

DOI: 10.11964/jfc.20230814128

# 不同印度洋偶极子模态下西南印度洋深海散射层生物热点栖息地分布

万树杰<sup>1</sup>, 陈新军<sup>1,2,3,4\*</sup>

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

## 摘要:

**【目的】**为了探究不同印度洋偶极子模态 (IOD) 下西南印度洋深海散射层 (DSL) 生物热点栖息地分布。

**【方法】**研究选取 2012 年 10 月—2020 年 7 月的西南印度洋海域声学调查数据, 利用热点分析方法和最大熵模型, 分析不同 IOD 模态下 DSL 生物热点栖息地的变动规律。

**【结果】**不同 IOD 模态的最大熵模型精度均大于 0.9, 模型预测效果较好, 其中溶解氧是对栖息地分布贡献率最高的因子, 平均贡献率为 50.88%。DSL 热点适宜栖息地的重心主要在西北-东南方向移动, 第 1 个 IOD 冷相位时期热点适宜栖息地重心变动最为明显。DSL 热点的适宜栖息地分布在 30°~45°S 与 11 和 22 °C 等温线之间。

**【结论】**不同 IOD 模态下 DSL 热点受溶解氧等变化的影响, 其适宜栖息地变动明显, 最大熵模型可以较好地预测 DSL 热点栖息地的分布。本研究可为阐明 DSL 中渔业资源的空间分布和变动规律提供新的参考。

**关键词:** 深海散射层; 印度洋偶极子; 栖息地; 西南印度洋

第一作者: 万树杰, 从事渔业声学研究, E-mail: [shujie.wan@foxmail.com](mailto:shujie.wan@foxmail.com)



通信作者: 陈新军, 从事渔业资源渔场学、远洋航钓渔业、渔业资源经济学研究, E-mail: [xjchen@shou.edu.cn](mailto:xjchen@shou.edu.cn)

资助项目: 国家重点研发计划 (2019YFD0901401)

收稿日期: 2023-08-29

修回日期: 2023-11-05

文章编号:

1000-0615(2025)02-029306-11

中图分类号: S 932.2

文献标志码: A

作者声明本文无利益冲突

©《水产学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)  
Copyright © Editorial Office of Journal of Fisheries of China (CC BY-NC-ND 4.0)

深海散射层 (deep scattering layer, DSL) 中渔业资源丰富, 含有大量的浮游动物和鱼类, 并被多种海洋生物所捕食, 如金枪鱼、鲨鱼和海洋哺乳动物等<sup>[1-3]</sup>。其昼夜垂直迁移的特性连通了海洋内不同深度的食物关系, 是海洋食物网的重要组成部分, 促进了海洋内部有机物的交换, 并对海洋中碳的流通和循环起到关键作用<sup>[4-5]</sup>。DSL 内生物密度高, 层内迁移生物的生命活动伴随着其所在水层物理海洋环境参数的变化, 周围水体环境也会制约并影响迁移生物的行为模式<sup>[4-5]</sup>。DSL 常被用于浮游动物、鱼类等的资源丰度和垂直分布等方面的研究<sup>[5]</sup>, 在渔业资源和海洋生态研究中都具有重要作用。

印度洋海域的 DSL 主要由体长 2~20 cm 的游泳能力较弱的生物构成, 包括小型鱼类、头足类、甲壳类、胶质状浮游动物 (如水母类) 等<sup>[6]</sup>。Béghale 等<sup>[7-8]</sup>的研究表明, 西南印度洋海域 DSL 资源丰度最高的海区



集中在亚热带海域, 并与锋面和海表面温度等环境因子显著相关。尽管有许多关于 DSL 空间分布与资源变动的研究, 但印度洋气候变化是否影响 DSL 生物资源栖息地, 目前尚未知。通常热点可用来表征资源丰度较高的海区<sup>[9]</sup>, 因此以 DSL 的热点为研究目标, 分析资源丰度较高的适宜栖息地的变动具有一定的意义。

印度洋偶极子 (Indian Ocean Dipole, IOD) 是发生在印度洋的与厄尔尼诺类似的现象, 也是一种海温异常状态, 对印度洋及周围地区气候和环境具有重要影响<sup>[10]</sup>。基于此, 本研究以西南印度洋海域的声学数据集为基础, 分析了在不同 IOD 事件下 DSL 生物热点栖息地的分布情况, 以期进一步理解环境变化与 DSL 空间分布之间的关系, 为深刻阐明 DSL 空间分布和资源变动规律提供新的参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 数据来源与处理

**印度洋偶极子** IOD 有暖性、冷性、中性 3 种状态, 本研究参考 Kumar 等<sup>[10]</sup> 通过海表面高度定义的 IOD 状态, 即当 IOD 的暖期出现时, 西印度洋海平面较高、东印度洋海平面较低, 此时 IOD 指数值为正 (positive IOD, pIOD)<sup>[10]</sup>。当 IOD 的冷期出现时, 西印度洋的海平面较低, 东印度洋的海平面较高, 此时 IOD 指数值为负 (negative IOD, nIOD)。研究共

选取了 2012 年 10 月—2013 年 12 月, 以及 2015 年 2 月—2020 年 7 月的 IOD 指数, 时间分辨率为月, 数据来自美国国家航空航天局 Jet Propulsion 实验室 (<https://sealevel.jpl.nasa.gov/data/vital-signs/indian-ocean-dipole/>)。2012 年 10 月—2013 年 12 月为 IOD 的冷期 (nIOD), 2015 年 2 月—2016 年 4 月为 IOD 的暖期 (pIOD), 2016 年 5 月—2018 年 12 月为 IOD 的冷期 (nIOD), 2019 年 1 月—2020 年 7 月为 IOD 的暖期 (pIOD) (图 1)。

**声学数据** 声学数据来自澳大利亚海洋综合观测系统生物声学观测计划 (Australia's Integrated Marine Observing System, IMOS) (<https://portal.aodn.org.au/>)<sup>[11]</sup>。基于 IOD 的时间分布, 研究选取了 73 条声学断面数据 (图 2), 其中 2012 年 10 月—2013 年 12 月 (nIOD) 共 7 条, 2015 年 2 月—2016 年 4 月 (pIOD) 共 9 条, 2016 年 5 月—2018 年 12 月 (nIOD) 共 35 条, 2019 年 1 月—2020 年 7 月 (pIOD) 共 22 条。声学数据的处理参考 Ryan 等<sup>[11-12]</sup> 的方法。研究选取了 20~1 000 m 水深的 DSL 的海里面积散射系数 (Nautical Area Scattering Coefficient, NASC) 总和, 单位: ( $\text{m}^2/\text{nmi}^2$ , nmi 代表海里), 作为 DSL 的相对资源丰度<sup>[13]</sup>, 并将空间分辨率处理为  $20' \times 20'$ 。

