

基于茎柔鱼胃含物分析的东南太平洋饵料生物多样性研究

李 露¹, 林东明^{1, 2, 3, 4}

1. 上海海洋大学 海洋生物资源与管理学院, 上海 201306
2. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306
3. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306
4. 农业农村部大洋渔业可持续利用重点实验室, 上海 201306

摘要: 生物多样性是维持生态系统稳定性的重要基础, 而海洋生物多样性的长期动态监测面临挑战。为探究东南太平洋鱿钓渔场的生物多样性特征, 以茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*) 作为生物采集器, 调查了该海域生物多样性的时空分布, 并采用广义相加混合效应模型 (Generalized Additive Mixed-Effects Models, GAMMs) 分析了生物多样性指数与环境因子的相关性。结果显示: 120 个胃样本中共鉴定出 43 个物种, 其中辐鳍鱼纲 27 种, 头足纲 8 种, 腹足纲 7 种, 软甲纲 1 种。生物多样性指数呈显著的空间分布差异, Margalef 和 Shannon-Wiener 指数均呈从大洋海域向近海海域递增的趋势; 生物多样性指数季节性差异虽不显著, 但春季生物多样性指数相对较高; 生物多样性指数与叶绿素 *a* 浓度呈显著负相关, 与海平面高度和净初级生产力呈正相关, 而与海表温度无显著关联。研究表明, 东南太平洋鱿钓渔场生物多样性具有明显的空间分布规律, 季节间相对稳定, 其时空分布差异是生境异质性和海域环境动态变化的结果。

关键词: 茎柔鱼; 胃含物分析; 生物多样性; 鱿钓渔场; 东南太平洋

中图分类号: S 931.1

文献标志码: A

开放科学 (资源服务) 标识码 (OSID):



Study on prey species biodiversity in Southeast Pacific based on *Dosidicus gigas* stomach analysis

LI Lu¹, LIN Dongming^{1, 2, 3, 4}

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

Abstract: Biodiversity is a critical biological foundation for ecosystem stability, but long-term dynamic monitoring of marine biodiversity remains challenging. To study the biodiversity in the squid gigging fishery grounds of the Southeast Pacific, we employed jumbo squids (*Dosidicus gigas*) as samples to investigate the spatio-temporal distribution pattern of biodiversity in that area. We also applied GAMMs (Generalized Additive Mixed-Effects Models) to evaluate the relationship between biodiversity indexes and environmental condition. The results reveal that a total of 43 species were identified from 120 analyzed stomachs of *D. gigas*. The taxonomic composition included 27 Actinopterygii species, 8 Cephalopods, 7 Gastropods, and 1 Malacostraca. There was significant spatial heterogeneity in the biodiversity indexes, both Margalef and Shannon-Wiener indexes demonstrating an increasing trend from pelagic to coastal waters. While the seasonal variation in the biodiversity

收稿日期: 2024-12-20; 修回日期: 2025-03-17

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (41876144); 上海市人才发展资金项目 (2020107)

作者简介: 李 露 (2000—), 女, 硕士研究生, 研究方向为海洋生物与生态学。E-mail: ll2727295125@163.com

通信作者: 林东明 (1980—), 男, 高级工程师, 博士, 研究方向为头足类繁殖生物生态学。E-mail: dmlin@shou.edu.cn

indexes were statistically insignificant, though relatively higher values were recorded in spring. The spatio-temporal distribution of biodiversity indexes exhibited significant negative correlations with chlorophyll *a* concentration and positive correlation with sea surface height and net primary productivity. By contrary, there was no significant relationship between biodiversity indexes and sea surface temperature. Thus, the results demonstrate obvious spatial patterns in biodiversity across the squid jigging fishery grounds in the Southeast Pacific, with relative seasonal stability. The observed spatio-temporal variations in biodiversity may be primarily driven by the habitat heterogeneity and dynamics of the marine environmental condition.

Keywords: *Dosidicus gigas*; Stomach content analysis; Biodiversity; Jigging fishery ground; Southeast Pacific

东南太平洋地区蕴含着极为丰富的生物种类资源^[1],且在生物群落分布上呈现出一定的地理与生态特点^[2]。在智利、秘鲁等近海海域,已发现的生物种类多达 10 000 余种,其中鱼类和甲壳类占据总数的 2/5,且生物多样性呈自海域北部向南部递减的趋势^[3]。然而,在东南太平洋公海海域,由于受到多种复杂因素的制约,生物多样性的监测以及深入研究工作面临挑战,可获取的海洋生物生态信息相对有限。这阻碍了对东南太平洋生态系统稳定性的深入研究和全面认知,也不利于制定合理的渔业资源保护和管理方法。一直以来,长期监测是研究海洋生物多样性和生态系统的重要方法,通过长期持续性地监测可以掌握海洋生物现状以及正在变化的过程^[4]。但是,长期监测考验时间、人力及资金成本,其数据可靠性与监测时间成正比。尤其在深远海地区,由于科考活动较少以及受到恶劣环境限制,往往导致监测数据缺失或者不完整,影响了科学观察数据的准确性^[5]。近年来,人们发现海洋捕食者的食物组成也可以反映海洋生态系统的种间关系和生物群落结构,能够揭示研究海域的生物多样性^[6]。这是因为捕食者具有与气候变化、人为干扰等因素协同影响生态系统稳定的特性,是食物网、食物链结构稳定的重要调控者^[7]。作为评估生物多样性的指标,捕食者的种群动态变化可以更有效评估生态系统健康状况,揭示生物多样性的潜在风险^[8]。同时,利用捕食者研究生物多样性有利于学者通过单一生境的研究,全面监测生态系统的动态变化,有效地反映群落结构和种间关系^[9]。比如,Link 等^[10]以不同的鱼作为生物采集器,评估了西苏格兰大陆架、芬迪湾和加拿大部分乔治海岸东北大陆架生态系统的底栖生物多样性以及空间分布。Faring 等^[11]也通过大西洋鳕(*Gadus morhua*)的胃含物组成研究了毛鳞鱼(*Mallotus villosus*)的空间分布及其丰度。因此,利用海洋捕食

者作为生物采集器是研究海洋生物多样性的有效补充方法。

茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)广泛分布于东南太平洋,承担着连接生态系统营养物质循环与能量传递的关键生态职能^[12]。该物种生长速度快、生命周期短^[13],具有贪婪且随机的食性,能够捕食体型大于自身的生物,是一种凶猛的“机会主义”捕食者^[13]。在栖息海域内,茎柔鱼大量捕食甲壳类、头足类和鱼类以满足其生长发育需求^[13-14]。此外,茎柔鱼也是许多大型海洋生物的重要饵料,其主要捕食者包括大型鱼类、哺乳动物和海鸟等^[15-16]。而且茎柔鱼资源丰度的变化会影响其饵料生物和捕食者的种群规模与分布^[17]。由此可见,茎柔鱼具备监测海域生物多样性的重要特征和潜力。相较于传统的长期定点监测或者大范围稀疏的采样方法,以茎柔鱼为生物采集器,能够在相对较短的时间跨度内获取多个时间节点和空间位置的生物多样性数据,捕捉生物多样性的动态变化以及空间异质性,为生物多样性研究提供一种新的思路。基于此,本研究采用茎柔鱼作为生物采集器,通过 Alpha 多样性(Alpha diversity)和多变量分析法,研究了东南太平洋赤道、厄瓜多尔南部和秘鲁北部等鱿钓渔场海域在不同季节的茎柔鱼饵料生物组成差异。同时,基于广义加性混合模型(Generalized Additive Mixed-Effects Models, GAMMs)解析了生物多样性指数与海域环境因子的相关关系。旨在阐明东南太平洋鱿钓渔场饵料生物多样性的时空分布特征及其影响因素,为深入研究东南太平洋生物多样性提供基础数据,并为东南太平洋鱿钓渔场的渔业资源管理与养护提供科学依据。

