲁外海茎柔鱼栖息地分布的环境因子重要性排序为SSH、DO、MLD、SST、Chl.a、SSS、EKE,其适宜范围分别为

0.40~0.45 m、0.215~0.222 mol/m³、13.06~17.59 m、 22.0~24.1 ℃、0.91~2.80 mg/m³、35.5~35.7、0~ 82 cm²/s²;影响秋季秘鲁外海海域茎柔鱼栖息地 分布的环境因子排序为SSH、MLD、SST、DO、SSS、 *Chl*.a、EKE,其适宜范围分别为0.41~0.45 m、23.8~ 34.3 m、21.5~24.7 ℃、0.212~0.224 mol/m³、35.5~ 35.8、0.97~4.67 mg/m³、25~121 cm²/s²。

根据表2和图4可知,夏季智利外海茎柔鱼栖息地分布的环境因子重要性排序为SSH、SST、MLD、*Chl.*a、DO、SSS、EKE,其适宜范围分别为0.39~0.47 m、17.6~22.0 ℃、15.4~21.0 m、0.53~1.20 mg/m³、0.222~0.243 mol/m³、34.4~35.8、49~292 cm²/s²;影响秋季智利外海茎柔鱼栖息地分布

的环境因子排序为SST、SSH、*Chl*.a、MLD、EKE、 DO、SSS,其适宜范围分别为18.9~22.1 ℃、0.40~ 0.46 m 0.70~1.61 mg/m³ 27.5~38.7 m 49~183 cm²/s² 0.222~0.236 mol/m³ 34.5~35.8 0



The solid, dotted, black, red and blue lines indicated the summer, the autumn, the mean, the maximum and the minimum value, respectively. 图 2 赤道海域夏、秋季环境因子响应曲线

Fig. 2 Response curves of environmental factors in Equator in summer and autumn



实线为夏季,虚线为秋季,黑线为均值,红线为最大值,蓝线为最小值。 The solid,dotted,black,red and blue lines indicated the summer, the autumn, the mean, the maximum and the minimum value, respectively.

图3 秘鲁外海海域夏、秋季环境因子响应曲线

Fig. 3 Response curves of environmental factors off Peru in summer and autumn



The solid, dotted, black, red and blue lines indicated the summer, the autumn, the mean, the maximum and the minimum value, respectively.

图4 智利外海海域夏、秋季环境因子响应曲线

Fig. 4 Response curves of environmental factors off Chile in summer and autumn

2.4 赤道、秘鲁外海与智利外海海域夏、秋季茎 柔鱼栖息地分布特征

利用最大熵模型对东太平洋2016—2018年 赤道海域、秘鲁外海海域与2015—2017年智利外 海3个海域夏、秋季茎柔鱼栖息地适宜性进行模 拟,模拟结果如图5所示。各海域茎柔鱼栖息地 分布有明显季节性变化,实际作业位置基本分布 在较适宜的茎柔鱼栖息地范围中,且较高的 CPUE分布在适宜性指数较高的区域,这表明栖 息地适宜性变化可以表征茎柔鱼资源空间分布 变化。



Fig. 5 Habitat suitability index (HSI) distribution of D. gigas in different seas in summer and autumn

赤道海域夏季,茎柔鱼最适栖息地(橙色部 分)主要分布在110°W~120°W、1°N~3°S海域;秋 季,茎柔鱼最适栖息地主要分布在97°W~117° W、1.5°N~1.5°S海域,呈带状分布。整体上,茎柔 鱼适宜栖息地面积(橙、黄色部分面积)夏季少, 秋季有所扩张,且最适宜栖息地在经度分布上由 夏季到秋季向东部海域延伸,纬度分布上的变化 较小。

秘鲁外海夏季茎柔鱼最适栖息地主要分布 在75°W~86°W、15°S~20°S海域;秋季,茎柔鱼最 适栖息地主要分布在75°W~84°W、15°S~20°S海 域。与夏季相比,秋季最适栖息地面积出现收 缩,整体适宜栖息地向东南方向迁移。

智利外海夏季茎柔鱼最适栖息地主要分布 在73°W~85°W、20°S~30°S海域,秋季最适宜栖 息地主要分布在75°W~85°W、20°S~28°S海域。 与夏季相比,秋季的最适宜栖息地面积有所减少 且向北迁移。

