

文章编号: 1674-5566(2024)02-0480-13

DOI: 10.12024/jsou.20230404138

## 白令海陆坡头足类群落结构及其与环境因子的关系

项盛羽<sup>1</sup>, 余 为<sup>1,2,3,4,5</sup>, 金鹏超<sup>1</sup>, 盛怡璐<sup>1</sup>, 戴奕霖<sup>1</sup>, 李文霞<sup>1</sup>

(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:** 根据2002、2004、2008、2010、2012和2016年白令海陆坡海域底层拖网的资源调查数据,探讨了白令海大陆坡头足类优势种及其空间分布与环境因子的关系,分析了白令海陆坡头足类的群落组成,量化了其资源丰度(以CPUE表征)在经纬度上的分布情况,并通过生态学方法对头足类群落多样性进行了研究。结果显示,调查共鉴定头足类20种,分别隶属于3目9科15属。在纬度上,CPUE最高值(0.78 kg/km<sup>2</sup>)出现在55°N;经度上除了在166.5°W、171.5°W和177.5°W附近CPUE值超过1.0 kg/km<sup>2</sup>外,其余经度均稳定在0.3~0.7 kg/km<sup>2</sup>之间。优势种为贝乌贼、水蛸、加利福尼亚面蛸、光滑深海蛸和太平洋僧头乌贼,并且优势种的分布在空间上存在一定的差异,172°W以东的站点头足类以优势种为主,优势种以外的其他种类分布较少,而在172°W以西的站点中,除了贝乌贼和水蛸资源丰度占比较高外,非优势种的其他头足类占比也较高。GAM分析表明经度、纬度、深度、底层水温和表层水温是影响大多优势种资源丰度的重要因子,聚类分析结果显示不同区域存在两大集群,不同集群之间群落多样性指数存在较大的差异。

**关键词:** 白令海陆坡; 头足类; 优势种; 群落结构; 广义相加模型

**中图分类号:** S 931.1 **文献标志码:** A

白令海是位于亚北极的半封闭海,北以白令海峡与北冰洋相通,南接阿留申群岛,西接俄罗斯的西伯利亚,东邻美国的阿拉斯加。白令海水域可分为深浅两部分,东北部是陆架区,西南部是深海盆。白令海陆坡是大陆架外缘与深海盆地之间的过渡地带,一头担着大陆型地壳,一头担着大洋型地壳,地理位置优越,物产丰盛,是许多海洋生物喜欢居住的“鱼米之乡”<sup>[1]</sup>。其独特的地理位置和水文环境决定了包括头足类在内的许多海洋生物的群落组成和分布模式。

头足类是白令海食物链中的“关键种”,主要捕食甲壳类动物、鱼类和其他头足类<sup>[2]</sup>。同时,头足类反过来又被来自更高营养级的各种动物捕食,如鱼类、大型头足类动物、海洋哺乳动物和海鸟等<sup>[3-6]</sup>。国外对白令海头足类分布的研究主要

集中在东部和中南部海域<sup>[7-8]</sup>。国内还未见有对该海域头足类的研究报道。本研究基于白令海陆坡底层拖网调查数据,选取其中的头足类,对其种类组成及优势种与环境因子的关联进行系统性分析,并探究其群落多样性,以期全面认识该海域内头足类群落结构及与环境因子的关系,为该海域头足类资源的可持续利用提供依据。

### 1 材料与方法

#### 1.1 数据来源

白令海陆坡海域底层拖网资源调查数据来源于阿拉斯加渔业科学中心网站(<https://www.fisheries.noaa.gov/alaska/commercial-fishing/alaska-groundfish-bottom-trawlsurvey-data>)。时间

收稿日期: 2023-04-02 修回日期: 2023-08-10

基金项目: 上海市人才发展资金项目(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: 项盛羽(2002—),男,研究方向为渔业海洋学。E-mail: 1239008988@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)

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

<http://www.shhydx.com>

范围为2002、2004、2008、2010、2012和2016年夏季(6、7月),包含调查时间、调查站点的经纬度、调查站点对应的底层深度、表层水温和底层水温、渔获物种的种名及其对应的单位捕捞努力量渔获量(Catch per unit effort, CPUE, 单位  $\text{kg}/\text{km}^2$ )。

调查海域范围为  $166.0^\circ\text{W}\sim 179.5^\circ\text{W}$ ,  $54^\circ\text{N}\sim 60.5^\circ\text{N}$ , 调查站点为定点海域调查,基本以每隔  $0.5^\circ$  为一个站点,计55个;其中2002年44个,2004年51个,2008年51个,2010年49个,2012年49个,2016年47个,站位空间分布见图1。

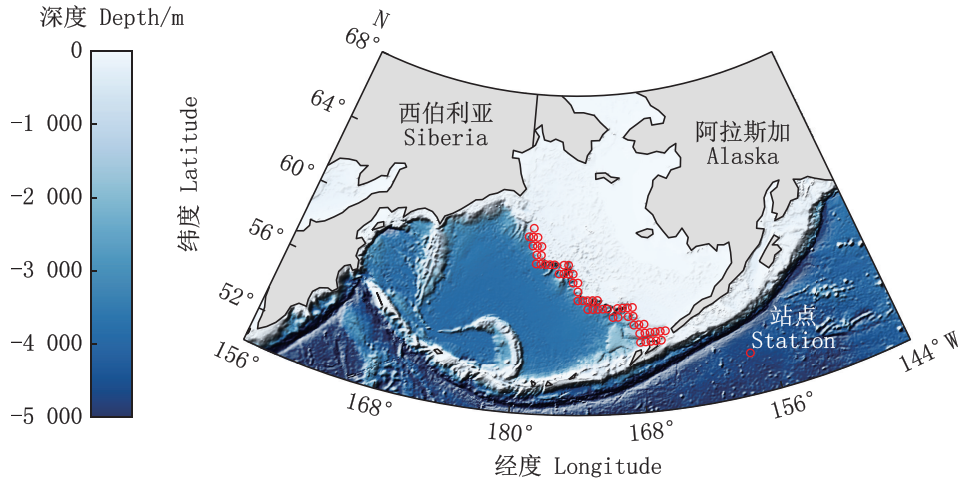


图1 调查站点的空间分布图

Fig. 1 Spatial distribution of the sampling stations

## 1.2 数据分析

对每网调查的渔获数据进行分类整理,选取所有头足类进行分类统计。确定其优势种和优势种的空间分布及与环境因子的响应关系,并计算群落多样性指标。

优势度( $Z$ )计算<sup>[9]</sup>:

$$Y' = \sum_{i=1}^S Y_i \quad (1)$$

$$Z = \frac{Y_i}{Y'} f_i \quad (2)$$

式中: $Y_i$ 为物种 $i$ 的资源丰度; $Y'$ 为总丰度; $S$ 为样品中物种总数; $f_i$ 为物种 $i$ 在各站位出现的频率。取优势度 $Z \geq 0.01$ 的头足类为优势种。

优势种的空间分布:根据计算后的优势度,对各站点优势种CPUE所占比例和分布进行分析,空间分布图采用ArcGIS软件绘制。

优势种资源丰度与环境因子的关系采用GAM模型对优势种的CPUE进行标准化处理,以CPUE作为响应变量,经度、纬度、作业深度、底层水温和表层水温作为其解释变量建立GAM模型,对所有名义CPUE值加上常数“0.1”后进行对数化处理,防止CPUE为0的情况出现<sup>[10]</sup>,其表达式为

$$\ln(Y_i + 0.1) = \text{factor}(y) + s(\varphi) + s(\lambda) + s(D) + s(T_{\text{bottom}}) + s(T_{\text{surf}}) + \varepsilon \quad (3)$$