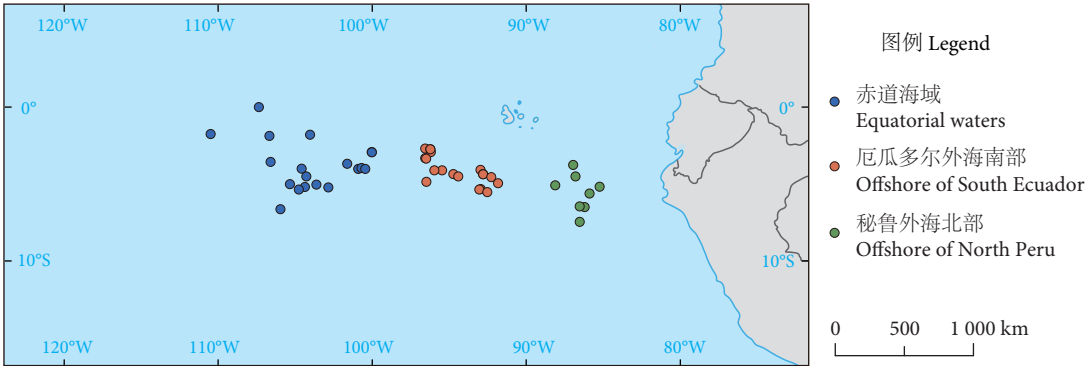
1 材料与方法

1.1 样本来源

茎柔鱼样本是中国远洋鱿钓作业渔船于

2020 年 7—9 月及 2022 年 1—10 月采集的渔获物。采集站点分布在东南太平洋的赤道作业海域、厄瓜多尔外海南部和秘鲁外海北部，采集范围分别为 100°W—112°W、1°N—7°S，91°W—97°W、2°S—6°S 以及 85°W—88°W、3°S—8°S (图 1)。考虑

到远洋鱿钓作业渔船在作业过程中具有相对流动性的特点，在每个采样站点均采用随机抽取的方式进行样本采集。采集工作完成后，所获取的样本即刻放置于 -20 ℃ 的冰箱内保藏，以确保样本的完整性与可用性，为后续研究工作提供可靠的基础材料。



审图号：GS 粤 (2025) 1149 号

图1 东南太平洋茎柔鱼样本的采样海域及站点

Fig. 1 Sampling sea area and stations of *D. gigas* in Southeast Pacific

1.2 胃含物分析

在实验室常温解冻之后，测定每尾茎柔鱼样本的生物学数据，记录胴长、体质量以及胃饱满度。胴长测定精确到 1 mm，体质量精确至 1 g。以 Zuev 等^[18] 的胃饱满等级划分为标准，将样本胃饱

满度划分为 5 个等级。本研究选取 120 尾胃饱满度等级 ≥2 的茎柔鱼胃样本进行胃含物分析。其中，赤道海域 39 尾，厄瓜多尔外海南部 48 尾，秘鲁外海北部 33 尾 (表 1)。将每尾鱼完整的胃摘取后，置于密封袋中，保存于 -40 ℃ 冰箱，用于后续胃含物分析。

表1 东南太平洋不同采样海域和采样季节的茎柔鱼样本数

Table 1 Number of samples of *D. gigas* by different sampling sea areas and sampling seasons in Southeast Pacific 尾

采样海域 Sampling area	春季 Spring	夏季 Summer	秋季 Autumn	冬季 Winter	总数 Total
赤道海域 Equatorial waters		19	20		39
厄瓜多尔外海南部 Offshore of South Ecuador				48	48
秘鲁外海北部 Offshore of North Peru	17			16	33
总数 Total	17	19	20	64	120

每尾茎柔鱼的胃于实验室常温解冻后，用无纺布吸干表面水分，用剪刀纵向剪开胃壁，取出胃含物并称质量。称质量后的胃含物中加入超纯水充分混匀，先后经 20、40、60、80 和 100 目的筛网过滤，将残留在筛网上的耳石、角质颚、可辨认的浮游动物以及未消化的食物残渣逐一取出并保存。共获得可辨认的耳石样本 9 952 个、角质颚样本 107 个、浮游动物 8 种。在显微镜 (SMZ745T, Nikon) 成像系统下，对所有胃含物进行拍照，同时用数字卡尺测量耳石、角质颚等硬组织的长度和宽度等，精确至 0.01 mm。对照耳石鉴定指南^[19]、

头足类与角质颚鉴定指南^[20] 及浮游生物图片集^[21] 等，对所有胃含物鉴定至最低分类阶元，最后将收集的耳石、角质颚、浮游生物等样品置于 95% (φ) 的乙醇溶液中保存。

1.3 饵料生物多样性分析

根据胃含物鉴定结果统计每种饵料生物的数量，其中鱼类数量以左矢耳石或右矢耳石的最大计数值为准，头足类数量以角质颚上颚或下颚最大计数值为准，其他饵料生物则直接计数。根据每种饵料生物数量，计算其出现频次。饵料生物的出现频率 (F%)、相对丰度 (R%) 计算公式分别为：

$$F\% = \frac{O_i}{S_{\text{total}}} \times 100\% \quad (1)$$

$$R\% = \frac{N_i}{N_{\text{total}}} \times 100\% \quad (2)$$

式中: O_i 为第 i 个饵料生物出现的次数; S_{total} 为胃含物分析的胃样本总数; N_i 为第 i 个饵料生物的个体数; N_{total} 为所有饵料生物的个体总数。

根据胃含物统计结果, 计算饵料生物的 Margalef 指数^[22] 和 Shannon-Wiener 指数^[23]。两指数从不同维度对生物群落特征进行量化描述。Margalef 指数作为衡量物种丰富度的重要指标, 具有独特的生态学意义。基于对胃含物中的饵料生物种类和数量的综合考量, Margalef 指数越高, 表示饵料生物种类越丰富^[24]。Shannon-Wiener 指数专注于描述生物群落结构的复杂度, 它不仅考虑物种的数量, 还兼顾各个物种的相对丰度。该指数值越高, 表明生物群落中各个物种的分布更为均匀, 种间关系更为复杂多样, 即生物多样性更加丰富, 反之则越低^[25]。两指数的计算公式分别为:

$$D = (S-1) / \ln N \quad (3)$$

$$H' = - \sum P_i \log_2 P_i \quad (4)$$

式中: D 为 Margalef 指数; H' 为 Shannon-Wiener 指数; S 为指茎柔鱼饵料生物的种类数; N 为胃样本中出现的饵料生物个体总数; P_i 为第 i 个饵料生物个体数的占比。

1.4 统计分析

通过置换多元方差分析 (Parametric multivariate analysis of variance, PERMANOVA) 研究东南太平洋鱿钓渔场不同海域、不同季节的饵料生物组成差异。并通过相似性百分比 (Similarity percentages, SIMPER) 计算不同饵料生物对物种组成时空差异的贡献率。

针对生物多样性指数, 采用 Shapiro-Wilk 检验分析其是否符合正态性分布, 若符合正态分布, 利用单因素方差分析 (One-way, ANOVA) 检验 Margalef 和 Shannon-Wiener 指数在采样海域间和采样季节间的差异性; 若 Shapiro-Wilk 检验结果显示数据不符合正态分布, 则利用 Kruskal-Wallis 检验分析各多样性指数的差异性。显著差异水平设为 $p < 0.05$ 。

采用 GAMMs^[26] 分析东南太平洋鱿钓渔场饵料生物的时空分布。由于茎柔鱼消化速度极快, 本研究以茎柔鱼的采样站点作为其饵料生物的栖息位置。因此, 利用 GAMMs 分别拟合分析 Margalef

和 Shannon-Wiener 指数随采样经纬度的变化趋势, 以研究饵料生物多样性的空间分布格局, 模型中以采样海域为随机因子。此外, 利用 GAMMs 依次拟合 Margalef 和 Shannon-Wiener 指数与海表温度 (Sea surface temperature, SST)、海平面高度 (Sea surface height, SSH)、叶绿素 a 浓度 (Chlorophyll a concentration, Chl- a)、净初级生产力 (Net primary productivity per unit volume, NPPV) 等环境因子的关系, 模型中以采样海域、采样季节为随机因子。SST、SSH、Chl- a 和 NPPV 从哥白尼海洋服务网站下载 (SST and SSH, doi: 10.48670/moi-00016; Chl- a and NPPV, doi: 10.48670/moi-00148)。为了减少日变化的偏差, 环境因子的时间分辨率为月, SST 空间分辨率为 $0.083^\circ \times 0.083^\circ$, SSH、Chl- a 、NPPV 空间分辨率为 $0.25^\circ \times 0.25^\circ$ 。

