JOURNAL OF FISHERIES OF CHINA
DOI: 10.11964/jfc.20230413970
Science Press

韩冠荣, 陈新军, 柳彬, 等. 基于栖息地模型的西北太平洋柔鱼索饵洄游路径推测及其与厄尔尼诺-南方涛动的关系 [J]. 水产学报, 2026, 50(1): 019307.

Han G R, Chen X J, Liu B, *et al*. Prediction of the migration route of *Ommastrephes bartramii* in Northwest Pacific Ocean based on Habitat Suitability Model and its relationship with ENSO [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2026, 50(1): 019307 (in Chinese).

基于栖息地模型的西北太平洋柔鱼索饵洄游路径推测及其与厄尔尼诺-南方涛动的关系

韩冠荣[1]，陈新军[1,2,3,4*]，柳　彬[1,5,6]，解明阳[1]

(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，农业农村部大洋渔业开发重点实验室，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，大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室，上海　201306；
5. 自然资源部海洋生态监测与修复技术重点实验室，上海　200137；
6. 自然资源部第二海洋研究所，卫星海洋环境动力学国家重点实验室，浙江 杭州　310012)

摘要：【目的】为了探明西北太平洋柔鱼索饵洄游的一般路径。**【方法】**采用海表温度（SST）、海表高度（SSH）和光合有效辐射 (PAR) 等环境数据和生产统计数据建立栖息地适宜性模型 (HSI)，分析 1998—2020 年 7—11 月索饵期间柔鱼洄游分布及其与尼尔尼诺-南方涛动 (ENSO) 的关系。**【结果】**7 月上旬柔鱼广泛分布于 152~165° E，38~42° N 海域，在索饵洄游的第一阶段，柔鱼快速朝着西北方向聚集并于 8 月上旬行至 155.48°E，41.75°N；第二阶段，沿着亚北极峰转向北偏东方向缓慢移动，9 月下旬到达洄游最北端（156.56°E，43.46°N）；第三阶段，开始逐步朝西南方向径直返回，11 月下旬抵达 151.52°E，41.26°N。过去的 23 年里，柔鱼洄游路径年际差异显著，经度偏移值约为 1.7°，纬度偏移值约为 0.5°。研究发现，ENSO 事件会影响柔鱼幼体的时空分布，致使北上索饵过程更偏向东；与正常年份相比，拉尼娜发生时，柔鱼因适宜生境扩大而快速生长，向北迁徙速度更快，最北端纬度更高（43.76° N）；而厄尔尼诺年则相反，洄游将滞留在 43° N 以南，南北迁徙相对缓慢，且受区域环境约束，在 8 月中旬至 10 月上旬趋于聚集，有利于商业捕捞。**【结论】**西北太平洋柔鱼索饵洄游存在既定的路线，能对 ENSO 事件产生独特的响应。本研究为西北太平洋柔鱼资源的科学认知提供了支撑。

关键词：柔鱼；索饵洄游；栖息地模型；厄尔尼诺-南方涛动；西北太平洋

中图分类号：S 931.4　　**文献标志码：**A

收稿日期：2023-04-07　　**修回日期：**2023-05-12
资助项目：国家自然科学基金 (NSFC42476086)
第一作者：韩冠荣，从事渔业海洋学、渔业资源研究，E-mail：grhan0852@163.com
通信作者：陈新军，从事渔业海洋学、渔业资源研究，E-mail：xjchen@shou.edu.cn

柔鱼 (*Ommastrephes bartramii*) 是一个以生存和繁殖为终极目标的短生命周期生态机会主义者，其丰度和分布受到海洋环境的调控[1-2]。在西北太平洋海域，为了获得与生长发育相适应的有利的环境条件，柔鱼常年在产卵场和索饵场间进行季节性、大规模、长距离的迁徙活动[3]。研究普遍认为，西北太平洋柔鱼在每年的冬春季产卵，主要分布于 20°~30° N, 130°~170° E，到夏季前半期，该群体从亚热带海域迁移至亚北极边界，进入索饵海域 (150°~165° E, 38°~46° N)，并在 8—11 月继续北移至亚北极海域[4-5]。针对该资源群体的商业捕捞主要发生在其索饵洄游期间，研究人员利用柔鱼环境敏感特性开发诸多模型来评估其资源丰度和分布[6–8]。

栖息地适宜性指数 (HSI) 建模与地理信息系统 (GIS) 结合的方法已被广泛应用于渔业资源种群的开发、管理和养护[3,9–10]。HSI 模型以一个或多个环境变量与适宜性指数的函数式作为基础以反映生境质量，建立环境要素与物种相对丰度或出现频率之间的联系[11]。在大洋中，海洋生物种群聚集在生境质量好的海域，从而形成良好的渔场，特别是对环境变化敏感的头足类，所以 HSI 模型在表征头足类时空分布格局方面具有独特优势。近年来，该技术被应用于西北太平洋柔鱼[11–12]、秘鲁茎柔鱼[13](*Dosidicus gigas*)、阿根廷滑柔鱼[14](*Illex argentinus*) 和中国南海鸢乌贼[15](*Sthenoteuthis oualaniensis*) 等大洋性种群，效果良好，为揭示种群时空变化规律提供了技术支撑。

西北太平洋柔鱼种群洄游习性等方面已有研究[16-17]，但是在索饵场的迁徙路线及与异常气候事件的关联尚不明晰 (图 1)。为此，本研究采用栖息地适宜性模型，结合海洋环境遥感数据和 GIS 技术，评估 1998—2020 年 7—11 月西北太平洋柔鱼旬间栖息地变化情况，计算其分布重心的空间位置，以期描绘西北太平洋柔鱼在索饵场内的一般迁徙路线，并分析异常气候年份洄游分布变化，探索西北太平洋柔鱼索饵洄游对厄尔尼诺-南方涛动 (ENSO) 事件的响应机制。

1　材料与方法

1.1　数据来源

商业捕捞主要发生在西北太平洋柔鱼的索饵场内，由于每艘渔船上均配备了船舶无线电通讯设备、GPS 定位系统和渔情预报系统，船只往往聚集在柔鱼资源丰度较高的海域[6]，且中国的西北太平洋柔鱼年渔获量占该种群总渔获量的 80% 以上[18]，为本研究提供了可靠的数据来源。本研究的西北太平洋柔鱼渔业数据由上海海洋大学中国远洋渔业数据中心提供，涵盖柔鱼的重要渔场 (145°~165° E, 36°~48° N)，记录了 1998—2020 年 7—11 月的捕捞日志信息，每条数据包含捕捞日期、捕捞位置、捕捞努力量和渔获量 (图 2)。

由于捕捞渔船的鱿钓设备相同且作业环境相

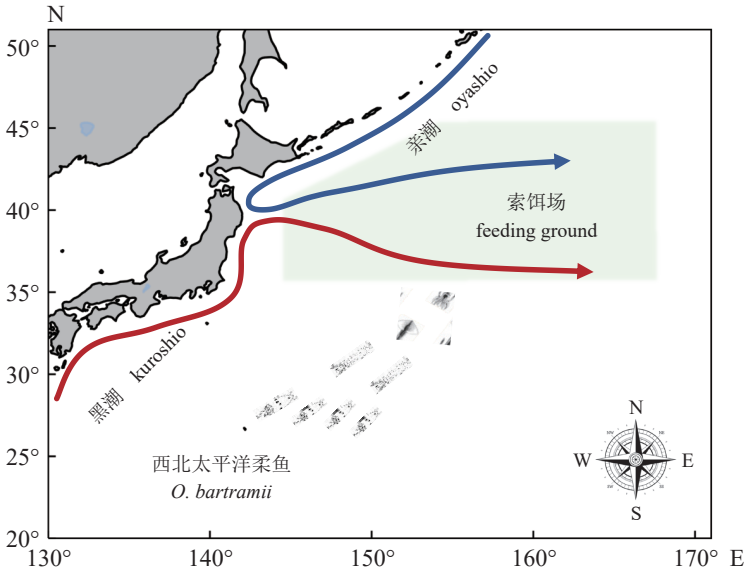

图 1　西北太平洋海域柔鱼索饵洄游示意图

Fig. 1　Illustration of the Migratory Route of *O. bartramii* in the Northwest Pacific Ocean