**环境数据** 研究共选取了 6 个环境因子 (表 1), 包括叶绿素 a 浓度 (Chl.a)、溶解氧 (DO)、混合层深度 (MLD)、海表面温度 (SST)、

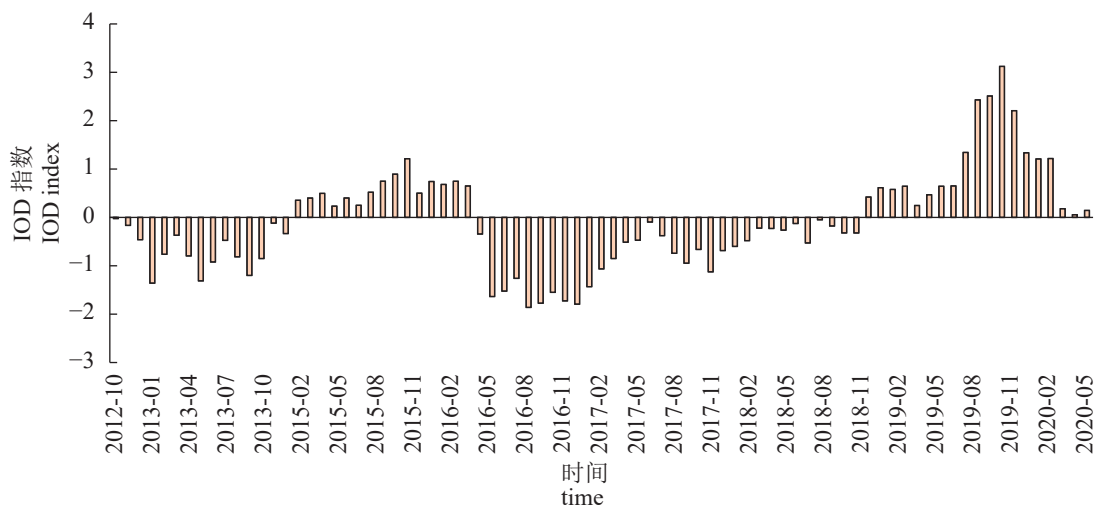


图 1 IOD 指数分布

Fig. 1 Distribution of IOD index

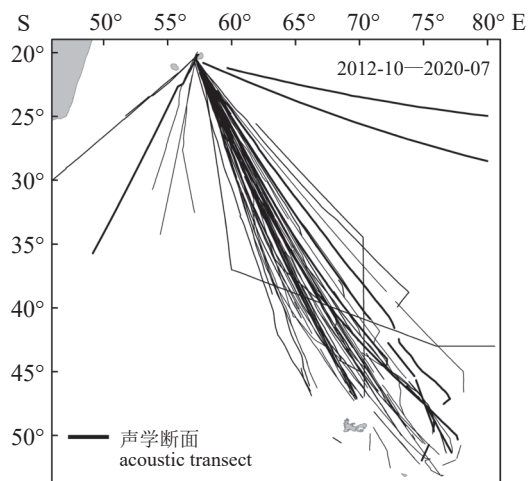


图 2 声学断面空间分布

Fig. 2 Spatial distribution of acoustic transects

水深 (Depth) 等数据。所有环境因子的空间分辨率统一处理为  $20' \times 20'$ , 时间分辨率依据 IOD 的时间分布进行平均。6 个环境因子均进行了皮尔逊相关系数 (Pearson Correlation, PC) 检验, 研究选取  $P > 0.7$ , 认为变量间存在相关性<sup>[14]</sup>。相关性较高的环境因子将被剔除, 不参与最大熵模型的分析。

### 1.2 数据分析

**热点分析** 热点分析是使用最广泛的局部空间自相关统计方法, 其识别的热点都是具有统计显著性的高值的空间聚类<sup>[9]</sup>。因此, 热点分析中的热点表示具有高值的数据点被类似的高值点包围, 冷点则表示具有低值的数据点被类似的低值点所包围。热点和冷点进行包括核心热 (冷) 点 (置信度  $\leq 99\%$ ), 次热 (冷) 点 (置信度  $\leq 95\%$ ), 边缘热 (冷) 点 (置信度  $\leq 90\%$ ) 和过渡点<sup>[9]</sup>。本研究仅选取 DSL 热点, 即 DSL 的高密度区作为研究目标。以上通过 ArcGIS 10.8 软件完成。

**最大熵模型** 最大熵值模型 (MaxEnt) 被广泛运用于各物种栖息地分布的研究<sup>[15-18]</sup>。使用受试者工作特征曲线 (receiver operating characteristic curve, ROC) 评估最大熵模型的准确度, 以 ROC 曲线下面积 (area under curve, AUC) 的大小作为验证模型预测准确度的指标, 通过模型中的 Jackknife 检验模块, 分析环境因子的贡献率和重要性<sup>[17]</sup>。对于最大熵值模型预测的 DSL 适宜分布的海域, 将适宜度划分为 5 个等级<sup>[18]</sup>: 非适宜 (0~0.2)、低适宜 (0.2~0.4)、中适宜 (0.4~0.6)、高适宜 (0.6~0.8) 和非常适宜 (0.8~1.0)。本研究选取栖息地适宜性指数 (habitant suitability index, HSI) 大于 0.6 的海域为适宜栖息地海域。以上基于 MaxEnt3.4.1 ([https://biodiversityinformatics.amnh.org/open\\_source/maxent/](https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/)) 软件完成。

## 2 结果

### 2.1 DSL 热点分布

研究海域内 DSL 热点的分布范围如图 3 所示。2012 年 10 月—2013 年 12 月, 印度洋负偶极子模态下的热点分析共得到 128 个热点, 主要分布在  $30^\circ \sim 46^\circ \text{S}$ 。2015 年 2 月—2016 年 4 月, 印度洋正偶极子模态下的热点分析共得到 29 个热点, 主要分布在  $38^\circ \sim 44^\circ \text{S}$ 。2016 年 5 月—2018 年 12 月, 印度洋负偶极子模态下的热点分析共得到 331 个热点, 主要分布在  $33^\circ \sim 44^\circ \text{S}$ 。2019 年 1 月—2020 年 7 月, 印度洋正偶极子模态下的热点分析共得到 201 个热点, 主要分布在  $29^\circ \sim 45^\circ \text{S}$ 。

由图 3 可以发现, 不同时期 IOD 模态下的热点的数量与空间分布具有一定的差异。其中第 1 个 pIOD 时期 (2015-02—2016-04) 的热点数

表 1 环境因子

Tab. 1 Environmental variables used in this study

环境因子 variables	空间分辨率 (°) spatial resolution	时间分辨率 temporal resolution	单位 unit	数据来源 source
叶绿素 a Chl.a	0.25×0.25	月平均 monthly	mg/m <sup>3</sup>	<a href="https://data.marine.copernicus.eu/">https://data.marine.copernicus.eu/</a>
溶解氧 DO	0.25×0.25	月平均 monthly	mmol/m <sup>3</sup>	
混合层深度 MLD	0.083×0.083	月平均 monthly	m	
海表面温度 SST	0.05×0.05	日平均 daily	°C	
水深 Depth	0.033×0.033	无 NA	m	<a href="https://rda.ucar.edu">https://rda.ucar.edu</a>