所有统计分析均利用 R 平台进行。其中 PERMANOVA、SIMPER 分析可通过 “vegan” 包实现; GAMMs 通过 “mgcv” 包实现。

2 结果

2.1 饵料生物组成

在东南太平洋赤道海域、厄瓜多尔外海南部和秘鲁外海北部的鱿钓渔场, 在茎柔鱼的胃含物中共发现 43 种生物种类, 来自于 4 纲 9 目 20 科 32 属。以辐鳍鱼纲种类最多, 共有 27 种; 头足纲和腹足纲分别有 8 和 7 种, 软甲纲种类仅 1 种, 为端足类。其中, 荧串光鱼 (*Vinciguerra lucetia*) 的出现频率和相对丰度均最高 ($F\% = 87.50\%$, $R\% = 43.99\%$); 钝吻缘光鱼 (*Margrethia obtusirostra*) 次之 ($F\% = 70.83\%$, $R\% = 30.45\%$); 诺贝珍灯鱼 (*Lampanyctus nobilis*)、长翅龟螺 (*Diacavolinia longirostris*) 的出现频率均低于 1.00%, 相对丰度均为 0.01% (附录 A, 详见 <http://dx.doi.org/10.12131/20240293> 的资源附件)。

2.2 生物多样性的空间分布

分析显示, 赤道海域、厄瓜多尔外海南部和秘鲁外海北部等采样海域间的饵料生物组成存在显著性差异 (PERMANOVA, $F = 0.04$, $p < 0.05$); 而且, 任意两海域间饵料生物组成均存在显著差异 (赤道海域和厄瓜多尔外海南部: $F = 0.03$, $p < 0.05$; 赤道海域和秘鲁外海北部: $F = 0.06$, $p < 0.05$; 厄瓜多尔外海南部和秘鲁外海北部: $F =$

0.05, $p < 0.05$)。根据 SIMPER 分析结果可知, 饵料生物组成的海域间差异贡献率最高的是荧串光鱼, 贡献率为 25.74%; 其次是钝吻缘光鱼, 贡献

率为 20.99%; 贡献率高于 5% 的物种还包括明灯鱼属 (9.16%)、朗明灯鱼 (7.85%); 其余物种的贡献率均低于 3.10% (图 2)。

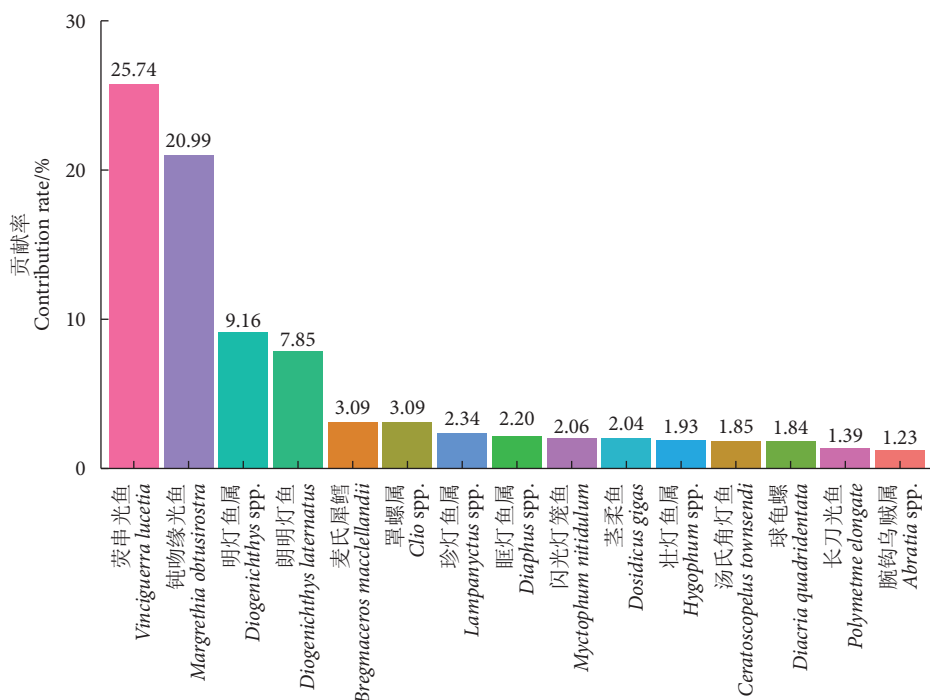


图2 东南太平洋鱿钓渔场不同海域饵料生物组成的 SIMPER 分析结果

注: 仅列示贡献率>1.00% 的物种。

Fig. 2 Results of SIMPER analysis of prey species composition among different sampling sea areas in jigging fishery ground of Southeast Pacific

Note: Only species with contribution rate>1.00% are presented.

生物多样性指数结果显示, 东南太平洋鱿钓渔场生物种类的 Margalef 指数存在显著的海域间差异 ($\chi^2=9.01$, $p=0.01$)。然而, 不同采样海域之间, Shannon-Wiener 指数无显著差异 ($F=2.47$, $p=0.08$)。在秘鲁外海北部, Margalef 和 Shannon-Wiener 指数最大, 分别为 1.48 ± 0.70 (范围 0.31~2.26) 和 1.13 ± 0.48 (0.14~2.08); 厄瓜多尔外海南部次之, 分别为 1.24 ± 0.66 (0.40~3.46) 和 1.12 ± 0.34 (0.50~1.95); 赤道海域最低, 分别为 1.02 ± 0.46 (0.36~2.15) 和 0.96 ± 0.37 (0.20~1.76) (图 3-a—3-b)。GAMMs 显示, Margalef 和 Shannon-Wiener 指数与经度、纬度显著相关 (表 2)。Margalef 指数在 110°W — 100°W 海域范围内最小, 低于 1.25; 在 85°W — 88°W , 0°S — 2°S 范围内, Margalef 指数最大, 均大于 1.5。Shannon-Wiener 指数在 110°W — 95°W 海域范围内小于 1.0; 在 90°W — 93°W , 0°S — 2°S 范围内最大, 大于 1.4。此外两个指数均从大洋海域向近海海域呈增大趋势 (图 4-a—4-b)。

2.3 生物多样性的季节性分布

本研究结果显示, 东南太平洋鱿钓渔场不同季节间的饵料生物组成存在显著性差异 (PERMANOVA, $F=0.03$, $p < 0.05$); 且任意两个季节间的饵料生物组成也存在显著性差异 (春季和夏季: $F=0.08$, $p < 0.05$; 春季和秋季: $F=0.10$, $p < 0.05$; 春季和冬季: $F=0.03$, $p < 0.05$; 夏季和秋季: $F=0.09$, $p < 0.05$; 夏季和冬季: $F=0.09$, $p < 0.05$; 秋季和冬季: $F=0.02$, $p < 0.05$)。SIMPER 分析可知, 饵料生物组成季节间差异贡献率最大的是荧串光鱼, 贡献率为 25.17%; 其次是钝吻缘光鱼, 贡献率为 21.38%; 贡献率高于 5% 的物种还包括明灯鱼属 (9.15%)、朗明灯鱼 (6.19%); 其余物种对于饵料生物组成季节性差异的贡献率均 $\leq 3.00\%$ (图 5)。

在东南太平洋鱿钓渔场, Margalef 和 Shannon-Wiener 指数均不存在显著季节性差异 (Margalef 指数: $\chi^2=6.25$, $p=0.10$; Shannon-Wiener 指数:

