

基于 MaxEnt 和 GARP 的阿蒙森海域南极磷虾 (*EUPHAUSIA SUPERBA*) 的分布区预测*

刘璐璐 赵亮 蔺诗颖 冯建龙

(天津科技大学 海洋与环境学院 天津 300457)

摘要 南极磷虾是南大洋生态系统的关键物种, 在南极碳汇过程中起到重要作用, 近年来受到越来越多的关注。针对位于南大洋太平洋扇区的阿蒙森海域, 运用最大熵模型(maximum entropy modeling, MaxEnt)和预设规则的遗传算法(genetic algorithm for rule-set production, GARP)两种生态位模型, 基于已采集的南极磷虾分布点的数据, 对其在阿蒙森海域的潜在分布区进行了预测和分析, 并采用受试者工作特征曲线(receiver operating characteristic curve, ROC)下的面积(area under curve, AUC)和真实技巧统计法(true skill statistic, TSS)对模型结果进行评估。结果表明: MaxEnt 模型中的高适生区刻画细致, GARP 模型预测的高适生区分布范围更广。为克服单个模型的不确定性得到更佳结果, 将两个模型的预测结果进行集合。集合后的结果模拟精度显著提高(AUC 为 0.946, TSS 为 0.78), 达到了极好的预测效果。磷虾的高适生区集中分布在 65°~73°S, 占总面积的 6.2%, 中适生区占总面积的 5.7%。海冰、平均海平面气压最小值和纬向流速最大值是 MaxEnt 中贡献最高的 3 个变量, 3 个变量贡献达 81.3%。相较于 MaxEnt 模型, GARP 模型中各个变量遗漏误差相对较平均。研究表明, 集合的结果能够提高物种分布预测的准确性, 阿蒙森海域南极磷虾的分布预测结果可以为磷虾保护、利用提供科学参考。

关键词 南极磷虾; 最大熵模型(maximum entropy modeling, MaxEnt); 预设规则的遗传算法(genetic algorithm for rule-set production, GARP); 阿蒙森海域

中图分类号 P735 doi: 10.11693/hyhz20201100320

南极磷虾(*Euphausia superba*), 属甲壳类浮游动物(王荣等, 1995; 孙松等, 2009), 是目前地球上资源量最大的单种生物资源之一(黄洪亮等, 2004), 一般生活在冰山及大陆架附近(Nicol, 2006; Atkinson *et al.*, 2008)。作为南大洋生态系统的关键物种, 南极磷虾也是多种掠食者的主要食物来源, 如企鹅、鲸鱼和乌贼等。同时, 南极磷虾通过摄食、排泄等过程在南极碳汇过程中起到重要作用(Cavan *et al.*, 2019)。近年来磷虾由于其巨大的生物量以及在南极生态系统中的特殊地位而受到越来越多的关注(黄洪亮等, 2004)。南极海洋生物资源养护委员会(Commission for the

Conservation of Antarctic Marine Living Resources, CCAMLR)于 21 世纪初制定了南极磷虾的捕捞配额限制(黄洪亮等, 2004), 因为大范围的过度捕捞磷虾, 会影响到水域鲸类、企鹅以及其他高营养级生物的生存。

南极磷虾在南大洋中广泛存在, 王荣等(1995)指出, 南大洋中约 52% 的海域中分布着南极磷虾。Atkinson 等(2008)认为, 南极磷虾主要位于 50°S 以南水域, 呈环南极的分布形态。南极磷虾密度存在明显空间差异, 但大部分研究一致认为密集区常出现在陆架边缘、冰架边缘和岛屿周围(Nicol, 2006; Atkinson

* 青岛海洋科学与技术试点国家实验室山东省专项经费, 2022QNLMO30002-1 号; 国家海洋局极地考察办公室项目(南极海域对气候变化的影响和响应), RFSOCC2020-2022-No.18 号。刘璐璐, 硕士研究生, E-mail: liululu@mail.tust.edu.cn

通信作者: 冯建龙, 副研究员, E-mail: fj1181988@tust.edu.cn

收稿日期: 2022-07-29, 收修改稿日期: 2022-11-24

et al., 2008)。磷虾数据库(a database of Antarctic krill and salp densities in the Southern Ocean, KRILLBASE) 1926~2016 年的数据显示大西洋区域($0^{\circ}\sim 90^{\circ}\text{W}$)包含了全球近四分之三的磷虾种群(Atkinson *et al.*, 2008)。研究区域阿蒙森海位于南大洋太平洋扇区(图 1a), 其东面紧邻罗斯海保护区, 西面有威德尔海。阿蒙森海东起瑟斯顿岛(Thurston, 98°W , $71^{\circ}21'\text{S}$), 西至赛普尔岛(Cape Dart, 126°W , 73°S)(秦昕等, 2019), 包含了几个由南极西部冰盖供给的冰架(Biddle *et al.*, 2019), 其

中松岛冰川和斯韦茨冰川是南极西部变化最快的冰川之一(Lhermitte *et al.*, 2020)。海冰在大气与海洋的相互作用中起着重要的作用, 包括热量、淡水和动量的交换(Wang *et al.*, 2020)。阿蒙森海是南极地区近几十年来受气候变化最显著的区域之一, 同时阿蒙森海冰间湖也是南极初级生产最高的区域。南极磷虾是南极生态系统的基石, 了解南极磷虾分布特征对于阿蒙森海生态系统保护以及资源合理利用具有重要意义。

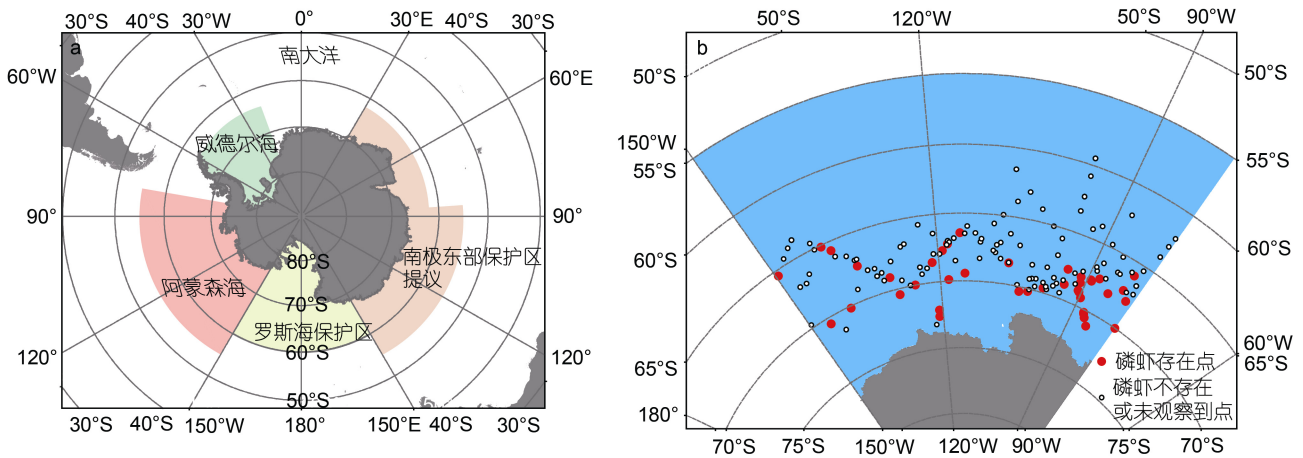


图 1 阿蒙森海在南极的位置(a)和阿蒙森海南极磷虾的分布点(b)

Fig.1 Location of the Amundsen Sea at the South Pole (a) and the distribution of Antarctic krill in the Amundsen Sea (b)