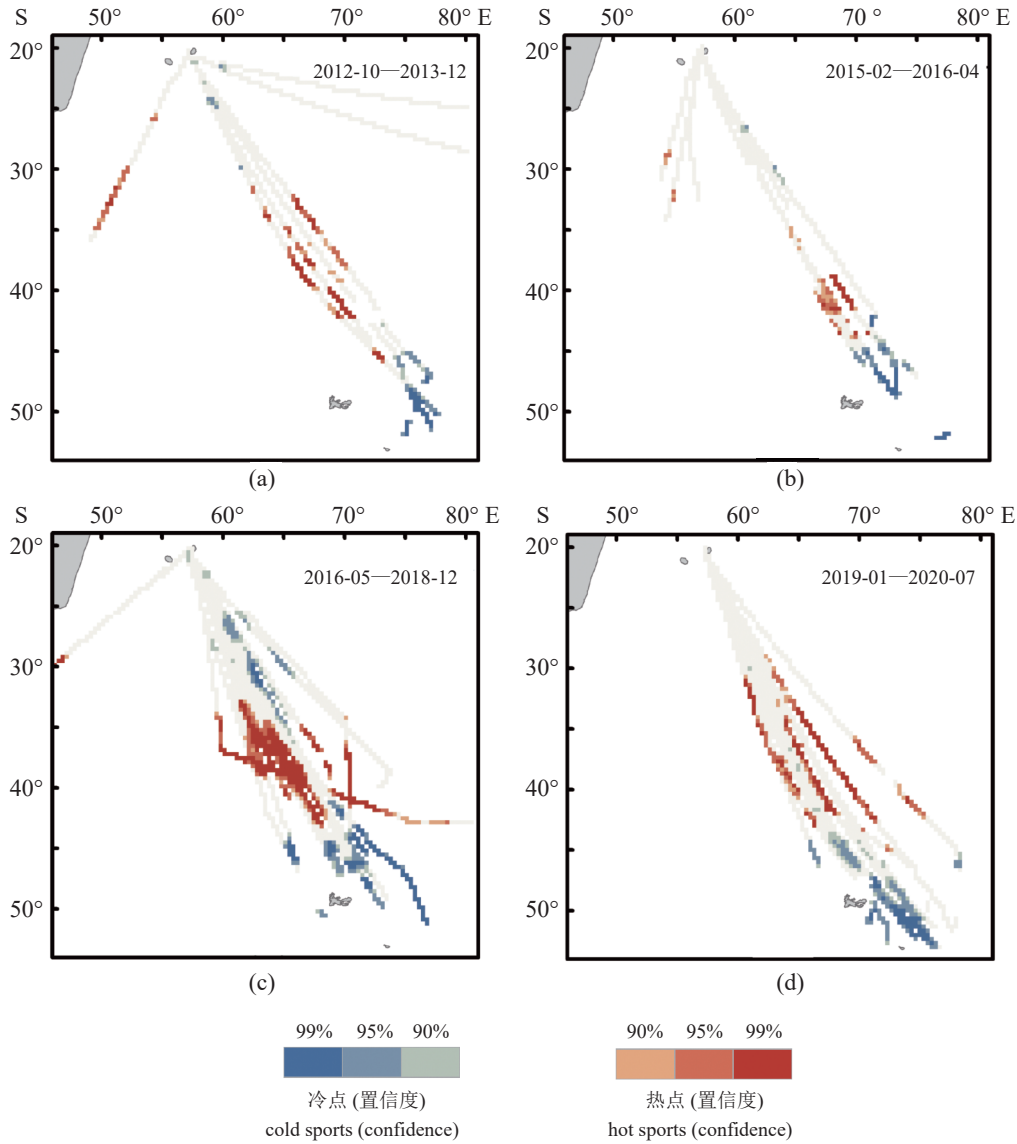


图 3 不同 IOD 模式下的 DSL 热点分布

Fig. 3 Hotspots distribution of DSL under different IOD modes

量最少，空间分布较为集中。第 2 个 pIOD 时期的热点数量明显多于第 1 个 pIOD 时期，且其空间分布最为广泛。而 nIOD 时期热点数量则显著大于 2 个 pIOD 时期，其热点的空间分布较第 2 个 pIOD 时期向南发生了迁移。这可能与不同 IOD 模式下参与热点分析的声学数据量有关。

### 2.2 最大熵模型结果与评价

最大熵模型通过计算 ROC 曲线下的面积 AUC 值评价模型预测效果，其值越大，表明预测效果越好。由表 2 可知，不同 IOD 模式的模型精度均大于 0.9，表明最大熵模型对 DSL 热

点栖息地分布预测效果较好，而 SST 由于与其他环境因子存在较强的共线性，未参与 4 个 IOD 模式下最大熵模型的构建。不同 IOD 模式下环境因子贡献率有所差异，其中 nIOD 时期的关键环境因子相同，均为溶解氧和水深。pIOD 时期的关键环境因子有一定的差异，其中溶解氧均为贡献率最高的环境因子，第 1 个 nIOD 时期的另一关键环境因子为混合层深度，而第 2 个 nIOD 时期则为溶解氧。此外，共线性检验的结果表明，第 1 个 pIOD 时期与第 2 个 nIOD 时期的 Chl.a 和其他环境因子存在较强的线性关系，因此未参与这两个时期的模型构建。

表 2 不同 IOD 模式下 DSL 热点最大熵模型  
环境因子贡献率

Tab. 2 Contribution rates of environmental factors in  
MaxEnt of DSL hotspot under different IOD modes

时间 time	IOD 模式 IOD Mode	AUC	贡献率/% contribution rate			
			DO	Depth	MLD	Chl.a
2012-10—2013-12	nIOD	0.916	<b>43.1</b>	32.8	3.6	20.5
2015-02—2016-04	pIOD	0.936	32.7	27.7	<b>39.5</b>	—
2016-05—2018-12	nIOD	0.935	<b>76.4</b>	18.1	5.5	—
2019-01—2020-07	pIOD	0.932	<b>51.3</b>	21.5	15.7	11.7

注: 加粗项分别表示不包含的环境因子中的最小值与只包含的环境因子中的最大值; “—”表示该环境因子未通过共线性检验, 不参与最大熵模型的构建, 下同。

Notes: The bold terms in the table represent the minimum value of the without environmental factors and the maximum value of with only environmental factors, respectively; “—” indicates the environmental factor has not passed the collinearity test and is not involved in the maximum entropy model, the same below.