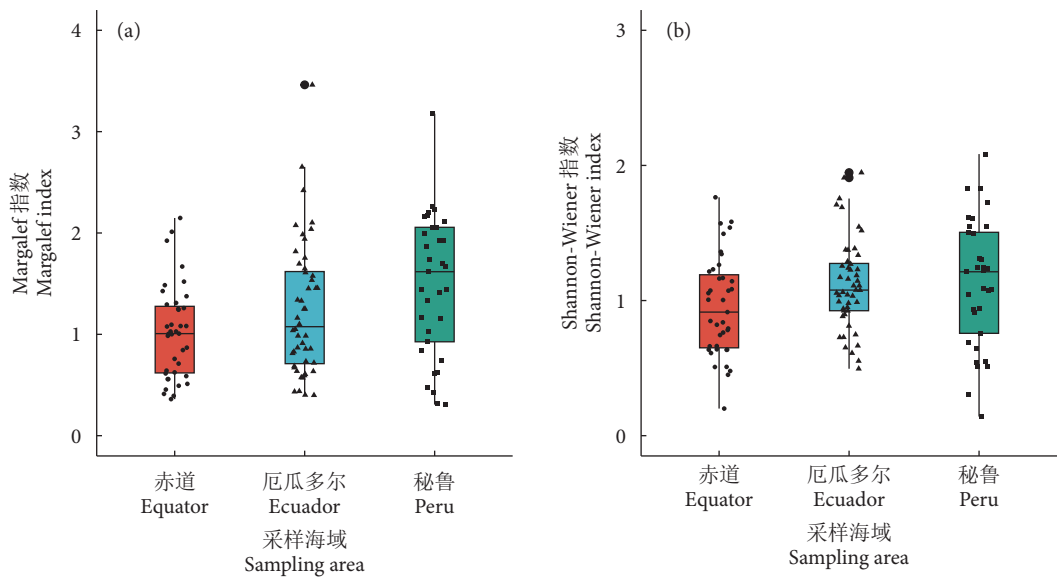


图3 东南太平洋鱿钓渔场不同采样海域的生物多样性指数分布

Fig. 3 Distribution of biodiversity indexes for different sampling areas in squid jigging fishery ground of Southeast Pacific

表2 东南太平洋鱿钓渔场生物多样性指数与经度、纬度的广义加性混合效应模型结果
Table 2 Results of GAMMs fitted biodiversity indexes with longitude and latitude in squid jigging fishery ground of Southeast Pacific

效应 Effect	模型参数因子 Model parameter	估计 Estimated	标准偏差 Standard deviance	自由度 Degree of freedom	<i>t</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Margalef 指数 Margalef index							
随机效应 Random effect	采样海域 Sampling sea area		1.05×10^{-5}				
	残差 Residual		0.47				
固定效应 Fixed effect	截距 Intercept	1.16	0.07		16.75		$<2\times10^{-16}$
	经度-纬度 (Longitude-Latitude)			24		0.40	0.01
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index							
随机效应 Random effect	采样海域 Sampling sea area		5.81×10^{-6}				
	残差 Residual		0.30				
固定效应 Fixed effect	截距 Intercept	1.03	0.04		23.00		$<2\times10^{-16}$
	经度-纬度 (Longitude- Latitude)			3		0.48	0.009

注: GAMMs 中多样性指数作 z-score 标准分数转化。
Note: The biodiversity indexes are standardized by z-score transformation for GAMMs.

$F=0.83$, $p=0.48$)。在春季, Margalef 和 Shannon-Wiener 指数较大, 分别为 1.43 ± 0.75 (范围 0.31~3.18) 和 1.11 ± 0.52 (0.20~2.08); 冬季次之, 分别为 1.29 ± 0.66 (0.31~2.65) 和 1.10 ± 0.37 (0.14~1.95); 秋季较低, 分别为 0.96 ± 0.45 (0.36~1.92) 和 0.98 ± 0.33 (0.51~1.57); 夏季分别为 1.13 ± 0.53 (0.46~2.15) 和 0.99 ± 0.41 (0.45~1.76) (图 6-a—6-b)。

2.4 生物多样性与海域环境因子的关系

在东南太平洋鱿钓渔场, 海表温度为 $18.55\sim26.87\text{ }^{\circ}\text{C}$, 平均 $(22.94\pm1.82)\text{ }^{\circ}\text{C}$; 海平面高度为

$-1.52\sim-0.28\text{ m}$, 平均 $(-1.37\pm0.18)\text{ m}$; 叶绿素 *a* 质量浓度为 $0.22\sim1.31\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$, 平均 $(0.33\pm0.16)\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$; 净初级生产力为 $11.81\sim23.11\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{d}^{-1}$, 平均 $(16.77\pm2.64)\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{d}^{-1}$ 。4 个环境因子在不同采样海域和采样季节的数据如表 3 所示。差异性检验结果显示, 4 个环境因子均存在显著的采样海域间差异和采样季节间差异 (海域间: SST, $\chi^2=27.27$, $p<0.01$; SSH, $\chi^2=14.56$, $p<0.01$; Chl-a, $\chi^2=24.98$, $p<0.01$ 。季节间: SST, $\chi^2=34.14$, $p<0.01$; SSH, $\chi^2=7.82$, $p=0.04$; Chl-a, $\chi^2=$

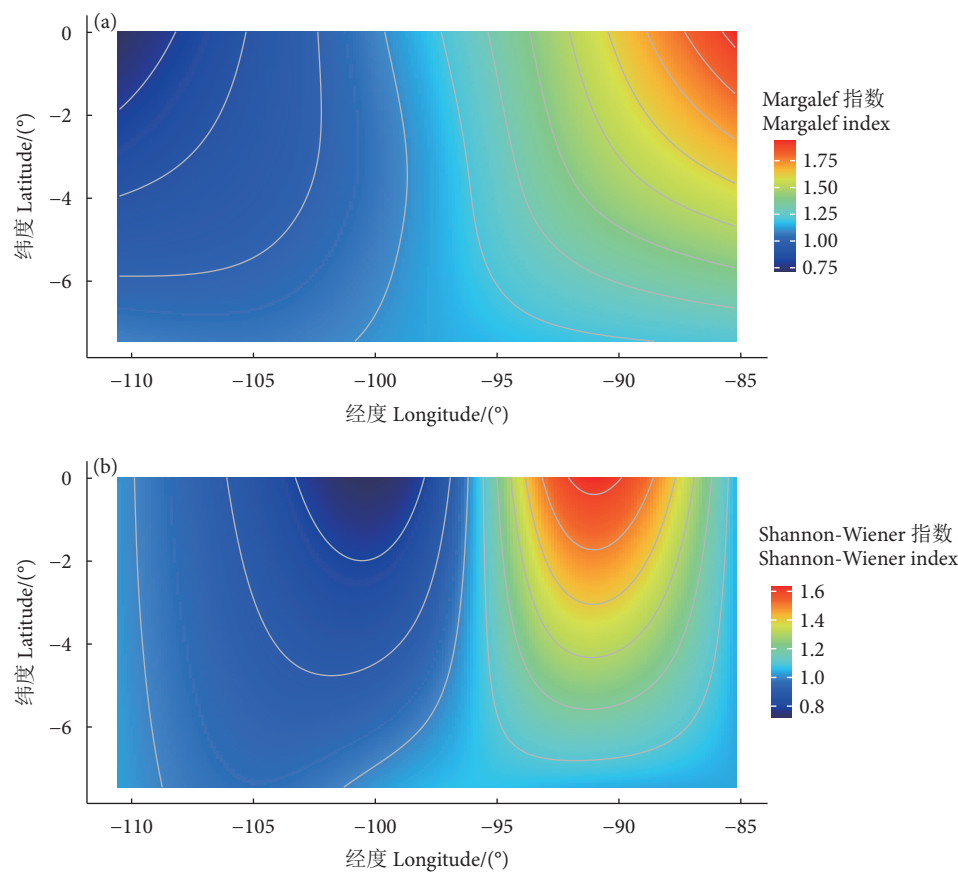


图4 东南太平洋鱿钓渔场生物多样性指数的空间分布

Fig. 4 Spatial distribution of biodiversity indexes in squid jigging fishery ground of Southeast Pacific

