

基于MaxEnt预测入侵种齐氏罗非鱼在中国的适生区

NYIRENDA Kenneth^{1,2,3}, 闫智轶^{1,2,3}, 唐首杰^{1,2,3}, 赵金良^{1,2,3}

(1. 上海海洋大学 农业农村部淡水水产种质资源重点实验室, 上海 201306; 2. 上海海洋大学 水产动物遗传育种中心上海市协同创新中心, 上海 201306; 3. 上海海洋大学 水产科学国家级实验教学示范中心, 上海 201306)

摘要: 齐氏罗非鱼(*Coptodon zillii*)原产于西非、东非、北非及中东的部分地区。基于MaxEnt模型, 结合该入侵物种在中国境内分布坐标及8个环境变量, 预测了当前及未来气候变化情景下其在中国的适宜栖息地变化。结果显示, 模型表现出优良的预测性能(AUC=0.84, TSS=0.6), 识别出4个主要变量: 最冷季度平均温度(Bio11)、年降水量(Bio12)、年温差(Bio7)和海拔高度(Bio20)。齐氏罗非鱼当前和未来适生区主要集中在长江以南大部分省份, 在3种未来气候情景(SSP1、SSP2和SSP5)模式下展现出不同的变化趋势: 在SSP5-8.5情景下适生区显著扩张, 在SSP2-4.5情景下适生区适度增加, 而在SSP1-2.6情景下适生区明显收缩。这表明严格减排(SSP1-2.6)可有效降低该物种的栖息地适宜性。本研究强调了气候政策在管理中国淡水生态系统生物入侵问题上的重要性。

关键词: MaxEnt; 栖息地; 适宜性; 入侵种; 齐氏罗非鱼

中图分类号: Q 948.8; S 932

文献标志码: A

水生入侵物种对水生生态系统的生物多样性构成巨大威胁, 它们一旦在新的水体环境中定居就很难根除^[1]。入侵物种是指在其原生范围以外的环境中生存和繁衍且对新环境带来负面影响的外来物种^[2-3]。据观察, 这些物种在引入的生态系统中的定殖及扩散会导致生态系统功能紊乱和失衡, 这是由于外来物种会在栖息地、食物资源和繁殖区方面与本地物种展开竞争^[4]。齐氏罗非鱼(*Coptodon zillii*)是一种慈鲷科(Cichlidae)鱼类, 原产于北非、中非和中东地区^[5], 它曾被作为水产养殖对象而引入中国^[6], 目前已被列入重点管理外来入侵物种名录^[7]。齐氏罗非鱼最终被归类为入侵物种, 主要是由于该物种的机会性摄食行为和高度的营养可塑性^[8-9], 并对不同的温度 and 水质具有较强的适应性^[10-11]。该物种的极端生存温度范围为6.5至42.5℃, 而其自然生存温度在10.5至36℃之间^[5]。这些特性使得齐氏罗非鱼能够成功入侵中国南方的大多数河流^[12]。

相较于陆生入侵物种, 由于能见度和可及性

的限制因素^[13], 彻底消灭入侵鱼类不切实际。保护水生生态系统生物多样性的主要管理措施是阻止或减缓该物种向未受影响水体的扩散^[14-15]。对于尚未被齐氏罗非鱼入侵的地区而言, 开展早期预警被认为是最有效和最经济的管理策略, 适生性预测是对齐氏罗非鱼早期预警的重要手段, 它能够帮助决策者提前了解该物种可能扩散的区域, 从而采取有效预防措施, 减少该物种对当地生态系统和经济的潜在影响^[16]。适生性预测可以使用生态位模型(也称为物种分布模型)来实现, 该模型将环境变量与物种分布位点关联起来^[17]。生态位模型现已成功应用于生态研究领域, 如生物地理学、宏观生态学和保护生物学等, 可以预测物种当前的潜在分布模式以及这些区域在不同时期或情景下的动态变化^[18]。生态位模型在入侵物种分布预测中应用广泛, 但其核心假设“物种在入侵地仍保持其原生地的气候生态位”近年来受到质疑。有研究表明^[19], 这一保守的拟合逻辑可能导致对入侵物种潜在分布范围

收稿日期: 2025-04-13 修回日期: 2025-09-02

基金项目: 国家重点研发计划(2022YFC2601302)

作者简介: NYIRENDA Kenneth(1995—), 男, 博士研究生, 研究方向为水产养殖。E-mail: ngananiken@gmail.com

通信作者: 赵金良, E-mail: jlzhaol@shou.edu.cn

版权所有 ©《上海海洋大学学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)

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

<http://www.shhydx.com>

的系统性低估,从而影响模型的预测准确性。生态位模型的其他局限性与物种位点和环境变量的选择有关,这最终也会导致无法完整预测入侵范围^[20-21]。因此,在构建模型时,选择合适的环境变量非常重要。本研究通过生态位分析及最大熵模型(MaxEnt)模拟,确定了影响齐氏罗非鱼分布的关键环境因素,并预测了齐氏罗非鱼在中国当前和未来适宜的栖息地。

1 材料与方法

1.1 物种分布

齐氏罗非鱼的地理参考分布数据来自全球生物多样性信息机构网站(GBIF, <http://www.gbif.org/>)。共计 676 个物种分布点,分别位于中国南方各省(广东、海南、广西、云南和福建等)以及中国香港、澳门和台湾地区。使用 ArcMap 中 SDM Toolbox 2.0 版中的“Spatially Rarefy Occurrence Data for SDMs”工具去除重复点。该物种的最终数据集包含 105 个单独的分布点(图 1)。