通过计算不同环境因子参与情况下的模型 AUC 值 (表 3), 结果表明, 当只有单一环境因子参与模型的构建时, 基于溶解氧的模型 AUC 值均大于其他环境因子。而当溶解氧不参与模

型的构建时, 第 1 个 pIOD 时期和第 2 个 nIOD 时期的模型 AUC 值均小于其他模型。此外, 当水深不参与模型的构建时, 第 1 个 nIOD 时期和第 2 个 pIOD 时期的模型 AUC 值均小于其他模型。以上单环境因子建模的结果进一步证明了溶解氧和水深对于最大熵模型结果的重要性。

进一步分析发现, 5 个环境因子中, 溶解氧是对栖息地分布贡献率最高的因子, 平均贡献率为 50.88%, 对栖息地的分布具有显著影响。由图 4 可知, 2012 年 10 月—2013 年 12 月 (nIOD), 溶解氧的适宜范围为 236.10~284.48 mmol/m<sup>3</sup>, 2015 年 2 月—2016 年 4 月 (pIOD), 溶解氧的适宜范围为 216.22~276.09 mmol/m<sup>3</sup>, 2016 年 5 月—2018 年 12 月 (nIOD), 溶解氧的适宜范围为 241.56~258.33 mmol/m<sup>3</sup>, 2019 年 1 月—2020 年 7 月 (pIOD), 溶解氧的适宜范围为 237.69~264.20 mmol/m<sup>3</sup>。其中, 2015 年 2 月—2016 年 4 月, 即第 1 个 pIOD 期间, 溶解氧的最低含量小于另外 3 个时期, 而最大熵模型的结果也表明, 该时期溶解氧对最大熵模型的贡献率占比并非

表 3 环境因子刀切法检验结果

Tab. 3 The Jackknife test results of environmental variables

时间 time	IOD 模式 IOD mode	不包含 Chl.a without Chl.a	不包含 DO without DO	不包含 MLD without MLD	不包含 Depth without Depth	只包含 Chl.a with only Chl.a	只包含 DO with only DO	只包含 MLD with only MLD	只包含 Depth with only Depth
2012-10—2013-12	nIOD	0.890 8	0.842 7	0.878 0	<b>0.838 9</b>	0.715 7	<b>0.801 1</b>	0.557 8	0.734 0
2015-02—2016-04	pIOD	—	<b>0.882 1</b>	0.924 9	0.902 9	—	<b>0.888 3</b>	0.770 4	0.846 0
2016-05—2018-12	nIOD	—	<b>0.843 4</b>	0.913 1	0.902 7	—	<b>0.884 4</b>	0.721 4	0.730 1
2019-01—2020-07	pIOD	0.921 9	0.903 5	0.903 0	<b>0.886 9</b>	0.719 7	<b>0.845 3</b>	0.777 4	0.730 8

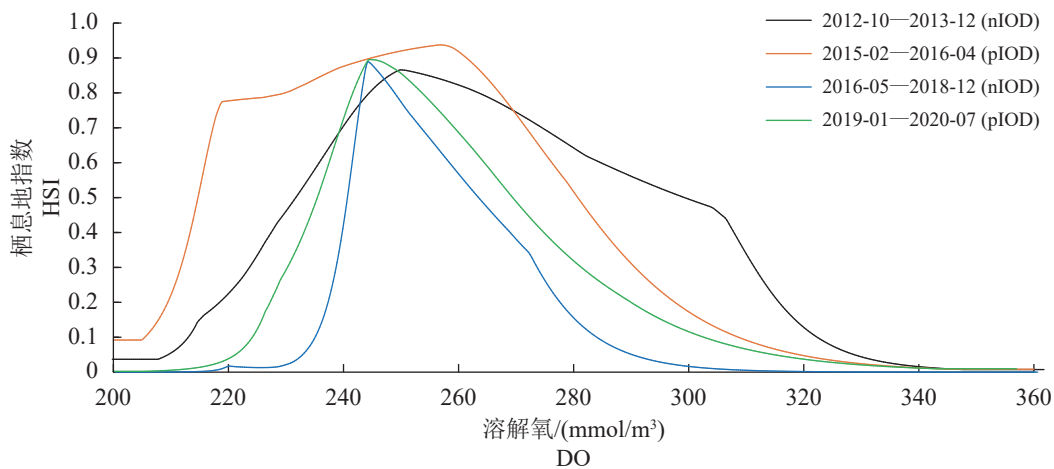


图 4 溶解氧对 DSL 热点适宜栖息地的响应曲线

Fig. 4 Response curves of DO to the HSI of DSL hotspot

最高。因此, 研究认为溶解氧的最低含量对 DSL 栖息地分布具有显著影响。

### 2.3 DSL 栖息地的空间分布

通过对 DSL 的潜在栖息地分布预测可以看出, 不同时期的 DSL 的最适栖息地分布 (HSI>0.6) 存在一定的空间差异 (图 5)。其中 2012 年 10 月—2013 年 12 月, 即第 1 个 nIOD 时期, DSL 的适宜栖息地范围主要集中在 30°~45°S、47°~78°E。2015 年 2 月—2016 年 4 月, 第 1 个 pIOD 时期, DSL 的适宜栖息地范围主要集中在 38°~44°S、53°~76°E。2016 年 5 月—2018 年 12 月, 第 2 个 nIOD 时期, DSL 的适宜栖息地范围主要集中在 33°~43°S、51°~76°E。2019 年 1 月—2020 年 7 月, 第 2 个 pIOD 时期, DSL 的适宜栖息地范围主要集中在 29°~44°S、51°~75°E。其中, 第 1 个 nIOD 时期, DSL 的适宜栖息地面积最大, 第 1 个 pIOD 时期, DSL 的

适宜栖息地面积最小。

通过计算 HSI>0.6 的栖息地重心的变动 (图 6), 结果表明随着时间的推移, 尽管在 IOD 的不同模态下, DSL 热点的适宜栖息地重心主要在西北-东南方向移动。其中第 1 个 pIOD 时期 (2015-02—2016-04), DSL 热点的适宜栖息地重心相较于其他 3 个时期变动最为明显, 其重心向南移动超过 3 个纬度。同时, 为进一步分析不同 IOD 模态下 DSL 热点适宜栖息地的空间变动特征, 本研究绘制了 HIS>0.6 的等值线图 and SST=22 °C、SST=11 °C 的等温线图。由图 7 可知, pIOD 时期 22 °C 等温线相较于 nIOD 时期, 向南移动了 1~2 个纬度, 而 11 °C 等温线变动则较小, 说明 22 °C 等温线易受 IOD 模态变化的影响。同时可以发现, 本研究中, 不同的 IOD 模态下, DSL 热点的适宜栖息地分布在 22 °C 等温线与 11 °C 等温线之间。

