



赤道海域茎柔鱼栖息地月间分布及与环境因子的关联

余 为^{1,2,3,4}, 方星楠¹, 陈新军^{1,2,3,4}, 张 忠^{1,2,3,4*}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 上海海洋大学, 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;

3. 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;

4. 上海海洋大学, 农业农村部大洋渔业开发重点实验室, 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: 为探究海洋经济物种栖息地空间分布与环境的关系, 帮助企业有效利用和开发渔场, 实验利用 2012—2018 年我国鱿钓渔船在赤道海域的捕捞数据, 选取海表面温度 (sea surface temperature, SST)、海表面盐度 (sea surface salinity, SSS)、叶绿素浓度 (chlorophyll-a, Chl-a)、净初级生产力 (net primary production, NPP)、光合有效辐射 (photosynthetically active radiation, PAR)、涡旋动能 (eddy kinetic energy, EKE) 和海平面异常 (sea level anomaly, SLA) 7 个环境因子以月为单位建立最大熵模型 (maximum entropy model, MaxEnt), 分析赤道海域茎柔鱼栖息地的月间时空变化及环境因子的影响差异。结果显示, 各月最大熵模型模拟精度 AUC 值较高, 均超过 0.8。适宜栖息地的月间时空分布特征显著, 1—8 月适宜栖息地向东南海域移动, 随后月份逐渐转向西北海域。环境因子贡献率表明, 各月间环境因子对茎柔鱼栖息地分布影响具有明显差异, 关键环境因子对模型的累计贡献率均超过 60%。整体来看 SST、NPP、PAR 和 EKE 是影响茎柔鱼栖息地分布的关键环境因子, 关键环境因子的适宜范围呈现出明显的月间变化。各月茎柔鱼分布对 SST 的空间分布表现出较高的敏感性, 且海流和涡旋可能会对茎柔鱼渔场分布具有较大影响。研究表明, 赤道海域茎柔鱼栖息地存在明显的月间分布特征, 环境因子对栖息地分布影响具有明显差异。

关键词: 茎柔鱼; 时空分布; 多元环境因子; 最大熵模型 (MaxEnt); 赤道

中图分类号: S 931.1

文献标志码: A

茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*) 为大洋性头足类, 因其具有分布范围广、资源量丰富、具有较高的营养价值等特点成为东太平洋重要的经济头足类之一^[1-2]。2001 年我国首次在秘鲁外海进行试捕生产, 之后作业规模和产量不断扩大, 茎柔鱼成为我国重要的经济头足类之一^[3-4]。茎柔鱼为短生命周期头足类, 资源分布与丰度的年间差异较大, 易受到大尺度气候事件和海洋环境变化的影响^[5-8]。

Yu 等^[5] 基于海表面温度 (SST)、海面高度距平 (SSHA)、净初级生产力 (NPP) 3 个环境因子建立栖息地模型, 该模型能较好预测秘鲁外海茎柔鱼栖息地分布的季节性变化, 且认为拉尼娜事件下栖息地适宜性高于厄尔尼诺时期。而中尺度涡旋对茎柔鱼幼体的分布也可能存在影响, Sánchez - Velasco 等^[9] 研究发现, 涡旋可以改变局部水域的盐度结构, 而幼体倾向分布于盐度较低的海域。

收稿日期: 2020-10-28 修回日期: 2021-03-02

资助项目: 国家自然科学基金青年基金 (41906073); 国家重点研发计划 (2019YFD0901405); 上海市自然科学基金 (19ZR1423000)