1.2 环境变量

当前环境变量来自 WorldClim 2.1 版(<https://www.worldclim.org/>),包括 19 个生物气候变量和海拔变量^[11]。19 个生物气候变量包含年趋势(平均气温和平均降水量)、季节趋势(气温范围和降水范围)、极端和限制性环境因素(最冷月份和最热月份的气温、雨季和旱季的降水量)^[22]。所有变量均以 2.5 弧分的空间分辨率获取。使用 ArcMap 中的“裁剪”工具将所有环境变量裁剪并掩膜至研究区范围。使用 Spearman 相关性系数(r)评估变量之间的多重共线性,并排除高度相关($|r| > 0.8$)的变量^[23]以避免过拟合。最终用于模型构建的环境变量共有 8 个,其中包括 7 个气候变量和 1 个海拔变量。

本研究采用空间分辨率为 2.5 弧分的 CMIP6 全球气候模型(GCM)数据集,整合了海拔数据及 7 个生物气候变量,用于模拟两个时期(2021—2040 年和 2041—2060 年)在 3 种排放情景下的未来生境变化。所选用的 HadGEM3-GC31-LL 模型(英国 Hadley 中心第三代地球系统模型低分辨率版本)因其显著的气候敏感性(平衡气候敏感性 ECS=5.5 °C)^[24]而被采用,该特性使其在短期气候预测中较其他低敏感性模型展现出更优的

性能^[25]。模型模拟的 3 种共享社会经济路径(SSP)情景具体表征不同的辐射强迫水平。SSP1-2.6(低排放):2100 年辐射强迫稳定在 2.6 W/m²,对应 CO₂当量浓度约 450×10⁻⁶;SSP2-4.5(中排放):2100 年辐射强迫稳定在 4.5 W/m²,对应 CO₂当量浓度约 650×10⁻⁶;SSP5-8.5(高排放):2100 年辐射强迫达 8.5 W/m²,对应 CO₂当量浓度约 1 370×10⁻⁶^[26]。需特别说明的是,HadGEM3-GC31-LL 作为 CMIP6 核心模型,其大气分量分辨率约 100 km,海洋分量约 25 km,通过改进的云-气溶胶相互作用参数化方案,能更敏感地响应温室气体强迫。模型对东亚季风区的水热耦合过程具有较好的模拟能力,这为本研究评估齐氏罗非鱼适生区对气候变化的响应提供了可靠的数据基础。

1.3 MaxEnt 建模

使用 dismo R 包中的 MaxEnt 3.4.3 版本进行生态位建模^[27]。利用物种存在点和伪不存在点(10 000 个背景点),并结合选定的 8 个当前环境变量及其对应数据进行训练。初始模型运行使用默认参数设置,包括特征组合(Feature combination, FC)和正则化乘数(Regularization multiplier, RM)。

1.4 模型评估与优化

为了评估和优化 MaxEnt 模型,使用了 R 包 ENMeval^[28]。随机选取 75% 的物种分布点用于模型训练,剩余 25% 用于模型测试。通过测试不同的 FC 和 RM 组合来调整模型。特征组合决定了模型的数学过程,包括线性(L)、二次(Q)、铰链(H)、乘积(P)和阈值(T)函数,或这些函数的组合^[29]。RM 是一个参数,用于在拟合训练数据和保持模型复杂性之间取得平衡,以避免过度拟合^[30]。较高的 RM 会产生更复杂的模型,而较小的 RM 会产生更简单的模型,但存在过度拟合的风险^[31]。因此,在评估时需考虑一定范围的参数取值。使用 k 倍交叉验证法($k=10$),通过尝试不同的 RM 取值(0.5、1、2、3、4)和 FC 类别(L、LQ、H、LQH、LQHP 和 LQHPT)组合,对模型设置进行优化。最终预测模型的最优参数根据最低的德尔塔赤池信息准则(delta Akaike information criterion corrected, $\Delta AICc$)确定,其中 $\Delta AICc=0$ 表示最佳拟合^[32-33]。