式中: $y$ 为年份的分类变量; $\text{factor}(y)$ 为将变量以分类因子纳入模型; $\varphi$ 为纬度(Latitude, LA); $\lambda$ 为经度(Longitude, LON); $D$ 为作业深度(Bottom depth, BOT\_DEPTH); $T_{\text{bottom}}$ 为底层水温(Bottom temperature, BOT\_TEMP); $T_{\text{surf}}$ 为表层水温(Surface temperature, SURF\_TEMP); $s()$ 为连接解释变量的样条平滑函数(Spline smoothing); $\varepsilon$ 为随机残差项。

利用赤池信息准则(Akaike information criterion, AIC)检验加入因子后模型的拟合程度,AIC值越小拟合越好,其次利用GAM模型统计的 $F$ 值、 $P$ 值对模型参数进行显著性检验<sup>[11]</sup>。GAM模型的构建过程通过R语言(Version 4.2.1)中的mgcv软件包实现,假设模型的误差分布为Gaussian分布,连接函数选择自然对数。

物种多样性指数的计算采用Shannon-Wiener指数( $H'$ )<sup>[12]</sup>,其计算公式如下:

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \times \log_2 P_i \quad (4)$$

式中: $P_i$ 为物种 $i$ 的资源丰度与样品总资源丰度的比值; $S$ 为样品中物种总数。

均匀度指数采用 Pielou 指数( $J'$ )计算公式<sup>[13]</sup>:

$$J' = \frac{H'}{\ln S} \quad (5)$$

物种丰富度指数采用 Margalef 指数( $D$ )<sup>[14]</sup>, 其计算公式如下:

$$D = \frac{(S - 1)}{\log_2 N} \quad (6)$$

式中: $N$ 为采集样品中所有物种的总个体数。

对群落多样性指数进行聚类分析。将计算后的多样性指数标准化,将标准化后的数据利用 SPSS 对各站点进行聚类分析(Cluster analysis)<sup>[15]</sup>,因站点较多,本文采用  $K$  均值聚类算法。 $K$  均值算法是一种使用最广泛的聚类算法,算法首先将数据分为  $K$  个组,则随机选择  $K$  个对象作为初始的聚类中心,对剩余的每个对象根据其各个聚类中心的距离,将它分配给距离它最近的聚类中心,每分配一个对象,就会根据聚类中现有的对象重新计算聚类中心,不断重复该过

程,直到准则函数收敛。准则函数如下:

$$E = \sum_{i=1}^k \sum_{x \in C_i} |x - \bar{x}_i|^2 \quad (7)$$

式中: $C_i$ 为第  $i$  个聚类; $\bar{x}_i$ 为该聚类的均值向量(也称聚类中心); $k$ 为该聚类中对象的个数; $x$ 为聚类中的一个样本点。该式在一定程度上刻画了聚类对象围绕聚类均值向量的紧密程度, $E$  值越小则聚类中样本相似度越高。

## 2 结果

### 2.1 种类组成

根据白令海陆坡头足类数据分类统计结果,共鉴定出头足类 20 种,隶属于 3 目 9 科 15 属(表 1)。其中,枪形目(*Teuthoidea*)为 4 科 8 属 12 种,占有出现种类数的 60%;其次为八腕目(*Octopoda*)种类最多,为 4 科 6 属 7 种,占有出现种类数量的 35%;最少为乌贼目(*Sepioidea*)仅有 1 种,占有出现种类数的 5%。

表 1 白令海陆坡海域头足类种类名录  
Tab. 1 List of cephalopod species in the Bering Sea slope

目 Order	科 Family	属 Genus	种类 Species
八腕目 Octopoda	幽灵蛸科 Vampyroteuthidae	幽灵蛸属 <i>Vampyroteuthis</i>	幽灵蛸 <i>Vampyroteuthis infernalis</i>
	单盘蛸科 Bolitaenidae	乍波蛸属 <i>Japetella</i>	乍波蛸 <i>Japetella iaphana</i>
	面蛸科 Opisthoteuthidae	面蛸属 <i>Opisthoteuthis</i>	加利福尼亚面蛸 <i>Opisthoteuthis californiana</i>
	蛸科 Octopodidae	肠腕蛸属 <i>Enteroctopus</i>	水蛸 <i>Enteroctopus dofleini</i>
		谷蛸属 <i>Graneledone</i>	北方太平洋谷蛸 <i>Graneledone boreopacifica</i>
		深海蛸属 <i>Benthoctopus</i>	俄勒冈深海蛸 <i>Benthoctopus oregonensis</i> 光滑深海蛸 <i>Benthoctopus leioderma</i>
	爪乌贼科 Onychoteuthidae	桑椹乌贼属 <i>Moroteuthis</i>	桑椹乌贼 <i>Moroteuthis robusta</i>
手乌贼科 Chiroteuthidae	手乌贼属 <i>Chiroteuthis</i>	杯状手乌贼 <i>Chiroteuthis calyx</i>	
枪形目 Teuthoidea	小头乌贼科 Cranchiidae	盖乌贼属 <i>Galiteuthis</i>	叶状盖乌贼 <i>Galiteuthis phyllura</i>
		孔雀乌贼属 <i>Taonius</i>	孔雀乌贼 <i>Taonius pavo</i>
	乌贼科 Gonatidae	贝乌贼属 <i>Berryteuthis</i>	贝乌贼 <i>Berryteuthis magister</i>
		东黯乌贼属 <i>Eogonatus</i>	东黯乌贼 <i>Eogonatus tinro</i>
		拟黯乌贼属 <i>Gonatopsis</i>	北方拟黯乌贼 <i>Gonatopsis borealis</i>
		贝氏黯乌贼 <i>Gonatus berry</i>	短腕黯乌贼 <i>Gonatus middendorffi</i>
		黯乌贼属 <i>Gonatus</i>	火黯乌贼 <i>Gonatus pyros</i> 马氏黯乌贼 <i>Gonatus madokai</i> 爪黯乌贼 <i>Gonatus onyx</i>
乌贼目 Sepioidea	耳乌贼科 Sepiolidae	僧头乌贼属 <i>Rossia</i>	太平洋僧头乌贼 <i>Rossia pacifica</i>

### 2.2 优势种及其空间分布

通过计算后的结果发现(表 2),优势种分别为贝乌贼(*Berryteuthis magister*)、水蛸(*Enteroctopus dofleini*)、加利福尼亚面蛸

(*Opisthoteuthis californiana*)、光滑深海蛸(*Benthoctopus leioderma*)和太平洋僧头乌贼(*Rossia pacifica*)。其中贝乌贼的优势度最高,为 0.52,其次依次为水蛸(0.18)、加利福尼亚面蛸