3 讨论与分析

3.1 最大熵模型结果优势

本研究运用最大熵模型,根据东太平洋2016—2018年赤道海域、秘鲁外海海域与2015—2017年智利外海3个海域夏、秋季茎柔鱼渔获数据结合SST、SSS、SSH、Chl.a、DO、EKE、MLD等共7个海洋环境因子对茎柔鱼潜在栖息地分布进行模拟。结果表明,在不同环境因子的影响下,3个海域茎柔鱼的适宜栖息地分布有较明显的变化(图2~5)。各海域最大熵模型模拟的茎柔鱼栖息地分布的AUC(表1)均高于0.8,表明模型输出的预测结果与测试数据有较高一致性,用于预测茎柔鱼栖息地的结果可信度较高。

最大熵模型在渔业数据数量相对较为匮乏的情况下则具有较强的优势,其可仅通过对环境 复杂多变的海洋环境中生物已经出现的位置进 行计算得到表现良好的未来生物位置模拟^[16]。 不仅在渔业数据获取要求上,最大熵模型更是通 过各个环境因子之间的综合影响对模型结果进 行模拟,充分考虑了影响栖息地分布的环境因子 之间的相互作用,而其他模型则是将环境因子单 独输入模型进行模拟,使得结果割裂了海洋本身 环境之间的关系。最大熵模型是一种立足于最 大熵理论而建立的物种分布模型,较早还运用于 植物分布、生物入侵等生物地理学研究中,并发 挥着很重要的作用^[17]。对于海洋生物的研究而 言,一些学者也通过最大熵模型对海洋底栖类生 物、金枪鱼和石珊瑚的栖息地分布进行了模拟预 测^[18-20]。

本研究通过最大熵模型不仅能够模拟出赤 道、秘鲁和智利海域茎柔鱼的栖息地分布,同时 也发现了茎柔鱼在不同海域内与环境因子的关 系存在差异。综合3个海域的环境因子贡献率大 小情况分析,除秋季赤道海域外,其余各海域SSH 均在贡献率排序前三的位置,说明该因子对3个 海域内茎柔鱼栖息地的分布有较大影响。其次, 各海域从夏季到秋季SST都出现了贡献率上升的 情况也说明了各海域秋季海域内的SST对茎柔鱼 的栖息地分布影响力上升。茎柔鱼广泛分布在 东南太平洋,赤道、秘鲁和智利海域都是其资源 丰度较高的海域[2,7,21],这些海域内分布着温暖的 赤道海流(Equatorial current system, ECS)和饵料 丰富的秘鲁海流(Peru current system, PCS)。由 于茎柔鱼的生活史周期短暂,对生存环境变化极 为敏感。在较为复杂的海洋环境背景下,不同海 域内不同的海流系统对环境因子产生不同影响, 进而驱动着茎柔鱼栖息地分布产生变化且存在 着对环境的差异性响应^[22]。

3.2 赤道海域茎柔鱼栖息地与环境因子关系的 分析

最大熵模拟输出的环境变量贡献率结果显示 (表2),SSH、SST、SSS、Chl.a是影响赤道海域茎柔 鱼潜在分布较为重要的环境因子。在赤道海域, 分布着自西向东的赤道潜流和赤道逆流,以及受 东南、东北信风影响而自东向西的南、北赤道 流^[23],如此循环往复则在赤道东部海域形成上升 流,将海底的营养物质不断带到海洋上层。SSH 可以用来表征局部海域的中尺度过程,冷热的海 流交汇运动对赤道海域茎柔鱼栖息地的温度、盐 度以及水团的不断变化起到了关键的影响,亦对 赤道海域茎柔鱼资源分布产生重要影响。

水温是影响头足类资源丰度以及分布的环境因子之一^[24]。在赤道海域,温度同样是影响茎柔鱼栖息地分布的主要环境因子^[23]。由于阳光长时间照射赤道海域表面海水,太平洋东部海底温度较低的水团上涌后在向西运输过程中温度逐渐增高^[25],太平洋赤道海域出现水温西高东低