多项研究结果表明物种分布与各环境因子关系密切, 例如有研究指出在南大西洋夏季磷虾的区域数量与前一个冬天的海冰范围呈正相关(Loeb *et al.*, 1997; Brierley *et al.*, 1999; Hewitt *et al.*, 2003); 在各种浮游植物中, 硅藻被认为是磷虾的重要食物来源, 可以通过检测叶绿素 *a* 的浓度, 以评估食物环境(Meyer *et al.*, 1983; González, 1992); 也有研究表明, 在南极大陆周边的一些地区磷虾数量的变化与环流有关(Mackintosh, 1972; Amos, 1984)。基于物种分布和环境因子之间的关系, 近年来物种分布模型被广泛应用于物种分布模拟研究。物种分布模型的理论基础是生态位理论, 其原理是利用物种的分布信息和相关环境变量进行关联, 推算物种的生态需求, 然后将这种关系投射至不同的空间和时间来预测物种的实际分布和潜在分布(Peterson *et al.*, 2011)。根据生态位的概念, 研究人员开发了不同的物种分布模型, 例如, 生物气候分析系统(bioclimate analysis and prediction system, BIOCLIM)、最大熵模型(maximum entropy modeling, MaxEnt)、预设规则的遗传算法(genetic algorithm for rule-set production, GARP)、域模型(the

domain model, DOMAIN)、栖息地分析(habitat)等。目前物种分布模型被广泛应用于外来物种入侵、物种适生区预测、气候变化对物种影响、关键物种检测和预测等领域(冷文芳等, 2007; Larson *et al.*, 2012; 翟天庆等, 2012; Qin *et al.*, 2021; Lin *et al.*, 2022)。研究表明不同的物种分布模型在模拟不同物种时的模拟精度存在明显差异。相较于 BIOCLIM、广义线性模型、分类及回归树模型等, MaxEnt 和 GARP 模型在仅有物种点分布数据时得到的结果更加准确(Hijmans *et al.*, 2006; Phillips *et al.*, 2008; Clements, 2013)。MaxEnt 模型是通过计算物种分布的最大熵的可能值来预测物种的潜在适生区, 其优势在于当物种分布点较少时仍然具有非常高的精确度(Padalia *et al.*, 2014; 郭燕青等, 2019; Meng *et al.*, 2021)。GARP 是利用预设规则的遗传算法, 使用物种的已知分布数据和环境数据模拟物种的基本生态需求, 并通过叠加分析, 揭示生物多样性和物种的潜在分布(Stockwell, 1999)。GARP 的优势在于它对变量所属总体的统计分布没有严格要求, 且模型中集成了多类规则能够提高其模拟能力(许仲林等, 2015)。

近年来也有一些研究利用物种分布模型分析磷虾适生区分布和变化,刘俊超等(2021)分别基于随机森林模型(random forest, RF)和广义可加模型(generalized additive model, GAM)模型在南设得兰群岛和象岛周围海域研究得出南极磷虾适宜栖息于较浅海域且在不同海域对水温的适宜性不同,且 RF 模型拟合效果比 GAM 模型更优。Lin 等(2022)利用 MaxEnt 模型预测了未来气候变化情景下宇航员海南极磷虾适生区变化趋势,发现随着海表面温度的升高,南极磷虾适生区有向极和减小的趋势。陈洵子等(2022)通过 12 种算法的集成模型表明南极磷虾适宜栖息地主要位于布兰斯菲尔德海峡区域的中部,其认为通过集成模型对南极磷虾栖息地的预测有助于南极磷虾资源的养护,探究南极磷虾的最佳渔场和未来可能成为重要渔区的空间。近年来有一些研究对不同的模型结果进行集合,利用集合结果预测物种分布,发现集合预测结果能减少不确定性,优于单一模型的结果(Poulos *et al*, 2012; Su *et al*, 2021)。本研究基于南大洋南极 KRILLBASE 1926~2016 年的磷虾分布数据和海洋、大气再分析数据,同时采用 MaxEnt 和 GARP 两种生态位模型进行模拟,识别影响南极磷虾分布贡献率最大的环境因子,比较不同集合方案,选择最优结果,给出磷虾适生区分布,为阿蒙森海南极磷虾的开发和保护提供参考。

1 数据与方法

1.1 数据来源

南极磷虾分布数据来源于南大洋南极磷虾数据库(KRILLBASE) (<https://apex.nerc-bas.ac.uk/f?p=168:1:0::NO:::>)1926~2016 年的数据(Atkinson *et al*, 2017)。其中的磷虾数据样本点由来自美国、英国、挪威等 10 个国家的调查项目于 1926~2016 年期间收集汇编得到。结合阿蒙森海域地理位置,将统计区域定在 150°~80°W, 80°~55°S 海域。另外为了避免空间自相关影响模型结果的精度,随机去除两点之间距离小于 0.1°的一个点(Milchev, 2009; Zhang *et al*, 2019)。经过对有记录的南极磷虾进行定位、筛选和统计后,得到阿蒙森海域 40 个南极磷虾的分布点(图 1b)。

海洋环境变量数据来源于全球海洋再分析模拟(the Global Ocean Reanalysis Simulation, GLORYS2v4) (<http://marine.copernicus.eu/service-portfolio/>), 包括 8 个物理变量, 9 个生态变量(表 1)。物理变量主要是非生物环境因素, 包括海洋水文动力等环境因子; 生态变量

则主要包括浮游植物等与生物相关的环境因子。其中海冰持续时间指数表示每个分辨率单元中被海冰覆盖的总时间的比例。大气环境变量数据来自欧洲中期天气预报中心(European Centre for Medium-Range Weather Forecasts, ECMWF)对 1950 年 1 月至今全球气候的第五代大气再分析数据集(the fifth generation ECMWF atmospheric reanalysis of the global climate, ERA5)

表 1 来自 GLORVS2v4 和 ERA5 的物理、生态和大气变量

Tab.1 Physical, ecological, and atmospheric variables from GLORVS2v4 and ERA5

分类	变量名称	单位
物理变量	温度	K
	盐度	
	纬向海流速度	m/s
	经向海流速度	m/s
	海表面高度	m
	混合层深度	m
	海底位温	K
生态变量	海冰持续时间指数	
	总叶绿素	µg/L
	硝酸盐	mmol/m ³
	磷酸盐	mmol/m ³
	溶解硅酸盐	mmol/m ³
	溶解氧	mg/L
	浮游植物初级生产	g/(m ² d)
	溶解铁	mmol/m ³
	表面二氧化碳分压	Pa
	浮游植物总量	mmol/m ³
大气变量	2 m 露点温度	K
	2 m 温度	K
	10 m 风的纬向分量	m/s
	10 m 风的经向分量	m/s
	地面向下的紫外线辐射	J/m ²
	蒸发量	m
	平均海平面气压	Pa
	平均波方向	(°)
	平均波周期	s
	地表潜热通量	J/m ²
	地面太阳净辐射	J/m ²
	地面净热辐射	J/m ²
海表面压强	Pa	
地表感热通量	J/m ²	
地面向下太阳辐射	J/m ²	
	总云量	
	总降水量	m

(<https://www.ecmwf.int/en/forecasts/datasets/reanalysis-datasets/era5>), 包含 17 个大气变量(表 1), 大气变量分辨率为 $0.25^{\circ} \times 0.25^{\circ}$ (杨文杰等, 2014)。由于磷虾分布数据集中在 1, 2, 3, 11 和 12 月, 因此海洋环境变量和大气变量也采用 1993~2015 年间相同月份时间段的数据。模型中输入变量包括各个变量的平均值, 以及各个变量的最大值的平均值和最小值的平均值。采用 ArcGIS 10.4 将环境变量转换成 MaxEnt 和 GARP 软件所要求的 asc 格式。

1.2 生态位模型及参数设置

1.2.1 MaxEnt 模型

采用 MaxEnt Version 3.4.1 进行预测。将磷虾分布点数据和环境变量数据导入软件中, 随机测试数据集设置为 25%; 正则化乘数为 1.1; 采用最大的环境背景点为 10 000, 即将采集环境图层 10 000 个数据点用于模拟; 重复运行次数为 10 次; 设置软件运行参数中的迭代次数为 500 次; 收敛极限为 10^{-5} (张超等, 2016); 同时勾选“Create response curves”、“Make picture of predictions”和“Do jackknife to measure variable importance”, 其他参数默认; 建立预测模型。首次将所有环境变量放入模型中运算, 然后去除贡献率小于 1% 的变量。为了模型准确性去掉相关性特别高的变量, 对两两变量进行相关性分析, 若相关系数 $> |0.8|$ (Yang *et al.*, 2013), 则保留贡献大的变量。经过多次调试, 得到比较合适的模型运算结果。最终选择海冰持续时间指数、海平面气压最小值 (the minimum value of sea level pressure, P_{SL-min})、纬向海流速度最大值 (the maximum value of eastward velocity, U_{max})、浮游植物总量 (total phytoplankton, P_T)、波方向最小值 (the minimum value of wave direction, V_{WD-min})、平均波方向 (mean wave direction, D_{MW})、混合层深度 (density ocean mixed layer thickness, T_{ML})、磷酸盐最小值 (the minimum value of phosphate, V_{P-min})、总降水量最大值 (the maximum value of total precipitation, V_{TP-max}) 这 9 个环境变量进行磷虾适生区预测。对预测结果进行分类: 0.6 以上为高适宜生境, 指栖息地环境非常适合物种生存; 0.4~0.6 为中适宜生境, 指栖息地环境比较适合物种生存; 0.2~0.4 为低适宜生境, 指栖息地环境不能长时间的支持物种生存; 0.2 以下为不适宜生境, 指栖息地环境无法满足物种生存 (Yang *et al.*, 2013)。利用 ArcGIS 的转换工具 (Conversion Tools) 将软件输出的 ASCII 编码文件转化为栅格 (RASTER) 格式, 然后进行重分类, 得到南极磷虾在阿蒙森海域的潜在分布图。