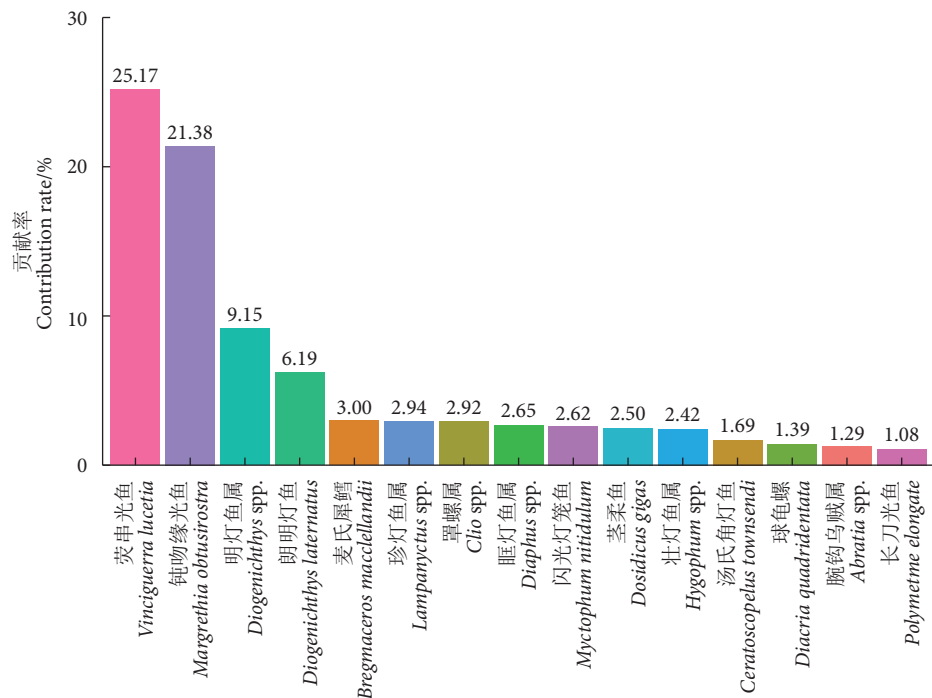


图5 东南太平洋鱿钓渔场不同季节饵料生物组成差异的 SIMPER 分析结果

注：仅列示贡献率>1.00% 的物种。

Fig. 5 Results of SIMPER analysis of prey species composition by different sampling seasons in squid jigging fishery ground of Southeast Pacific

Note: Only species with contribution rate >1.00% are presented.

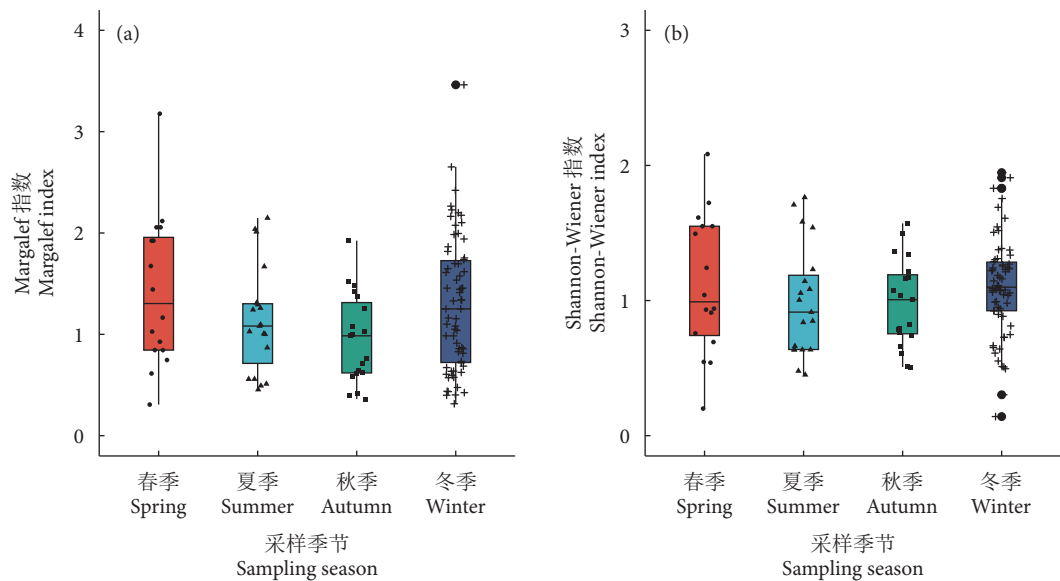


图6 东南太平洋鱿钓渔场不同季节的多样性指数分布

Fig. 6 Distribution of biodiversity indexes by different sampling seasons in squid jigging fishery ground of Southeast Pacific

表3 东南太平洋鱿钓渔场不同采样海域和采样季节间的环境因子数据
Table 3 Summary of environmental variables by different sampling sea areas and sampling seasons in squid jigging fishery ground of Southeast Pacific

	海表温度 Sea surface temperature/℃	海平面高度 Sea surface height/m	叶绿素 <i>a</i> 浓度 Chlorophyll <i>a</i> concentration/ (mg·m ⁻³)	净初级生产力 Net primary productivity/ (mg·m ⁻³ ·d ⁻¹)
采样海域 Sampling sea area				
赤道 Equator	21.10~26.87	-1.52~-1.37	0.22~0.43	11.81~22.80
厄瓜多尔 Ecuador	20.87~24.63	-1.48~-1.29	0.28~0.45	13.72~23.11
秘鲁 Peru	18.55~22.22	-1.37~-0.29	0.30~1.31	14.53~18.99
采样季节 Sampling season				
春季 Spring	18.55~22.21	-1.51~-0.28	0.35~1.30	15.53~22.80
夏季 Summer	23.20~24.26	-1.44~-1.37	0.25~0.30	11.81~19.22
秋季 Autumn	22.51~26.87	-1.46~-1.41	0.22~0.42	13.39~23.11
冬季 Winter	19.74~24.33	-1.48~-1.28	0.28~0.45	13.96~21.83

19.81, $p<0.01$); 然而, 净初级生产力在采样海域和采样季节间的差异性均不显著 (海域间: $\chi^2=0.41$, $p=0.82$; 季节间: $\chi^2=7.23$, $p=0.06$)。

GAMMs 分析结果显示, 东南太平洋鱿钓渔场饵料生物种类的 Margalef 指数、Shannon-Wiener 指数均与海平面高度、叶绿素 *a* 浓度以及净初级生产力存在显著的效应关系, 而与海表温度关系不显著 (表 4)。两指数均与叶绿素 *a* 浓度呈负效应关系, 随着叶绿素 *a* 浓度升高而降低; 相反, 海平面高度以及净初级生产力对两指数具有正效应的影响关系, 两指数随着海平面高度升高、净初级生产力增加而增大 (图 7)。

3 讨论

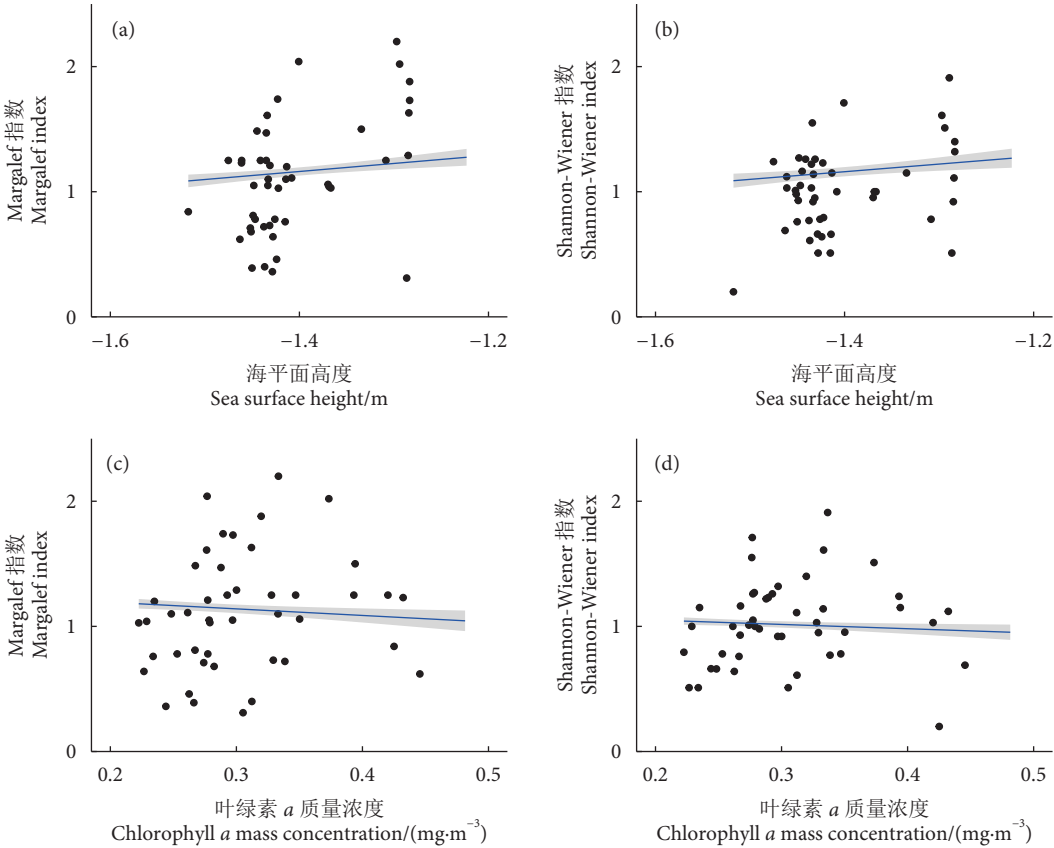
3.1 物种组成

生物多样性是维持生态系统稳定与健康的重要基础^[27-29], 通过物种之间捕食与被捕食的关系维系着系统中能量流动平衡^[30]。因而, 海洋捕食者, 尤其是食性贪婪的捕食者被认为是揭示海洋生态系统生物多样性的重要媒介^[6], 可有效弥补当前难以开展长期监测生物多样性的短板^[9]。茎柔鱼是凶猛、贪婪的随机主义捕食者, 摄食生态位宽, 摄食的饵料生物种类多样^[13-14]。比如, 在加利福尼亚湾, 茎柔鱼主要摄食巴拿马底灯鱼 (*Benthoosema pa-*