的分布现象。余为等^[26]分析了赤道海域茎柔鱼 栖息地范围内的温度变化,研究显示1—2月赤道 整体温度相对较低,栖息地分布相对集中,南北 跨度大,适宜的SST为24.2~25.8℃;3—5月赤道 海域温度逐渐达到最高,形成中部低两侧高的温 度分布状态,这导致茎柔鱼栖息地集中在温度较 低的中部,呈狭长状,并随着赤道逆流逐步向东 移动,适宜的SST为25.8~27.0℃,这与本研究适 宜范围基本一致(图2)。

太平洋赤道强劲的上升流改变了海水表面 和垂直温度的同时,也改变了SSH、MLD、SSS和 *Chl.*a。适宜的浮游生物量和营养盐浓度能为渔 场内茎柔鱼提供生长繁衍的有利条件。赤道海 域的上升海流带来丰富的营养盐和茎柔鱼所需 要的饵料,通过海水的不断输送,高生产力的环 境向东南方向移动^[27]。相关研究^[28]表明,在赤道 高盐高温高营养的环境下,茎柔鱼发育缓慢,多 为小型群体,在度过2~3个月生长发育期后,跟随 海流向东集群逐渐分散,开始进行洄游索饵,这 与本文中秋季茎柔鱼栖息地出现向东边进行扩 张的结果一致。

通过茎柔鱼栖息地适宜性指数分布图(图5) 得到,赤道海域茎柔鱼适宜栖息地最大可覆盖范 围在纬度上可达20°,夏季到秋季栖息地分布沿 赤道横向扩张,呈狭长带状分布,这与以往研究 者的结论基本一致^[6]。赤道海域EKE贡献率都 处于较靠后的位置,但夏季比秋季稍高,这可能 与赤道海域存在的热带反气旋涡有关,由于季节 性变化的信风对海流的流速影响不同,因此产生 的EKE不同。相关研究^[26]表明,7—9月、12月、1 月的EKE对茎柔鱼的影响逐渐增大,与本文研究 结果相对一致。

3.3 秘鲁海域茎柔鱼栖息地与环境因子关系的 分析

秘鲁沿岸和外海海域处在秘鲁上升流之 中^[29],这使得秘鲁沿岸及其外海海域的渔业极为 发达,也为茎柔鱼提供了更适宜的生存环境。研 究^[30]发现,正常气候条件下秘鲁外海茎柔鱼栖息 地变动主要受温度的影响,由于茎柔鱼自身的生 活史特性,夏、秋季逐渐洄游至海水温度较高的 秘鲁沿岸进行产卵^[31]。当海表面温度升高时,适 宜栖息地面积减少且向南部海水温度相对较冷 方向移动。栖息地受水温变化最主要是与适宜

http://www.shhydxxb.com

水温范围的变动有关,李莉等^[32]研究得出秘鲁外 海茎柔鱼最适宜SST为18~23℃。茎柔鱼昼夜垂 直迁移的生活现象也会受到垂直水温的影响,使 得向上的迁移受阻,数量和分布发生变化。茎柔 鱼栖息地的变动受众多环境因子协同变动的影 响。

秘鲁上升流同样影响了上层海水的 Chl.a、 DO和MLD的变化^[33-34]。其他学者曾用初级生产 力和光合有效辐射与茎柔鱼资源变化进行关联。 例如,冯志萍等^[35]对秘鲁外海SST、SSH和净初级 生产力(Net primary production, NPP)赋予不同权 重,结果表明,不同季节内相同环境因子对栖息 地的影响程度不同,其中夏季权重比例最高的是 SST,秋季权重比例最高的是SSH。方星楠等^[11] 将包括SST、SSS、Chl.a、EKE等7个环境因子输入 到最大熵模型中分别得到夏季 SST、SSS、NPP 和 秋季 SST、SSS、光合有效辐射(Photosynthetically active radiation, PAR)对茎柔鱼栖息地分布影响 较大,且得到适宜SST范围,夏季为13.0~25.5℃, 秋季为22.0~26.6℃,适宜SSS范围,夏季为34.8~ 35.7,秋季为35.1~35.8,1-8月(夏季至秋季)茎 柔鱼栖息地向北移动。另外,随着气候变化海水 深水溶解氧浓度产生变化,在秘鲁洪堡洋流中茎 柔鱼更趋向于较低溶解氧的海域以避免被捕食 者追捕[36]。当茎柔鱼开始觅食时又将洄游到海 水氧气充足的地方[37],因此海水中溶解氧变化会 导致茎柔鱼栖息地产生变动。研究得到,夏季到 秋季最适宜栖息地向东北移动,秘鲁外海海域夏 季SSH、DO、MLD贡献率较高,秋季SSH、MLD、 SST贡献率较高。夏季到秋季MLD贡献率有所 上升,由于上升流使得海水混合层加深,抑制真 光层微生物吸收营养盐和分解能力,因此可能使 得海域内NPP降低^[38],且在方星楠等^[39]的研究中 得到秋季NPP贡献率有所下降,这可能和MLD的 影响有关。