1.2.2 GARP 模型

用 Desktop Garp v 1.1.6 进行 GARP 模型的运算。将 40 个南极磷虾分布点中的 80% 作为训练数据集, 剩余 20% 作为测试数据集。创建模型时迭代次数为 100 次, 最大迭代次数为 1 000 次, 收敛极限为 0.01 (Anderson *et al.*, 2003)。将 MaxEnt 模型初次筛选后的 15 个变量放入 GARP 中计算。首次将 15 个环境变量均参与进行 100 次迭代计算, 再取 100 个模型的遗漏误差 [Omission (ext)] 的算术平均值作为基础遗漏误差。再接着用刀切法 (Jackknife test) 逐次省略一个环境变量, 分别运行 50 次, 即每 14 个变量为一个组合进行运算, 得到每组遗漏误差的平均值, 作为该组缺失某特定变量后的遗漏误差。最后将遗漏误差与基础遗漏误差对比。若去掉某个变量, 其整体遗漏误差小于 (大于) 基础遗漏误差的 95%, 则表明变量对模拟结果影响不显著 (显著), 可去掉 (保留) (王瑞, 2006)。

最终由 11 个变量参与运算 (表 2), 设置好软件参数 (与前面保持一致), 运行 800 次。这 11 个变量有些在 MaxEnt 中也被采用。按照 3 个原则筛选出 100 个最优图层: (1) Omission (int) 不为 0 的舍去; (2) Omission (ext) 大于 0.05 的舍去; (3) Commission 的值中等或中等偏上为好 (张超等, 2016)。然后将 100 个图层导入 ArcGIS 中, 利用栅格计算器将所有的图层属性相加, 形成属性值为 0 到 100 的叠加图层。每个栅格的数值

表 2 GARP 模型中环境变量的筛选
Tab.2 Filtering of the environment variables in GARP model

环境变量	遗漏误差 /%	GARP 是否采用	MaxEnt 是否采用
浮游植物总量	25.00	+	+
平均波方向	24.00	+	+
地面向下的紫外线辐射的最小值	23.25	+	-
平均波方向的最小值	23.00	+	+
磷酸盐的最小值	22.25	+	+
平均波方向的最大值	22.00	+	-
10 m 处风的纬向分量	22.00	+	-
10 m 处风的经向分量的最小值	22.00	+	-
纬向海流速度的最大值	21.50	+	+
蒸发量	21.00	+	-
混合层深度的最大值	20.25	+	-
总降水量的最大值	19.50	-	+
海冰持续时间指数	19.00	-	+
平均海平面气压的最小值	17.25	-	+
混合层深度	16.50	-	+

代表了物种在该位置预测为存在的模型数量，即某个位置重叠值越大，说明物种分布的概率越高。将属性中的重叠值除以 100 得到的 0 到 1 之间的数，用此作为每个栅格上的物种适生指数(张超等, 2016)。同样地，将 0.2 以下划分为非适生区；0.2~0.4 为低适生区；0.4~0.6 为中适生区；0.6 以上为高适生区，然后得到 GARP 模型计算出的阿蒙森海南极磷虾的潜在分布图。

1.2.3 MaxEnt-GARP 集合 将 MaxEnt 输出结果的适生区分布的 asc 文件与 GARP 的叠加图层得到的适生区分布文件进行对比，并按照不同的比例赋予两个结果一定的权重进行集合，分别以 MaxEnt 输出结果占 0.1，GARP 输出结果占 0.9；然后 MaxEnt 输出结果占 0.2，GARP 输出结果占 0.8，以此类推。分别计算受试者工作特征曲线(receiver operating characteristic curve, ROC)下的面积(area under curve, AUC)，以集合结果的 AUC 值最大为最佳结果，作为集合预测结果。AUC 值因其独立于阈值并且评价结果直观成为生态位模型应用中最流行的评价方法之一(Elith *et al*, 2006)。

1.3 模型检验

模型的预测性能采用 ROC 下的面积 AUC 和真实技巧统计法(true skill statistic, TSS)进行检验。ROC 曲线是以假阳性率(1-特异度)为横坐标，以真阳性率即灵敏度为纵坐标绘制而成(王运生等, 2007)。曲线下的面积可以在 0~1 之间，AUC 的值大于 0.9 时判定模型性能为优秀，在 0.8~0.9 时模型性能良好，0.7~0.8

为一般，0.6 以下为不及格(Swets, 1988)，值越大说明模型预测分布区更接近物种实际分布区。TSS 也是常用的评价模型准确度的方法之一，并且 Allouche 等(2006)研究表明 TSS 在很大程度上不受物种发生概率的影响。TSS 的评估标准为：0.85~1：极好；0.7~0.85：很好；0.55~0.7：好；0.40~0.55：一般；<0.40：失败(高蓓等, 2017)。

2 结果与分析

2.1 南极磷虾在阿蒙森海的分布区分析

MaxEnt 模型建立的阿蒙森海南极磷虾种群分布模型 AUC 值达到 0.893 (训练数据的 AUC 为 0.925)，TSS 值为 0.61 (表 3)，表现良好(图 2)。其结果表明，南极磷虾的高适宜生境主要位于 65°~72°S 之间，占阿

表 3 三种模型精度评价指标
Tab.3 The accuracy evaluation indexes of three models

模型名称	AUC	TSS
MaxEnt	0.893	0.610
GARP	0.882	0.650
MaxEnt-GARP	0.946	0.780

注：MaxEnt (maximum entropy modeling):最大熵模型；GARP (genetic algorithm for rule-set production):预设规则的遗传算法；MaxEnt-GARP (maximum entropy modeling-genetic algorithm for rule and set production): 最大熵模型与预设规则的遗传算法二者模型集合；AUC (area under curve): 受试者工作特征曲线(receiver operating characteristic curve, ROC)下的面积；TSS (true skill statistic): 真实技巧统计法

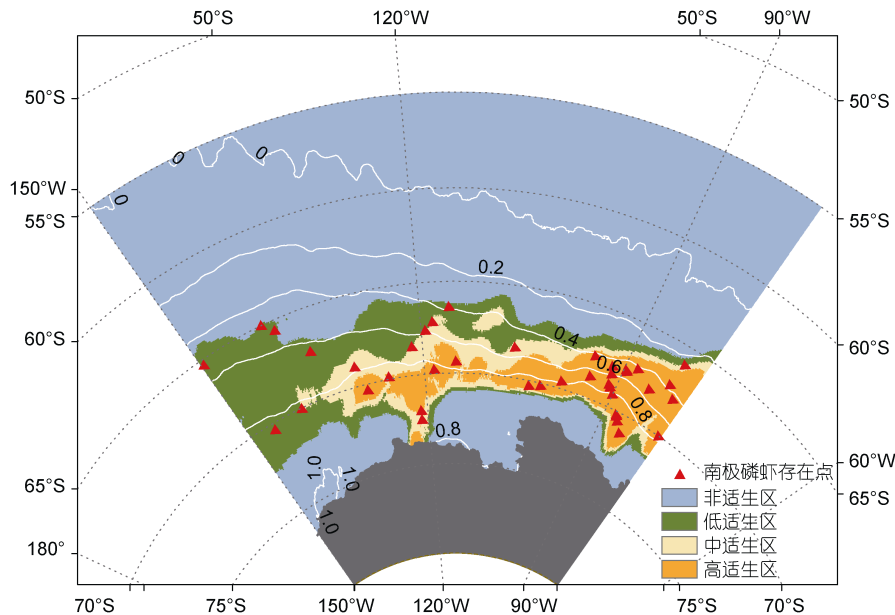


图 2 MaxEnt 模型中南极磷虾在阿蒙森海域的适宜性分布
Fig.2 Suitability distribution of Antarctic krill in the Amundsen Sea from MaxEnt
注：白色线为海冰持续时间指数等值线

蒙森海总面积的 5.3%。中等适宜生境多位于高适宜生境的边缘地区, 并将其包围。在阿蒙森海的中部和西部也有两个单独的小部分区域, 其占阿蒙森海面积的 4.0%。低适宜生境占总面积的 8.9%, 主要分布在中适宜生境的边缘, 大多集中在 65°S 以南的阿蒙森海西部区域。而非适宜生境占总面积的 81.8%, 主要分布在海岸线附近, 以及 55°~64°S 之间。