(0.087)、光滑深海蛸(0.039)和太平洋僧头乌贼(0.012),剩余种类的优势度均不足0.01。

通过对优势种的空间分布分析发现(图2),白令海陆坡调查站点中除站点T19(56°N,173°W)外各站点均有贝乌贼分布,站点出现频率为98.18%(表2),其余各优势种的出现频率依次为水蛸89.09%、加利福尼亚面蛸78.18%、光滑深海蛸67.27%和太平洋僧头乌贼74.55%。虽然太平洋僧头乌贼在各站点出现频率为74.55%,但在各站点的资源丰度占比均较小。此外,从图中可以看出,172°W以东的站点分布的种类大多是优势种,优势种以外的其他种类分布较少,而在

172°W以西的站点发现的头足类中,除贝乌贼和水蛸资源丰度占比较高外,非优势种的其他头足类占比也较高。同时从图中还可以发现加利福尼亚面蛸的分布呈东多西少的趋势,由此可见,优势种的分布在空间上存在一定差异。而对海域内所有头足类资源丰度在经纬度上的分布情况进行量化分析发现,纬度上CPUE最高值出现在55°N,为0.78 kg/km<sup>2</sup>,59°N的CPUE值较低,为0.19 kg/km<sup>2</sup>。从经度上看,除165.5°W、171.5°W和177.5°W经度附近CPUE值超过1 kg/km<sup>2</sup>外,其余经度CPUE值均稳定在0.3~0.7 kg/km<sup>2</sup>(图3)。

表2 白令海陆坡海域头足类优势种类组成  
Tab. 2 Composition of dominant cephalopod species in the Bering Sea slope

种类 Species	出现频率 Frequency of occurrence/%	资源丰度 CPUE	优势度 Dominance degree
贝乌贼 <i>Beryteuthis magister</i>	98.18	9.719 5	5.3×10 <sup>-1</sup>
水蛸 <i>Enteroctopus dofleini</i>	89.09	3.661 1	1.8×10 <sup>-1</sup>
加利福尼亚面蛸 <i>Opisthoteuthis californiana</i>	78.18	1.979 5	8.7×10 <sup>-2</sup>
光滑深海蛸 <i>Benthoctopus leioderma</i>	67.27	1.036 7	3.9×10 <sup>-2</sup>
太平洋僧头乌贼 <i>Rossia pacifica</i>	74.55	0.295 3	1.2×10 <sup>-2</sup>
北方太平洋谷蛸 <i>Graneledone boreopacifica</i>	20.00	0.585 8	6.6×10 <sup>-3</sup>
北方拟贻乌贼 <i>Gonatopsis borealis</i>	58.18	0.164 5	5.4×10 <sup>-3</sup>
俄勒冈深海蛸 <i>Benthoctopus oregonensis</i>	27.27	0.205 3	3.1×10 <sup>-3</sup>
乍波蛸 <i>Japetella diaphana</i>	27.27	0.027 4	4.2×10 <sup>-4</sup>
杯状手乌贼 <i>Chiroteuthis calyx</i>	16.36	0.014 5	1.3×10 <sup>-4</sup>
桑椹乌贼 <i>Moroteuthis robusta</i>	1.82	0.113 9	1.2×10 <sup>-4</sup>
叶状盖乌贼 <i>Galiteuthis phyllura</i>	16.36	0.009 1	8.4×10 <sup>-5</sup>
爪贻乌贼 <i>Gonatus onyx</i>	23.64	0.006 0	8.0×10 <sup>-5</sup>
孔雀乌贼 <i>Taonius pavo</i>	12.73	0.011 2	8.0×10 <sup>-5</sup>
贝氏贻乌贼 <i>Gonatus berry</i>	10.91	0.004 5	2.7×10 <sup>-5</sup>
马氏贻乌贼 <i>Gonatus madokai</i>	5.45	0.001 3	4.1×10 <sup>-6</sup>
东贻乌贼 <i>Eogonatus tinro</i>	7.27	0.000 6	2.3×10 <sup>-6</sup>
火贻乌贼 <i>Gonatus pyros</i>	5.45	0.000 6	1.7×10 <sup>-6</sup>
短腕贻乌贼 <i>Gonatus middendorffi</i>	1.82	0.001 0	9.9×10 <sup>-7</sup>
幽灵蛸 <i>Vampyroteuthis infernalis</i>	3.64	0.000 4	8.2×10 <sup>-7</sup>

为探究优势种资源丰度与环境因子的关系,依次将各个解释变量逐一加入了GAM模型,根据GAM模型拟合结果(表3)及不同因子对优势种资源丰度的影响(图4)可知,大多优势种资源丰度与经度、纬度、深度、底层水温和表层水温的相关性显著。其中,对贝乌贼CPUE拟合的结果显示(图4a),在经度方向上,CPUE在165.5°W~179.5°W范围内随着经度的增加总体呈下降的趋势。纬度方面,随着纬度的增加,CPUE总体也呈

下降的趋势,在56°N~59°N有局部上升趋势。从深度对CPUE的影响可以看出,调查主要集中在200~700 m的深度范围,当深度达400 m附近时,CPUE较高。从温度对CPUE的影响可知,CPUE随着底层水温的上升而下降,同样的,CPUE伴随着表层水温的上升也不断下降。对太平洋僧头乌贼的拟合结果显示(图4e),各影响因子对太平洋僧头乌贼CPUE的影响均呈线性相关,同时由表3可知拟合结果的总偏差解释率较低(18.8%)。

此外,水蛸、加利福尼亚面蛸和光滑深海蛸的拟合结果见图4b、4c和4d。

### 2.3 群落结构及其多样性

根据计算结果来看(表4),调查海域头足类资源丰富度指数范围为0.540~2.354,平均值为1.190,最高值和最低值分别出现在站点T41和站点T27;多样性指数范围为0.058~2.529,平均值为1.464,最高值和最低值分别出现在站点T41和站点T32;均匀度指数范围为0.084~1.346,平均值为0.828,最高值和最低值分别出现在站点T54和站点T32。站点T41丰富度指数和多样性指数均为最高,表明该站点生物多

样性高,分布种类较多,站点T32多样性指数和均匀度指数均为最低,其原因为站点T32捕获到的头足类较少,仅有加利福尼亚面蛸与贝乌贼两种,且两者资源丰度差距较大。根据《水生生物监测手册》可知<sup>[16]</sup>,当 $H'=0$ 时表明物种单一,多样性基本丧失,水体严重污染;当 $0 < H' \leq 1$ 时表明物种丰富度低,水体重污染;当 $1 < H' \leq 2$ 时表明物种丰富度较低,水体中度污染;当 $2 < H' \leq 3$ 时表明物种丰富度较高,水体轻度污染;当 $H' > 3$ 时表明物种种类丰富,水体清洁。依此判断,白令海陆坡头足类丰富度较低,水体污染情况为中度。