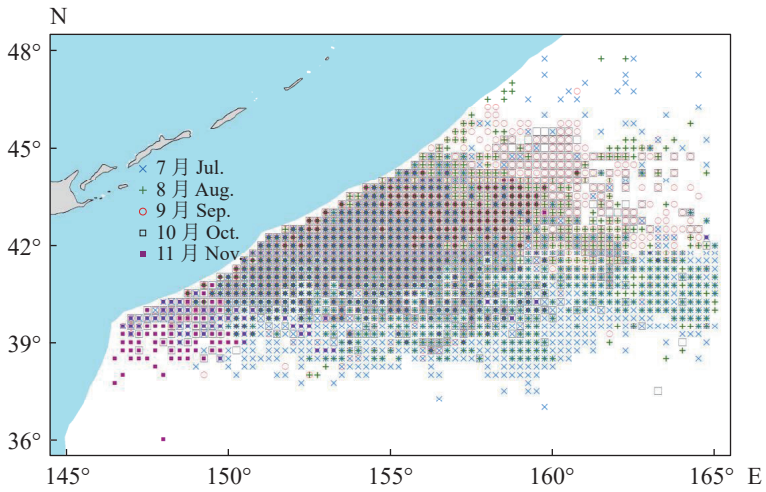

图 2　西北太平洋柔鱼渔业捕捞站点图

Fig. 2　Fishing stations of *O. bartramii* in the Northwest Pacific Ocean

似，单位捕捞努力量渔获量 (CPUE) 往往被认为是表征柔鱼种群丰度的良好指标[19]。将渔业数据采样至 0.25°空间尺度的栅格中，以单元空间内的渔获量与捕捞努力量的比值作为 CPUE 值。此外，将产量数据按旬分组，排名前 25% 的单元定义为高产渔区。CPUE 计算公式：

$$\mathrm{CPUE}_t = \frac{\sum \mathrm{Catch}_t}{\sum \mathrm{Effort}_t}$$

式中，Catch_t为 t 旬的产量；Effort_t为 t 旬的捕捞努力量。

本研究采用海洋遥感卫星监测和再处理的环境数据进行分析。研究表明，海表温度 (SST)、海表高度 (SSH) 和光合有效辐射 (PAR) 对柔鱼在索饵场内的时空分布有显著的约束作用[11-12,20]，因此，本研究将使用以上 3 个因子进行研究。其中，SST 和 PAR 数据来自美国国家海洋和大气管理局 (NOAA) 网站 (https://oceanwatch.pifsc.noaa.gov/erddap/index.html)，PAR 数据从亚太数据研究中心网站下载 (http://apdrc.soest.hawaii.edu/erddap/index.html)，环境数据均涵盖研究海域，以 0.25°×0.25° 的空间分辨率、旬为时间分辨率进行格式化。ENSO 指数源自 NOAA 网站 (https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products.html) 记录的 Niño-3.4 区域海表温度异常数据。

1.2　HSI 模型

捕捞努力量被认为是鱼类出现或被利用情况的指标，能较好地反映目标种群的资源分布状况，并已成功应用于 HSI 模型开发[11-13,20]。因此，实验结合 SST、SSH 和 PAR 共 3 个环境变量和捕捞努力量，以 1998—2017 年数据为训练集，2018—2020 年数据为验证集，建立西北太平洋柔鱼适宜栖息地指数模型，以评估其生境质量的时空变化。首先，为每个环境变量建立适宜性指数 (SI) 模型。分别计算与环境变量相关的捕捞努力量概率分布，认为该值与柔鱼的环境选择偏好为正相关关系。SI 最高值为 1，表示对应的变量值为最有利的环境条件，SI=0 寓意最不利的环境条件，其间 SI 值高于 0.6，确定了柔鱼适宜的环境范围[20]。具体计算公式[11]：

$$\mathrm{SI}_i = \frac{E_k}{E_{k,\max}}$$

$$\mathrm{SI}_i = e^{a(X_i-b)^2}$$

式中，E_k为环境变量区间 k 的累计捕捞努力量，$E_{k,\max}$为最大的累计捕捞努力量，X_i为环境因子 i 的值，SI_i为该环境因子对应的适宜性指数，a 和 b 为参数，用最小二乘法拟合函数得到。

然后，基于不同环境因子建立的 SI 函数组合成西北太平洋柔鱼 HSI 模型。研究表明，算术平均法 (AMM) 能较好地发挥 HSI 模型性能，准确预测柔鱼种群的适宜栖息地[11,21]。实验采用 AMM 方法赋予 SI 模型相同的权重计算适宜栖息地指数，将西北太平洋柔鱼生境划分为不良、一般和适宜三类，即等级 1：0≤HSI<0.2；等级 2：0.2≤HSI<0.6；等级 3：0.6≤HSI≤1。计算公式：

$$\mathrm{HSI} = \frac{1}{n}\sum(\mathrm{SI_{SST}} + \mathrm{SI_{SSH}} + \mathrm{SI_{PAR}})$$

式中，n 为环境变量的个数 (此处为 3)，SI_{SST}、SI_{SSH}、SI_{PAR} 为环境变量对应的 SI 值。

1.3　基于栖息地的西北太平洋柔鱼洄游重心

使用由上述方法建立的适宜栖息地模型计算 1998—2020 年 7—11 月每个捕捞单元的 HSI 值，并以此作为潜在渔场的可能性指标。按旬对实际捕捞作业的经纬度用 HSI 值进行加权，以最后的结果作为西北太平洋柔鱼洄游分布重心，从而掌握每年 7—11 月西北太平洋柔鱼的旬间洄游位置变化情况。进一步统计分析 23 年间柔鱼的洄游路径与环境变量的关系，结合栖息环境质量分析潜在的原因，并预测其年际变化趋势。经纬度重心的计算公式[20]：

$$LONG_{HSI}=\frac{\sum\left(Longitude_{i,t}\times HSI_{i,t}\right)}{\sum HSI_{i,t}}$$

$$LATG_{HSI}=\frac{\sum\left(Latitude_{i,t}\times HSI_{i,t}\right)}{\sum HSI_{i,t}}$$

式中，$LONG_{HSI}$、$LATG_{HS}$ 分别为第 t 旬柔鱼分布的经度和纬度，$Longitude_{i,t}$、$Latitude_{i,t}$ 分别为第 t 旬的第 i 个捕捞单元的经纬度，$HSI_{i,t}$ 为第 t 旬的第 i 个捕捞单元的 HSI 值。

1.4　异常气候事件与柔鱼洄游路径的关系

实验统计了 3 种类型栖息地面积随经纬度的年际变动，分析适宜栖息地的时空转移和 ENSO 事件的联系。

将尼诺指数连续 5 个月海表温距平值大于 0.5 ℃ 定义为 1 次厄尔尼诺事件，相应的拉尼娜事件定义为连续 5 个月海表温距平值小于−0.5 ℃[4,22] (图 3)。观察 3 种截然不同的环境条件，即厄尔尼诺事件 (2002、2004、2009 和 2015 年)、拉尼娜事件 (1999、2000、2007、2008、2010 和 2011 年) 和正常条件 (2003、2012、2013、2014 和 2016 年) 下，柔鱼对洄游路线的选择差异。