GARP 模型建立的阿蒙森海南极磷虾种群分布

模型 AUC 值达到 0.882, TSS 值为 0.65 (表 3), 表现良好(图 3)。结果表明高适宜生境范围较广主要位于 63°~75°S 之间, 占阿蒙森海总面积的 22.1%。中等适宜生境紧邻高适宜生境分布, 大多在 65°S 附近, 其占阿蒙森海面积的 1.3%。低适宜生境同样也约占总面积的 1.3%, 主要分布在中适宜生境的边缘, 同样多在 65°S 附近。而非适宜生境占总面积的 75.4%, 主要分布在海岸线附近, 以及 55°~64°S 之间。

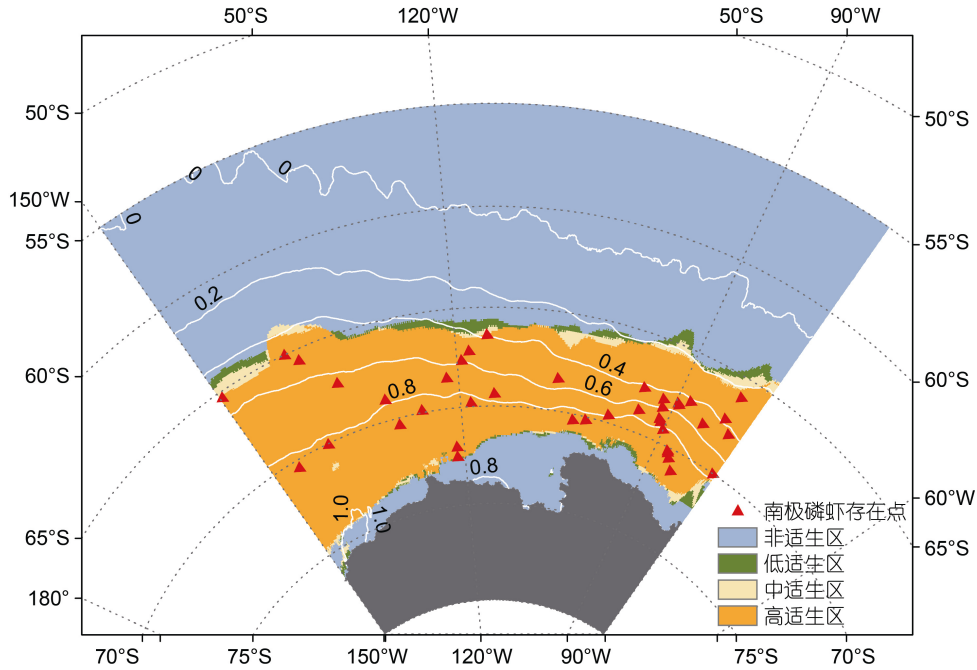


图 3 GARP 模型中南极磷虾在阿蒙森海域的适宜性分布
 Fig.3 Suitability distribution of Antarctic krill in the Amundsen Sea from GARP
 注: 白色线为海冰持续时间指数等值线

两种模型的预测结果差异明显, 其中 MaxEnt 模型预测区域较小, 但在局部细节上更加分明; 而 GARP 模型预测面积更大, 尤其是高适宜生境范围明显大于 MaxEnt。GRAP 预测的高适生区域连续性较好, 覆盖了大面积; 两者 AUC 值均小于 0.9, TSS 值均小于 0.7 (表 3), 预测结果准确性有进一步提高的可能。因此采用 MaxEnt 与 GARP 模型集合的方式预测南极磷虾在阿蒙森海域的分布区域, 当按照 MaxEnt 模型输出结果占 90%, GARP 模型输出结果占 10% 方式叠加时, AUC 达到最大值 0.946, 此时 TSS 值为 0.78, 说明模型性能较优秀。此模型结果表明整体分布与 MaxEnt 模型预测结果较相似(图 4)。相较于 MaxEnt 模型结果, 高适宜生境占阿蒙森海总面积增加了 0.9%, 为 6.2%; 中适宜生境增加了 1.7%, 为 5.7%; 低适宜生境变化不大为 8.6%; 而非适宜生境占总面

积的 79.5% (图 5)。

2.2 南极磷虾的分布区与环境变量的关系

MaxEnt 模型中各变量对建模的重要度如图 6 所示, 结果显示: 影响南极磷虾分布的最主要因子是海冰持续时间指数, 其贡献率最大, 为 55.4%; 其次为 P_{SL-min} , 其贡献率接近 20% (19.1%); 再次是 U_{max} , 其贡献率小于 10% (6.8%)。贡献率占比靠前的前三个变量总计占比达到 81.3%。其他变量对模型的贡献率均小于 6%。刀切法测试下的变量重要度表明当浮游植物总量单独使用时包含最多的信息。当忽略某个变量时, 减少增益最大的环境变量是海冰持续时间指数, 因此它似乎包含最多其他变量中所没有的信息。

由于在模型中贡献率靠前的三个变量占比较大, 所以选取了三个变量的响应曲线进行分析。响应曲线是表示发生概率与环境变量的关系(图 7)。结果表明,

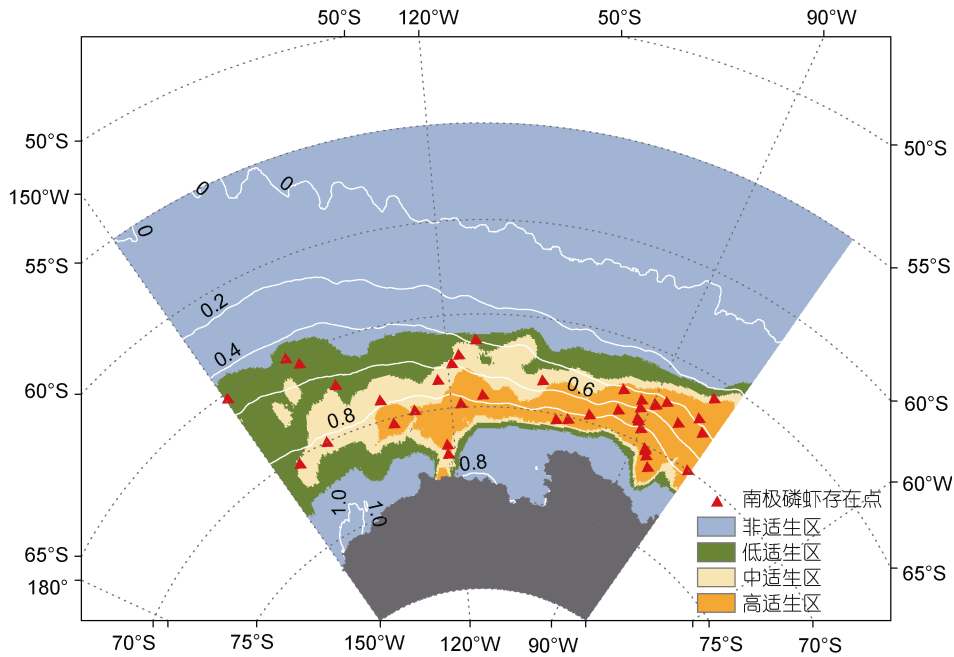


图 4 MaxEnt-GARP 模型中南极磷虾在阿蒙森海域的适宜性分布

Fig.4 Suitability distribution of Antarctic krill in the Amundsen Sea from MaxEnt-GARP

注: 白色线为海冰持续时间指数等值线

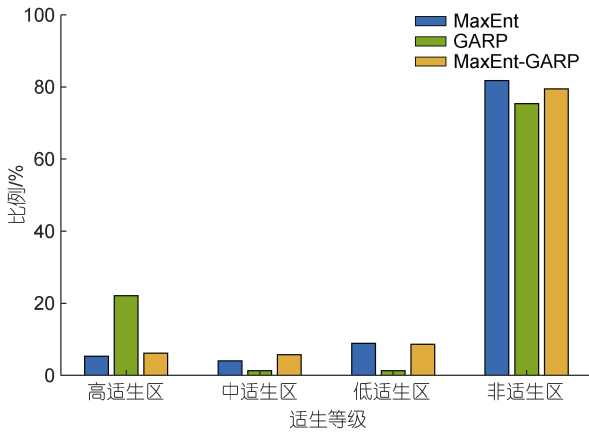


图 5 三种模型中不同等级适生境的面积

Fig.5 The ratio of suitable habitat for different grades in the three models

注: MaxEnt (maximum entropy modeling):最大熵模型; GARP (genetic algorithm for rule-set production):预设规则的遗传算法; MaxEnt-GARP (maximum entropy modeling-genetic algorithm for rule and set production): 最大熵模型与预设规则的遗传算法二者模型集合