第一作者: 余为 (照片), 从事渔业海洋学研究, E-mail: yuwei806326@163.com

通信作者: 张忠, 从事渔业资源评估和管理方面研究, E-mail: zzhang@shou.edu.cn



探究海洋物种的时空分布、资源丰度与环境的关系，是建立科学有效的预报模型的重要基础。受到局部海域环境的季节性变化影响，海洋物种栖息地会呈现出明显的季节性变化特征。了解物种与海洋环境的关系与其时空分布特征，可以有效帮助企业开发和利用渔场，减少成本，还可为分析物种洄游模式提供科学依据。相对于其他物种分布模型，最大熵模型 (MaxEnt) 具有较好的模拟预测效果，在物种的潜在分布预测、濒危物种保护以及物种保护区划分等方面得到广泛的应用^[10-11]。此外，最大熵模型在模拟远洋头足类的栖息地分布以及预测环境因子对物种分布影响上取得了较好的效果^[12-14]。而茎柔鱼在赤道海域分布的跨度较大，且该海域具有强烈温度锋面、多变的涡流和复杂的海流系统等特征，这可能对茎柔鱼时空分布具有显著影响^[15-17]。近年来，我国在东太平洋的鱿钓渔船逐渐向赤道海域转移，赤道海域已经成为茎柔鱼最为重要的作业海域之一^[1,4]。但关于赤道海域茎柔鱼的时空分布情况，以及赤道环境因子的月间变化和对茎柔鱼影响的研究相对较少，因此本实验采用最大熵模型分析赤道海域茎柔鱼月间时空变动情况，结合贡献率分析环境因子的月间差异，并分析赤道海域茎柔鱼渔场的形成机制及海流对栖息地空间变化路径的影响，为茎柔鱼渔场的探测提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 数据来源

2012—2018 年茎柔鱼渔获数据由上海海洋大学鱿钓组提供，数据内容包括作业位置(经、纬度)、作业时间(年、月、日)、作业次数(d)、渔获量(t)等。赤道海域茎柔鱼渔场位置主要分布在 5°N~5°S、85°W~125°W，数据空间分辨率为 0.5°×0.5°，将渔获数据按月为单位进行统计，分析赤道海域茎柔鱼栖息地的时空变动情况。由于 10、11 月作业记录相对较少，因此本实验只对 1—9 月、12 月的数据进行建模分析。

环境数据主要包括 SST、海表面盐度 (SSS)、叶绿素浓度 (Chl-a)、海平面异常 (SLA)、涡旋动能 (EKE)、NPP、光合有效辐射 (PAR) 7 个环境因子，时间跨度为 2012—2018 年，数据覆盖整个赤道海域茎柔鱼渔场范围。其中 SST 与 Chl-a 数据来源于美国夏威夷研究中心 (<http://apdrc.soest.hawaii.edu>) 数据空间分辨率为 9 km，时间分辨为月；NPP 数据来自美国俄勒冈州立大学网站 (<http://orca.science.oregonstate.edu>)，数据空间分辨率为 0.5'×0.5'，时间分辨率为；SSS 来源于 NOAA Coast Watch ERDDAP 数据库 (<https://coastwatch.pfeg.noaa.gov>)，数据空间分辨率分别为 0.25°×0.25°，时间分辨率为 3 d；PAR、SLA 和海流水平流速 (U) 和垂向流速 (V) 的数据来自 Ocean-Watch 网站 (<https://oceandata.pifsc.noaa.gov>)，数据空间分辨率分别为 0.25°×0.25°，时间分辨率为 d，并将海流 U、V 经公式 (1) 计算得出 EKE。以上环境数据预处理成空间分辨率为 0.5°×0.5°，时间分辨率为月。

$$EKE = \frac{U^2 + V^2}{2} \quad (1)$$

式中，U 和 V 分别代表海流东西和南北分量。

1.2 分析方法

单位捕捞努力量渔获量 (CPUE) 与渔场经纬度重心的计算 以作业次数表征捕捞努力量，单位为 d。以 CPUE 表征资源丰度，单位为 t/d^[5-6]。定义经、纬度 0.5°×0.5° 为一个渔区，按月计算每个渔区的捕捞努力量和 CPUE。对捕捞努力量和 CPUE 按月进行平均，分析两者的月间变化。CPUE 的计算公式：

$$CPUE_i = \frac{C_i}{n_i} \quad (2)$$

式中， C_i 为渔区 i 的总渔获量； n_i 为渔区 i 的捕捞努力量。

利用渔场重心法分析赤道海域渔场重心月间变化情况^[5-6]。渔场重心的计算公式：

$$LONG_m = \sum_{i=1}^k (C_i \times X_i) / \sum_{i=1}^k C_i \quad (3)$$

$$LATG_m = \sum_{i=1}^k (C_i \times Y_i) / \sum_{i=1}^k C_i \quad (4)$$

式中， $LONG_m$ 、 $LATG_m$ 分别为经纬度重心位置； C_i 为渔区 i 的捕捞努力量； X_i 为渔区 i 的经度； Y_i 为渔区 i 的纬度； k 为海域中渔区总个数， m 为月份。