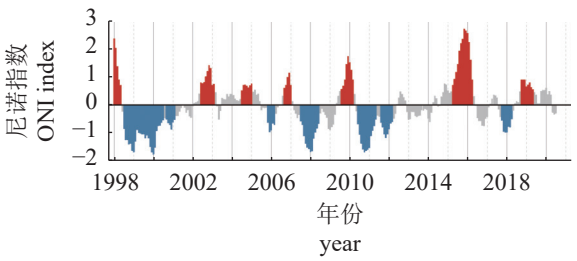

图 3　1998—2020 年 ENSO 事件发生状况

红色和蓝色分别表示厄尔尼诺和拉尼娜事件的发生；灰色表示正常条件。

Fig. 3　Status of ENSO events from 1998 to 2020

Red and blue colors indicate the occurrence of El Niño and La Niña events, respectively; gray indicate the normal condition.

2　结果

2.1　HSI 建模及验证

7—11 月共 45 个适宜性指数，结果显示拟合效果较好 (表 1)。与 SST、SSH 和 PAR 三个环境因子对应的适宜性函数平均 R^2 均超过 0.93，分别为 0.970、0.935 和 0.953；均方根误差 (RMSE) 均小于 0.15，表明观测值与真实值的差异小，且相关性显著 (P<0.05)(表 1)。综合分析表明，SI_{SST} 模型性能表现最佳，SI_{PAR} 和 SI_{SSH} 紧随其后。

通过 HSI 模型划分西北太平洋柔鱼的适宜栖息地和不良栖息地，适宜栖息地的产量和捕捞努力量与总产量和总捕捞努力量的比重处于较高水平，产量在各模型的平均占比为 69.06 %，捕捞努力量的平均占比为 69.24 %；而产量和捕捞努力量在不良栖息地的比重较低，只有 1.10 % 和 1.26 % (表 2)。模型在验证集上的结果显示，约有 60 % 的柔鱼生存在适宜栖息地环境中，不良栖息地柔鱼占比为 7%。因此，认为 HSI 模型对柔鱼栖息地的划分体现了柔鱼分布偏好，可预测渔场位置。

2.2　适宜栖息地的分布

适宜栖息地分布随时间的变化与纬度密切相关。年内适宜栖息地的移动方向为先北后南，主要集中在 40.75°~44.50° N。1998—2020 年适宜栖息地面积先增加后减少，2015 年以来，栖息地面积减少且缓慢北移 (图 4)。

适宜栖息地面积随时间先增后减，在 9 月上旬取得最大值，与总面积的比值超过 30 %，同时，不良栖息地面积也处于较高水平 (图 5)。

2.3　洄游重心分布

索饵场的柔鱼有既定的迁移路径，旬间时空分布差异显著。由栖息地指数加权的洄游重心结果显示 (图 6)，柔鱼迁移为 8 月上旬之前从索饵场的东南部沿西北方向洄游至 155.48° E, 41.75° N；接着转向东北，9 月下旬到达全程的最北端 (43.46° N)；此后，开始径直往西南方向返回，在 10 月中旬开始大规模往产卵场迁移。8 月中旬—

表 1　7—11 月各旬 SI 函数拟合结果

Tab. 1　Fitting results of SI function for each ten-day period from July to November

旬 ten-days	SI_{SST}					SI_{SSH}					SI_{PAR}				
	a	*b*	R^2	RMSE	*P*	*a*	*b*	R^2	RMSE	*P*	*a*	*b*	R^2	RMSE	*P*
Jul_1	−0.112	16.238	0.896	0.117	0.003	−48.574	0.006	0.987	0.042	0.000	−0.010	38.089	0.826	0.151	0.028
Jul_2	−0.155	17.416	0.886	0.125	0.000	−45.787	−0.058	0.966	0.068	0.000	−0.023	32.135	0.995	0.026	0.000
Jul_3	−0.193	17.761	0.913	0.105	0.000	−56.790	−0.074	0.978	0.057	0.000	−0.019	35.335	0.997	0.023	0.000
Aug_1	−0.283	18.690	0.976	0.051	0.000	−19.775	−0.125	0.906	0.134	0.001	−0.015	35.900	0.959	0.073	0.002
Aug_2	−0.176	17.776	0.999	0.017	0.000	−28.227	−0.196	0.896	0.131	0.005	−0.011	32.282	0.986	0.051	0.000
Aug_3	−0.109	17.758	0.980	0.078	0.000	−31.442	−0.191	0.931	0.102	0.002	−0.011	30.413	0.894	0.114	0.003
Sep_1	−0.098	17.433	0.966	0.092	0.000	−23.414	−0.161	0.878	0.153	0.004	−0.022	29.009	0.960	0.078	0.010
Sep_2	−0.281	16.377	0.993	0.031	0.000	−33.400	−0.116	0.979	0.064	0.000	−0.019	25.932	0.965	0.101	0.022
Sep_3	−0.280	15.249	0.998	0.019	0.000	−33.975	−0.105	0.908	0.142	0.007	−0.028	24.221	0.834	0.149	0.001
Oct_1	−0.287	14.750	0.975	0.055	0.000	−23.312	−0.064	0.804	0.189	0.015	−0.059	21.358	0.981	0.051	0.000
Oct_2	−0.194	14.293	0.997	0.029	0.000	−37.935	−0.069	0.970	0.066	0.000	−0.073	18.737	0.974	0.059	0.000
Oct_3	−0.287	14.218	0.992	0.031	0.000	−50.897	−0.082	0.982	0.047	0.000	−0.066	17.134	0.965	0.068	0.001
Nov_1	−0.423	13.247	0.988	0.039	0.000	−34.108	−0.144	0.941	0.094	0.000	−0.068	14.735	0.974	0.081	0.012
Nov_2	−0.250	12.376	0.999	0.013	0.000	−78.925	−0.118	0.956	0.070	0.000	−0.103	11.491	0.995	0.047	0.002
Nov_3	−0.155	11.279	0.997	0.038	0.000	−36.275	−0.082	0.940	0.089	0.000	−0.071	11.813	0.986	0.052	0.003
均值　mean			0.970	0.056	0.000			0.935	0.096	0.002			0.953	0.075	0.006

注：“RMSE”为均方根误差，“Jul_1, Jul_2, …, Nov_3”分别代表7月上旬、7月中旬……11月下旬。

Notes: "RMSE" is root mean squard error, “Jul_1, Jul_2, …, Nov_3” represent early July, mid-July, …, late November.