随着海冰持续时间指数的增大, 发生概率先增大后减小。磷虾最大发生概率为 0.92, 最优范围为 0.41~0.93 (发生概率大于 0.60), 这和图 2 结果也是一致的。 P_{SL-min} 在 $9.72 \times 10^4 \sim 9.74 \times 10^4$ Pa 磷虾出现概率最大, 无限接近 1; 在 9.74×10^4 Pa 之后开始下降, 在 9.85×10^4 Pa 附近概率接近 0。高适生区范围内 P_{SL-min}

的区间为 $9.72 \times 10^4 \sim 9.75 \times 10^4$ Pa, 总体上磷虾的存在概率会随着压强的增大而减小。对于纬 U_{max} , 磷虾出现的概率随着 U_{max} 先增大后减小, 最大概率出现在 0.04, 磷虾存在最佳范围内 U_{max} 为 0.02~0.10 m/s, 当其值增大到 0.3 m/s 以上时, 磷虾出现概率接近 0。

为了深入研究环境变量对南极磷虾分布的影响, 以 MaxEnt 模型中贡献最大的环境因子, 即海冰持续时间指数和平均海平面气压的最小值为坐标绘制散点图(图 8)。磷虾高适生区的值基本都处于海冰持续时间指数和 P_{SL-min} 这两个变量的最适范围内; 中适生区的值也大多处于海冰持续时间指数的最适范围内, 但有一半面积的 P_{SL-min} 高于此变量的最适范围; 低适生区同样也大多在海冰持续时间指数的最适范围, 但海平面气压最小值明显高于高、中适生区的值。

刀切法的检验结果表明 15 个环境变量中有 4 个变量的缺失不能引起整体误差显著增大, 所以剔除, 剩余变量均参与了最终运算(表 2)。其中 P_1 对磷虾的潜在分布影响最大, 其次为 D_{MW} , 再其次为地表向下的紫外线辐射(the minimum value of downward UV radiation at the surface, R_{min})。与 MaxEnt 前 3 个变量贡献达 81.3%不同, GARP 遗漏误差相对较平均, 11 个变量均超过 20%。因此无法通过 GARP 模型得到影响最显著的变量。

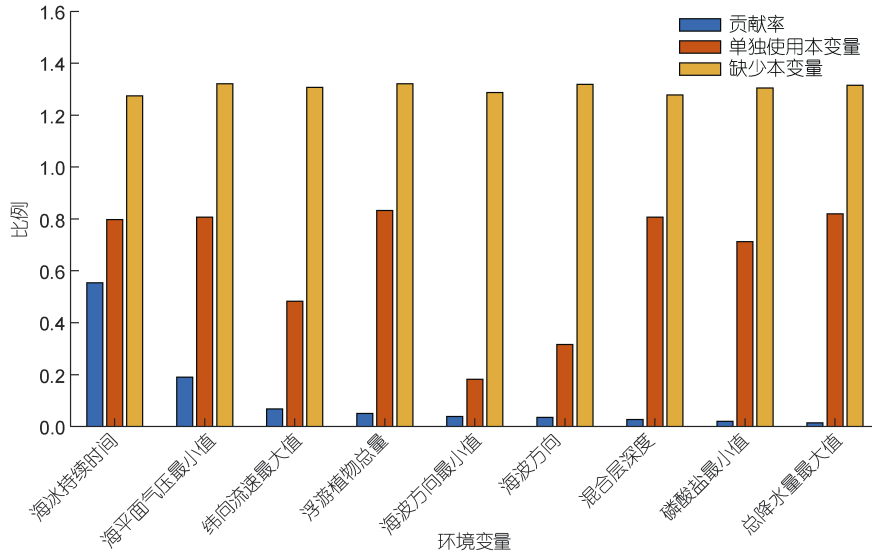


图 6 MaxEnt 中环境变量的重要度和刀切法检验

Fig.6 The importance of environmental variable in the MaxEnt and the jackknife test

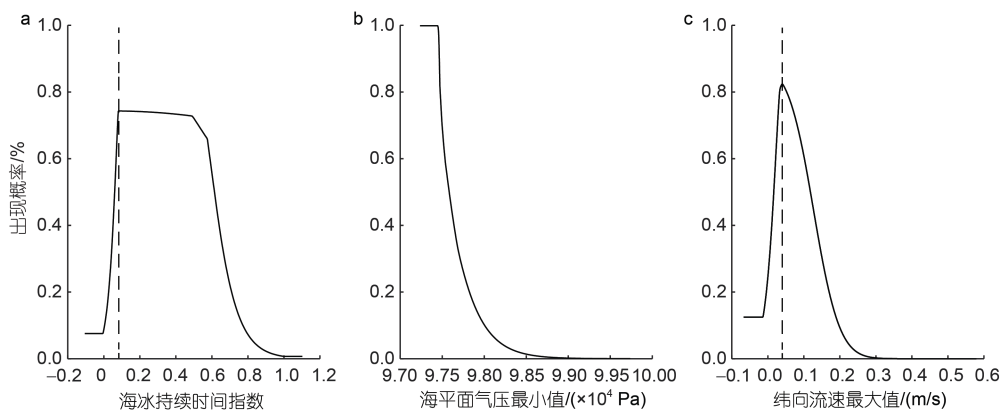


图 7 磷虾存在概率和海冰持续时间指数、海平面气压的最小值以及纬向海流速度的最大值的响应曲线

Fig.7 The responses curves between the probability of krill and the value of sea ice persistence index, the minimum value of sea level pressure, and the maximum value of eastward velocity

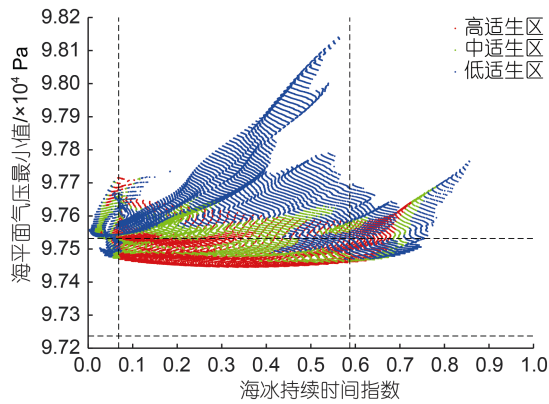


图 8 海冰持续时间指数-平均海平面气压的最小值散点图

Fig.8 The scatter diagram of sea ice persistence index and the minimum value of mean sea level pressure

注: 虚线分别为在海冰持续时间指数和海平面气压的最小值的虚线范围内, 磷虾存在概率较高(存在概率大于 0.6)

3 讨论

本研究基于 MaxEnt 和 GARP 生态位模型以及南极磷虾观测数据, 结合 ArcGIS 预测了阿蒙森海南极磷虾的潜在适宜分布区, 分析了南极磷虾在不同区域的适宜分布程度。结果对于未来南极生物资源的保护以及可持续发展具有重要意义。在本文中, 我们只考虑了磷虾出现点数据, 因为一方面, Gormley 等 (2011) 发现仅利用物种实际分布数据驱动 MaxEnt 模型得到的入侵物种的分布结果和利用分布—缺失数据得到的结果非常接近; 另一方面, Guillera-Arroita 等 (2014) 指出利用分布—缺失数据时, MaxEnt 模型结果容易存在过拟合的问题。

已有研究表明在南大洋海域中, 影响南极磷虾

渔场形成的环境因子主要包括: 海流、锋面、海冰、表温、叶绿素等(李莹春, 2012)。在本文中 MaxEnt 模型中影响南极磷虾分布的主要环境因子是海冰持续时间指数、海平面气压的最小值和纬向海流速度的最大值。这和前人相关研究相符合。海冰可以为正在越冬的磷虾成体和幼体提供很好的饵料环境(Brierley *et al.*, 2002)。而当春夏季时, 部分海冰融化, 海冰中的微量元素(尤其是 Fe)释放到海洋当中, 导致浮游植物在稳定的上层水体中暴发, 从而为磷虾生长提供更充足的食物(Brierley *et al.*, 2002)。海冰也可以为磷虾躲避捕食者和保护自身提供重要帮助。李灵智等(2015)发现海冰时空分布与磷虾资源量变化存在显著的相关关系。由图 2 可知, 南极磷虾的高、中适生区域的海冰持续时间指数主要在 0.4~0.8 之间。近年来由于全球变暖的影响, 研究指出部分海域南极磷虾个体数量锐减的主要原因是南极海冰的大幅度减少(Atkinson *et al.*, 2004; 杨文杰等, 2014)。所以海冰在南极磷虾生存环境中起着至关重要的作用。整个阿蒙森海域的海平面气压的最小值由西北部到东南方向呈递减趋势(图 9), 到沿岸附近其值又略高。气压系统会影响夏季西风带和极地东风强弱, 风场变化会影响相应水域, 从而影响南极磷虾的漂移。Naganobu 等(1999)通过比对 1982~1998 年里约热内卢加莱戈斯(Rio Gallegos)和埃斯佩兰萨(Esperanza)两地每个季度的海平面气压差, 发现夏季气压差高的年份西风更强, 与磷虾的高生物量相吻合。Siegel(1988)也研究发现成年磷虾在夏季迁移到近海水域, 其分布会受到西风漂移的影响; 而到秋季时磷虾从近海迁移到大陆架水域, 其分布受到冬季东风的影响, 更强的东风会将南极磷虾带到更偏南。可见海平面气压会影响风场变化, 进而影响南极磷虾的分布。由于南极磷虾游动能力较弱, 介于游动和浮游之间(李莹春, 2012), 同时海流影响磷虾种群的扩散, 所以其资源分布受海流影响较大(Atkinson *et al.*, 2008)。由图 9 可知, 阿蒙森海域的纬向海流速度最大值由低纬度向高纬度逐渐减小, 在陆架区域南极磷虾高适生区域流速最大值较同纬度其他区域大。Atkinson 等(2008)研究发现南极磷虾种群的分布与主要的海流分布整体上是一致的。如南极磷虾被南极环极洋流锋的南部边界从外大陆架带走, 就形成从南极半岛地区向下游延伸的羽流, 穿过斯科舍海, 向南乔治亚岛延伸(Marr,