最大熵模型 最大熵模型是以熵最大的原理，基于物种“当前存在”并结合存在点位置下的环境信息，预测未知区域的一种机器学习方法^[14,18-19]。由于该模型具有较好物种分布预测能力、主要环境因子筛选以及环境因子对物种分布影响的定量描述等优势，已被广泛应用^[12-14,18-19]。本实验最大熵模型的最新软件版本为 MAXENT3.4.1 (https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source)

/maxent/。各月存在点的位置数据，其中包括物种名称、经度和纬度，以.CSV 格式进行保存，并输入 Sample 区域。各个环境数据由 Arcgis10.2 转换成分辨率为 $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ 的 ASC II 格式，并输入到 Environment layers 区域。结果以 Logistic 格式输出，该格式可预测每个渔区的物种存在概率范围为 0~1，以存在概率来表征栖息地适宜指数 (HSI)。

设置重复运行 10 次，以消除可能存在的随机性；设置随机选择 75% 作为训练集，25% 的存在点作为测试集进行测试，其余参数均设置成默认参数^[18]。采用受试者工作特征曲线 (receiver operating characteristic curve, ROC) 分析方法来进行模型精度的评价，该方法以假阳性率为横坐标、真阳性率为纵坐标绘制坐标图，AUC 值为 ROC 曲线下的面积^[14,18]。AUC 经常被用来作为物种分布模型检验的指标，AUC 值为 0.5~1.0，其值越大，表明模型模拟效果越好^[10,14,18]。

各月模拟结果分布图以 ASC II 文件输出，将输出的文件在 Arcgis10.2 中转换成 CSV 文件，其中包括每个渔区的经度、纬度和 HSI。将 $HSI \geq 0.6$ 的海域定义为适宜栖息地，根据公式 (5) 和 (6) 计算适宜栖息地重心，并与经纬度重心进行对比分析，分析模型模拟栖息地的变动情况，并验证模型的准确性和合理性。各月输出结果中包含各个环境因子贡献率，挑选各月排名前三的环境因子选为当月关键环境因子，依据响应曲线得出各个关键环境因子的适宜范围。

$$LONG_SH_m = \sum_{i=1}^k (P_i \times X_i) / \sum_{i=1}^k P_i \quad (5)$$

$$LATG_SH_m = \sum_{i=1}^k (P_i \times Y_i) / \sum_{i=1}^k P_i \quad (6)$$

式中， $LONG_SH_m$ 、 $LATG_SH_m$ 分别为适宜栖

息地经纬度重心位置； P_i 为渔区 i 的 HSI； X_i 为渔区 i 的经度， Y_i 为渔区 i 的纬度； k 为海域中 $HSI > 0.6$ 渔区总个数， m 为月。

2 结果

2.1 茎柔鱼捕捞努力量和 CPUE 的月间变化

赤道海域茎柔鱼捕捞努力量、CPUE 具有明显的月间变化，且两者具有较大差异。捕捞努力量从 1 月开始逐渐升高，8 月达到最高，随后显著下降，10—12 月捕捞次数减小到最低。CPUE 在 1—3 月逐渐升高，3 月达到最高，4—12 月显著降低，基本稳定在 3.5~4.0 t/d (图 1)。

2.2 茎柔鱼渔场环境因子的月间变化

赤道海域茎柔鱼渔场各环境因子均存在明显的月间变化 (图 2)。SST 先增加后降低，最后缓慢回升，最高温度出现在 4 月达 27°C 。PAR、NPP 均呈正弦曲线模式变化，但在周期上具有较大差异。PAR 在 1—3 月、7—9 月逐渐增大，3 月达到峰值；4—7 月、11—12 月中递减。而 NPP 只有在 5—8 月呈递增趋势，1—4 月、9—12 月均逐渐降低。Chl-a 与 EKE 变化较为一致，前 6 个月两者偏低且波动较小，但在 6—8 月明显增加，随后月份显著减少。SLA 整体上波动较大，2 月 SLA 最小，约为 1.5 cm ，2—6 月、8—11 月均在显著增加，6—8 月呈递减趋势。