表 2　1998—2017 年两种栖息地类型的产量和捕捞努力量对比

Tab. 2　Comparison of yield and fishing effort for two habitat types from 1998 to 2017

栖息地模型 HSI model	适宜栖息地　suitable habitat				不良栖息地　unsuitable habitat			
	产量/t catch	产量占比/% catch ratio	捕捞努力量/d effort	捕捞努力量占比/% effort ratio	产量/t catch	产量占比/% catch ratio	捕捞努力量/d effort	捕捞努力量占比/% effort ratio
Jul_1	3 689	67.79	3 790	71.59	1	0.02	3	0.06
Jul_2	7 241	58.62	5 073	56.41	70	0.57	114	1.27
Jul_3	11 965	55.68	8 259	56.66	644	3.00	431	2.96
Aug_1	27 160	71.46	12 524	70.40	178	0.47	91	0.51
Aug_2	32 999	72.86	12 567	71.09	1 552	3.43	548	3.10
Aug_3	48 294	77.97	16 583	79.14	937	1.51	247	1.18
Sep_1	41 435	82.44	15 884	81.27	449	0.89	99	0.51
Sep_2	37 253	72.59	14 115	71.49	312	0.61	117	0.59
Sep_3	34 507	75.15	13 621	77.16	566	1.23	149	0.84
Oct_1	33 840	73.78	15 393	76.71	249	0.54	61	0.30
Oct_2	24 150	71.38	11 389	74.46	236	0.70	124	0.81
Oct_3	19 382	58.90	9 701	63.76	130	0.40	68	0.45
Nov_1	28 415	66.23	11 354	64.25	776	1.81	627	3.55
Nov_2	19 956	59.88	5 711	50.77	408	1.22	284	2.52
Nov_3	14 411	71.22	6 120	73.48	47	0.23	27	0.32
均值　mean	25 647	69.06	10 805	69.24	437	1.10	199	1.26

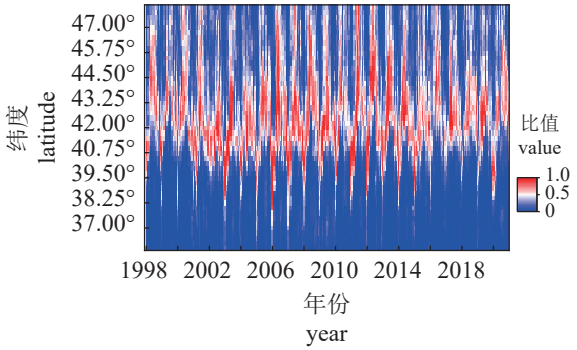

图 4　柔鱼适宜栖息地热点纬度分布

Fig. 4　The distribution of latitude for hotspots of suitable habitat of *O. bartramii*

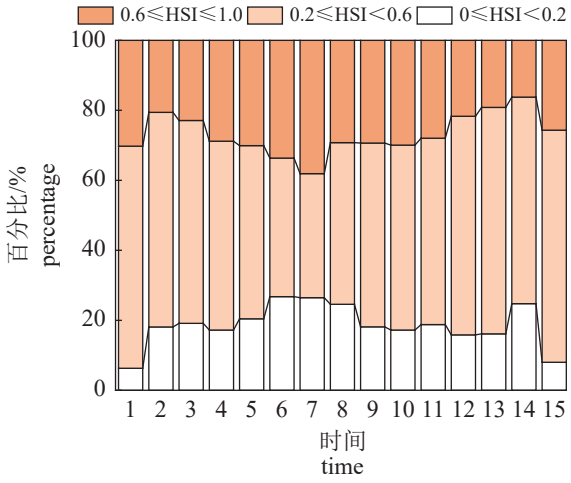

图 5　7—11 月 3 种柔鱼栖息地类型的面积变化

图中“1~15”分别代表 7 月上旬、7 月中旬……11 月下旬，图 7、图 10 和图 11 同。

Fig. 5　Changes in the area of three habitat types from July to November of *O. bartramii*

The labels 1-15 on the x-axis represent early July, mid-July, ..., and late November, respectively, the same as Fig.7, Fig.10 and Fig.11.

10 月中旬，柔鱼洄游重心集中在一块较小的区域，即 155°~157° E，42°~44° N，且往返轨迹高度相似，呈西南-东北方向分布。高产渔区的分布证明了此现象，表现出高度重叠，9 月下旬前后往东北延伸，表明该海域可能存在丰富的饵料生物，环境条件适宜，为柔鱼重要的觅食场所。

年间洄游路线也有所不同，相对较大的变化体现在 7 月的经度和 10 月中旬后的经纬度上(图 7-a)。这可能与柔鱼高速移动有关，通过计算旬洄游重心的距离，发现柔鱼在北上前期和南下的后期迁徙速度较快，7 月初柔鱼 10 天便能移动近 300 km，而 9 月柔鱼的速度通常不及前者的一半(图 7-b)。此外，通过计算洄游重心与高产渔区的平均欧氏距离来表征柔鱼的离散度，发现离散度随时间推移表现为先减小后增加 (图 7-c)，而年均捕捞努力量与其呈现显著的负相关关系 (P<0.05) (图 7-d)，特别是 8 月中旬之前和 10 月中旬后，离散度显著高于其他时段，且捕捞努力量较小，这表明柔鱼在 8 月中旬迅速聚集，形成良好的渔场，10 月中旬后大部分柔鱼开始往南洄游。

2.4　洄游年际变化

柔鱼年际洄游路径发生明显的变化，其在经纬度上均呈现上升趋势，即整体洄游分布向东北方向偏移 (图 8-a)。23 年中，经度偏移值约为 1.7°，每年增加约 0.074°；纬度偏移值约为 0.5°，每年增加约 0.022°。柔鱼年间迁徙路线差异明显，尤其是发生在经度上的变化。例如，1998—2006 年

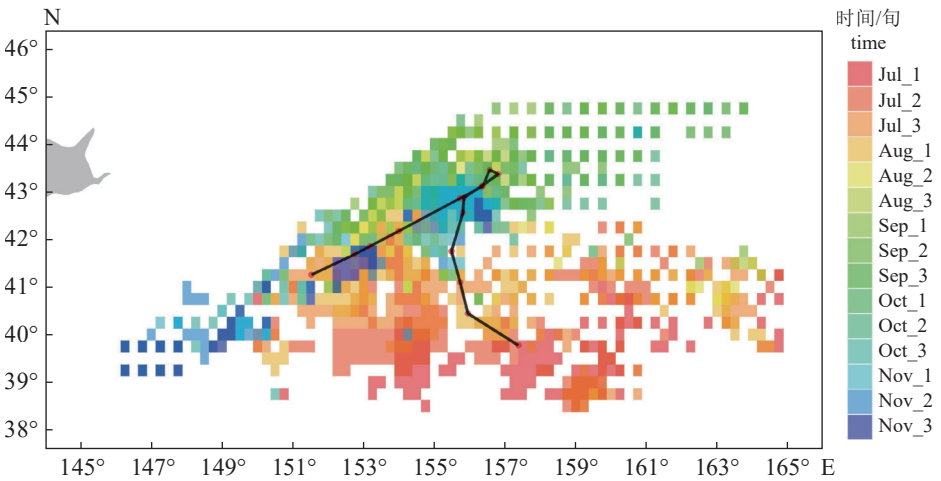

图 6　洄游重心变化及高产渔区分布

Fig. 6　The changes in the migratory center and the distribution of high-yield fishing areas