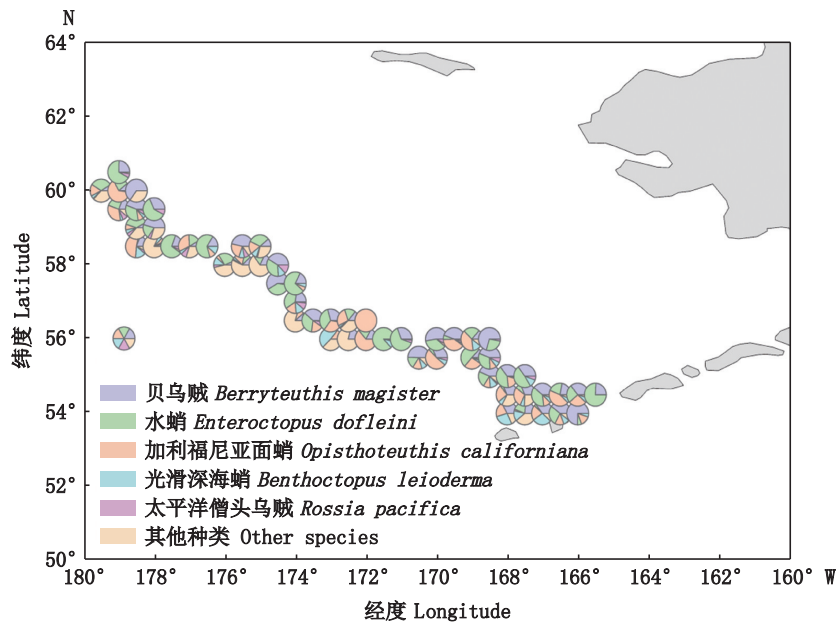


图2 白令海陆坡海域头足类优势种分布

Fig. 2 Distribution of dominant cephalopod species in the Bering Sea slope

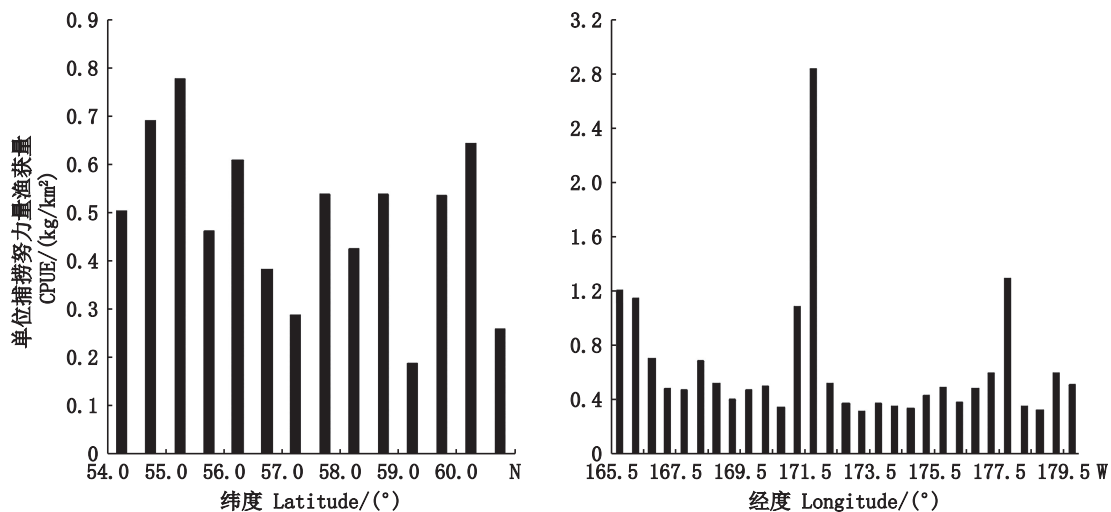


图3 白令海陆坡海域头足类在经纬度上的分布

Fig. 3 Distribution of cephalopods in latitude and longitude in the Bering Sea slope

表3 GAM模型检验结果  
Tab. 3 Statistical results of the Generalized Additive Model

优势种 Dominant species	影响因子 Factors	估计自由度 Estimated degree of freedom	参考自由度 Referred degree of freedom	F值 F value	P值 P value	显著性 Significance
贝乌贼 <i>Beryteuthis magister</i>	LON	7.715	8.450	10.698	$<2 \times 10^{-16}$	***
	LA	6.851	7.745	10.149	$<2 \times 10^{-16}$	***
	BOT_DEPTH	6.684	7.611	24.596	$<2 \times 10^{-16}$	***
	BOT_TEMP	3.444	4.271	5.480	$1.83 \times 10^{-4}$	***
	SURF_TEMP	5.573	6.705	5.871	$3.26 \times 10^{-6}$	***
总偏差解释率 Deviance explained = 42.2%						
水蛸 <i>Enteroctopus dofleini</i>	LON	1.000	1.000	11.081	0.001	**
	LA	7.580	8.266	9.257	$<2 \times 10^{-16}$	***
	BOT_DEPTH	1.000	1.000	53.298	$<2 \times 10^{-16}$	***
	BOT_TEMP	7.016	7.650	8.189	$<2 \times 10^{-16}$	***
	SURF_TEMP	3.525	4.186	11.911	$<2 \times 10^{-16}$	***
总偏差解释率 Deviance explained = 70.1%						
加利福尼亚面蛸 <i>Opisthoteuthis californiana</i>	LON	1.000	1.000	1.242	0.267	
	LA	5.089	6.034	15.559	$<2 \times 10^{-16}$	***
	BOT_DEPTH	1.831	2.299	13.585	$4.57 \times 10^{-5}$	***
	BOT_TEMP	4.081	4.936	10.798	$<2 \times 10^{-16}$	***
	SURF_TEMP	5.357	6.299	5.293	$5.36 \times 10^{-5}$	***
总偏差解释率 Deviance explained = 69.1%						
光滑深海蛸 <i>Benthoctopus leioderma</i>	LON	7.262	8.166	7.299	$<2 \times 10^{-16}$	***
	LA	1.915	2.343	1.544	0.286	
	BOT_DEPTH	3.946	4.922	1.957	0.081	
	BOT_TEMP	4.435	5.472	6.788	$4.99 \times 10^{-6}$	***
	SURF_TEMP	7.536	8.408	7.507	$<2 \times 10^{-16}$	***
总偏差解释率 Deviance explained = 46.9%						
太平洋僧头乌贼 <i>Rossia pacifica</i>	LON	1.000	1.000	3.184	0.076	
	LA	1.000	1.000	2.130	0.147	
	BOT_DEPTH	1.000	1.000	2.267	0.134	
	BOT_TEMP	1.000	1.000	7.961	0.005	**
	SURF_TEMP	1.000	1.000	0.001	0.977	
总偏差解释率 Deviance explained = 18.8%						

注:\*\*\*表示极为显著( $P < 0.001$ ), \*\*表示非常显著( $P < 0.01$ )。

Notes: \*\*\* means extremely significant ( $P < 0.001$ ), \*\* means very significant ( $P < 0.01$ ).