2.3 最大熵模型模拟结果精度检验

各月模型模拟结果如表 1 所示，各月精度指标 AUC 值均超过 0.8，表明最大熵模型模拟的效果较好。

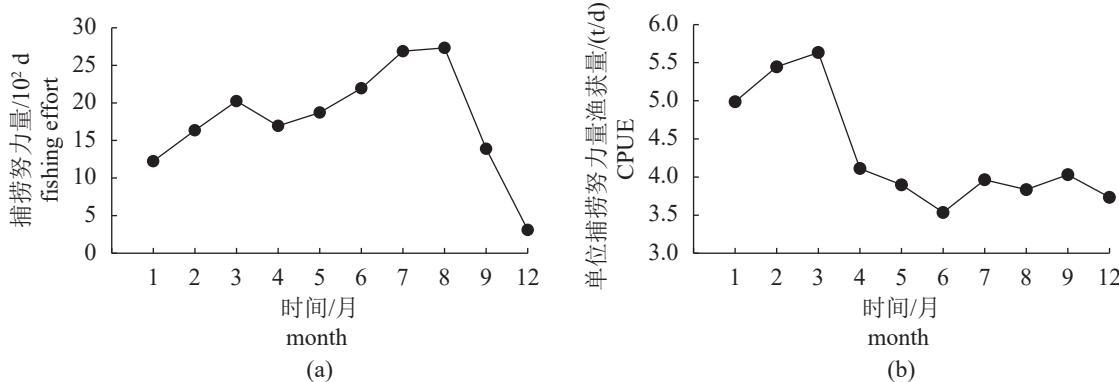


图 1 茎柔鱼捕捞努力量 (a) 和 CPUE (b) 的月间变化

Fig. 1 Monthly variation of fishing effort (a) and CPUE (b) of *D. gigas*

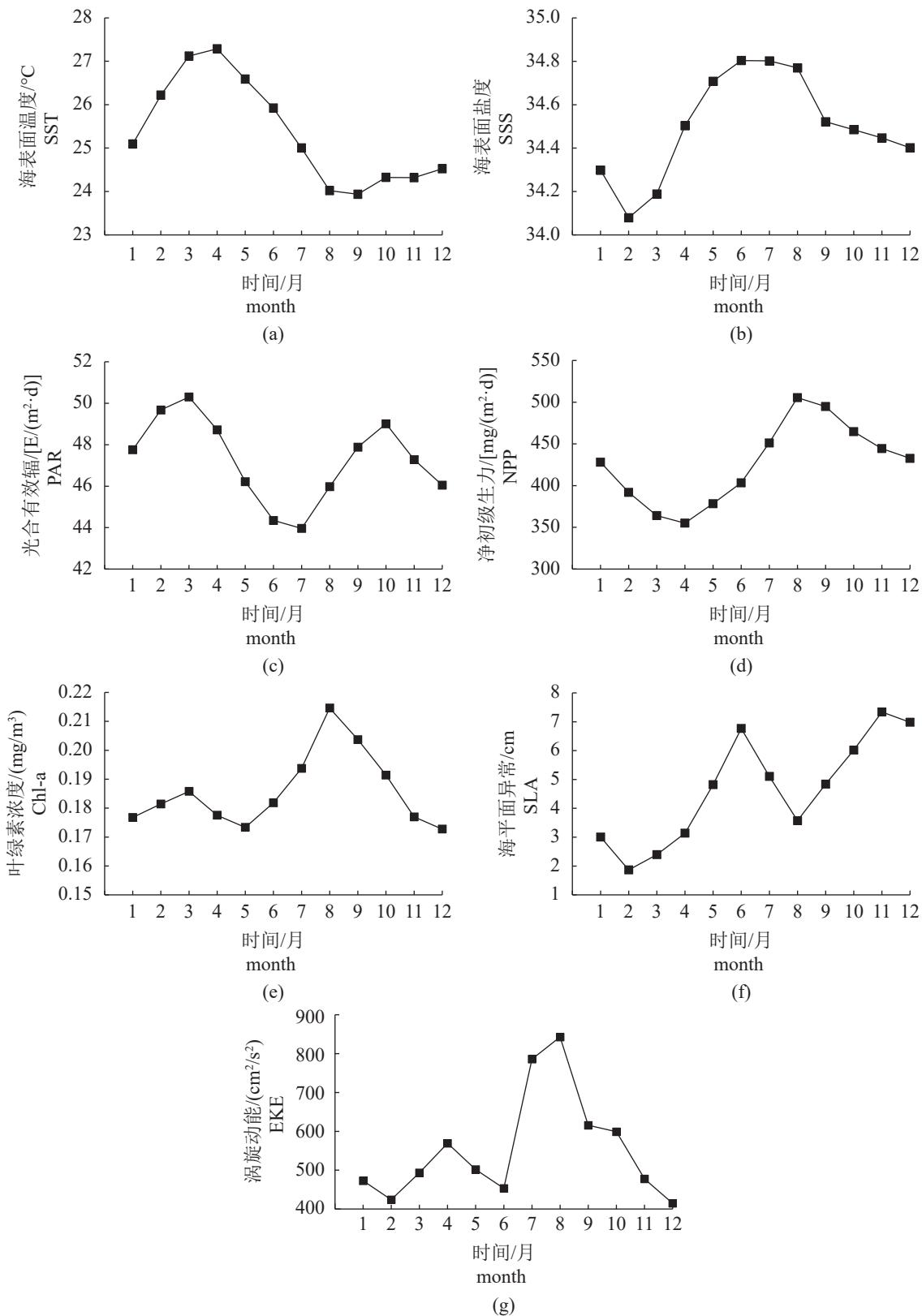


图2 赤道海域茎柔鱼渔场各环境因子 SST (a)、SSS (b)、PAR (c)、NPP (d)、Chl-a (e)、SLA (f) 和 EKE (g) 的月间变化

Fig. 2 Monthly changes in environmental factors including SST (a), SSS (b), PAR (c), NPP (d), Chl-a (e), SLA (f) and EKE (g) on the fishing ground of *D. gigas* in the equatorial waters

表1 各月模型结果精度统计

Tab. 1 Accuracy statistics of model results in each month

时间/月	month	AUC ± SD	时间/月	month	AUC ± SD