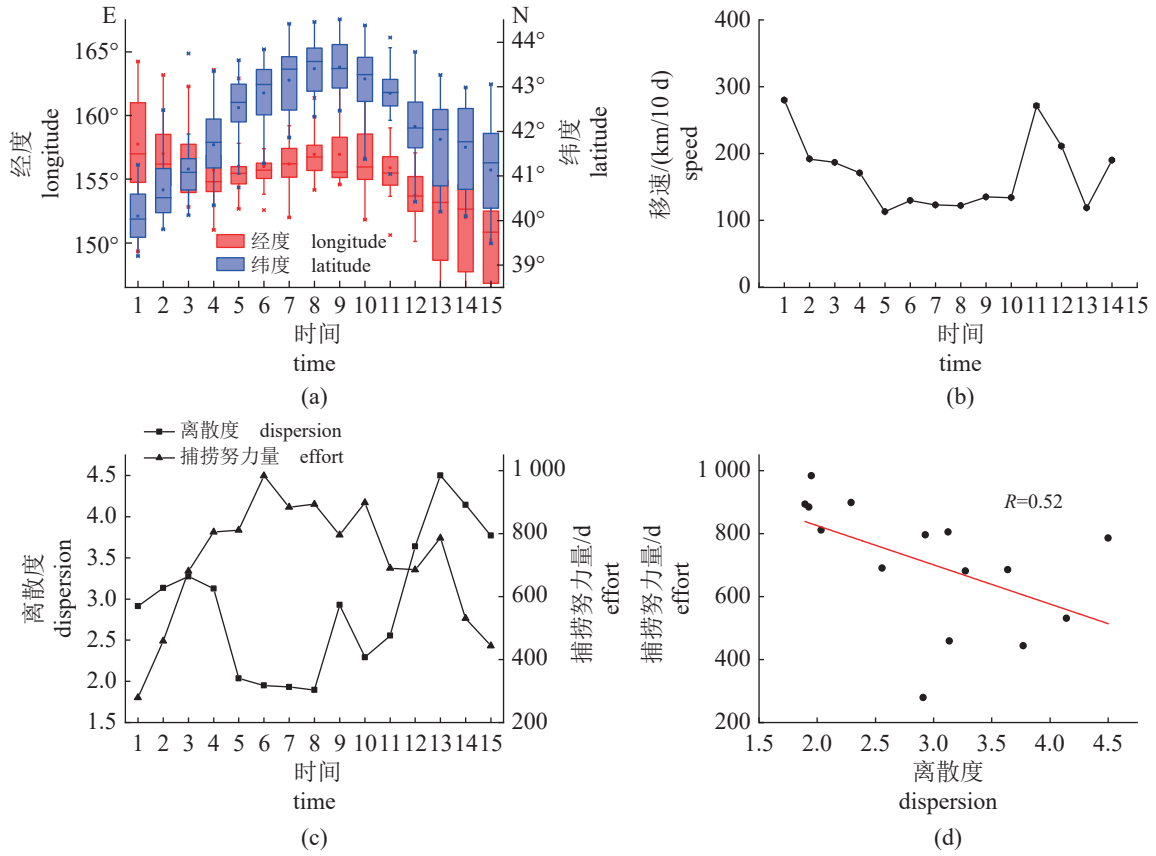

图 7　年洄游路径差异及离散度变化

Fig. 7　Differences in migratory paths between years and changes in dispersion

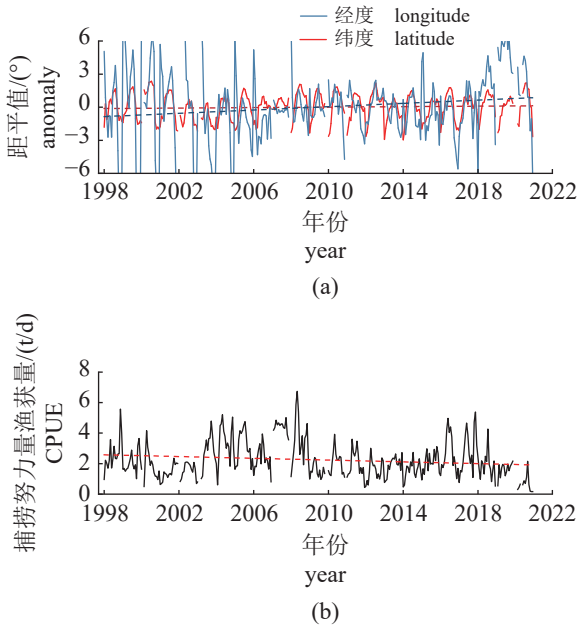

图 8　柔鱼洄游路线的年际变化趋势

Fig. 8　Interannual trends in the migratory routes of *O. bartramii*

柔鱼洄游路径的年经度波动幅度逐渐减缓，从最高值 16°降至 5°以内；2007—2015 年，处于较低水平；2016 年起波动幅度有增大的趋势。

西北太平洋柔鱼的 CPUE 总体呈下降趋势(图 8-b)，主要体现在近年平均 CPUE 水平较低，低于 2 t/d，高产年份减少，CPUE 峰值较低，如 2016—2018 年。

除此之外，柔鱼在洄游途中，SST 和 SSH 正在升高，而 PAR 正在降低。1998—2020 年 SST 上升 1.1 ℃，从 15.9 上升至 17.0 ℃；SSH 近年来快速升高，已经接近 0 m(图 9)。

2.5　异常气候对洄游路径的影响

对拉尼娜年、厄尔尼诺年和正常年份下洄游路径的分析结果显示，柔鱼由索饵场东南角先向西北迁徙再往西南折返的趋势仍保持一致，但也存在一些差异 (图 10)。主要表现为：①柔鱼在拉尼娜年提早到达最北端 (43.76° N)，为 9 月中旬，而其他两种情况下均为 9 月下旬。②最北端的纬度由高到低排列为：拉尼娜年、正常年和厄尔尼诺年。③厄尔尼诺年柔鱼从 8 月下旬—10 月中旬滞留在 42°~43° N。④柔鱼索饵路径整体上存在明显的纬度差异，平均纬度由高到低依次为：拉尼

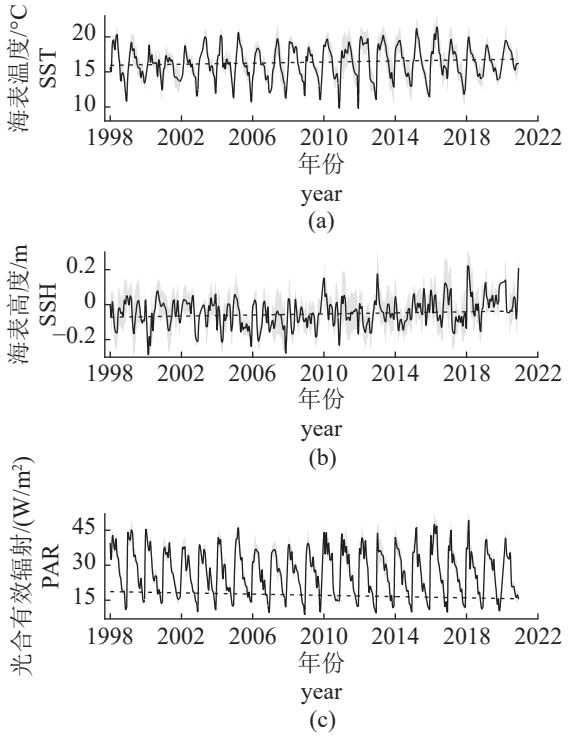

图 9　柔鱼迁徙过程环境的年际变化

Fig. 9　Interannual variations in the environmental conditions during the migratory process of *O. bartramii*