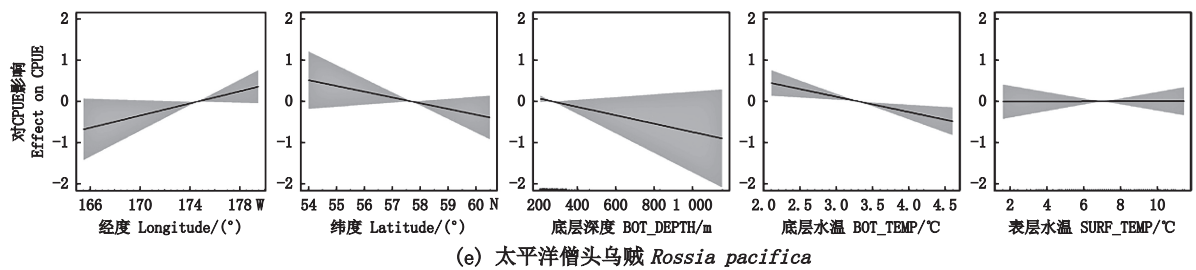
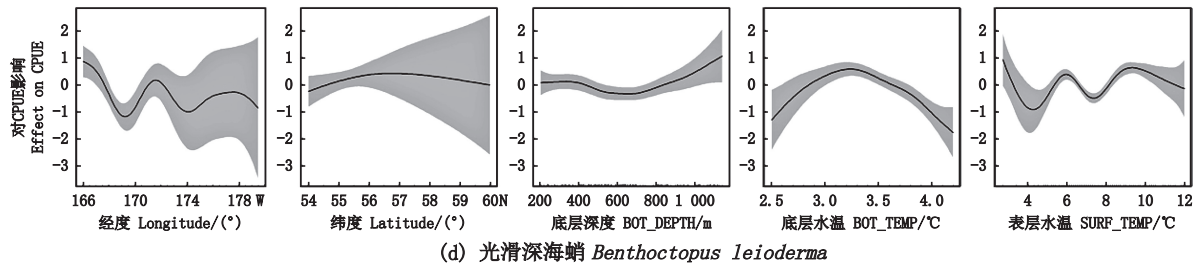
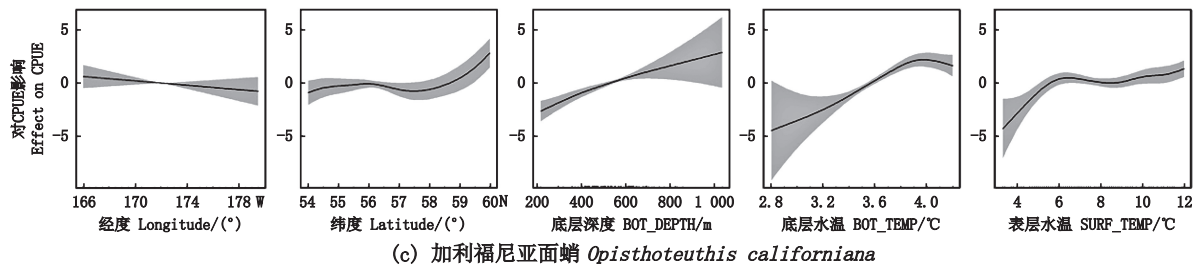
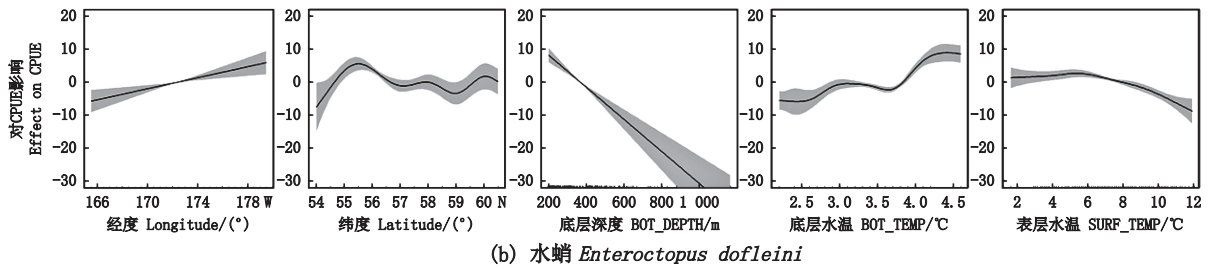
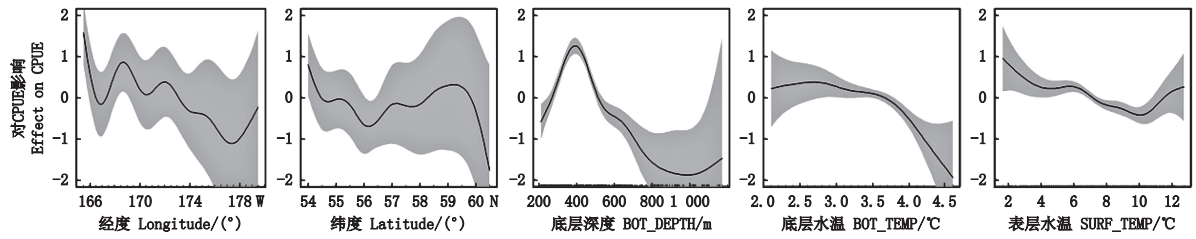


图4 优势种资源丰度与环境因子的GAM模型拟合结果

Fig. 4 GAM simulation results of CPUE and environment factors of dominant species

表 4 白令海陆坡海域头足类资源多样性指数  
 Tab. 4 Cephalopod resource diversity index in the Bering Sea slope

站点 Station	纬度 Latitude(N)/(°)	经度 Longitude(W)/(°)	香农威纳指数 Shannon-Wiener index( $H'$ )	均匀度指数 Pielou index( $J'$ )	丰富度指数 Margalef index( $D$ )
T01	54.0	168.0	1.724	0.962	1.091
T02	54.0	167.5	1.616	0.777	1.298
T03	54.0	167.0	1.442	0.656	1.305
T04	54.0	166.5	1.490	0.647	1.454
T05	54.0	166.0	0.608	0.312	1.439
T06	54.5	168.0	1.447	0.658	1.305
T07	54.5	167.5	1.177	0.473	1.622
T08	54.5	167.0	1.336	0.608	1.277
T09	54.5	166.5	1.841	0.946	0.963
T10	54.5	166.0	1.415	0.727	0.989
T11	54.5	165.5	1.024	0.932	1.000
T12	55.0	168.5	1.309	0.672	1.004
T13	55.0	168.0	1.146	0.589	0.993
T14	55.0	167.5	1.521	1.097	0.837
T15	55.5	170.5	1.188	0.738	0.897
T16	55.5	170.0	1.233	0.766	0.959
T17	55.5	169.0	1.587	0.763	1.267
T18	55.5	168.5	1.460	0.907	1.051
T19	56.0	173.0	2.069	1.155	1.934
T20	56.0	172.5	1.510	1.089	1.161
T21	56.0	172.0	1.500	1.082	0.706
T22	56.0	171.5	0.676	0.348	1.893
T23	56.0	171.0	1.119	0.807	0.903
T24	56.0	170.0	1.124	0.811	0.734
T25	56.0	169.5	0.746	0.384	1.120
T26	56.0	169.0	1.835	0.835	1.630
T27	56.0	168.5	0.773	0.703	0.540
T28	56.5	174.0	1.547	0.864	1.577
T29	56.5	173.5	1.383	0.772	0.983
T30	56.5	173.0	1.674	1.207	0.867
T31	56.5	172.5	2.147	1.032	1.413
T32	56.5	172.0	0.058	0.084	1.000
T33	57.0	174.0	1.664	0.855	1.080
T34	57.5	174.5	0.659	0.600	0.558
T35	57.5	174.0	1.039	0.580	1.029
T36	58.0	176.0	2.154	0.981	1.547
T37	58.0	175.5	2.006	0.913	1.647
T38	58.0	175.0	1.487	0.924	1.156
T39	58.0	174.5	1.667	1.203	1.161
T40	58.5	178.5	1.894	0.973	1.309
T41	58.5	178.0	2.529	0.958	2.354
T42	58.5	177.5	1.212	0.874	0.768
T43	58.5	177.0	2.288	1.100	1.648
T44	58.5	176.5	1.291	0.721	1.199
T45	58.5	175.5	1.105	0.617	1.121
T46	58.5	175.0	2.443	1.255	1.276
T47	59.0	178.5	2.333	1.062	1.664
T48	59.0	178.0	1.157	0.595	1.099
T49	59.5	179.0	2.005	0.912	1.229
T50	59.5	178.5	1.234	0.689	0.916
T51	59.5	178.0	1.261	1.148	0.578
T52	60.0	179.5	2.476	0.996	2.040
T53	60.0	179.0	1.473	0.915	0.815
T54	60.0	178.5	0.933	1.346	1.000
T55	60.5	179.0	1.492	0.927	1.051