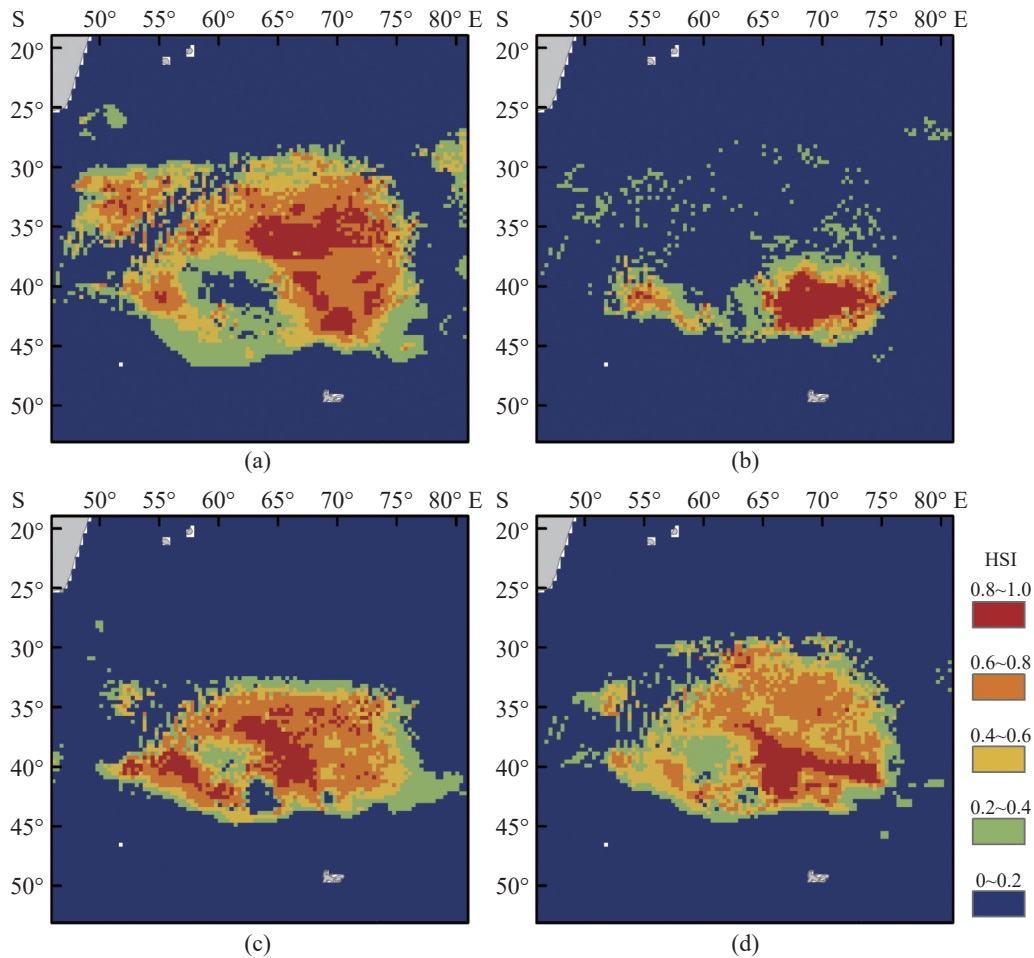


图 5 不同 IOD 模态下 DSL 热点栖息地分布

Fig. 5 Habitant distribution of DSL hotspot under different IOD modes

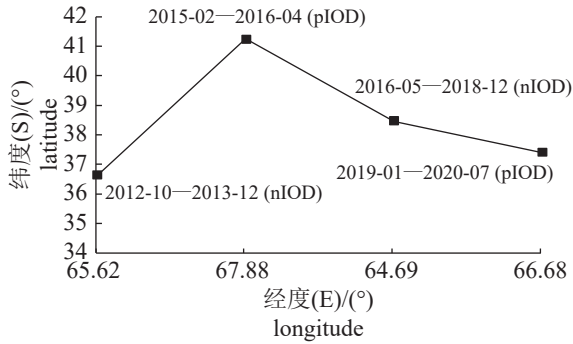


图 6 不同 IOD 模式下 DSL 热点的适宜栖息地重心变动

Fig. 6 Gravity center variation of suitable habitat of DSL hotspot under different IOD modes

### 3 讨论

#### 3.1 DSL 热点栖息地分布及其影响因素

本研究基于西南印度洋海域的声学调查数

据, 通过热点分析方法筛选资源量较高的 DSL 的空间分布数据, 并选取 DO、Depth、MLD 等 5 个环境因子, 分析了不同 IOD 模式下 DSL 栖息地的变化。结果显示, 溶解氧是对 DSL 栖息地分布贡献率最高的环境因子, 溶解氧含量是否充沛, 可以作为判断 DSL 适宜栖息地的重要指标。海水中充沛的溶解氧通常是大多数海洋动物生存都必须依赖的重要环境条件, 在气温和海表面温度升高的趋势下, 近岸和深海大洋的溶解氧含量逐年降低<sup>[19-21]</sup>。对于浮游动物来说, 极低的溶解氧环境通常会对其垂直分布特征产生显著的限制作用。例如, Wishner 等<sup>[22]</sup>发现阿拉伯海中部水域 (16°N) 的中层 (250~500 m) 出现溶解氧低于 0.2 mg/L 的“最小含氧带”区域 (oxygen minimum zone), 同时浮游动物生物量的垂直分布呈现出 0~200 m 水层最高、500~