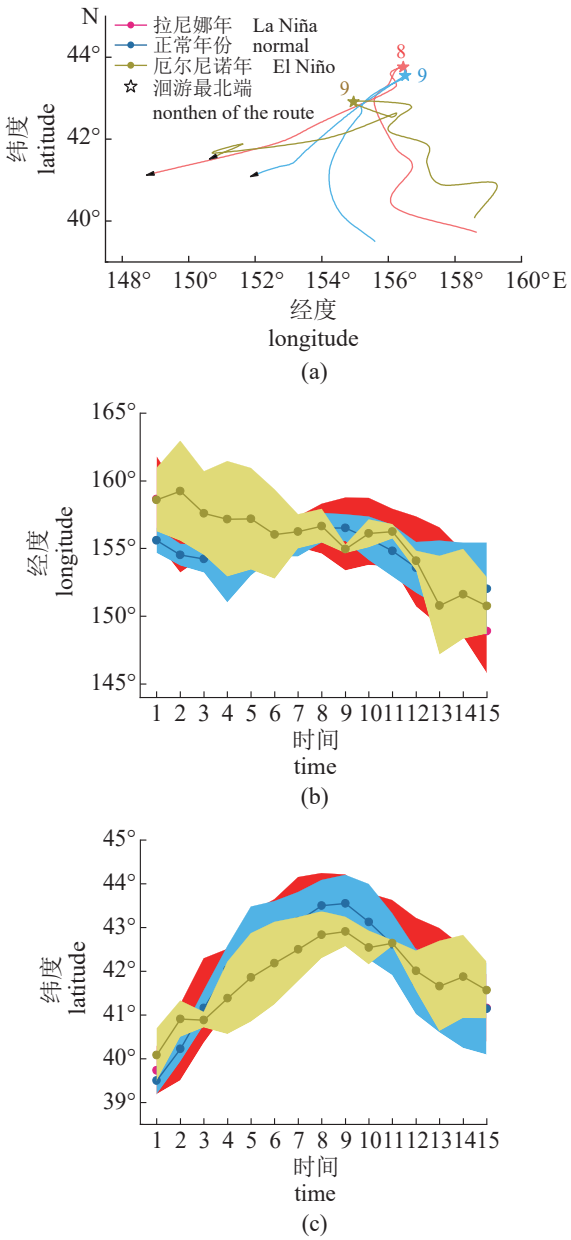

图 10　ENSO 年份与正常年份柔鱼洄游路线差异

Fig. 10　Differences in migratory routes of *O. bartramii* between ENSO years and normal years

娜年、正常年和厄尔尼诺年，且在厄尔尼诺年南北移动缓慢。⑤正常年份柔鱼在东西方向跨度较小，主要集中在 152°~156° E。

3　讨论

3.1　栖息地变化对洄游的影响

柔鱼在索饵场的迁徙活动与栖息地密切相关。亚北极锋区初级生产力水平高，各种海洋生物富集[23]，因而能驱动柔鱼在索饵场向北洄游。柔鱼对栖息环境高度敏感，趋向于环境因子有利的范围内聚集，所以综合条件适宜的海域被认为是其适宜的栖息地。因此，本研究认为适宜栖息地的时空演变隐藏着柔鱼洄游路径的重要线索。研究发现，7—11 月柔鱼的适宜栖息地先北后南移动，适宜栖息地面积先增加后减少，此与前人的观点相同[24]。这表明了北进是柔鱼洄游的重要策略，能获得更有利的索饵条件。此外，40.75°~44.50° N 是柔鱼索饵洄游期间适宜栖息地广泛分布的海域，且在较长的时序中保持着这种规律 (图 3)。据此推测，该纬度范围内可能存在一片海域，其环境条件优越，是柔鱼非常重要的摄食基地。

3.2　洄游路径与海洋环境的关系

柔鱼在 7 月陆续进入亚北极边界 (约 40° N)，获得一个相对不错的索饵环境。与营养贫瘠的亚热带海域不同，亚北极边界处在黑潮和亲潮充分混合的动态区域，环流间水团交换活跃[23]。气旋性涡流提供浮游植物所需养分[25]；SST 维持在较高水平；高 PAR 能促进浮游植物的光合作用[26]，这些因素创造了一个适合柔鱼栖息的高产区 (图 11)。

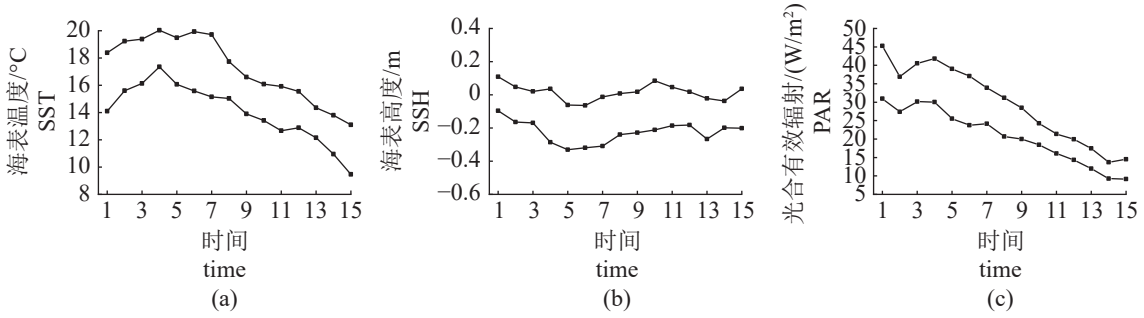

图 11　柔鱼栖息的环境因子 (SST、SSH 和 PAR) 适宜范围变化图

(a)、(b) 和 (c) 的双线分别表示适宜范围的上限和下限。

Fig. 11　Changes in the suitable ranges of SST, SSH and PAR of *O. bartramii*

The double lines in panels (a), (b) and (c) represent the upper and lower limits of the suitable range, respectively.

这解释了作为暖水性物种的柔鱼 7 月活跃在索饵场南部海域。此外，柔鱼在生活史早期随波逐流，以及后来渡过海流急促的黑潮也可能成为其离散分布的原因之一。但柔鱼并未因此停止北上的步伐，8 月初以加速集聚的状态进入亚北极区域。

8 月中旬至 10 月中旬柔鱼主要分布于 154°~160° E，42°~45° N，该区域与 Saito 等[27] 发现的过渡区模态水 (TRMW) 西部重合。该研究发现，黑潮的一股准静止射流与亲潮相遇，在亚北极边界和北极峰之间 (以 160° E 和 43° N 为中心至少 650 km×500 km 区域)，产生密度大、富含营养的 TRMW。吸引柔鱼等中上层远洋物种前往觅食[23]。同时，两股性质截然不同的水流相遇，形成了难以逾越的流隔，并在附近生成大量涡流，使得各种海洋生物富集形成优良渔场[28]。8 月中旬—10 月中旬柔鱼沿西南-东北方向往返，与亲潮在该海域的流向相似。离散度低，海表高度低，而捕捞努力量高 (图 7)，表明了柔鱼来到流隔的暖水一侧，趋于聚集，资源丰度高。

3.3　持续性环境变化对洄游分布的影响

柔鱼在索饵场的洄游可能受到环境和气候的影响。结果表明，1998—2020 年柔鱼迁徙向东北方向偏移，伴随着资源丰度下降，一方面，区域环境改变直接影响柔鱼洄游。1970 年以来，西北太平洋的海表温度持续上升[29]，海洋物理结构不断演变，深刻影响着海洋生物的时空分布和丰度。Yu 等[20] 发现柔鱼的 CPUE 与 SST、PAR 和适宜栖息地面积呈正相关关系，而在本研究结果中，无论是洄游途中 SST 和 SSH 的提高，还是 PAR 的减小，都预示着柔鱼的栖息环境向不利的方向发展。另一方面，东太平洋发生的 ENSO事件被认为是影响柔鱼产卵和索饵的重要因素。ENSO 事件往往发生在每年的夏季至冬季(图 3)，其异常的 SSTA 经过 3 个月左右对西北太平洋柔鱼索饵场造成影响[4]，由此具备了调控夏秋季柔鱼索饵洄游的客观条件。有研究指出，拉尼娜事件能创造更有利的海洋环境，对柔鱼的生长发育起促进作用[20]。因此，不断减少的 CPUE 可能与拉尼娜现象迅速衰减[30] 有关。虽然柔鱼以环境适应能力强著称，上述因素在短时间内对群体的影响有限，但不断恶化的环境趋势仍令人担忧。