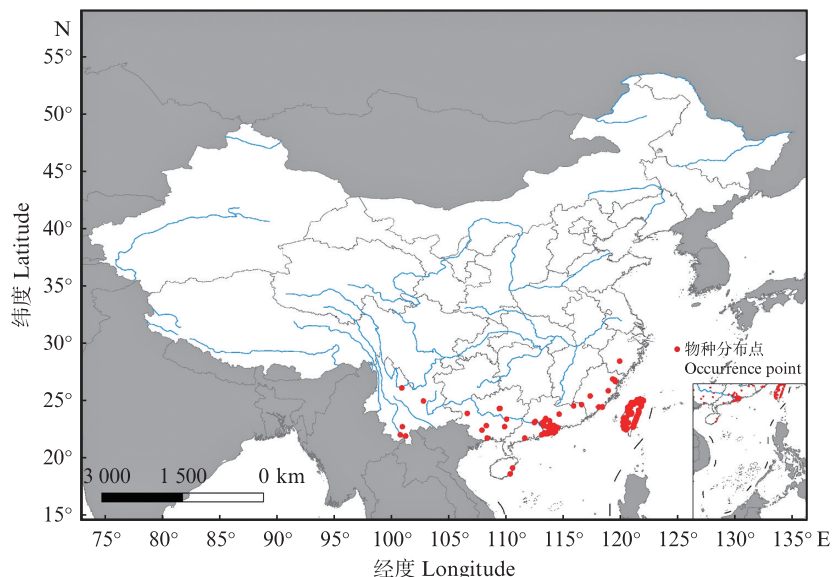


图1 中国齐氏罗非鱼分布点

Fig. 1 Occurrence points of redbelly tilapia in China

采用选定的最优参数运行完整 MaxEnt 模型,以 Complementary Log-Log (Cloglog) 格式生成模型性能指标和物种分布预测结果。为全面评估模型性能,本研究联合采用受试者工作特征曲线下面积(AUC)和真实技能统计量(TSS)作为评价指标^[34]。其中,AUC取值范围为0~1.0,其判别标准具体划分为:0.7~0.8区间表征模型具有中等预测能力,0.8~0.9区间反映模型具有较强的预测性能,而高于0.9则表明模型预测精度达到优秀水平^[35-36]。需特别指出,当AUC值低于0.5时,表明模型无法有效解释物种分布的真实格局,其预测结果应视为无效^[37]。作为补充评估指标,真实技能统计量(TSS)通过综合考量模型的灵敏度与特异性,已成为机器学习类物种分布模型性能评价的首选指标^[38]。该指标取值区间为-1至+1,当TSS值大于0.4时表示模型具有基本可接受的预测能力,而高于0.8则代表模型表现出色。TSS指标的独特优势在于其能有效平衡模型对物种存在与缺失数据的识别能力^[38]。通过这两个指标的协同验证,可全面评估模型在不同预测维度上的表现特征,从而确保模型结果的可靠性。

1.5 模型选择与预测

使用 MaxEnt 模型进行当前和未来的栖息地适宜性预测。采用了限制条件来防止模型的过拟合预测。限制条件将投影数据中的环境变量限制在训练数据中观察到的最小值和最大值之间^[39-40]。这确保了预测结果保持在模型训练条件

范围内,从而提高了结果的生物学合理性。预测生成的地图具有从0到1的连续适宜性值。为了获得更清晰的预测结果,在 ArcMap v10.8 中对地图进行了处理。

1.6 阈值选择和栖息地适宜性

基于 MaxEnt 模型输出的栖息地适宜性结果,采用 Cloglog 概率阈值对连续适宜性得分进行二值化处理(存在/不存在齐氏罗非鱼)。考虑到入侵物种建模的特殊性,阈值选择遵循以下原则:(1)优先控制假阴性误差(即降低遗漏实际潜在适生区的风险);(2)在保证敏感性的前提下保持阈值严谨性以避免过预测问题^[34]。利用 terra R包^[41]对全部时段(当前及未来气候情景)的连续预测结果实施阈值分割,生成二进制适宜性分布图层。基于二值化结果定量评估各情景下齐氏罗非鱼的潜在适生区总面积(km²),以此表征该物种在中国的人侵潜力空间格局。

2 结果

2.1 模型性能与精度

本研究基于最大熵模型(MaxEnt)构建了齐氏罗非鱼的潜在分布预测模型。通过模型参数优化筛选,确定最优参数组合为: $\Delta AICc=0$ 、RM=1、FC=线性与二次项(Linear and Quadratic, LQ)。模型性能评估结果表明:训练集 AUC 平均值为0.84,测试集 AUC 平均值为0.83,均达到良好预测水平;TSS 均值为0.60,该数值既反映了模

型对物种存在/缺失数据的识别能力(灵敏度),又兼顾了预测结果的可靠性(特异性),表明所建模型能够准确识别物种的适宜生境分布格局。AUC 和 TSS 两项指标的评估结果均表明,本研究所构建的 MaxEnt 模型具有稳健的预测性能。

2.2 变量重要性

在中国区域的齐氏罗非鱼生态位模型结果中,各环境变量对模型的贡献率如表 1 所示。最重要的环境变量分别是最冷季度平均气温(Bio 11)、年降水量(Bio 12)、气温年较差(Bio 7)和海拔(Bio 20),贡献率分别为 35.86%、19.89%、17.04% 和 14.66%。这 4 个变量的累计贡献率达 87.45%,表明它们显著提升了模型在训练过程中

的拟合性能。Jackknife 检验的 AUC 结果表明(图 2),当使用单个变量运行模型时,最冷季度平均气温(Bio 11)和气温年较差(Bio 7)的 AUC 更高。温度季节性(Bio 4)单独用于运行模型时也具有更高的 AUC,但同时,当在训练期间省略该变量时,模型的表现更好。等温性(Bio 3)对模型具有较大影响,因为在模型训练期间省略该变量,AUC 值会明显下降。这意味着,尽管整个模型受到最冷季度平均气温(Bio 11)、年降水量(Bio 12)和气温年较差(Bio 7)的显著影响,但等温性(Bio 3)表现出不可被其他变量替代的预测能力,其缺失会导致模型性能下降。

表 1 优化后的 MaxEnt 模型中环境变量的贡献率及排列重要性
Tab. 1 Percentage contribution and permutation importance of environmental variables in the optimized MaxEnt model

变量 Variable	描述 Description	贡献百分比 Percent contribution/%	排列重要性 Permutation importance/%
Bio 11	最冷季度平均温度 Mean temperature of coldest quarter	35.86	30.94
Bio 12	年降水量 Annual precipitation	19.89	1.24
Bio 7	年温差 Temperature annual range	17.04	7.88
Bio 20	海拔高度 Elevation	14.66	11.45
Bio 15	降水量变异系数 Precipitation seasonality	5.91	0.02
Bio 4	温度季节性变化的标准差 Temperature seasonality	4.00	32.19
Bio 3	等温性 Isothermality	1.42	6.79
Bio 1	年均温 Annual mean temperature	1.21	9.50