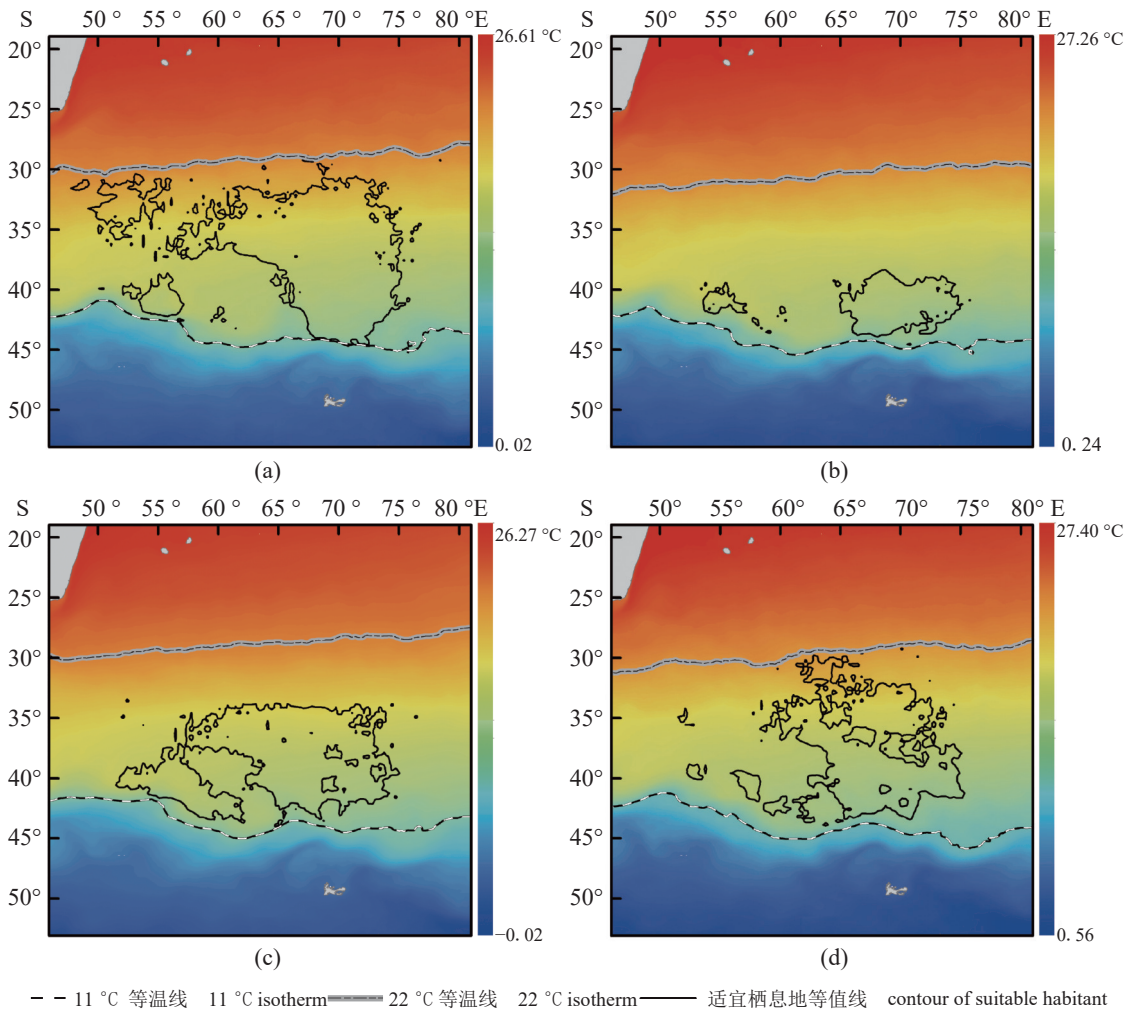


图 7 不同 IOD 模式下 DSL 热点适宜栖息地与等温线的空间分布

Fig. 7 Spatial distribution of suitable habitat of DSL hotspot and isotherm under different IOD modes

1 000 m 水层其次、250~500 m 水层最低的双峰模式。与类似纬度范围、但不存在中层缺氧现象的西太平洋和中太平洋的研究结果相比, 这一结果很好地体现了中层缺氧现象对深海浮游动物垂直分布的强烈限制作用<sup>[5]</sup>。海洋中层的缺氧现象不仅可以影响浮游动物生物量和丰度的垂直分布, 而且还可以显著影响群落结构的垂直分布模式和昼夜垂直移动<sup>[23-25]</sup>。

尽管 SST 未参与栖息地模型的构建, 但进一步地分析发现, DSL 栖息地同时介于 22 °C 等温线与 11 °C 等温线之间。相关研究表明, 在西南印度洋海域, 22 °C 等温线与 11 °C 等温线分别位于北亚热带锋 (Northern Subtropical Front, NSTF) 和亚南极锋 (Subantarctic Front, SAF) 之内<sup>[7]</sup>, NSTF 与 SAF 代表了南印度洋主要的生物地理边界, 并由这两个锋面划分出不同的海洋生物分布区系<sup>[26-27]</sup>, 因此可以认为 DSL 适宜栖息地分布在中高纬度海域, 并受海洋锋面的显著影响。DSL 的资源丰度也受海洋环境的影响, 海域的环境差异导致其资源量分布有明显的不同<sup>[28-29]</sup>, 在目前环境变化的多重压力下, 厘清引起 DSL 空间分布与资源变动机理仍十分复杂, 需要更深入地研究。

### 3.2 气候变化对 DSL 分布的影响

DSL 对于气候变化的响应是敏感的, 比较直接的体现就是气候变化引起的空间分布的改变。早在 20 世纪 60 年代就已经观测到气候变化对浮游动物分布的影响<sup>[30-31]</sup>, 本研究结果发现, 在 IOD 模态转换的背景下, 当海水温度升高时, DSL 热点栖息地的重心有向南移动的趋势, 同时其栖息地的空间分布格局也在西北-东南方向变化。有研究表明, 在变暖的环境中, 海洋生物通常向极地和/或深层迁移, 以确保生物自身始终生活在最适水温范围内<sup>[31-33]</sup>。例如, 在北大西洋, 一些桡足类以每 10 年 156~260 km 的速度向北移动<sup>[32]</sup>。Chust 等<sup>[33]</sup>发现部分桡足类的移动速度每 10 年 8~16 km。南大洋的南极磷虾 (*Euphausia superba*) 和大西洋鲑 (*Salmo salar*) 分布范围也有向极地方向移动, 但同一海域桡足类物种的栖息地分布却没有发生变化<sup>[34]</sup>, 因此, 气候变化引起的物种迁移现象并不是持续的, 不同物种以及不同海域, 迁移的强度和方向差异也很大, 因此需要对长期的观察结果进行总结。

DSL 作为海洋生态系统的重要组成部分, 是初级生产者与大型鱼类、海鸟和海洋哺乳动物等较高营养级之间能量传递的重要途径<sup>[35-35]</sup>, 并通过直接和间接反馈影响海洋生物地球化学循环<sup>[35-35]</sup>。因此, 气候变化引起的 DSL 的栖息地变化可能会对更高营养级的生物产生影响。以具有重要商业价值的鱼种为例, 在北海, 自 20 世纪 80 年代以来, 磷虾类和桡足类的大小和丰度的减少导致鳕产量下降<sup>[35]</sup>。在佐治亚海峡, 浮游动物生物量减少导致了鲑和鲱的仔稚鱼的存活率下降<sup>[36-37]</sup>。然而, 由于海洋食物网结构复杂, 涉及多个营养级, 很难阐明与浮游动物的直接关系。但越来越多的证据表明, 低营养级 (浮游植物、浮游动物) 的物候期每十年提前 5~10 d, 比高营养级 (成鱼、海鸟、海洋爬行动物和哺乳动物) 提前 0~2.5 d<sup>[37]</sup>。不同营养级生物对气候变化的响应时间也不同步, 可能会引起鱼类繁殖、迁移以及资源量等的变化。尽管解释更高营养级生物对气候驱动的 DSL 的空间变化的响应比较困难, 但将 DSL 生物量或丰度纳入渔业评估和生态系统模型, 揭示它们之间的相互关系, 以及对海洋生态系统的贡献, 应当是后续的研究重点。