1962)。速度大的海流将磷虾幼体运输到高营养区的概率也就更大, 可以提高磷虾的成活率(Ichii *et al.*, 1998)。另外有研究表明南设得兰群岛周围具有近岸带沿陆架断口带涡流的慢流和锋面带剪切流的水循环, 可以延长磷虾的停留时间(Ichii *et al.*, 1998)。这与本文的数据南极磷虾存在最佳范围内 U_{max} 为 0.02~0.10 m/s 相符合。同时锋面带的硅藻数量都有所增加, 改善了磷虾的摄食条件, 也使得磷虾大量聚集(Ichii *et al.*, 1998)。

在 GARP 模型中, 对磷虾分布影响贡献较大的环境因子是 P_t 、 D_{MW} 以及 R_{min} 。由环境变量统计分析可知浮游植物总量在沿岸地区最高, 基本均大于 4 mmol/m³, 而南极磷虾中、高适生区的浮游植物总量平均值分别为 2.53 和 2.61 mmol/m³。南极磷虾主要以水中的浮游植物(硅藻等)为食, 研究中通常以水中叶绿素含量来代表海水中浮游植物的数量。Marrari 等通过 1997~2004 年南极半岛 12~3 月份的叶绿素 *a* 浓度的分布和磷虾分布结果, 发现在南半球夏季, 磷虾分布同叶绿素分布高度相关(Marrari *et al.*, 2008)。实际上, 南极磷虾在中等叶绿素浓度下通常有更高的丰度, 太低和过高的叶绿素水平都不适合(Atkinson *et al.*, 2008; 阮超, 2017)。磷虾游动能力较弱, 所以海浪方向也导致磷虾倾向于集中在适宜环境的某一区域, 尤其是对于游动能力较弱的幼体。从 1993~2015 年的环境变量统计可知, GARP 模型中阿蒙森海南极磷虾中、高适生区域地表向下的紫外线辐射的最小值要显著低于非适生区的值。研究表明紫外辐射会通过生理效应、行为反应、初级生产力变化和食物网结果的变化影响磷虾的分布和丰度(Newman *et al.*, 2000, 2003; McBride *et al.*, 2014)。一方面, 地表向下的紫外线辐射量越小, 则海表面吸收的热量越小, 影响水温和海冰的变化, 同时通过浮游植物等进入生态系统的能量也更少; 另一方面, 实验表明, 紫外线辐射量的增加, 会对海洋中浮游植物的光合作用产生抑制(Jarman *et al.*, 1999), 且磷虾尤其会受到紫外线 B 辐射的波及而受到 DNA 的损伤(Newman *et al.*, 1999), 导致生态系统结构发生变化。磷虾是受紫外线辐射影响较显著的物种, 紫外辐射在南极水域的影响可达到 10 m (Newman *et al.*, 1999)。虽然建模方式的不同会导致 MaxEnt 和 GARP 得到的主要环境因子存在差别, 但是前人的研究表明这些因子均会对磷虾分布产生影响, 因此我们得到的结果可信。

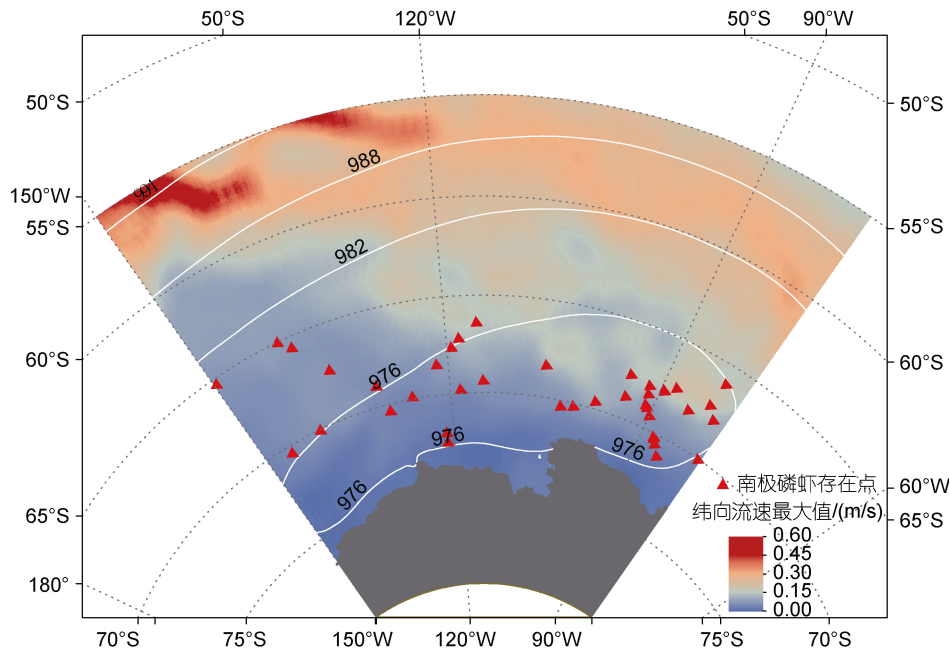


图9 阿蒙森海域 1993~2015 年 1 月、2 月、3 月、11 月和 12 月纬向海流速度最大值的平均值分布

Fig.9 Average of the maximum value of eastward velocity in January, February, March, November and December from 1993 to 2015 in the Amundsen Sea

注: 白色线为相同时间段的海平面气压最小值的等值线(单位: hPa)

通过 MaxEnt 和 GARP 模型结果进行集合, 得到了比较精准的预测模型。两个模型在单独预测时结果偏差较大, 其原因在于 MaxEnt 模型侧重于排除模拟中的存在误差(commission error), 即尽可能排除过高估计, 避免将实际的不存在分布区预测为存在分布区; 而 GARP 模型侧重于排除模拟中的遗漏误差(omission error), 即尽可能排除过低估计, 避免将物种的实际存在分布区预测为不存在的分布(Peterson *et al*, 2007; 朱耿平等, 2017)。这也能解释 GARP 模型预测的磷虾高适宜区比 MaxEnt 面积明显要大。模型结果集合的方法提供了一个更加合理的模型建模方案。这和前人相关研究结果是一致的, 单一模型算法不能在所有情况下都得到最优结果, 但是每个结果都能提供一些有效信息, 集合的结果能够提高物种分布预测的准确性(Grenouillet *et al*, 2011; 朱妮, 2019)。

结合两个模型得出的重要环境变量可知, 南极磷虾的分布与海冰持续时间指数、浮游植物总量以及海浪的大小、方向密切相关, 并且两个模型中都采用的环境变量为浮游植物总量、海浪方向、磷酸盐的最小值以及纬向海流速度的最大值(表 2), 即影响南极磷虾分布最重要的还是物理和生态因子, 这与南大洋生态学家的主流观点认为南极磷虾在很大程度上受其物理环境的支配(Hofmann *et al*, 2004)相符合。由