2.3 模型预测分布

本研究预测了齐氏罗非鱼在当前和未来两种环境条件下的栖息地适宜性。未来预测针对两个时间段的 3 种特定情景进行。通过模型输出的连续适宜性数值(范围 0~1)绘制了当前与未来分布预测图(图 3 和 4)。该连续适宜性数值被划分为 4 个等级:零适宜性(0~0.17),低适宜性(0.17~0.40),中适宜性(0.40~0.60)和高适宜性(0.60~0.90)。预测显示,中国的海南、广西、广东和西藏 4 省区的栖息地对齐氏罗非鱼的分布具有较高的适宜性,高适宜区范围同时涵盖中国香港、澳门和台湾地区。中等适宜性栖息地主要分布于上述 4 个省份,并包含云南和福建的部分区域。低适宜度区域则呈带状环绕高适宜度区域,涉及四川、湖南、江西、湖北、浙江、安徽、重庆、贵州和上海等省市。通过二值化投影方法,本研究量化了当前与未来栖息地适宜性分布在 3 种适宜性区域(如高、中、低适生区)范围内的扩张与收

缩变化。
为计算适宜性预测所覆盖的总面积(km²),本研究采用 10 分位训练存在 Cloglog 阈值(0.23)对连续模型输出结果进行二值化处理。通过该阈值将连续预测值转换为存在-缺失二值数据(1 或 0),进而计算各情景下的总预测分布范围(图 5)。结果显示,SSP1-2.6 情景下两个未来时段(2040 年 1 610 098 km²和 2060 年 1 452 688 km²)的适宜区预测范围为所有情景中最低值,甚至低于当前预测范围(1 694 034 km²)。这表明若未来气候条件遵循 HadGEM3-GC31-LL 全球气候模式的低碳排放情景,齐氏罗非鱼的适宜分布范围将会缩减。SSP2-4.5 情景的预测范围则保持相对稳定,其未来时段(2040 年 1 706 660 km²与 2060 年 1 699 725 km²)与当前范围差异微小。作为未来环境破坏的最劣情景,SSP5-8.5 呈现出从当前(1 737 427 km²)到 2040 年(1 775 354 km²)直至 2060 年的持续扩张趋势。

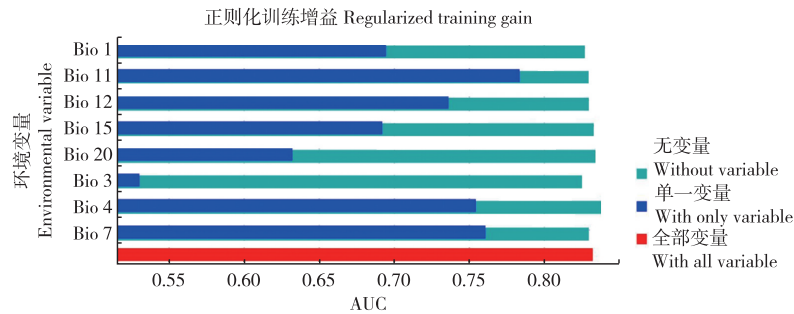


图2 通过Jackknife检验的环境变量AUC值

Fig. 2 AUC for environmental variables by Jackknife test

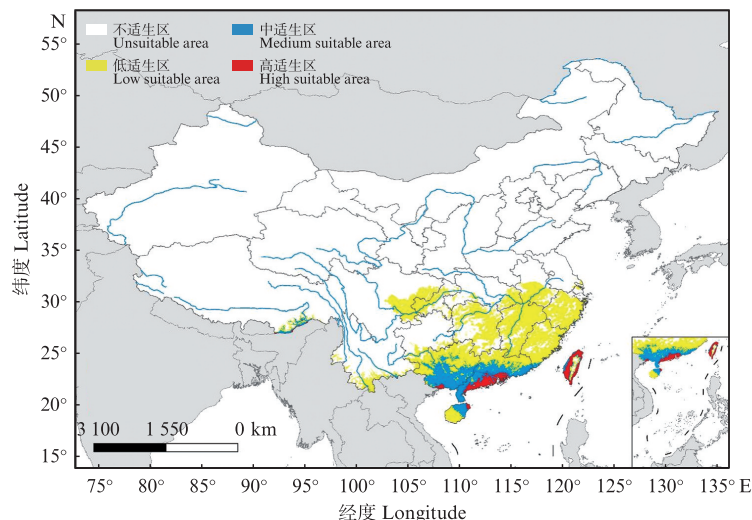


图3 当前气候情景下齐氏罗非鱼栖息地适宜性

Fig. 3 Habitat suitability for the redbelly tilapia under current climatic scenario

2.4 栖息地适宜性

通过对预测分布范围的评估,本研究结合模型响应曲线(图6)分析了关键环境变量与适宜性之间的相互关系。多数响应曲线呈“S”型特征,表明分布区适宜性在环境变量达到特定阈值前变化平缓,一旦超越临界点则发生剧烈转变。例如,最冷季度温度(Bio 11)在超过10 °C时适宜性呈指数增长,而低于此阈值时适宜性为零;年温度变化范围(Bio 7)在12~14 °C区间内适宜性开始上升,超过16 °C后出现指数级增长。年降水量(Bio 12)同样呈现随降水强度增加而适宜性升高的趋势。然而,当环境变量达到理想阈值后,适宜性与其他变量[年均温(Bio 1)、等温性(Bio 3)、温度季节性变动系数(Bio 4)、降水季节性(Bio 15)、最湿季度平均温度(Bio 20)]之间呈现复杂的非线性关系。这些S型响应曲线揭示了齐氏罗非鱼在中国境内的分布存在明显的环境阈值依赖性:当环境条件未超出该物种的最适生态