### 3.3 声学数据在 DSL 研究中的应用

DSL 在大洋中广泛存在, 其在水体中形成了资源密度极高的生物层, 该生物层对声波具有强烈的散射作用, 因此也被称为声散射层 (sound scattering layer, SSL)<sup>[38]</sup>。声学调查是在水面以下进行的大面积的遥测和监控, 其调查迅速, 覆盖空间范围大, 不影响调查对象的原始状态, 是采集 DSL 相关数据常用的技术手段<sup>[39-40]</sup>。在声学数据的应用中, 由于缺乏必要的生物学取样, 不足以确定 DSL 中物种的类别与组成, 主要资源种类的声学回波与单体目标强度理论模型尚待进一步明确, 因此长期以来的研究多采用声散射强度表征其相对资源丰度, 无法准确评估其绝对资源量。其中 NASC 值作为指示水体中生物资源丰度的常用声学指标, 其一般与资源量呈正相关<sup>[13]</sup>, 已经在南极磷虾和 DSL 等的研究中得到了一定的应用<sup>[7, 40]</sup>。

本研究通过选取 NASC 值作为 DSL 的资源丰度指标, 分析了其热点位置和栖息地的变动, 结果表明, 在不同 IOD 模态下, DSL 适宜栖息



地分布位于 30°~45°S, 且第 1 个 nIOD 时期, DSL 的适宜栖息地面积最小, 重心变动明显。这可能与所选取的声学数据的数量和空间分布有关。热点分析的结果表明, 相较于其他 IOD 模态时期, 第 1 个 nIOD 时期热点数量最少, 且分布集中, 而最大熵模型作为基于“当前存在”预测“未知分布”的机器学习方法, 其预测结果会受输入的数据量与数据位置的影响<sup>[15]</sup>。因此, 尽管声学数据采集的水体中的生物资源分布信息, 比传统调查方式节省人力、物力, 但仍不能忽略声学数据在大的空间范围中, 通过资源分布数据反映栖息地信息时, 其采样稀疏的问题。因此, 在将来基于声学数据的渔业资源栖息地研究中, 应注意数据采集时间的连续性和空间分布的集中性, 积累数据量, 避免采样误差, 进一步提高基于声学数据的栖息地评价技术的准确性和科学性。

感谢澳大利亚海洋综合观测系统 (IMOS) 对相关数据的公开与共享。

### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Robertson K M, Chivers S J. Prey occurrence in pantropical spotted dolphins, *Stenella attenuata*, from the eastern tropical Pacific[J]. *Fishery Bulletin*, 1997, 95(2): 334-348.
- [ 2 ] Rodhouse P G, Nigmatullin C M. Role as consumers[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1996, 351(1343): 1003-1022.
- [ 3 ] Potier M, Marsac F, Chérel Y, *et al.* Forage fauna in the diet of three large pelagic fishes (lancetfish, swordfish and yellowfin tuna) in the western equatorial Indian Ocean[J]. *Fisheries Research*, 2007, 83(1): 60-72.
- [ 4 ] 李少菁, 许振祖, 黄加祺, 等. 海洋浮游动物学研究 [J]. 厦门大学学报 (自然科学版), 2001, 40(2): 574-585.  
Li S J, Xu Z Z, Huang J Q, *et al.* Studies on biology of marine zooplankton in China[J]. *Journal of Xiamen University (Natural Science Edition)*, 2001, 40(2): 574-585 (in Chinese).
- [ 5 ] 孙栋, 王春生. 深远海浮游动物生态学进展 [J]. 生态学报, 2017, 37(10): 3219-3231.  
Sun D, Wang C S. A review of open ocean zooplankton ecology[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(10): 3219-3231 (in Chinese).
- [ 6 ] Kloser R J, Ryan T E, Young J W, *et al.* Acoustic observations of micronekton fish on the scale of an ocean basin: potential and challenges[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2009, 66(6): 998-1006.
- [ 7 ] Béhagle N, Cotté C, Ryan T E, *et al.* Acoustic micronektonic distribution is structured by macroscale oceanographic processes across 20-50°S latitudes in the South-Western Indian Ocean[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2016, 110: 20-32.
- [ 8 ] Boersch-Supan P H, Rogers A D, Brierley A S. The distribution of pelagic sound scattering layers across the southwest Indian Ocean[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2017, 136: 108-121.
- [ 9 ] Ord J K, Getis A. Local spatial autocorrelation statistics: distributional issues and an application[J]. *Geographical Analysis*, 1995, 27(4): 286-306.
- [ 10 ] Kumar P, Hamlington B, Cheon S H, *et al.* 20th century multivariate Indian Ocean regional sea level reconstruction[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2020, 125(10): e2020JC016270.
- [ 11 ] Haris K, Kloser R J, Ryan T E, *et al.* Sounding out life in the deep using acoustic data from ships of opportunity[J]. *Scientific Data*, 2021, 8(1): 23.
- [ 12 ] Ryan T E, Downie R A, Kloser R J, *et al.* Reducing bias due to noise and attenuation in open-ocean echo integration data[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2015, 72(8): 2482-2493.
- [ 13 ] Maclellan D N, Fernandes P G, Dalen J. A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2002, 59(2): 365-369.
- [ 14 ] Hamilton N M, Morrison M L, Harris L S, *et al.* Predicting habitat suitability for Townsend's big-eared bats across California in relation to climate change[J]. *Ecology and Evolution*, 2022, 12(12): e9641.
- [ 15 ] 陈芑, 陈新军. 基于最大熵模型分析西南大西洋阿根廷滑柔鱼栖息地分布 [J]. 水产学报, 2016, 40(6): 893-902.  
Chen P, Chen X J. Analysis of habitat distribution of Argentine shortfin squid (*Illex argentinus*) in the southwest Atlantic Ocean using maximum entropy model[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2016, 40(6): 893-902 (in Chinese).
- [ 16 ] 张嘉容, 杨晓明, 田思泉. 基于最大熵模型的南太平洋长鳍金枪鱼栖息地预测 [J]. 中国水产科学, 2020, 27(10): 1222-1233.  
Zhang J R, Yang X M, Tian S Q. Analysis of albacore (*Thunnus alalunga*) habitat distribution in the South Pacific using maximum entropy model[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2020, 27(10): 1222-1233 (in Chinese).
- [ 17 ] 方星楠, 何妍, 余为, 等. 秘鲁外海茎柔鱼栖息地时空分布及对环境因子的响应差异 [J]. 中国水产科学, 2021, 28(5): 658-672.  
Fang X N, He Y, Yu W, *et al.* Spatio-temporal distribution of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* off Peru and differ-