由于秘鲁外海海域地理位置受厄尔尼诺和 拉尼娜事件影响明显,因此在异常气候条件下, 秘鲁外海茎柔鱼栖息地环境会受到极大影响,栖 息地分布也有着明显的变动。温健等^[40]研究发 现,在拉尼娜事件下,秘鲁上升流增强,SST和海 表面高度距平值(SSHA)下降至更适宜的范围, 茎柔鱼栖息地适宜性增加,适宜栖息地位置偏 北;厄尔尼诺事件影响则相反。本研究中SSH贡 献率较高的原因可能与秘鲁海域的异常气候事 件和强劲上升流带来的海表面高度变化有关。 本研究根据最大熵模型模拟结果得到EKE对栖 息地变动的贡献率最低,这与方星楠等^[11]的研究 一致。

3.4 智利海域茎柔鱼栖息地与环境因子关系的 分析

智利外海茎柔鱼栖息地的分布与赤道海域 和秘鲁外海相比有较大的差异。在智利北部沿 岸还存在一部分秘鲁上升流的势力,这使得智利 北部沿岸以及外海存在茎柔鱼较适宜的生存环 境。由于上升流的影响,SSH、SST、MLD、Chl.a等 环境因子多变,对茎柔鱼栖息地分布影响较大。 以往研究[41]表明,通过栖息地模型得到的智利外 海茎柔鱼中心渔场的适宜SST为16~19℃[3],适 宜温度要低于其他2个海域,这是由于智利沿岸 及外海海域的纬度相对于赤道和秘鲁外海海域 较高,有较低的水温所导致的。相关研究[41]发 现,秘鲁南部海域一部分仔鱼会在夏季水温较高 时向南洄游至智利北部海域,随后或继续向南洄 游并伴随着东西方向的洄游,当成长至产卵阶段 (秋季)时,再次北上,寻找相对温暖的环境进行 产卵。本研究通过最大熵模型得到智利外海海 域茎柔鱼适宜SST为17.6~22.1℃,秋季较夏季茎 柔鱼栖息地分布有向北收缩的态势,这与茎柔鱼 季节性洄游路线相对一致。营养盐等贡献率的 降低可能与智利南部海域上升流势力的减弱有 关。

参考文献:

- [1] NIGMATULLIN C M, NESIS K N, ARKHIPKIN A I. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicusgigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) [J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 9-19.
- [2] KEYL F, ARGÜELLES J, MARIÁTEGUIL, et al. A hypothesis on range expansion and spatio-temporal shifts in size-at-maturity of jumbo squid (*Dosidicusgigas*) in the Eastern Pacific Ocean[J]. CaICOFI, 2008, 49: 119-128.
- [3] 钱卫国,陈新军,郑波,等.智利外海茎柔鱼资源密度 分布与渔场环境的关系[J].上海水产大学学报,2008, 17(1):98-103.

QIAN W G, CHEN X J, ZHENG B, et al. Study on the resource density distribution of *Dosidicus gigas* and marine environment in the high sea waters off Chile[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2008, 17(1): 98-103.

- [4] IBÁNEZ C M, ARGÜELLES J, YAMASHIRO C, et al. Population dynamics of the squids *Dosidicus gigas* (Oegopsida: Ommastrephidae) and *Doryteuthis gahi* (Myopsida: Loliginidae) in northern Peru [J]. Fisheries Research, 2016, 173: 151-158.
- [5] 崔国辰.大洋不同种柔鱼渔场时空分布及其对环境因 子的响应[D].舟山:浙江海洋大学,2021.
 CUI G C. Spatiotemporal distribution and its relationship with environmental factors in different fish farms [D].
 Zhoushan: Zhejiang Ocean University, 2021.
- [6] 方星楠,余为,陈新军.东太平洋赤道海域茎柔鱼渔场的时空分布[J].水产科学,2022,41(3):475-483.
 FANG X N, YU W, CHEN X J. Spatial distribution of fishing ground of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in the equator in eastern Pacific ocean [J]. Fisheries Science, 2022, 41(3): 475-483.
- [7] 胡振明,陈新军,周应祺.东南太平洋茎柔鱼渔业生物
 学研究进展[J].广东海洋大学学报,2009,29(3):98-102.
 HU Z M, CHEN X J, ZHOU Y Q, et al. Progress in