幅时,其适宜性变化遵循典型的逻辑函数规律。

3 讨论

3.1 模型精度和预测变量重要性

本研究利用 dismo R 包的 MaxEnt 模型对齐氏罗非鱼的潜在分布进行模拟,结果表明该算法在模型优化和构建方面表现优异。模型性能评价指标($\Delta AICc=0$ 、 $AUC=0.83$ 、 $TSS=0.6$)均达到或超过同类研究的精度标准^[35-38]。类似地,RODDER 等^[21]在预测黄肚红耳龟(*Trachemys scripta*)的全球适生区时,MaxEnt 模型的 AUC 值稳定在 0.702 以上,支持其在淡水龟类分布预测中的稳健性。MARR 等^[29]指出, $\Delta AICc$ 接近于 0 表明模型参数优化合理,适用于长期气候变化情景下的物种分布预测。这些研究共同验证了本研究所采用的 MaxEnt 模型在 2025 年、2040 年及 2060 年中国齐氏罗非鱼分布预测中的可靠性,为其入侵风险评估提供了科学依据。

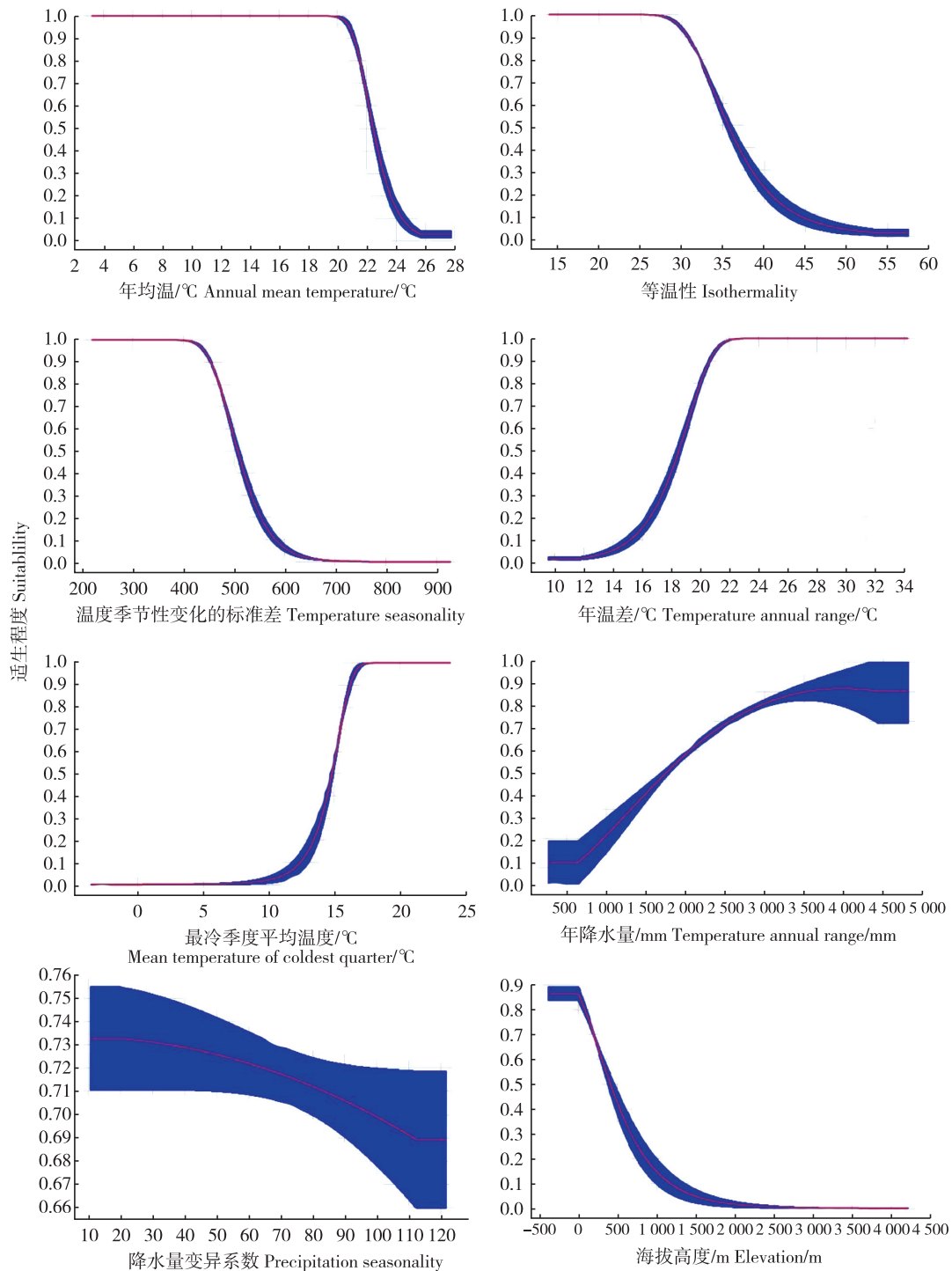


图6 模型训练所用环境变量的响应曲线

Fig. 6 Response curves of environmental variables used in model training

基于 Jackknife 检验的模型变量重要性分析表明,温度和降水变量均对模型的精确拟合具有重要贡献。这些发现与齐氏罗非鱼已知的生态偏好相一致,该物种适宜在温暖、稳定、降水量适中至充沛的气候环境中繁育^[5,42]。然而,最冷季度温度(bio 11)高达35.86%的贡献率表明,中国

南方冬季的低温对其分布格局具有至关重要的限制作用。尽管齐氏罗非鱼原产地的气候条件较为温暖,但该物种表现出显著的低温适应能力,可在低至6.5℃的水温环境中存活^[12,43]。这可以解释该物种能够在潜在竞争对手无法忍受的环境条件下扩散到其他生态位。同时推断,中