- ences in the effects of environmental conditions[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2021, 28(5): 658-672 (in Chinese).
- [18] 唐杨欣, 皮杰, 刘新华, 等. 基于最大熵模型预测气候变化下河蚬在中国的潜在分布[J]. *生态学报*, 2023, 43(10): 4250-4259.  
Tang Y X, Pi J, Liu X H, *et al.* Predicting potential distribution of *Corbicula fluminea* under climate change scenarios using MaxEnt model[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(10): 4250-4259 (in Chinese).
- [19] Lin C, Ning X, Su J, *et al.* Environmental changes and the responses of the ecosystems of the Yellow Sea during 1976-2000[J]. *Journal of Marine Systems*, 2005, 55(3-4): 223-234.
- [20] Xiang X Q, Lu W H, Xu Y, *et al.* Study on temporal-spatial distribution and changes of dissolved oxygen in the Yellow Sea from 1965 to 2014[J]. *Indian Journal of Geo Marine Sciences*, 2018, 47(12): 2442-2453.
- [21] Gilbert D, Rabalais N N, Díaz R J, *et al.* Evidence for greater oxygen decline rates in the coastal ocean than in the open ocean[J]. *Biogeosciences*, 2010, 7(7): 2283-2296.
- [22] Wishner K F, Gowing M M, Gelfman C. Mesozooplankton biomass in the upper 1000 m in the Arabian Sea: overall seasonal and geographic patterns, and relationship to oxygen gradients[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 1998, 45(10-11): 2405-2432.
- [23] Fabian H, Koppelman R, Weikert H. Full-depth zooplankton composition at two deep sites in the western and central Arabian Sea[J]. *Indian Journal of Marine Sciences*, 2005, 34(2): 174-187.
- [24] Saltzman J, Wishner K F. Zooplankton ecology in the eastern tropical Pacific oxygen minimum zone above a seamount: 2. Vertical distribution of copepods[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 1997, 44(6): 931-954.
- [25] Saltzman J, Wishner K F. Zooplankton ecology in the eastern tropical Pacific oxygen minimum zone above a seamount: 1. General trends[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 1997, 44(6): 907-930.
- [26] Van Franeker J A, Van Den Brink N W, Bathmann U V, *et al.* Responses of seabirds, in particular prions (*Pachyptila* sp.), to small-scale processes in the Antarctic Polar Front[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2002, 49(18): 3931-3950.
- [27] Bost C A, Cotté C, Bailleul F, *et al.* The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans[J]. *Journal of Marine Systems*, 2009, 78(3): 363-376.
- [28] Proud R, Cox M J, Brierley A S. Biogeography of the global ocean's mesopelagic zone[J]. *Current Biology*, 2017, 27(1): 113-119.
- [29] Ariza A, Lengaigne M, Menkes C, *et al.* Global decline of pelagic fauna in a warmer ocean[J]. *Nature Climate Change*, 2022, 12(10): 928-934.
- [30] Brun P, Stamieszkin K, Visser A W, *et al.* Climate change has altered zooplankton-fuelled carbon export in the North Atlantic[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2019, 3(3): 416-423.
- [31] Richardson A J. In hot water: zooplankton and climate change[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2008, 65(3): 279-295.
- [32] Beaugrand G, Reid P C, Ibañez F, *et al.* Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate[J]. *Science*, 2002, 296(5573): 1692-1694.
- [33] Chust G, Castellani C, Licandro P, *et al.* Are *Calanus* spp. shifting poleward in the North Atlantic? A habitat modelling approach[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2014, 71(2): 241-253.
- [34] Tarling G A, Ward P, Thorpe S E. Spatial distributions of Southern Ocean mesozooplankton communities have been resilient to long-term surface warming[J]. *Global Change Biology*, 2018, 24(1): 132-142.
- [35] Beaugrand G, Brander K M, Lindley J A, *et al.* Plankton effect on cod recruitment in the North Sea[J]. *Nature*, 2003, 426(6967): 661-664.
- [36] Mackas D, Galbraith M, Faust D, *et al.* Zooplankton time series from the Strait of Georgia: results from year-round sampling at deep water locations, 1990-2010[J]. *Progress in Oceanography*, 2013, 115: 129-159.
- [37] Burthe S, Daunt F, Butler A, *et al.* Phenological trends and trophic mismatch across multiple levels of a North Sea pelagic food web[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, 454: 119-133.
- [38] Benoit-Bird K J, Moline M A, Southall B L. Prey in oceanic sound scattering layers organize to get a little help from their friends[J]. *Limnology and Oceanography*, 2017, 62(6): 2788-2798.
- [39] Postel L, Da Silva A J, Mohrholz V, *et al.* Zooplankton biomass variability off Angola and Namibia investigated by a lowered ADCP and net sampling[J]. *Journal of Marine Systems*, 2007, 68(1-2): 143-166.
- [40] 万树杰, 朱国平. 2018年夏季南奥克尼群岛南极磷虾资源丰度多尺度空间异质性[J]. *水产学报*, 2021, 45(5): 716-725.  
Wan S J, Zhu G P. Multi-scale analysis on spatial heterogeneity for abundance of Antarctica krill (*Euphausia superba*) in the South Orkney Islands in summer 2018[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2021, 45(5): 716-725 (in Chinese).

## Potential habitat distribution on hotspots of deep scattering layer in the southwestern Indian Ocean under different Indian Ocean dipole modes

WAN Shujie<sup>1</sup>, CHEN Xinjun<sup>1,2,3,4\*</sup>

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 Ocean University, Shanghai 201306, China;

3. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

4. Key Laboratory of Ocean Fisheries Exploitation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

**Abstract:** The deep scattering layer (DSL) is crucial for marine ecosystems and oceanographic studies. It consists of dense aggregations of organisms such as zooplankton and micronekton, which form a key link in the food web, transferring energy from primary producers to higher trophic levels. Understanding the DSL is essential for assessing ecosystem health, global biogeochemical cycles, and the effects of climate change on ocean dynamics. Based on the acoustic data from October 2012 to July 2020 in the southwestern Indian Ocean, hotspot analysis and maximum entropy model were used to study the potential habitats' distribution on hotspots of deep scattering layers under different IODs. The results showed that the maximum entropy model had a good performance with the accuracy of the model was more significant than 0.9. Dissolved oxygen had the highest contribution rate to habitat distribution, and the average contribution rate was 50.88%. The gravity centre of DSL hotspot habitats mainly moved in the northwest to southeast direction, and the most significant changes were observed during the first cold phase of IOD. DSL hotspot habitat was distributed between 30 °-45 ° S and 11-22 °C isotherms, which indicated a specific latitude correlation. This research showed that the suitable habitat changes on DSL hotspots were influenced by dissolved oxygen. The maximum entropy model could effectively predict the distribution of DSL hotspots' habitats. This study can provide new references for elucidating the spatial distribution and resource variation patterns of DSL.

**Key words:** deep scattering layer; Indian Ocean dipole; habitats; southwestern India Ocean

**Corresponding author:** CHEN Xinjun. E-mail: [xjchen@shou.edu.cn](mailto:xjchen@shou.edu.cn)

**Funding projects:** National Key R & D Program of China (2019YFD0901401)