fisheries biology of *Dosidicus gigas* in the Southeast Pacific Ocean[J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2009, 29(3): 98-102.

- [8] PHILLIPS S J, ANDERSON R P, SCHAPIRE R E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions [J]. Ecological Modelling, 2006, 190 (3/4): 231-259.
- [9] 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.
- [10] 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.
 HUZM, CHENXJ, ZHOUYQ, et al. Forecasting fishing ground of *Dosidicus gigas* based on habitat suitability index off Peru[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2010, 32(5):67-75.
- [11] 方星楠,何妍,余为,等.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[J].中国水产科学, 2021,28(5):658-672.
 FANG X N, HE Y, YU W, et al. Spatio-temporal distribution of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* off Peru and differences in the effects of environmental conditions [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2021,28(5):658-672.
- [12] 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.

- [13] ELITH J, GRAHAM C H, ANDERSON R P, et al. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data[J]. Ecography, 2006, 29(2): 129-151.
- [14] 冯志萍,余为,陈新军,等.基于最大熵模型的智利外 海竹英鱼栖息地研究[J].中国水产科学,2021,28
 (4):431-441.

FENG Z P, YU W, CHEN X J, et al. Distribution of Chilean jack mackerel (*Trachurus murphyi*) habitats off Chile based on a maximum entropy model [J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2021, 28(4): 431-441.

- [15] URBANI F, D'ALESSANDRO P, FRASCA R, et al. Maximum entropy modeling of geographic distributions of the flea beetle species endemic in Italy (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae: Alticini) [J]. Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology, 2015, 258: 99-109.
- [16] 邢丁亮,郝占庆.最大熵原理及其在生态学研究中的应用[J].生物多样性,2011,19(3):295-302.
 XING D L, HAOZ Q. The principle of maximum entropy and its applications in ecology [J]. Biodiversity Science, 2011, 19(3):295-302.
- [17] 吴艳,王洪峰,穆立蔷.物种分布模型的研究进展与展望[J].高师理科学刊,2022,42(5):66-70.
 WU Y, WANG H F, MU L Q. Research progress and prospect of species distribution models [J]. Journal of Science of Teachers' College and University, 2022, 42 (5):66-70.
- [18] TITTENSOR D P, BACO A R, BREWIN P E, et al. Predicting global habitat suitability for stony corals on seamounts [J]. Journal of Biogeography, 2009, 36 (6): 1111-1128.
- [19] MONK J, IERODIACONOU D, VERSACE V L, et al. Habitat suitability for marine fishes using presence-only modelling and multibeam sonar [J]. Marine Ecology Progress Series, 2010, 420: 157-174.
- [20] REISS H, CUNZE S, KÖNIG K, et al. Species distribution modelling of marine benthos: a North Sea case study[J]. Marine Ecology Progress Series, 2011, 442: 71-86.
- [21] 贾涛.东南太平洋茎柔鱼种群结构及其空间异质性分析[D].上海:上海海洋大学,2011.
 JIA T. Population structure and spatial heterogeneity of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in the southeast Pacific Ocean[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2011.
- [22] ANDERSON C I H, RODHOUSE P G. Life cycles, oceanography and variability: ommastrephid squid in variable oceanographic environments [J]. Fisheries Research, 2001, 54(1): 133-143.
- [23] HSIN Y C. Trends of the pathways and intensities of

surface equatorial current system in the North Pacific Ocean [J]. Journal of Climate, 2016, 29(18): 6693-6710.