国南方冬季的低温环境有助于齐氏罗非鱼的扩散,因其主要入侵竞争对手尼罗罗非鱼在 15 °C 以下水域中的种群丰度通常显著降低^[11]。尼罗罗非鱼体型较大,不耐低温,主要在低纬度地区水温较高的河流中定居,在那里它们比齐氏罗非鱼更具竞争力^[11]。然而,齐氏罗非鱼的种群丰度同时受到高纬度与高海拔地区极端低温的制约,这些区域在最冷季度会完全丧失适宜性。基于置换重要性的评估显示(30.94%),最冷季度温度(Bio 11)对该物种的分布边界具有显著影响^[30]。通过分析 Bio 11 的响应曲线(图 6)发现,温度与分布关系存在约 9~10 °C 的生态阈值:当温度低于 9 °C 时生态位适宜性为零,超过该阈值后适宜性呈指数级上升。

中国南部的年降雨量介于 1 400 至 2 400 mm 之间^[44],这一水文特征对齐氏罗非鱼的分布产生正向促进作用。年降水量(Bio 12)的响应曲线(图 6)呈现明显的正向趋势,表明适宜性随降水量的增加而提升。另一方面,栖息地适宜性随海拔梯度上升呈现显著降低趋势。这种空间分异格局主要由三方面生态因子共同驱动:温度梯度变化导致的热力限制、栖息地破碎化形成的景观阻隔效应,以及水文条件的空间异质性。具体而言,西部高海拔省份由于年均温较低,其大部分区域均不满足该物种的生存需求,这一分布特征进一步印证了该物种具有典型的热带-亚热带生态适应特性。此外,山地地形的物理阻隔作用显著限制了种群的扩散能力,导致其分布范围难以向高海拔区域扩展。此外,齐氏罗非鱼喜欢地势较低、洪泛区多、河流流速较低的地区^[45]。这可能是预测其分布范围向中国东部扩展的主要原因。

气温年较差(Bio 7)的贡献率较高(17%),表明齐氏罗非鱼分布对季节性极端温度具有敏感性。这与该鱼类的生物学需求及最冷季度温度(Bio11)响应曲线(图 6)结果一致:当温度低于临界热最小值(CTMin)6.5 °C 时^[46],生境适宜性降为零。海拔因子(贡献率 14.66%)通过热力条件间接影响齐氏罗非鱼分布格局。其中,最冷月温度(Bio11)与温度年较差(Bio7)部分解释了海拔的间接效应。变量重要性分析显示,齐氏罗非鱼在中国南方的分布主要受 3 个关键因子调控:首要限制因子为冬季低温胁迫(Bio11),迫使其选

择次适宜生态位并形成竞争排斥;次要影响因子依次为年降水量(Bio12)表征的水资源可获得性、温度年较差(Bio7)指示的环境波动性,以及通过热力梯度间接作用的海拔因子。

3.2 分布预测与适宜性范围

基于 8 个环境变量的生态位模型分析结果显示,齐氏罗非鱼在中国的潜在适生区可划分为高度适宜、中等适宜、低适宜及不适宜 4 个等级。模型预测表明,在各类气候情景下,高度适宜区均与其现有分布范围吻合,主要分布于中国海南、广西、广东 3 省及西藏自治区,以及中国香港、澳门和台湾地区的河流与水库系统。文献数据证实^[11,47],该物种已在 4 省区的西江、北江、东江等 8 大流域建立种群。中等适宜区还延伸至云南、福建等省份,长江干流及其主要支流流域亦具备种群发展的生境潜力。未来气候情景模拟显示,除 2060 年 SSP1-2.6 情景外,四川至湖北、安徽至上海河段在所有情景下均呈现最低适宜性。不同排放情景下的适生区动态存在显著差异:SSP5-8.5(高排放)情景下适生区扩张最为显著,其次为 SSP2-4.5(中等排放),而当前气候情景与 SSP1-2.6(低排放)分别呈现适度收缩趋势。这种梯度变化与温室气体浓度导致的增温效应直接相关——SSP5-8.5 情景下持续的碳排放将促进研究区热资源积累^[48-49],而 SSP1-2.6 情景中严格的减排政策则导致 2060 年适生区显著萎缩,甚至出现温度条件低于当前水平的逆转现象。值得注意的是,当前情景与 SSP2-4.5 的适生面积相近,反映了后者假设的环境保护措施对气候变暖的缓冲作用。

4 结论

本研究采用 MaxEnt 模型,预测了中国齐氏罗非鱼在当前和未来(2025—2060 年)气候情景下的分布模式。冬季极端温度(Bio11)和年降水量(Bio12)是主要的环境决定因素。齐氏罗非鱼的高适生区主要分布在海南、广西和广东的珠江流域、藏南等区域;中等适生区主要分布在云南、福建和长江流域部分地区;长江上游地区则被确定为边缘栖息地。高排放情景(SSP5-8.5)下,栖息地扩张最为显著;中排放情景(SSP2-4.5)下,栖息地扩张幅度适中;而低排放情景(SSP1-2.6)下,栖息地范围将缩小。本研究揭示了气候变量与

入侵物种扩散之间的关键关系,强调了中国南方淡水生态系统在气候变化背景下实施适应性管理策略的紧迫性,以应对物种分布格局变迁引发的潜在生态风险和渔业管理挑战。研究结果为制定有针对性的生物多样性保护措施和科学管控水生入侵物种的政策决策提供了宝贵见解。

作者声明本文无利益冲突。

参考文献:

- [1] LOCKWOOD J L, HOOPEs M F, MARCHETTI M P. Invasion ecology [M]. Malden: Blackwell Publishing, 2007.
- [2] DAVIES K F, CAVENDER-BARES J, DEACON N. Native communities determine the identity of exotic invaders even at scales at which communities are unsaturated [J]. Diversity and Distributions, 2011, 17 (1): 35-42.
- [3] HOUDE A L S, WILSON C C, NEFF B D. Competitive interactions among multiple nonnative Salmonids and two populations of Atlantic salmon [J]. Ecology of Freshwater Fish, 2015, 24(1): 44-55.
- [4] MACK R N, SIMBERLOFF D, MARK LONSDALE W, et al. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control [J]. Ecological Applications, 2000, 10(3): 689-710.
- [5] PHILIPPART J C, RUWET J C. Ecology and distribution of tilapias [M]//PULLIN R S V, LOWE-MCCONNELL R H. The Biology and Culture of Tilapias. Manila: International Center for Living Aquatic Resources Management, 1982: 15-59.
- [6] XIONG W, GUO C B, GOZLAN R E, et al. Tilapia introduction in China: Economic boom in aquaculture versus ecological threats to ecosystems [J]. Reviews in Aquaculture, 2023, 15(1): 179-197.
- [7] XIANG T, DONG X H, SHI L, et al. Species range shifts of notorious invasive fish species in China under global changes: Insights and implications for management [J]. Journal of Environmental Management, 2023, 347: 119197.
- [8] AGBABIKA L. Food and feeding habits of *Tilapia zillii* (Pisces: Cichlidae) in river Otamiri south-eastern Nigeria [J]. Bioscience Discovery, 2012, 3(2): 146-148.
- [9] NEGASSA A, PRABU PC. Abundance, food habits and breeding season of exotic *Tilapia zillii* and native *Oreochromis niloticus* L. fish species in Lake Ziway, Ethiopia [J]. Maejo International Journal of Science and Technology, 2008, 2(2): 345-360.
- [10] SHECHONGE A, NGATUNGA B P, BRADBEEER S J, et al. Widespread colonisation of Tanzanian catchments by introduced *Oreochromis tilapia* fishes: the legacy from decades of deliberate introduction [J]. Hydrobiologia, 2019, 832(1): 235-253.
- [11] GU D E, YU F D, XU M, et al. Temperature effects on the distribution of two invasive tilapia species (*Tilapia zillii* and *Oreochromis niloticus*) in the rivers of South China [J]. Journal of Freshwater Ecology, 2018, 33(1): 511-524.
- [12] 何耀升, 林小涛, 孙军, 等. 东江外来齐氏罗非鱼个体繁殖力初步研究 [J]. 生态科学, 2013, 32(1): 57-62.
- [12] HE Y S, LIN X T, SUN J, et al. Study of individual fecundity of *Tilapia zillii* in the Dongjiang River [J]. Ecological Science, 2013, 32(1): 57-62.
- [13] LOWE S, BROWNE M, BOUDJELAS S, et al. 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database [J]. Invasive Species Specialists Group, 2000, 12: 1-12.
- [14] ESSL F, LATOMBE G, LENZNER B, et al. The convention on biological diversity (CBD) 's post-2020 target on invasive alien species - what should it include and how should it be monitored? [J]. NeoBiota, 2020, 62: 99-121.
- [15] MCGEOCH M A, GENOVESI P, BELLINGHAM P J, et al. Prioritizing species, pathways, and sites to achieve conservation targets for biological invasion [J]. Biological Invasions, 2016, 18(2): 299-314.
- [16] VALENCIA-RODRÍGUEZ D, JIMÉNEZ-SEGURA L, ROGÉLIZ C A, et al. Ecological niche modeling as an effective tool to predict the distribution of freshwater organisms: The case of the sabaleta *Brycon henni* (Eigenmann, 1913) [J]. PLoS ONE, 2021, 16 (3) : e0247876.
- [17] 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.
- [18] DENG X Q, XU D P, LIAO W K, et al. Predicting the distributions of *Scleroderma guani* (Hymenoptera: Bethyridae) under climate change in China [J]. Ecology and Evolution, 2022, 12(10): e9410.
- [19] WIENS J J. Commentary on Losos (2008) : niche conservatism déjà vu [J]. Ecology Letters, 2008, 11 (10): 1004-1005.
- [20] PETERSON A T, NAKAZAWA Y. Environmental data sets matter in ecological niche modelling: An example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri* [J]. Global Ecology and Biogeography, 2008, 17(1): 135-144.
- [21] RÖDDER D, SCHMIDTLEIN S, VEITH M, et al. Alien invasive slider turtle in unpredicted habitat: A matter of niche shift or of predictors studied? [J]. PLoS ONE, 2009, 4(11): e7843.
- [22] FICK S E, HIJMANS R J. WorldClim 2: New 1-km