在全球持续变暖的趋势下，黑潮扩展前端和射流将得到强化[31]，索饵场的海表温度上升幅度远大于周边海域，从而胁迫柔鱼在洄游上做出调整。Gong 等[32] 基于最大熵模型研究发现，未来西北太平洋柔鱼适宜栖息地面积将会缩减且持续向北迁移，捕捞季节可能推迟，总捕捞时间有可能缩短。因此，应重视西北太平洋柔鱼资源群的评估和管理，减轻捕捞压力。

3.4　ENSO 对洄游路线的作用机制

受到 ENSO 事件的影响，柔鱼在洄游路线上发展出不同的响应机制：①与正常年份相比，ENSO 年份北上迁移路径较正常年份更偏东。虽然黑潮的流量和运输季节变化不明显[23]，但是由 ENSO 引起的年代际变化十分显著。拉尼娜事件的发生增强了黑潮的海表径流，促使生存在亚热带海域的柔鱼幼体向东移动至离陆地更远的海域，因而可能导致柔鱼在更偏东的海域进入索饵场。而厄尔尼诺年，运量减弱的黑潮并未在日本东部沿岸的北边入侵，而是在 157° E 以东海域分流并产生营养丰富的中尺度涡[33]，因此可能吸引柔鱼在进入索饵场前大量滞留在 157° E 以东。②拉尼

娜年份柔鱼在 9 月中旬提前到达全程的最北端，且该纬度要高于正常年和厄尔尼诺年。相较于厄尔尼诺事件，拉尼娜事件的发生扩大了柔鱼 7—9 月的适宜生境，促使食物丰富的柔鱼生长发育更为迅速，种群资源丰度更高[12,34]。因此，柔鱼游泳能力增强，为提前到达亚北极峰区提供了保障。与此同时，亲潮向北撤离，诱使其向更北的区域探索觅食。③厄尔尼诺年柔鱼南北迁移缓慢，洄游分布整体更靠南。当厄尔尼诺事件发生时，西北太平洋海域黑潮减弱，亲潮趁机向南入侵，导致柔鱼适宜生境面积减少，生长较为缓慢。

（作者声明本文无利益冲突）

参考文献 (References):

[1] Chen X J, Liu B L, Chen Y. A review of the development of Chinese distant-water squid jigging fisheries[J]. Fisheries Research, 2008, 89(3): 211-221.

[2] 张聿琛, 吴静怡, 金鹏超, 等. 西北太平洋柔鱼渔场与中尺度涡的相对时空分布关系 [J]. 海洋渔业, 2025, 47(2): 212-220.
Zhang Y C, Wu J Y, Jin P C, *et al*. 5. Relationship between Ommastrephes bartramii fishing grounds and mesoscale eddies in the Northwest Pacific[J]. Marine Fisheries, 2025, 47(2): 212-220 (in Chinese).

[3] 解明阳, 柳彬, 陈新军. 基于深度学习的西北太平洋柔鱼渔场预测 [J]. 水产学报, 2024, 48(11): 119311.
Xie M Y, Liu B, Chen X J. Prediction on fishing ground of *Ommastrephes bartramii* in Northwest Pacific based on deep learning[J]. Journal of Fisheries of China, 2024, 48(11): 119311 (in Chinese).

[4] Chen X J, Zhao X H, Chen Y. Influence of *El Niño*/*La Niña* on the western winter–spring cohort of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the northwestern Pacific Ocean[J]. ICES Journal of Marine Science, 2007, 64(6): 1152-1160.

[5] Murata M, Nakamura Y. Seasonal migration and diel vertical migration of the neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*, in the North Pacific[M]//Okutani T. Contributed papers to international symposium on large pelagic squids. Tokyo: Japan Marine Fishery Resources Research Center, 1998: 13-30.

[6] Wang J T, Cheng Y Q, Lu H J, *et al*. Water temperature at different depths affects the distribution of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the Northwest Pacific Ocean[J]. Frontiers in Marine Science, 2022, 8: 741620.

[7] 解明阳, 柳彬, 陈新军. 基于深度学习的西北太平洋柔鱼渔场预测 [J]. 水产学报, 2024, 48(11): 61-72.
Xie M Y, Liu B, Chen X J. Prediction on fishing ground of *Ommastrephes bartramii* in Northwest Pacific based on deep learning[J]. Journal of Fisheries of China, 2024, 48(11): 61-72 (in Chinese).

[8] Feng Y J, Liu Y, Chen X J. Modeling monthly spatial distribution of *Ommastrephes bartramii* CPUE in the Northwest Pacific and its spatially nonstationary relationships with the marine environment[J]. Journal of Ocean University of China, 2018, 17(3): 647-658.

[9] 赵海龙, 陈新军, 方学燕. 基于栖息地指数的东太平洋黄鳍金枪鱼渔场预报 [J]. 生态学报, 2016, 36(3): 778-785.
Zhao H L, Chen X J, Fang X Y. Forecasting fishing ground of yellowfin tuna in the Eastern Pacific Ocean based on the habitat suitability index[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(3): 778-785 (in Chinese).

[10] Zhou S S, Zhu H B, Huang S R, *et al*. Biomagnification and risk assessment of polychlorinated biphenyls in food web components from Zhoushan fishing ground, China[J]. Marine Pollution Bulletin, 2019, 142: 613-619.

[11] Chen X J, Tian S Q, Chen Y, *et al*. A modeling approach to identify optimal habitat and suitable fishing grounds for neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the Northwest Pacific Ocean[J]. Fishery Bulletin, 2010, 108(1): 1-14.

[12] Yu W, Wen J, Zhang Z, *et al*. Spatio-temporal variations in the potential habitat of a pelagic commercial squid[J]. Journal of Marine Systems, 2020, 206: 103339.

[13] Feng Z P, Yu W, Zhang Y, *et al*. Habitat variations of two commercially valuable species along the Chilean waters under different-intensity *El Niño* events[J]. Frontiers in Marine Science, 2022, 9: 919620.

[14] Liu H W, Yu W, Chen X J. Melting Antarctic Sea ice is yielding adverse effects on a short-lived squid species in the Antarctic adjacent waters[J]. Frontiers in Marine Science, 2022, 9: 819734.

[15] Fan J T, Chen Z Z, Feng X, *et al*. Climate-related changes in seasonal habitat pattern of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the South China Sea[J]. Ecosystem Health and Sustainability, 2021, 7(1): 1926338.

[16] Young R E, Hirota J. Description of *Ommastrephes bartramii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) paralarvae with evidence for

spawning in Hawaiian waters[J]. Pacific Science, 1990, 44(1): 71-80.

[17] 张天蛟, 张闪闪, 袁红春, 等. 海表温度时空分布模式对西北太平洋柔鱼生物学特征的影响 [J]. 水产学报, 2025, 49(3): 039305.
Zhang T J, Zhang S S, Yuan H C, *et al*. Effects of sea surface temperature distribution patterns on the biological characteristics of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the Northwest Pacific[J]. Journal of fisheries of china, 2025, 49(3): 039305. (in Chinese).

[18] Chen X J, Chen Y, Tian S Q, *et al*. An assessment of the west winter-spring cohort of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the Northwest Pacific Ocean[J]. Fisheries Research, 2008, 92(2-3): 221-230.