表4 东南太平洋鱿钓渔场多样性指数与环境因子的广义加性混合效应模型拟合结果
Table 4 Results of GAMMs fitted biodiversity indexes with environmental variables in squid jigging fishery ground of Southeast Pacific

效应 Effect	模型参考因子 Model parameter	估计 Estimated	标准偏差 Standard deviance	自由度 Degree of freedom	<i>t</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Margalef 指数 Margalef index							
随机效应 Random effect	采样季节 Sampling season		0.22				
	采样海域 Sampling sea area						
	残差 Residual		0.78				
固定效应 Fixed effect	截距 Intercept	-0.05	4.92×10 ⁻¹¹		-0.23		0.81
	海表温度 SST			1.00		3.55	0.07
	海平面高度 SSH			1.00		13.99	0.05×10 ⁻²
	叶绿素 <i>a</i> 浓度 Chl- <i>a</i>			1.00		9.26	0.04×10 ⁻¹
	净初级生产力 NPPV			1.00		6.61	0.13×10 ⁻¹
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index							
随机效应 Random effect	采样季节 Sampling season		0.24				
	采样海域 Sampling sea area						
	残差 Residual		0.81				
固定效应 Fixed effect	截距 Intercept	-0.05	1.84×10 ⁻⁷		-0.20		0.85
	海表温度 SST			1.00		0.06	0.80
	海平面高度 SSH			1.00		9.74	0.003
	叶绿素 <i>a</i> 浓度 Chl- <i>a</i>			1.00		6.67	0.01
	净初级生产力 NPPV			1.00		4.14	0.05

注：GAMMs 中多样性指数、环境因子均作 *z*-score 标准分数转化。
Note: The diversity indexes and environmental variables are standardized by *z*-score transformation for GAMMs.



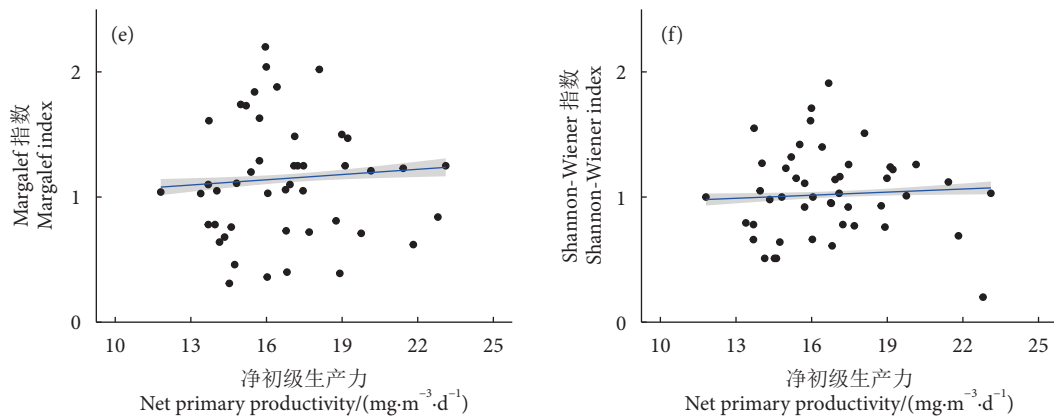


图7 东南太平洋鱿钓渔场生物多样性指数与环境因子的关系

注: 蓝色实线和灰色阴影分别表示 GAMMs 拟合曲线及其 95% 置信区间。

Fig. 7 Relationship between biodiversity indexes and environmental variables in squid jigging fishery ground of Southeast Pacific

Note: Blue solid lines represents model fits of Generalized Additive Mixed-Effects Models, with 95% confidence intervals in grey shading.

namense)、胡瓜鱼 (*Osmerus mordax*)、鳀 (*Engraulis japonicus*) 等 98 种生物种类^[31], 与加利福尼亚洋流系统的主要物种数相当^[32]。在智利中部近海和外海, 茎柔鱼的胃含物发现了 24 种饵料生物, 包括鱼类、甲壳类、头足类等, 与洪堡洋流系统中已记录在库的生物种类组成相似^[33]。可见, 茎柔鱼的食物组成可以反映其栖息海域的主要生物种类组成及群落结构。本研究在茎柔鱼的胃含物中共发现东南太平洋赤道海域、厄瓜多尔外海南部和秘鲁外海北部等海域 43 种不同生物种类, 包括鱼类、头足类、腹足类、软甲类等, 以鱼类的出现频率最高, 这与李云凯等^[34]和 Bruno 等^[35]的研究结果相近。该结果进一步佐证了在东南太平洋赤道海域至秘鲁外海的生物组成以鱼类为主的观点^[28,36]。

此外, 本研究还发现茎柔鱼胃含物中荧串光鱼的出现频率最高, 其次是明灯鱼属、灯笼鱼属等。这些小型鱼类是东南太平洋温热带水域最丰富的中上层鱼类之一, 富含多不饱和脂肪酸, 可满足捕食者日常代谢、生长发育等能量需求^[37]。在秘鲁外海, 茎柔鱼的栖息水层及昼夜垂直迁徙习性与荧串光鱼的高度重合^[38], 这可能是后者在茎柔鱼胃含物分析中出现频率高的原因。然而, 本研究 SIMPER 分析发现荧串光鱼是东南太平洋鱿钓渔场不同海域以及不同季节饵料生物组成差异贡献率最大的物种, 说明荧串光鱼资源分布存在海域及季节性差异^[39-40]。可见, 茎柔鱼的饵料生物组成与海域的饵料生物资源可获得性紧密相关, 也进一步佐证了以茎柔鱼为生物采集器监测东南太平洋生物多样性是

可行的。

3.2 生物多样性时空分布

生物多样性分布通常会随着时间推移、地理位置以及环境气候差异而变化^[27,41]。1995 年, Rosenzweig^[42]认为生物多样性自赤道向两极呈下降趋势, 这是全球公认的生物多样性分布格局。然而, Chaudhary 等^[43]在研究全球变暖趋势下的生物多样性分布变化时, 发现随着温度的升高, 生物多样性呈“双峰形”变化趋势, 即生物多样性随着纬度升高而降低, 但在赤道海域附近出现明显的下降趋势。本研究中, 赤道海域、厄瓜多尔外海南部和秘鲁外海北部的生物多样性存在显著性差异, 秘鲁外海北部的多样性指数最高, 厄瓜多尔外海南部次之, 赤道海域多样性指数最低。GAMMs 拟合生物多样性指数的空间分布图证实了这一结果, 即生物多样性指数从赤道海域到秘鲁公海呈递增的趋势。这与 Miloslavich 等^[28]研究结果相一致, 后者发现洪堡洋流系统对秘鲁海域的生态环境产生了显著影响, 使其生物种类更为丰富。在东南太平洋, 秘鲁处于沿海上升流带, 丰富的营养盐促进了浮游植物光合作用, 提高了秘鲁外海的初级生产力, 为浮游动物及海洋捕食者提供了更为丰富的饵料生物资源^[40,44]。可见, 海域生态环境对生物多样性分布至关重要。

本研究还发现东南太平洋近海海域多样性指数显著高于大洋海域, 高度异质性的生物栖息地极有可能是导致这一现象产生的关键因素。通常, 近海海域具备复杂且多样的生态系统, 如珊瑚礁生态系