通过聚类分析结果可以发现(表5),白令海陆坡各站点头足类组成主要分为2支,集群1表示均匀度、丰富度和香农威纳指数均较高的群落。相反,集群2表示均匀度、丰富度和香农威纳指数均较低的群落。方差分析结果表明(表6),大部分变量的显著性 $P < 0.05$ ,且组间均方差大于

组内均方差,说明各变量在两个集群中的差异大,分类结果可信度高。参与聚类分析的各变量相关性显著。另外,根据两个集群站点的分布来看(图5),172°W以东集群2站点有17个,占71%,而172°以西以集群1站点有21个,占68%,不同集群在地理上的分布存在着显著差异。

表5 最终聚类中心  
Tab. 5 Results of the final cluster centers

变量 Variable	集群1 Cluster 1(n=28)	集群2 Cluster 2(n=27)
香农威纳指数 Shannon-Wiener index	0.723	-0.698
均匀度指数 Pielou index	0.704	-0.679
丰富度指数 Margalef index	0.378	-0.364

注:其中n为站点的个数。  
Notes: n indicates the number of sites.

表6 方差分析  
Tab. 6 Analysis of variance

变量 Variable	聚类 Cluster		误差 Error		F值 F value	显著性 Significance
	均方 Mean square	自由度 Degree of freedom	均方 Mean square	自由度 Degree of freedom		
香农威纳指数 Shannon-Wiener index	27.750	1	0.495	53	56.028	<0.001
均匀度指数 Pielou index	26.281	1	0.523	53	50.251	<0.001
丰富度指数 Margalef index	7.568	1	0.876	53	8.639	0.005

注:其中聚类均方对应组间均方差,误差均方对应组内均方差。

Notes: The clustering mean square corresponds to the interspecific mean square error, and the error mean square corresponds to the intraspecific mean square error.

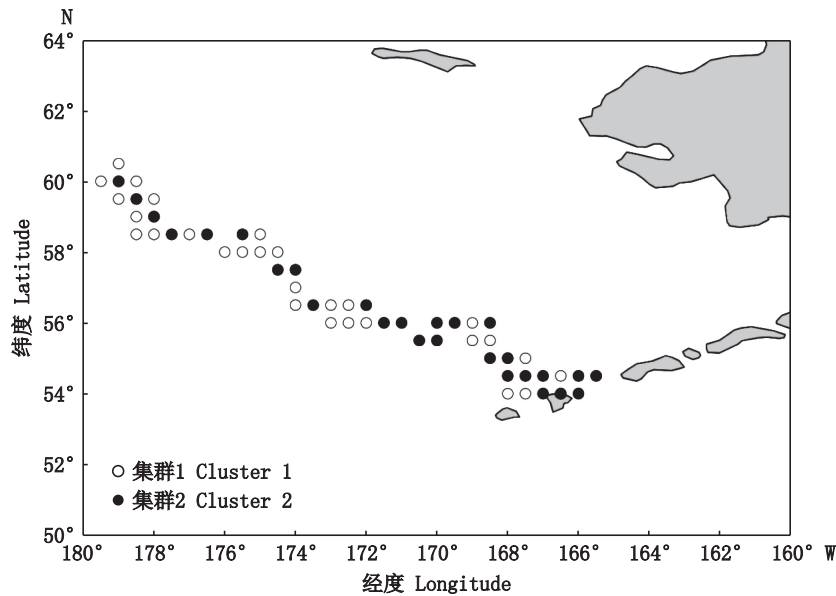


图5 站点聚类分布  
Fig. 5 Clustering distribution of the stations

### 3 讨论

根据以往的研究<sup>[17-21]</sup>统计,白令海头足类种

类共有28种,其中包括枪型目20种、八腕目7种和乌贼目1种,枪型目主要有2个科,即贻乌贼科(Gonatidae)和小头乌贼科(Cranchiidae),其他5

个科的种类较少,分别是爪乌贼科(Onychoteuthidae)、手乌贼科(Chiroteuthidae)、帆乌贼科(Histioteuthidae)、大王乌贼科(Architeuthidae)和柔鱼科(Ommastrephidae),八腕目有面蛸科(Opisthoteuthidae)、单盘蛸科(Bolitaenidae)和蛸科(Octopodidae),乌贼目只有乌贼科(Sepiidae),这一结果与本文研究结果(表1)类似,本文共统计出枪形目12种,八腕目7种,乌贼目1种。群落优势种主要有贝乌贼、水蛸、加利福尼亚面蛸、光滑深海蛸、太平洋僧头乌贼,其中贝乌贼、水蛸的资源丰度较高。而KATUGIN等<sup>[22]</sup>在白令海西北部调查得出的头足类优势种为北方拟贻乌贼(*Gonatopsis borealis*)和日本短腕贻乌贼(*Gonatus kamtschaticus*)。说明白令海的不同区域优势种分布存在差异,这可能与海流的作用有关。已有研究<sup>[23]</sup>表明,白令海东部陆坡流(Eastern Bering slope current, EBSC)是白令海贝乌贼产卵场的主要载体,在5—6月时,EBSC能够将冬季孵化和春季孵化的幼体首先运送到该海域东部,然后沿着白令海陆坡向西运送。

与传统回归方法相比,在探究头足类丰度与环境因子的关系方面,GAM模型被认为是一个信息更为丰富的工具<sup>[24]</sup>。因此,利用GAM模型对优势种资源丰度与各影响因子的关系进行分析,可以用于判断种类的分布情况及其生存环境的适宜程度,这对于白令海头足类资源管理、保护以及可持续利用具有重要意义。本文所采用的GAM模型是将纬度、经度、作业深度、底层水温和表层水温这几个解释变量共同加入模型中构成的,根据计算,加入上述所有影响因子作为解释变量的GAM模型的AIC值与加入1个或多个影响因子后的AIC值相比均较小,并且张弼强等<sup>[25]</sup>在基于GAM模型对西北印度洋鸢乌贼CPUE标准化研究中,对CPUE总偏差的解释率为40.3%,陆化杰等<sup>[26]</sup>利用GAM模型进行CPUE标准化的总偏差解释率范围为30%~70%,而本文采用GAM模型对各优势种的CPUE总偏差解释率分别为贝乌贼42.2%、水蛸70.1%、加利福尼亚面蛸69.1%、光滑深海蛸46.9%和太平洋僧头乌贼18.8%,除太平洋僧头乌贼外,其余总偏差解释率的值均达到较高水平,故相对可信度高。另外,GAM模型拟合结果显示(图4):各优势种在55°N、60°N附近时CPUE较高,这也和海域内头足