[19] 王尧耕, 陈新军. 世界大洋性经济柔鱼类资源及其渔业 [M]. 北京: 海洋出版社, 2005.
Wang Y G, Chen X J. Resources and fisheries of world oceanic economic squid [M]. Beijing: Ocean Press, 2005 (in Chinese).

[20] Yu W, Chen X J, Zhang Y, *et al*. Habitat suitability modelling revealing environmental-driven abundance variability and geographical distribution shift of winter-spring cohort of neon flying squid *Ommastrephes bartramii* in the northwest Pacific Ocean[J]. ICES Journal of Marine Science, 2019, 76(6): 1722-1735.

[21] Yu W, Chen X J, Yi Q, *et al*. Influence of oceanic climate variability on stock level of western winter-spring cohort of *Ommastrephes bartramii* in the Northwest Pacific Ocean[J]. International Journal of Remote Sensing, 2016, 37(17): 3974-3994.

[22] Yu W, Chen X J, Chen C S, *et al*. Impacts of oceanographic factors on interannual variability of the winter-spring cohort of neon flying squid abundance in the Northwest Pacific Ocean[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2017, 36(10): 48-59.

[23] 赵春德, 陈新军, 雷林, 王晓辉, 汪金涛. 海洋热浪对西北太平洋柔鱼时空分布的影响 [J]. 水产学报, 2025, 49(12): 129306.
Zhao C D, Chen X J, Lei L, *et al*. Impact of marine heatwave on the spatiotemporal distribution of *Ommastrephes bartramii* in the Northwestern Pacific Ocean[J]. Journal of fisheries of china, 2025, 49(12): 129306 (in Chinese).

[24] Yu W, Chen X J, Yi Q, *et al*. Variability of suitable habitat of western winter-spring cohort for neon flying squid in the Northwest Pacific under anomalous environments[J]. PLoS One, 2015, 10(4): e0122997.

[25] Sasai Y, Sasaoka K, Sasaki H, *et al*. Seasonal and intra-seasonal variability of chlorophyll-a in the North Pacific: model and satellite data[J]. Journal of the Earth Simulator, 2007, 8: 3-11.

[26] Meng X L, Yao F M, Zhang J H, *et al*. Impact of dust deposition on phytoplankton biomass in the Northwestern Pacific: a long-term study from 1998 to 2020[J]. Science of the Total Environment, 2022, 813: 152536.

[27] Saito H, Suga T, Hanawa K, *et al*. New type of pycnostad in the western subtropical-subarctic transition region of the North Pacific: transition region mode water[J]. Journal of Oceanography, 2007, 63(4): 589-600.

[28] 陈新军. 渔业资源与渔场学 [M]. 北京: 海洋出版社, 2014.
Chen X J. Fishery resources and fishing grounds science [M]. Beijing: Ocean Press, 2014 (in Chinese).

[29] Mote P W, Salathé Jr E P. Future climate in the Pacific Northwest[J]. Climatic Change, 2010, 102(1-2): 29-50.

[30] Li S P, Su T, Yan P C, *et al*. The role of SST forcing in the interdecadal variations of the Pacific-Japan pattern in the Late 1990s[J]. International Journal of Climatology, 2023, 43(3): 1514-1528.

[31] Cheon W G, Park Y G, Yeh S W, *et al*. Atmospheric impact on the northwestern Pacific under a global warming scenario[J]. Geophysical Research Letters, 2012, 39(16): L16709.

[32] Gong C X, Chen X J, Gao F, *et al*. The change characteristics of potential habitat and fishing season for neon flying squid in the Northwest Pacific Ocean under future climate change scenarios[J]. Marine and Coastal Fisheries, 2021, 13(5): 450-462.

[33] 余为. 西北太平洋柔鱼冬春生群对气候与环境变化的响应机制研究 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2016.
Yu W. Response mechanism of winter-spring cohort of neon flying squid to the climatic and environmental variability in the Northwest Pacific Ocean[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2016 (in Chinese).

[34] Alabia I D, Saitoh S I, Hirawake T, *et al*. Elucidating the potential squid habitat responses in the central North Pacific to the recent ENSO flavors[J]. Hydrobiologia, 2016, 772(1): 215-227.

Prediction of the migration route of *Ommastrephes bartramii* in Northwest Pacific Ocean based on Habitat Suitability Model and its relationship with ENSO

HAN Guanrong [1], CHEN Xinjun [1,2,3,4*], LIU Bin [1,5,6], XIE Mingyang [1]

(1. *College of Marine Living Resources and Management*, *Shanghai Ocean University*, *Shanghai* 201306, *China*;
2. *Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration*, *Ministry of Agriculture and Rural Affairs*, *Shanghai Ocean University*, *Shanghai* 201306, *China*;
3. *National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries*, *Shanghai Ocean University*, *Shanghai* 201306, *China*;
4. *Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources*, *Ministry of Education*, *Shanghai Ocean University*, *Shanghai* 201306, *China*;
5. *Key Laboratory of Marine Ecological Monitoring and Restoration Technologies*, *Ministry of Natural Resources*, *Shanghai* 200137, *China*;
6. *State Key Laboratory of Satellite Ocean Environment Dynamics*, *Second Institute of Oceanography*, *Ministry of Natural Resources*, *Hangzhou* 310012, *China*)

Abstract: The environmentally sensitive neon flying squid (Ommastrephes bartramii) undertakes large-scale, long-range and seasonal migrations between spawning and feeding grounds in the Northwest Pacific to seek the optimal habitat conditions for growth and development. To elucidate the general feeding migration routes of the neon flying squid in the Northwest Pacific Ocean, this study developed a Habitat Suitability Index (HSI) model utilizing environmental data, including Sea Surface Temperature (SST), Sea Surface Height (SSH), and Photosynthetically Active Radiation (PAR), along with fisheries catch statistics. The model was applied to analyze the squid's migration distribution during the feeding season (from July to November) from 1998 to 2020 and its relationship with the El Niño Southern Oscillation (ENSO). The results indicated that in early July, the squid were widely distributed within 152°-165°E and 38°-42°N. The feeding migration comprised three distinct phases: 1) Initially, the squid aggregated rapidly northwestward, reaching 155.48°E, 41.75°N by early August. 2) Subsequently, they turned northeastward, progressed slowly along the Subarctic Front, and arrived at the northernmost point (156.56°E, 43.46°N) in late September. 3) Finally, they commenced a direct return migration southwestward, arriving at 151.52°E, 41.26°N by late November. Over the past 23 years, significant interannual variability was observed in the migration routes, with longitudinal and latitudinal shifts of approximately 1.7° and 0.5°, respectively. The research reveals that ENSO events influence the spatiotemporal distribution of juvenile squid, leading to a more eastward-biased northward feeding migration. Compared to normal years, during La Niña events, the expanded suitable habitat promoted faster growth and a quicker northward migration, resulting in a more northerly terminus (43.76°N). Conversely, during El Niño years, the migration tended to stall south of 43°N, with slower north-south progression. Furthermore, constrained by regional environmental conditions, the squid exhibited a higher aggregation tendency from mid-August to early October, which enhanced the commercial fishing efficiency. It is concluded that the neon flying squid in the Northwest Pacific follows a defined feeding migration route, which exists distinct modifications in response to ENSO events. These findings provide scientific support for understanding and managing the fisheries resource of neon flying squid in the Northwest Pacific Ocean, in particular.

Key words: *Ommastrephes bartramii*; feeding migration; Habitat Suitability Model; ENSO; Northwest Pacific Ocean

Corresponding author: CHEN Xinjun. E-mail: xjchen@shou.edu.cn

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (NSFC42476086)