- [24] 陈新军,李建华,刘必林,等.东太平洋不同海区茎柔 鱼渔业生物学的初步研究[J].上海海洋大学学报, 2012,21(2):280-287.
 CHEN X J, LI J H, LIU B L, et al. Comparison of fishery biology for *Dosidicus gigas* from three different areas in the Eastern Pacific Ocean [J]. Journal of Shanghai Ocean
- [25] 聂珣炜.太平洋赤道潜流的水团来源及其输运路径
 [D].青岛:中国科学院大学(中国科学院海洋研究所),2017.
 NIE X Y. Water Sources of the Pacific Equatorial

University, 2012, 21(2): 280-287.

Undercurrent and their main pathways [D]. Qingdao: University of Chinese Academy of Sciences (The Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences), 2017.

[26] 余为,方星楠,陈新军,等.赤道海域茎柔鱼栖息地月间分布及与环境因子的关联[J].水产学报,2022,46
 (12):2315-2329.
 YU W, FANG X N, CHEN X J, et al. Monthly spatio-

temporal distribution of potential habitat of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in the Equator and its relationship with environmental factors [J]. Journal of Fisheries of China, 2022, 46(12): 2315-2329.

- [27] JIANG MS, CHAI F. Physical and biological controls on the latitudinal asymmetry of surface nutrients and pCO₂ in the central and eastern equatorial Pacific [J]. Journal of Geophysical Research: Oceans, 2005, 110 (C6) : C06007.
- [28] 玄文丹,崔国辰,李哲,等.东太平洋赤道海域茎柔鱼 (Dosidicus gigas)小型群体资源分布及其渔场环境特征
 [J].海洋与湖沼, 2022, 53(5): 1234-1241.
 XUAN W D, CUI G C, LI Z, et al. Distribution and environmental dependency of small schools of squid Dosidicus gigas and in the Equator of Eastern Pacific Ocean
 [J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2022, 53(5): 1234-1241.
- [29] ECHEVIN V, PUILLAT I, GRADOS C, et al. Seasonal and mesoscale variability in the Peru upwelling system from in situ data during the years 2000 to 2004 [J]. Gayana (Concepción), 2004, 68(s2): 167-173.
- [30] YU W, YI Q, CHEN X J, et al. Modelling the effects of climate variability on habitat suitability of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, in the Southeast Pacific Ocean off Peru[J]. ICES Journal of Marine Science, 2016, 73(2): 239-249.
- [31] NIGMATULLIN C M, NESIS K N, ARKHIPKIN A I.
 Erratum to "A review of the biology of the jumbo squid Dosidicus gigas (Cephalopoda: Ommastrephidae) ": [Fish. Res. 54 (2001) 9 - 19][J]. Fisheries Research, 2002, 56(2): 221.

[32] 李莉, 吕翔, 张硕, 等.水温变化对秘鲁外海茎柔鱼栖 息地的影响[J].大连海洋大学学报, 2016, 31(6):685-691.

LI L, LYU X, ZHANG S, et al. Impact of changes in water temperature on Habitat of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* off the coast of Peru[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2016, 31(6): 685-691.

- [33] 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.
- [34] CROQUETTE M, ELDIN G, ECHEVIN V. On the contributions of Ekman transport and pumping to the dynamics of coastal upwelling in the South-East Pacific [J]. Gayana (Concepción), 2004, 68(s2): 136-141.
- [35] 冯志萍,余为,陈新军,等.基于不同权重栖息地模型的秘鲁外海茎柔鱼渔场分析[J].上海海洋大学学报,2020,29(6):878-888.
 FENG Z P, YU W, CHEN X J, et al. Analysis of fishing ground of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in the southeast Pacific Ocean off Peru based on weighting-based habitat suitability index model [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2020, 29(6):878-888.
- [36] STEWART J S, FIELD J C, MARKAIDA U, et al. Behavioral ecology of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in relation to oxygen minimum zones[J]. Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography, 2013, 95: 197-208.
- [37] SEIBEL B A. The jumbo squid, *Dosidicus gigas* (Ommastrephidae), living in oxygen minimum zones II :

Blood-oxygen binding [J]. DeepSea Research Part II: Topical Studies In Oceanography, 2013, 95: 139-144.