类CPUE在纬度方向上的具体分布呈现相同的特点(图3)。目前已有较多研究<sup>[27-29]</sup>表明,水温是影响头足类生态习性的重要环境因子,对其生存、繁殖以及集群和洄游分布等都起着举足轻重的作用,并且能够通过影响饵料生物的资源分布对头足类的分布产生间接影响,研究也发现表层水温与底层水温均对白令海陆坡头足类有显著影响。通过GAM模型结果还发现,贝乌贼主要集中在200~700 m的深度,当深度达400 m时,贝乌贼的CPUE最高,由此可以推断成年贝乌贼的适宜栖息水层在400 m附近,并且在贝乌贼的生活史中可能存在垂直迁移的现象。NESIS<sup>[30]</sup>研究认为贝乌贼是北方底栖物种,分布在大陆架和白令海陆坡海域,能够横跨整个北太平洋。OKUTANI<sup>[31]</sup>的研究也认为贝乌贼的生活方式与底栖有关,在发育过程中有不同的阶段,早期可能在远洋发育,成年时期营底栖生活,由此可见贝乌贼对水深具有一定的选择性。余为等<sup>[32]</sup>发现,大尺度气候异常事件发生时,物种资源丰度也会发生变化,当厄尔尼诺事件(2009年)发生时,海域温度、叶绿素a质量浓度等因素带来的适宜栖息地质量的差异导致了西北太平洋柔鱼(*Ommastrephes bartramii*)资源丰度变低,在拉尼娜事件发生时(1998年)资源丰度变高。因此,为了提高基于影响因子的模型准确度,未来研究应考虑气候变化的因素,充分掌握亚北极头足类生活史研究,结合海洋生态动力学研究种群动态,建立更为完善的亚北极头足类资源管理系统。

根据多样性指数的结果判断白令海陆坡头足类丰富度较低,水体污染情况为中度,这可能与海水酸化有关。从海洋生物的生活史来看,钙化动物最容易受到海洋酸化的影响,而头足类由于存在钙质的壳体,并且壳内通常含有大量的气室或体管钙质沉积物,在酸性海水中容易发生溶解,不利于物种的生长和发育<sup>[33]</sup>。陈芄<sup>[34]</sup>通过对东白令海大陆架水域的渔业资源的资源丰度与pH的关系分析,结果发现,pH变动对腹足类和双壳类易产生负面影响。故笔者推测同为软体动物门的头足类生物可能也易受到pH变动的影

另外,研究发现,172°W以西的站点以多样性指数、均匀度和丰富度均较高的集群1为主,172°W以东以多样性指数较低的集群2为主,这

也与优势种分布的结果一致,因为优势种能够对群落结构和群落环境形成明显的控制作用,而172°W以东的站点发现的头足类除优势种以外,其他种类很少,而172°W以西的站点除贝乌贼、水蛸等优势种以外,非优势种的其他种类更多,且资源丰度较高,故多样性指数更高。与本研究相似的是,陈峰等<sup>[35]</sup>研究了浙江省沿岸不同头足类群落结构,发现不同群落间存在显著差异,优势种对群落空间结构起着决定性的作用。

本研究通过对白令海陆坡头足类优势种及其空间分布与环境因子的关系的分析,首次阐述了亚北极头足类的群落结构以及其中优势种对环境因子的响应,随着海洋环境的不断变化,在今后的研究中,应该更加注重结合两者之间的联系,这对于亚北极地区头足类资源管理、保护以及可持续利用具有重要意义。

#### 参考文献:

- [1] 张建松. 白令海大陆坡: 生机勃勃的“鱼米之乡”[N]. 新华每日电讯, 2010-07-19(8).  
ZHANG J S. The Bering Sea slope: the “Land of Fish and Rice”[N]. Xinhua Daily Telegraph, 2010-07-19(8).
- [2] RADCHENKO V I. The role of squid in the pelagic ecosystem of the Bering Sea [J]. *Oceanologia*, 1992, 32(6): 1093-1101.
- [3] AKIMUSHKIN I I. Cephalopods of the seas of the U. S. S. R. : Golovonogie mollyuski morei SSSR [M]. Jerusalem: Israel Program for Scientific Translations, 1965.
- [4] OGI H. The pelagic feeding ecology of thick-billed murre in the North Pacific, March - June [J]. *Bulletin of the Faculty of Fisheries Hokkaido University*, 1980, 31(1): 50-72.
- [5] OKUTANI T, KUBODERA T, JEFFERTS K. Diversity, distribution and ecology of gonatid squids in the subarctic Pacific: A review [J]. *Bulletin of the Ocean Research Institute*, 1988, 26(1): 159-192.
- [6] NESIS K N. Gonatid squids in the subarctic North Pacific ecology, biogeography, niche diversity and role in the ecosystem [J]. *Advances in Marine Biology*, 1997, 32: 243-324.
- [7] BUBLITZ C G. Systematics of the cephalopod family Gonatidae from the southeastern Bering Sea [D]. Fairbanks: University of Alaska, 1981.
- [8] JORGENSEN E M. Identification of gonatid squid spawning areas in the Bering Sea and Gulf of Alaska based on paralarval distribution, with comments on paralarval taxonomy [C]//CIAC2003 Biology, Recruitment and Culture of Cephalopods. Phuket, Thailand, 2003: 42.
- [9] 于雯雯, 张东菊, 邹欣庆, 等. 海州湾海域浮游动物种类组成与丰度的季节变化[J]. *生态学杂志*, 2017, 36(5): 1339-1349.  
YU W W, ZHANG D J, ZOU X Q, et al. Seasonal variations of species composition and abundance of zooplankton along the coast of Haizhou Bay [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, 36(5): 1339-1349.
- [10] 陆化杰, 陈新军, 曹杰. 基于GLBM模型的中国大陆阿根廷滑柔鱼鱿钓渔业CPUE标准化[J]. *生态学报*, 2013, 33(17): 5375-5384.  
LU H J, CHEN X J, CAO J. CPUE standardization of *Illex argentinus* for Chinese Mainland squid-jigging fishery based on generalized linear Bayesian models [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(17): 5375-5384.
- [11] AKAIKE H. A new look at the statistical model identification [J]. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 1974, 19(6): 716-723.
- [12] SHANNON C E, WEAVER W. The mathematical theory of communication [M]. Urbana: University of Illinois Press, 1949: 125.
- [13] PIELOU E C. Ecological diversity [M]. New York: John Wiley, 1975: 1-165.
- [14] MARGALEF R. Information theory in ecology [J]. *General Systems*, 1958, 3: 36-71.
- [15] 赖玉霞, 刘建平, 杨国兴. 基于遗传算法的K均值聚类分析[J]. *计算机工程*, 2008, 34(20): 200-202.  
LAI Y X, LIU J P, YANG G X. K-means clustering analysis based on genetic algorithm [J]. *Computer Engineering*, 2008, 34(20): 200-202.
- [16] 王德铭, 王明霞, 罗森源, 等. 水生生物监测手册[M]. 南京: 东南大学出版社, 1993.  
WANG D M, WANG M X, LUO S Y, et al. Handbook of aquatic biomonitoring [M]. Nanjing: Southeast University Press, 1993.
- [17] NESIS K N. Short guide to the Cephalopod mollusks of the world ocean [J]. *Izdatelstvo Legkaya i Pischevaya Promyshlennost*, 1982, 360.
- [18] DIDENKO V D. Biological resources of squids in the western Bering Sea during the autumn season of 1990 [C]// Rational use of bioresources of the Pacific Ocean. Vladivostok, 1991: 90-92.
- [19] 朱国平, 林伊元. 2019年夏季西白令海狭鳕胃含物组成及其影响因素[J]. *上海海洋大学学报*, 2022, 31(6): 1514-1521.  
ZHU G P, LIN Y Y. Composition of stomach contents and its influencing factors of walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) in the western Bering Sea in summer 2019 [J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2022, 31(6): 1514-1521.
- [20] SINCLAIR E H, BALANOV A A, KUBODERA T, et al. Distribution and ecology of mesopelagic fishes and cephalopods [M]//LOUGHLIN T R, OHTANI K.