统、海草床生态系统、红树林生态系统以及河口生态系统等^[45]，这些多样化的生态环境可为各类海洋生物提供多元化的生存条件，既能为生物个体早期生长阶段提供适宜温度、盐度及营养物质等，也能满足其成长发育过程中对栖息空间、食物资源种类多样化的需求，乃至繁殖阶段对特定繁殖场所及环境因子的严格要求^[46]。相较而言，大洋海域生境类型呈现出较为单一的特征，主要以深海平原、深海热液区等为主，在很大程度上限制了大洋海域生物的种类丰富度和数量分布规模^[28]。因此，生境异质性是生物多样性空间分布差异的重要影响因素，并且生物多样性指数自深海海域至近海增大的变化趋势可能是一种全球性的海洋生物分布特征。

此外，海洋生物多样性的季节性变化是海洋生态系统的重要特征之一。张浩博等^[47]通过环境 DNA 分析评估鱼类多样性的时空分布，发现夏季生物多样性指数显著高于秋季和冬季；而张敬怀等^[48]利用 2004—2015 大亚湾底拖网数据分析大亚湾生物多样性时，发现夏季生物多样性指数略高于春季，但无明显的季节性差异。本研究中生物多样性指数不存在季节间差异，春季生物多样性指数相对较高，表明东南太平洋生物多样性的季节性分布相对稳定，这可能与荧串光鱼、明灯鱼等优势种资源有关。Sasaki 和 Lauenroth^[49]研究揭示了优势种对生态系统稳定性的影响，其结果表明：生态系统稳定性与优势种的相对丰度呈显著正相关，即优势种丰度增加可明显增强生态系统恢复力并维持生物多样性稳定。因此，东南太平洋海域生物多样性在季节间的稳定性可能主要归因于优势种的生态补偿作用。

3.3 生物多样性时空分布与环境的关系

全球多达 40% 的海洋生态系统正受到多重环境压力的影响，这些压力源主要包括气候变化、过度捕捞及人类活动等^[50]。已有研究表明，极端事件频发、气候变异以及海平面上升等环境变化均可能对生物多样性产生负面影响，进而威胁生态系统稳定性^[51]。本研究发现东南太平洋鱿钓渔场的生物多样性指数与海平面高度呈正相关关系，这可能源于海平面变化通过调控营养物质分布格局而影响了海洋生物的营养获取^[52]。

通常海平面高度与冷水团分布存在紧密关联。当冷暖水团交汇或者上升流区域与周边海水存在显著性差异时，会在海平面高度场形成特定的高值

区^[53]。这些高值区通常具有低温的环境特点，且富含高浓度的营养盐和叶绿素 *a*，为海洋生物提供了营养丰富的栖息地，从而显著促进了其繁殖和种群发展^[54]。

在海洋生态系统中，浮游植物是海洋初级生产力的关键组成部分，为海洋生物的生长发育、繁殖等提供了重要的物质基础^[55]。本研究结果显示，东南太平洋鱿钓渔场的生物多样性指数与净初级生产力呈正相关，这与 Wilsey 等^[56]、Costanza 等^[57]的研究结果一致，他们都发现生物多样性随着净初级生产力的提升而增加的现象。然而，本研究同时发现，东南太平洋鱿钓渔场的生物多样性指数与叶绿素 *a* 浓度呈负相关关系，这与 Witman 等^[58]关于北半球表层动物群落的研究结果一致，后者的研究显示，在高叶绿素 *a* 浓度的海域，某些优势种可以获得竞争优势，其过度繁殖反而导致整体物种多样性下降^[58]。生物多样性的时空分布差异是多种环境因素协同作用的结果。尽管初级生产力变化对生物多样性分布具有直接影响，但其具体作用机制和影响因素仍需通过后续深入研究来进一步验证。

4 结论

本研究基于胃含物分析法，以茎柔鱼为生物采集器，初步阐明了东南太平洋鱿钓渔场生物多样性的时空分布及其与海域环境因子的关系。东南太平洋鱿钓渔场生物多样性存在显著的空间变化，生物多样性指数由大洋至近海海域呈增大趋势，这与海域生境异质性相关；优势种的补偿作用维持了东南太平洋不同季节生物多样性的稳定。海平面高度、净初级生产力、叶绿素 *a* 浓度与生物多样性指数显著相关，证明了海域初级生产力是生物多样性时空分布的主要影响因素。这些结果可为开展该海域生态系统稳定性研究奠定基础，并为后续开展海洋生物资源的养护管理，以及经济种类的可持续开发利用提供重要的资料参考。

参考文献：

- [1] PENNINGTON J T, MAHONEY K L, KUWAHARA V S, et al. Primary production in the eastern tropical Pacific: a review[J]. Prog Oceanogr, 2006, 69(2/3/4): 285-317.
- [2] GRASSLE J F, MACIOLEK N J. Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom sam-

- ples[J]. *Am Nat*, 1992, 139(2): 313-341.
- [3] RAMIREZ J L, ROSAS-PUCHURI U, CANEDO R M, et al. DNA barcoding in the Southeast Pacific marine realm: low coverage and geographic representation despite high diversity[J]. *PLoS One*, 2020, 15(12): 1-13.
- [4] SUKHOTIN A, BERGER V. Long-term monitoring studies as a powerful tool in marine ecosystem research[J]. *Hydrobiologia*, 2013, 706: 1-9.
- [5] ABRAHAMSEN E P. Sustaining observations in the polar oceans[J]. *Philos Trans R Soc A*, 2014, 372(2025): 1-15.
- [6] LASLEY-RASHER R, BRADY D, SMITH B, et al. It takes guts to locate elusive crustacean prey[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2015, 538: 1-12.
- [7] ELLINGSEN K E, ANDERSON M J, SHACKELL N L, et al. The role of a dominant predator in shaping biodiversity over space and time in a marine ecosystem[J]. *J Anim Ecol*, 2015, 84(5): 1242-1252.
- [8] HEITHAUS M R, FRID A, WIRSING A J, et al. Predicting ecological consequences of marine top predator declines[J]. *Trends Ecol Evol*, 2008, 23(4): 202-210.
- [9] CAMPHUYSEN C. Top predators in marine ecosystems: their role in monitoring and management[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2006: 35-49.
- [10] LINK J S. Using fish stomachs as samplers of the benthos: integrating long-term and broad scales[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 2004, 269: 265-275.
- [11] FAHRIG L, LILLY G R, MILLER D S. Predator stomachs as sampling tools for prey distribution: Atlantic cod (*Gadus morhua*) and capelin (*Mallotus villosus*)[J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 1993, 50(7): 1541-1547.
- [12] ARKHIPKIN A I. Squid as nutrient vectors linking Southwest Atlantic marine ecosystems[J]. *Deep Sea Res II*, 2013, 95: 7-20.
- [13] NIGMATULLIN C M, NESIS K N, ARKHIPKIN A. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae)[J]. *Fish Res*, 2001, 54(1): 9-19.
- [14] 冯志萍, 余为, 陈新军. 东太平洋茎柔鱼与智利竹荚鱼的资源与环境研究进展[J]. *水产科学*, 2022, 41(5): 905-914.
- [15] 韩飞, 陈新军, 林东明. 东太平洋赤道海域茎柔鱼组织能量积累及其与海表面环境因子的关系[J]. *中国水产科学*, 2020, 27(4): 427-437.
- [16] 刘必林, 陈新军, 方舟, 等. 基于角质颚长度的头足类种类判别[J]. *海洋与湖沼*, 2015, 46(6): 1365-1372.
- [17] ROSAS-LUIS R, SALINAS-ZAVALA C, KOCH V, et al. Importance of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) in the pelagic ecosystem of the central Gulf of California[J]. *Ecol Model*, 2008, 218(1/2): 149-161.
- [18] ZUEV G, NIGMATULLIN C M, NIKOL'SKII V. Nektonnye Okeanicheskie kal'mary (Nectonic Oceanic Squids)[J]. *Agroprom Mosk*, 1985, 224: 1-15.
- [19] SCHWARZHANS W, AGUILERA O. Otoliths of the Myctophidae from the Neogene of tropical America[J]. *Palaeo Ichthyol*, 2013, 13: 83-150.
- [20] WOLFF G A. Identification and estimation of size from the beaks of 18 species of cephalopods from the Pacific Ocean[J]. *NOAA TechRep*, 1984, 17: 1-56.
- [21] MAZZOCCHI M, ZAGAMI G, GUGLIELMO L, et al. Atlas of marine zooplankton straits of Magellan: Copepods[M]. Berlin, German: Springer Science & Business Media, 2012: 1-257.
- [22] GAMITO S. Caution is needed when applying Margalef diversity index[J]. *Ecol Indic*, 2010, 10(2): 550-551.
- [23] OMAIYO D, MZUNGU E, KAKAMEGA K. Modification of Shannon-Wiener diversity index towards quantitative estimation of environmental wellness and biodiversity levels under a non-comparative Scenario[J]. *J Env Earth Sci*, 2019, 9(9): 46-57.
- [24] IGLESIAS-RIOS R, MAZZONI R. Measuring diversity: looking for processes that generate diversity[J]. *Nat Conserv*, 2014, 12(2): 156-161.
- [25] STRONG W. Assessing species abundance unevenness within and between plant communities[J]. *Commun Ecol*, 2002, 3(2): 237-246.
- [26] ZUUR A F, IENO E N, WALKER N, et al. Mixed effects models and extensions in ecology with R[M]. New York: Springer-Verlag, 2009: 323-341.
- [27] BOUCHET P, DUARTE C M. The exploration of marine biodiversity: scientific and technological challenges[J]. *Fundación BBVA*, 2006, 33: 1-34.
- [28] MILOSLAVICH P, KLEIN E, DÍAZ J M, et al. Marine biodiversity in the Atlantic and Pacific coasts of South America: knowledge and gaps[J]. *PLoS One*, 2011, 6(1): 1-43.
- [29] SNELGROVE P V. An ocean of discovery: Biodiversity beyond the census of marine life[J]. *Planta Med*, 2016, 82(9): 790-799.
- [30] PAULY D, TRITES A, CAPULI E, et al. Diet composition and trophic levels of marine mammals[J]. *ICES J Mar Sci*, 1998, 55(3): 467-481.
- [31] FIELD J C, ELLIGER C, BALTZ K, et al. Foraging ecology and movement patterns of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the California Current System[J]. *Deep Sea Res II*, 2013, 95: 37-51.
- [32] MARKAIDA U, SOSA-NISHIZAKI O. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico[J]. *J Mar Biol Assoc UK*, 2003, 83(3): 507-522.
- [33] PARDO-GANDARILLAS M C, LOHRMANN K B, GEORGE-NASCIMENTO M, et al. Diet and parasites of the jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Humboldt Current System[J]. *Moll Res*, 2014, 34(1): 10-19.
- [34] 李云凯, 冯丹, 高小迪, 等. 东太平洋赤道海域鸢乌贼 (*Stenoteuthis oualaniensis*) 和茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*) 的食性比较研究[J]. *海洋与湖沼*, 2021, 52(5): 1303-1314.
- [35] BRUNO C, CORNEJO C F, RIERA R, et al. What is on the menu? Feeding, consumption and cannibalism in exploited stocks of the