- [38] WILSON C, ADAMEC D. Correlations between surface chlorophyll and sea surface height in the tropical Pacific during the 1997-1999 El Niño-Southern Oscillation event
 [J]. Journal of Geophysical Research: Oceans, 2001, 106 (C12): 31175-31188.
- [39] 孙强,薛存金,刘敬一,等.全球海洋初级生产力与海洋环境要素时空关联模式挖掘分析[J].海洋环境科学,2020,39(3):340-347,352.
 SUN Q, XUE C J, LIU J Y, et al. Spatiotemporal association patterns between marine net primary production and environmental parameters in a view of data mining[J]. Marine Environmental Science, 2020, 39(3): 340-347, 352.
- [40] 温健, 贡静雯, 李婷, 等. 异常气候条件下秘鲁外海茎
 柔鱼栖息地的时空变动[J]. 海洋学报, 2020, 42(10):
 92-99.

WEN J, GONGJ W, LI T, et al. Spatio-temporal variations in the habitat of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Southeast Pacific Ocean off Peru under anomalous climate conditions [J]. Haiyang Xuebao, 2020, 42 (10): 92-99.

[41] 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.
HUGY, FANGZ, CHENXJ. 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.

Difference of the effects of environmental factors on habitat distribution of *Dosidicus gigas* in different regions in the Eastern Pacific Ocean

CUI Jianan¹, JIN Pengchao¹, YU Wei^{1,2,3,4,5}, CHEN Xinjun^{1,2,3,4,5}

College of Marine Living Resource Sciences and Management, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
 National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China;
 Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China;
 Key Laboratory of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China;
 Scientific Observing and Experimental Station of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China;

Abstract: Jumbo flying squid Dosidicus gigas is widely distributed in the Eastern Pacific Ocean. It has a short-lived life cycle and tends to extremely respond to environmental and climate variability. In order to investigate the difference of the effects of environmental factors on habitat distribution of Dosidicus gigas in different regions in the Eastern Pacific Ocean, the present study developed a habitat distribution model for this squid in summer and autumn in the equator, off Peru and Chile. The fisheries data in the equatorial waters of the Pacific Ocean, the waters off Peru from 2016-2018, and the waters off Chile from 2015-2017 were used and obtained from National distant-water fisheries data center of China. Seven marine environmental factors including Sea surface temperature (SST), Eddy kinetic energy (EKE), Sea surface salinity (SSS), Sea surface height (SSH), Chlorophyll concentration (Chl. a), Mixed layer depth (MLD), and Dissolved oxygen concentration (DO) were considered in this study. The maximum entropy model (MaxEnt) was applied to investigate the distribution of suitable habitat for *Dosidicus gigas* and the differences in the effects of the environmental factors on it were examined in different seasons in different waters. The results showed that the AUC values of the maximum entropy model were higher than 0.8 in different seasons in different areas, and the actual fishing locations coincided with the range of suitable habitats fitted by the model. The distribution of optimal habitats in the three regions was as follows: in the equatorial waters in summer, the optimal habitats were mainly distributed within the ranges of 110° W-120° W, 1° N-3° S; in autumn, the optimal habitats for *Dosidicus gigas* were mainly distributed within the ranges of 97°W-117°W, 1.5°N-1.5°S, and the distribution of suitable habitats was extended to the east from summer to autumn. In summer, the optimal habitats of *Dosidicus gigas* off Peru were mainly located in the range of 75° W-86° W, 15° S-20°S; in autumn, the optimal habitats of *Dosidicus gigas* were mainly located in the range of 75° W-84° W, 15° S- 20° S, with the optimal habitats moving southeastward from summer to autumn. The optimal habitats of *Dosidicus gigas* in summer off Chile were mainly distributed in the range of 73° W-85° W, 20° S-30°S; in autumn, the optimal habitatswere mainly distributed in the range of 75°W-85°W, 20°S-28°S, and the overall suitable habitats moved to the northeast from summer to autumn. Based on the contribution rate of each environmental factor in the habitat model, SSH, Chl. a, SSS and SST were the important environmental factors affecting jumbo flying squid habitat in the equatorial waters; SSH, MLD, DO and SST were the important environmental factors affecting jumbo flying squid habitat in the offshore Peru, and SSH, SST, Chl. a and MLD were the important environmental factors affecting jumbo flying squid habitat in the offshore Chile. Our findings suggested that significant geographical difference was shown in the environmental factors affecting Dosidicus gigas distribution in different regions.

Key words: Eastern Pacific Ocean; *Dosidicus gigas*; habitat modelling; maximum entropy model; environmental impacts