- Dynamics of the Bering Sea. Fairbanks: University of Alaska Sea Grant, 1999: 485-508.
- [21] SHEVTSOV G A, ZUEV M A, KATUGIN O N, et al. Distribution and biology of the Japanese common squid (*Todarodes pacificus*) in the Pacific Ocean off the Kuril Islands and eastern Kamchatka in summer[J]. *Ruthenica*, 2005, 15(2): 99-108.
- [22] KATUGIN O N, ZUEV N N. Distribution of cephalopods in the upper epipelagic northwestern Bering Sea in autumn [J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2007, 17(2/3): 283-294.
- [23] ARKHIPKIN A I. Age and growth of squids of the family *Ommastrephidae* [D]. Moscow: Shishov Institute of Oceanography, 1989.
- [24] BELLIDO J M, PIERCE G J, WANG J. Modelling intra-annual variation in abundance of squid *Loligo forbesi* in Scottish waters using generalised additive models [J]. *Fisheries Research*, 2001, 52(1/2): 23-39.
- [25] 张弼强, 陆化杰, 赵魁林, 等. 基于 GAM 模型西北印度洋鳶乌贼 CPUE 标准化[J]. *海洋与湖沼*, 2023, 54(1): 259-265.
- ZHANG B Q, LU H J, ZHAO M L, et al. Standardization of catch per unit effort (CPUE) in Northwest Indian Ocean *Sthenoteuthis oualaniensis* based on generalized additive model [J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2023, 54(1): 259-265.
- [26] 陆化杰, 陈新军, 曹杰, 等. 中国大陆阿根廷滑柔鱼鱿钓渔业 CPUE 标准化[J]. *水产学报*, 2013, 37(6): 951-960.
- LU H J, CHEN X J, CAO J, et al. CPUE standardization of *Illex argentinus* for Chinese Mainland squid-jigging fishery in the southwest Atlantic Ocean [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2013, 37(6): 951-960.
- [27] 刘思源, 张衡, 杨超, 等. 基于最大熵模型的西北太平洋远东拟沙丁鱼和日本鲭栖息地差异[J]. *上海海洋大学学报*, 2023, 32(4): 806-817.
- LIU S Y, ZHANG H, YANG C, et al. Differences in habitat distribution of *Sardinops melanostictus* and *Scomber japonicus* in the northwest Pacific based on a maximum entropy model[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2023, 32(4): 806-817.
- [28] 李雪渡. 海水温度与渔场之间的关系[J]. *海洋学报*, 1982, 4(1): 103-113.
- LI X D. Studies on the correlation between the temperature of sea water and fishing grounds [J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 1982, 4(1): 103-113.
- [29] 周荣, 方星楠, 余为, 等. 厄尔尼诺和拉尼娜事件下西北太平洋柔鱼栖息地时空分布差异[J]. *上海海洋大学学报*, 2022, 31(4): 984-993.
- ZHOU M, FANG X N, YU W, et al. Difference of spatio-temporal distribution of neon flying squid *Ommastrephes bartramii* in the Northwest Pacific Ocean under the El Niño and La Niña events [J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2022, 31(4): 984-993.
- [30] NESIS K N. Oceanic Cephalopods: Distribution, Life Forms [J]. *Evolution*, 1985.
- [31] OKUTANI T. Evidence of spawning of *Berryteuthis magister* in the northeastern Pacific (Cephalopoda: *Gonatidae*) [J]. *Bulletin of the Ocean Research Institute*, 1988, 26(1): 193-200.
- [32] 余为, 陈新军, 易倩. 不同气候模式下西北太平洋柔鱼渔场环境特征分析[J]. *水产学报*, 2017, 41(4): 525-534.
- YU W, CHEN X J, YI Q. Analysis of variations in the environmental conditions on the fishing ground of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the Northwestern Pacific Ocean under different climate modes [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2017, 41(4): 525-534.
- [33] BYRNE M. Impact of ocean warming and ocean acidification on marine invertebrate life history stages: vulnerabilities and potential for persistence in a changing ocean [C]//7th Alexander von Humboldt International Conference. Penang, Malaysia, 2011: 1-42.
- [34] 陈芑. 海洋酸化对全球渔业及东白令海渔业资源的影响[D]. 上海: 上海海洋大学, 2020.
- CHEN P. The influence of Ocean acidification to the global fisheries and regional fisheries resources (East Bering Sea) [D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2020.
- [35] 陈峰, 瞿俊跃, 方舟, 等. 浙江省沿岸春秋头足类群落结构变化分析[J]. *水产学报*, 2020, 44(8): 1317-1328.
- CHEN F, QU J Y, FANG Z, et al. Variation of community structure of Cephalopods in spring and autumn along the coast of Zhejiang Province [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2020, 44(8): 1317-1328.

## Cephalopod community structure and its relationship with environmental factors in the Bering Sea slope

XIANG Shengyu<sup>1</sup>, YU Wei<sup>1,2,3,4,5</sup>, JIN Pengchao<sup>1</sup>, SHENG Yilu<sup>1</sup>, DAI Yilin<sup>1</sup>, LI Wenxia<sup>1</sup>

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

**Abstract:** Based on the trawl survey data along the Bering Sea slope in 2002, 2004, 2008, 2010, 2012 and 2016, all the cephalopods species were selected in this study. With the cephalopods data, we analyzed the cephalopods community composition, determined the dominant species and their spatial distribution in relation to environmental factors in the Bering Sea slope based on the generalized additive model, and quantified the distribution of cephalopods abundance (indicated by catch per unit effort, CPUE) in latitude and longitude. The diversity of cephalopods community was further evaluated according to the ecological methods. The results showed that a total of 20 cephalopods species were identified belonging to 3 orders, 9 families and 15 genera. The highest CPUE of the cephalopod species in latitude was 0.78 kg/km<sup>2</sup> at 55°N. The CPUE in longitude fluctuated between 0.3 and 0.7 kg/km<sup>2</sup> except that the value exceeded 1.0 kg/km<sup>2</sup> around 166.5°W, 171.5°W and 177.5°W. The dominant cephalopod species in the survey area were *Beryteuthis magister*, *Enteroctopus dofleini*, *Opisthoteuthis californiana*, *Benthoctopus leioderma*, and *Rossia pacifica*. Among them, there were significant spatial differences in the distribution of dominant species. In the stations east of 172°W, species were mainly dominant species, and there were few other species. In the stations west of 172°W, the CPUE of other cephalopods was relatively high except for *Beryteuthis magister* and *Enteroctopus dofleini*. GAM model analysis showed that longitude, latitude, bottom depth, bottom temperature and surface temperature were important factors affecting the CPUE of the most dominant species. The results of cluster analysis showed that there were two main clusters in different regions, and great differences were found in the community diversity index among different clusters.

**Key words:** Bering Sea slope; cephalopod; dominant species; community structure; generalized additive model