- jumbo squid *Dosidicus gigas* in south-central Chile[J]. *Fish Res*, 2021, 233: 1-11.
- [36] GAITHER M R, BOWEN B W, ROCHA L A, et al. Fishes that rule the world: circumtropical distributions revisited[J]. *Fish Fish*, 2016, 17(3): 664-679.
- [37] QUISPE-MACHACA M, GUZMÁN-RIVAS F A, IBÁÑEZ C M, et al. Trophodynamics of the jumbo squid *Dosidicus gigas* during winter in the Southeast Pacific Ocean off the coast of Chile: diet analyses and fatty acid profile[J]. *Fish Res*, 2022, 245: 1-10.
- [38] ROSAS-LUIS R, TAFUR-JIMENEZ R, ALEGRE-NORZA A R, et al. Trophic relationships between the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) and the lightfish (*Vinciguerria lucetia*) in the Humboldt Current System off Peru[J]. *Scientia Marina*, 2011, 75(3): 549-557.
- [39] LEÓN-CHÁVEZ C A, BEIER E, SÁNCHEZ-VELASCO L, et al. Role of circulation scales and water mass distributions on larval fish habitats in the eastern tropical Pacific off Mexico[J]. *J Geophys Res : Oceans* 2015, 120(6): 3987-4002.
- [40] CORNEJO R, KOPPELMANN R. Distribution patterns of mesopelagic fishes with special reference to *Vinciguerria lucetia* Garman 1899 (Phosichthyidae: Pisces) in the Humboldt Current Region off Peru[J]. *Mar Biol*, 2006, 149(6): 1519-1537.
- [41] 彭欣, 杨建毅, 陈少波, 等. 基于海洋渔业生存发展的生物多样性保护对策研究: 以浙江省为例[J]. *浙江农业学报*, 2012, 24(1): 41-47.
- [42] ROSENZWEIG M L. Species diversity in space and time[M]. London: Cambridge University Press, 1995: 1-436.
- [43] CHAUDHARY C, RICHARDSON A J, SCHOEMAN D S, et al. Global warming is causing a more pronounced dip in marine species richness around the equator[J]. *PNAS*, 2021, 118(15): 1-6.
- [44] LAVÍN M F, FIEDLER P C, AMADOR J A, et al. A review of eastern tropical Pacific oceanography: summary[J]. *Prog Oceanogr*, 2006, 69(2/3/4): 391-398.
- [45] CRUZ M, GABOR N, MORA E, et al. The known and unknown about marine biodiversity in ecuador (Continental and Insular)[J]. *Gayana*, 2003, 67(2): 232-260.
- [46] CHAUDHARY C, SAEEDI H, COSTELLO M J. Marine species richness is bimodal with latitude: a reply to Fernandez and Marques[J]. *Trends Ecol Evol*, 2017, 32(4): 234-237.
- [47] 张浩博, 王晓艳, 钟兰萍, 等. 基于环境 DNA metabarcoding 的西轩岛近海鱼类多样性研究[J]. *渔业科学进展*, 2024, 45(2): 173-185.
- [48] 张敬怀, 高阳, 时小军, 等. 大亚湾底拖网海洋生物种类组成及物种多样性[J]. *生物多样性*, 2017, 25(9): 1019-1030.
- [49] SASAKI T, LAUENROTH W K. Dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of plant communities[J]. *Oecologia*, 2011, 166: 761-768.
- [50] 林昕, 李艺, 王磊, 等. 中国深度参与全球海洋生物多样性保护的研究与展望[J]. *科学通报*, 2024, 69(12): 1598-1612.
- [51] MASSON-DELMOTTE V, ZHAI P, PÖRTNER H O, et al. Sustainable development, poverty eradication and reducing inequalities. In: Global warming of 1.5 °C[J]. *IPCC*, 2019, 1(3): 93-174.
- [52] BRADSHAW C J, HIGGINS J, MICHAEL K J, et al. At-sea distribution of female southern elephant seals relative to variation in ocean surface properties[J]. *ICES J Mar Sci*, 2004, 61(6): 1014-1027.
- [53] 李纲, 陈新军. 夏季东海渔场鲈鱼产量与海洋环境因子的关系[J]. *海洋学研究*, 2009, 9(1): 1-8.
- [54] ZHANG T Y, QIN S Q, HU Z C. Application of satellite altimeter data in fishery stock assessment[J]. *Fish Sci*, 2001, 20(6): 1-5.
- [55] FALKOWSKI P G, FENCHEL T, DELONG E F. The microbial engines that drive earth's biogeochemical cycles[J]. *Science*, 2008, 320(5879): 1034-1039.
- [56] WILSEY B, MARTIN L, XU X, et al. Biodiversity: net primary productivity relationships are eliminated by invasive species dominance[J]. *Ecol Lett*, 2024, 27(1): 1-9.
- [57] COSTANZA R, FISHER B, MULDER K, et al. Biodiversity and ecosystem services: a multi-scale empirical study of the relationship between species richness and net primary production[J]. *Ecol Econ*, 2007, 61(2/3): 478-491.
- [58] WITMAN J D, CUSSON M, ARCHAMBAULT P, et al. The relation between productivity and species diversity in temperate-Arctic marine ecosystems[J]. *Ecology*, 2008, 89(sp11): S66-S80.