MaxEnt-GARP 模型可知, 南极磷虾的高适生区主要集中在 65°~73°S, 在阿蒙森海域东南区域。

4 总结

南极磷虾是南极生态系统的基石, 认识南极磷虾分布特征对于南极生态环境保护以及资源合理利用具有重要意义。本文利用 MaxEnt 和 GARP 两种物种分布模型, 基于磷虾分布数据和历史再分析数据, 研究了南极磷虾在阿蒙森海的潜在适宜性分布区以及相关环境变量对其分布的影响。结果显示 MaxEnt 和 GARP 模型的 AUC 值分别为 0.893 和 0.882, TSS 值分别为 0.61 和 0.65, 两个模型得到的适生区范围存在明显差异, MaxEnt 模型中的高适生区范围更小更细致, 而 GARP 模型预测的高适生区分布更连续范围更广。进一步利用 MaxEnt-GARP 模型结果集合的方式预测出了南极磷虾潜在分布区, 集合预报结果精度显著提高, AUC 值达到了 0.946, TSS 值也提升至 0.78。磷虾的高适宜分布区主要集中在 65°~73°S, 占阿蒙森海面积的 6.2%; 中适生区主要围绕在高适生区周围, 占总面积的 5.7%。其中, MaxEnt 模型中其贡献率较大的环境因子是海冰持续时间指数、 P_{SL-min} 和 U_{max} , 3 个变量的贡献率总计达到 81.3%。而参与 GARP 模型图层叠加运算的 11 个变量遗漏误差数值

比较接近, 无法通过 GARP 模型得到影响最显著的变量。通过两个模型结果集合的方式弥补了单个模型的不足, 得到了较优的预测结果。模型中贡献率较大环境因子均与前人研究的影响南极磷虾分布的环境因子相符, 提高了结果的可信性。

本文通过分析南极磷虾的分布与相关环境因子的关系, 为阿蒙森海域南极磷虾的资源保护提供科学的理论依据, 尤其是可针对磷虾的高、中适生区制定相关保护和利用策略。但是本研究所用数据均来自南极地区夏季的数据, 而随着季节变化, 南极磷虾的分布会沿着大陆架的延伸做来回的迁徙, 而冬季采样又确实很困难, 所以无法得知磷虾在冬季的分布情况以及相关影响因子, 需要进一步的研究。

参 考 文 献

- 王运生, 谢丙炎, 万方浩, 等, 2007. ROC 曲线分析在评价入侵物种分布模型中的应用[J]. 生物多样性, 15(4): 365-372.
- 王荣, 孙松, 1995. 南极磷虾渔业现状与展望[J]. 海洋科学(4): 28-32.
- 王瑞, 2006. 我国严重威胁性外来入侵植物入侵与扩散历史过程重建及其潜在分布区的预测[D]. 北京: 中国科学院研究生院(植物研究所).
- 朱妮, 2019. 基于组合物种分布模型(Ensemble Model)的厚朴适宜生境分布模拟[J]. 四川农业大学学报, 37(4): 481-489.
- 朱耿平, 范靖宇, 王梦琳, 等, 2017. ROC 曲线形状在生态位模型评价中的重要性——以美国白蛾为例[J]. 生物安全学报, 26(3): 184-190.
- 刘俊超, 贾明秀, 冯卫东, 等, 2021. 基于 RF 和 GAM 模型的反南极磷虾资源分布与环境因子关系研究[J]. 中国海洋大学学报, 51(8): 20-29.
- 许仲林, 彭焕华, 彭守璋, 2015. 物种分布模型的发展及评价方法[J]. 生态学报, 35(2): 557-567.
- 阮超, 2017. 南极磷虾渔场时空分布规律及其影响因子的研究[D]. 上海: 上海海洋大学.
- 孙松, 刘永芹, 2009. 南极磷虾与南大洋生态系统[J]. 自然杂志, 31(2): 88-90, 104.
- 李灵智, 黄洪亮, 屈泰春, 等, 2015. 南极普里兹湾南极大磷虾资源时空分布与海洋环境要素的相关性[J]. 中国水产科学, 22(3): 488-500.
- 李莹春, 2012. 环境因子对南极半岛北部南极磷虾渔场时空分布影响研究[D]. 上海: 上海海洋大学.
- 杨文杰, 许柳雄, 2014. 环境因素对南极磷虾资源分布影响的研究进展[J]. 大连海洋大学学报, 29(3): 316-322.
- 冷文芳, 贺红士, 布仁仓, 等, 2007. 东北落叶松属植物潜在分布对气候变化的响应[J]. 辽宁工程技术大学学报, 26(2): 289-292.
- 张超, 陈磊, 田呈明, 等, 2016. 基于 GARP 和 MaxEnt 的云杉矮槲寄生分布区的预测[J]. 北京林业大学学报, 38(5): 23-32, doi: 10.13332/j.1000-1522.20150516.
- 陈洵子, 朱国平, 2022. 基于物种分布集成模型的布兰斯菲尔德海峡南极磷虾栖息地研究[J]. 水产学报, 46(3): 390-401.
- 秦昕, 刘健, 魏立新, 等, 2019. 南极阿蒙森海域气象和海况特征分析[J]. 极地研究, 31(2): 144-156.
- 高蓓, 胡凝, 郭彦龙, 等, 2017. 中国谷子潜在地理分布的多模型比较[J]. 应用生态学报, 28(10): 3331-3340, doi: 10.13287/j.1001-9332.201710.015.
- 郭燕青, 史梦竹, 李建宇, 等, 2019. 基于 Maxent 模型的假臭草潜在分布区预测[J]. 热带亚热带植物学报, 27(3): 250-260.
- 黄洪亮, 陈雪忠, 2004. 南极磷虾资源开发利用现状及发展趋势[J]. 中国水产科学, 11(S1): 114-119.
- 翟天庆, 李欣海, 2012. 用组合模型综合比较的方法分析气候变化对朱鹮潜在生境的影响[J]. 生态学报, 32(8): 2361-2370.
- ALLOUCHE O, TSOAR A, KADMON R, 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS) [J]. Journal of Applied Ecology, 43(6): 1223-1232.
- AMOS A F, 1984. Distribution of krill (*Euphausia superba*) and the hydrography of the Southern Ocean: large-scale processes [J]. Journal of Crustacean Biology, 4(5): 306-329.
- ANDERSON R P, LEW D, PETERSON A T, 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models [J]. Ecological Modelling, 162(3): 211-232.
- ATKINSON A, HILL S L, PAKHOMOV E A, et al, 2017. KRILLBASE: a circumpolar database of Antarctic krill and salp numerical densities, 1926–2016 [J]. Earth System Science Data, 9(1): 193-210.
- ATKINSON A, SIEGEL V, PAKHOMOV E, et al, 2004. Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean [J]. Nature, 432(7013): 100-103.
- ATKINSON A, SIEGEL V, PAKHOMOV E A, et al, 2008. Oceanic circumpolar habitats of Antarctic krill [J]. Marine Ecology Progress Series, 362: 1-23.
- BIDDLE L C, LOOSE B, HEYWOOD K J, 2019. Upper ocean distribution of glacial meltwater in the Amundsen Sea, Antarctica [J]. Journal of Geophysical Research: Oceans, 124(10): 6854-6870.
- BRIERLEY A S, DEMER D A, WATKINS J L, et al, 1999. Concordance of interannual fluctuations in acoustically estimated densities of Antarctic krill around South Georgia and Elephant Island: Biological evidence of same-year teleconnections across the Scotia Sea [J]. Marine Biology, 134(4): 675-681.
- BRIERLEY A S, FERNANDES P G, BRANDON M A, et al, 2002. Antarctic krill under sea ice: elevated abundance in a narrow band just south of ice edge [J]. Science, 295(5561): 1890-1892.
- CAVAN E L, BELCHER A, ATKINSON A, et al, 2019. Author Correction: the importance of Antarctic krill in biogeochemical cycles [J]. Nature Communications, 10(1): 5340.
- CLEMENTS G R, 2013. Predicting the distribution of the Asian tapir (*Tapirus indicus*) in Peninsular Malaysia using maximum entropy modelling [J]. Integrative Zoology, 8(1): 121.
- ELITH J, GRAHAM C H, ANDERSON R P, et al, 2006. Novel