- spatial resolution climate surfaces for global land areas [J]. *International Journal of Climatology*, 2017, 37 (12): 4302-4315.
- [23] SHCHEGLOVITOVA M, ANDERSON R P. Estimating optimal complexity for ecological niche models: A jackknife approach for species with small sample sizes [J]. *Ecological Modelling*, 2013, 269: 9-17.
- [24] GREGORY J M, INGRAM W J, PALMER M A, et al. A new method for diagnosing radiative forcing and climate sensitivity [J]. *Geophysical Research Letters*, 2004, 31(3): L03205.
- [25] WILLIAMS K D, HEWITT A J, BODAS-SALCEDO A. Use of short-range forecasts to evaluate fast physics processes relevant for climate sensitivity [J]. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 2020, 12 (4) : e2019MS001986.
- [26] GAO Y, FU J S, DRAKE J B, et al. The impact of emission and climate change on ozone in the United States under representative concentration pathways (RCPs). *Atmospheric Chemistry and Physics*, 2013, 13 (18) : 9607-9621.
- [27] PSHEGUSOV R, CHADAEVA V. Modelling the nesting-habitat of threatened vulture species in the caucasus: An ecosystem approach to formalising environmental factors in species distribution models[J]. *Avian Research*, 2023, 14: 100131.
- [28] KASS J M, MUSCARELLA R, GALANTE P J, et al. ENMeval 2.0: Redesigned for customizable and reproducible modeling of species' niches and distributions [J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2021, 12 (9) : 1602-1608.
- [29] MARR S M, PATOKA J, ZWORYKIN D D. Estimating the potential distribution range of the invasive South American suckermouth armoured catfishes *Pterygoplichthys* spp. in the Indo - Burma biodiversity hotspot using MaxEnt[J]. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 2024, 34(5): e4173.
- [30] HASTIE T, TIBSHIRANI R, FRIEDMAN J. The elements of statistical learning: Data mining, inference, and prediction[M]. 2nd ed. New York: Springer, 2009.
- [31] COBOS M E, PETERSON A T, BARVE N, et al. Kuenm: An R package for detailed development of ecological niche models using Maxent[J]. *PeerJ*, 2019, 7: e6281.
- [32] AKAIKE H A new look at the statistical model identification [J]. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 1974, 19(6): 716-723.
- [33] BURNHAM K P, ANDERSON D R. Multimodel inference: Understanding AIC and BIC in model selection [J]. *Sociological Methods & Research*, 2004, 33 (2) : 261-304.
- [34] LIU C R, WHITE M, NEWEL L G. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data [J]. *Journal of Biogeography*, 2013, 40 (4) : 778-789.
- [35] KAMILAR J M, BLANCO M B, MULDOON K M. Ecological niche modeling of mouse lemurs (*Microcebus* spp.) and its implications for their species diversity and biogeography[M]. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 2016.
- [36] PHILLIPS S J, DUDIK M. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation[J]. *Ecography*, 2008, 31(2): 161-175.
- [37] WARREN D L, GLOR R E, TURELLI M. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution[J]. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 2008, 62 (11): 2868-2883.
- [38] ALLOUCHE O, TSOAR A, KADMON R. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, Kappa and the True Skill Statistic (TSS) [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2006, 43(6): 1223-1232.
- [39] ELITH J, KEARNEY M, PHILLIPS S J. The art of modelling range-shifting species[J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2010, 1(4): 330-342.
- [40] MEROW C, SMITH M J, SILANDER JR J A. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter[J]. *Ecography*, 2013, 36(10): 1058-1069.
- [41] MAXWELL A E, FARHADPOUR S, DAS S, et al. geodl: An R package for geospatial deep learning semantic segmentation using torch and terra[J]. *PLOS ONE*, 2025, 19(12): e0315127.
- [42] CANONICO G C, ARTHINGTON A, MCCRARY J K, et al. The effects of introduced tilapias on native biodiversity [J]. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 2005, 15(5): 463-483.
- [43] HAUSER W J. Temperature requirements of *Tilapia zillii* [J]. *California Fish Game*, 1977, 63: 232-233.
- [44] GEMMER M, FISCHER T, JIANG T, et al. Trends in Precipitation Extremes in the Zhujiang River Basin, South China[J]. *Journal of Climate*, 2011, 24(3): 750-761.
- [45] ZENGEYA T A, ROBERTSON M P, BOOTH A J, et al. Ecological niche modeling of the invasive potential of Nile tilapia *Oreochromis niloticus* in African river systems: concerns and implications for the conservation of indigenous congenics [J]. *Biological Invasions*, 2013, 15(7): 1507-1521.
- [46] SONG G L, LIU R, CHEN S X, et al. Comparative transcriptomic and epigenomic analyses to identify the cold resistance-associated genes and disclose the

- regulatory mechanisms in tilapias [J]. *Aquaculture*, 2024, 587: 740858.
- [47] GU D E, JIA T, WEI H, et al. Biotic resistance to fish invasions in southern China: Evidence from biomass, habitat, and fertility limitation [J]. *Ecological Applications*, 2023, 33(8): e2819.
- [48] RIAHI K, VAN VUUREN D P, KRIEGLER E. The shared socioeconomic pathways and their energy, land use, and greenhouse gas emissions implications: an overview [J]. *Global Environmental Change*, 2017, 42: 153-168.
- [49] TEBALDI C, DEBEIRE K, EYRING V, et al. Climate model projections from the scenario model intercomparison project (ScenarioMIP) of CMIP6 [J]. *Earth System Dynamics*, 2021, 12 (1): 253-293.

MaxEnt-based prediction of suitable habitats for the invasive redbelly tilapia in China

NYIRENDA Kenneth^{1,2,3}, YAN Zhiyi^{1,2,3}, TANG Shoujie^{1,2,3}, ZHAO Jinliang^{1,2,3}

(1. Key Laboratory of Freshwater Aquatic Genetic Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. Shanghai Collaborative Innovation for Aquatic Animal Genetics and Breeding, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 3. National Demonstration Center for Experimental Fisheries Science Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: The study presented an MaxEnt-based assessment of current and future habitat suitability for invasive redbelly tilapia (*Coptodon zillii*) in China under changing climatic conditions. This freshwater species, native to West, East, and North Africa and parts of the Middle East, was modeled using occurrence records and eight environmental variables. The results showed that the final model demonstrated strong predictive performance (AUC=0.84, TSS=0.6), identifying four dominant variables [mean temperature of coldest quarter (Bio11), annual precipitation (Bio12), temperature annual range (Bio7) and elevation]. Suitable habitats for both current and future environment were concentrated in southern provinces of China. Under three future climate scenarios (SSP1, SSP2, SSP5), divergent trends were revealed: substantial habitat expansion under SSP5-8.5, moderate habitat increase under SSP2-4.5, and marked habitat contraction under SSP1-2.6. These findings align with global climate model projections, demonstrating that stringent emission controls (SSP1-2.6) can significantly reduce invasive habitat suitability. The study highlights climate policy as a potential tool for managing aquatic invasions in China's freshwater ecosystems.

Key words: MaxEnt; habitat; suitability; invasive species; redbelly tilapia