- methods improve prediction of species' distributions from occurrence data [J]. *Ecography*, 29(2): 129-151.
- GONZÁLEZ H E, 1992. The distribution and abundance of krill faecal material and oval pellets in the Scotia and Weddell Seas (Antarctica) and their role in particle flux [M]// HEMPEL G. *Weddell Sea Ecology*. Berlin, Heidelberg: Springer: 81-91.
- GORMLEY A M, FORSYTH D M, GRIFFIOEN P, *et al*, 2011. Using presence-only and presence-absence data to estimate the current and potential distributions of established invasive species [J]. *Journal of Applied Ecology*, 48(1): 25-34.
- GRENOUILLET G, BUISSON L, CASAJUS N, *et al*, 2011. Ensemble modelling of species distribution: the effects of geographical and environmental ranges [J]. *Ecography*, 34(1): 9-17.
- GUILLERA-ARROITA G, LAHOZ-MONFORT J J, ELITH J, 2014. Maxent is not a presence-absence method: a comment on Thibaud *et al*. [J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11): 1192-1197.
- HEWITT R P, DEMER D A, EMERY J H, 2003. An 8-year cycle in krill biomass density inferred from acoustic surveys conducted in the vicinity of the South Shetland Islands during the austral summers of 1991-1992 through 2001-2002 [J]. *Aquatic Living Resources*, 16(3): 205-213.
- HIJMANS R J, GRAHAM C H, 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions [J]. *Global Change Biology*, 12(12): 2272-2281.
- HOFMANN E E, MURPHY E J, 2004. Advection, krill, and Antarctic marine ecosystems [J]. *Antarctic Science*, 16(4): 487-499.
- ICHII T, KATAYAMA K, OBITSU N, *et al*, 1998. Occurrence of Antarctic krill (*Euphausia superba*) concentrations in the vicinity of the South Shetland Islands: relationship to environmental parameters [J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 45(8): 1235-1262.
- JARMAN S, ELLIOTT N, NICOL S, *et al*, 1999. The base composition of the krill genome and its potential susceptibility to damage by UV-B [J]. *Antarctic Science*, 11(1): 23-26.
- LARSON E R, OLDEN J D, 2012. Using avatar species to model the potential distribution of emerging invaders [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 21(11): 1114-1125.
- LHERMITTE S, SUN S N, SHUMAN C, *et al*, 2020. Damage accelerates ice shelf instability and mass loss in Amundsen Sea Embayment [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(40): 24735-24741.
- LIN S Y, ZHAO L, FENG J L, 2022. Predicted changes in the distribution of Antarctic krill in the Cosmonaut Sea under future climate change scenarios [J]. *Ecological Indicators*, 142: 109234.
- LOEB V, SIEGEL V, HOLM-HANSEN O, *et al*, 1997. Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web [J]. *Nature*, 387(6636): 897-900.
- MACKINTOSH N A, 1972. Life cycle of Antarctic krill in relation to ice and water conditions [J]. *Journal of Animal Ecology*, 41(3): 781-782.
- MARR J W S, 1962. The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) [R]. *Discovery Reports* 32, Cambridge: University Press: 33-464.
- MARRARI M, DALY K L, HU C M, 2008. Spatial and temporal variability of SeaWiFS chlorophyll *a* distributions west of the Antarctic Peninsula: implications for krill production [J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(3/4): 377-392.
- MCBRIDE M M, DALPADADO P, DRINKWATER K F, *et al*, 2014. Krill, climate, and contrasting future scenarios for Arctic and Antarctic fisheries [J]. *ICES Journal of Marine Science*, 71(7): 1934-1955.
- MENG J S, LI M, GUO J H, *et al*, 2021. Predicting suitable environments and potential occurrences for *Cinnamomum camphora* (Linn.) Presl [J]. *Forests*, 12(8): 1126.
- MEYER M A, EL-SAYED S Z, 1983. Grazing of *Euphausia superba* Dana on natural phytoplankton populations [J]. *Polar Biology*, 1(4): 193-197.
- MILCHEV B, 2009. Breeding biology of the long-legged buzzard *Buteo rufinus* in SE Bulgaria, nesting also in quarries [J]. *Avocetta*, 33: 25-32.
- NAGANOBU M, KUTSUWADA K, SASAI Y, *et al*, 1999. Relationships between Antarctic krill (*Euphausia superba*) variability and westerly fluctuations and ozone depletion in the Antarctic Peninsula area [J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 104(C9): 20651-20665.
- NEWMAN S J, DUNLAP W C, NICOL S, *et al*, 2000. Antarctic krill (*Euphausia superba*) acquire a UV-absorbing mycosporine-like amino acid from dietary algae [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 255(1): 93-110.
- NEWMAN S J, NICOL S, RITZ D, *et al*, 1999. Susceptibility of Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) to ultraviolet radiation [J]. *Polar Biology*, 22(1): 50-55.
- NEWMAN S J, RITZ D, NICOL S, 2003. Behavioural reactions of Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) to ultraviolet and photosynthetically active radiation [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 297(2): 203-217.
- NICOL S, 2006. Krill, currents, and sea ice: *Euphausia superba* and its changing environment [J]. *Bioscience*, 56(2): 111-120.
- PADALIA H, SRIVASTAVA V, KUSHWAHA S P S, 2014. Modeling potential invasion range of alien invasive species, *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. in India: comparison of MaxEnt and GARP [J]. *Ecological Informatics*, 22: 36-43.
- PETERSON A T, PAPEŞ M, EATON M, 2007. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent [J]. *Ecography*, 30(4): 550-560.
- PETERSON A T, SOBERÓN J, PEARSON R G, *et al*, 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions (MPB-49)* [M]. Princeton: Princeton University Press.

- PHILLIPS S J, DUDÍK M, 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation [J]. *Ecography*, 31(2): 161-175.
- POULOS H M, CHERNOFF B, FULLER P L, *et al*, 2012. Ensemble forecasting of potential habitat for three invasive fishes [J]. *Aquatic Invasions*, 7(1): 59-72.
- QIN Y J, ZHANG Y, CLARKE A R, *et al*, 2021. Including host availability and climate change impacts on the global risk area of *Carpomya pardalina* (Diptera: Tephritidae) [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9: 724441.
- SIEGEL V, 1988. A concept of seasonal variation of krill (*Euphausia superba*) distribution and abundance west of the Antarctic Peninsula [M]// SAHRHAGE D. *Antarctic Ocean and Resources Variability*. Berlin, Heidelberg: Springer: 219-230.
- STOCKWELL D, 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction [J]. *International Journal of Geographical Information Science*, 13(2): 143-158.
- SU H Y, BISTA M, LI M S, 2021. Mapping habitat suitability for Asiatic black bear and red panda in Makalu Barun national park of Nepal from Maxent and GARP models [J]. *Scientific Reports*, 11(1): 14135.
- SWETS J A, 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems [J]. *Science*, 240(4857): 1285-1293.
- WANG X W, JIANG W X, XIE H J, *et al*, 2020. Decadal variations of sea ice thickness in the Amundsen-Bellingshausen and Weddell seas retrieved from ICESat and IceBridge laser altimetry, 2003–2017 [J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 125(7): e2020JC016077.
- YANG X Q, KUSHWAHA S P S, SARAN S, *et al*, 2013. Maxent modeling for predicting the potential distribution of medicinal plant, *Justicia adhatoda* L. in Lesser Himalayan foothills [J]. *Ecological Engineering*, 51: 83-87.
- ZHANG J J, JIANG F, LI G Y, *et al*, 2019. Maxent modeling for predicting the spatial distribution of three raptors in the Sanjiangyuan National Park, China [J]. *Ecology and Evolution*, 9(11): 6643-6654.

PREDICTED DISTRIBUTION OF ANTARCTIC KRILL (*EUPHAUSIA SUPERBA*) IN THE AMUNDSEN SEA USING MAXENT AND GARP

LIU Lu-Lu, ZHAO Liang, LIN Shi-Ying, FENG Jian-Long

(College of Marine and Environmental Sciences, Tianjin University of Science and Technology, Tianjin 300457, China)

Abstract Antarctic krill *Euphausia superba* is a key species in the Southern Ocean ecosystem, and plays an important role in carbon sequestration in the Antarctic, which has gained more and more attention in recent years. The potential distribution of krill in the Amundsen Sea in the Pacific sector of the Southern Ocean was predicted and analyzed using MaxEnt and GARP niche models in this study. Occurrence points and environmental variables were used to simulate the distribution. The ROC (receiver operating characteristic) curve was used to evaluate the model's performance. Results reveal that the high suitability areas predicted by the MaxEnt model were more detailed, whereas those of the GARP model predicted a wider spread of high suitability areas. To overcome the uncertainty of a single model and obtain better outcomes, the prediction results of the two models were combined. The ensemble prediction's simulation accuracy was significantly enhanced [AUC (area under curve) is 0.946 and TSS(true skill statistic) is 0.78], and excellent prediction results were obtained. The high suitable areas of krill were concentrated in 65°S and 73°S, accounting for 6.2% of the entire area, and the moderate suitable areas accounted for 5.7% of the entire area. The three variables with the highest contribution of 81.3% in MaxEnt were ice, the minimum value of mean sea level pressure, and the velocity of eastward latitudinal flow. Compared with those of the MaxEnt model, the omission error of each variable in the GARP model was relatively even. Therefore, using ensemble prediction to estimate species distribution could enhance the accuracy. The prediction results of Antarctic krill distribution provide scientific data for krill conservation and utilization in the Amundsen Sea.

Key words Antarctic krill; MaxEnt (maximum entropy modeling); GARP (genetic algorithm for rule-set production); Amundsen Sea