1	Jan.	0.932 ± 0.037	6	Jun.	0.837 ± 0.038
2	Feb.	0.906 ± 0.013	7	Jul.	0.803 ± 0.042
3	Mar.	0.861 ± 0.024	8	Aug	0.882 ± 0.028
4	Apr.	0.902 ± 0.021	9	Sep.	0.895 ± 0.045
5	May.	0.878 ± 0.017	12	Dec.	0.938 ± 0.018

2.4 茎柔鱼栖息地分布月间变化

最大熵模型模拟各月结果如图3所示,可以看出,茎柔鱼适宜栖息地存在着明显的月间变化。1月适宜栖息地主要分布在110°~117°W、1°N~3°S之间,2月适宜栖息地逐渐向东偏移至117°~112°W,3月明显向西扩张。4月适宜栖息地南北两端逐渐

收缩,适宜栖息地面积减小,且以带状分布,5月向东南方向偏移。6月适宜栖息地主要分布在95°~109°W,0°~3°S,适宜栖息地面积增加。7、8月,适宜栖息地继续向东南方向偏移,面积逐渐减小,8月偏移至85°~102°W,2°~5°S。9、12月适宜栖息地又逐渐向西北偏移至107°W左右。

2.5 茎柔鱼渔场重心与栖息地重心月间变化

如图4所示,在经度方向上,1—7月两者均向东偏移,且偏移较小,但7—8月偏移较大。8月经度重心保持在91°W左右,随后又向西返回。在纬度方向上,1—5月,两者均向北移动,5月接近0°附近,6—12月两者又向南返回。研究表明,茎柔鱼渔场重心随适宜栖息地重心的变化而变化。

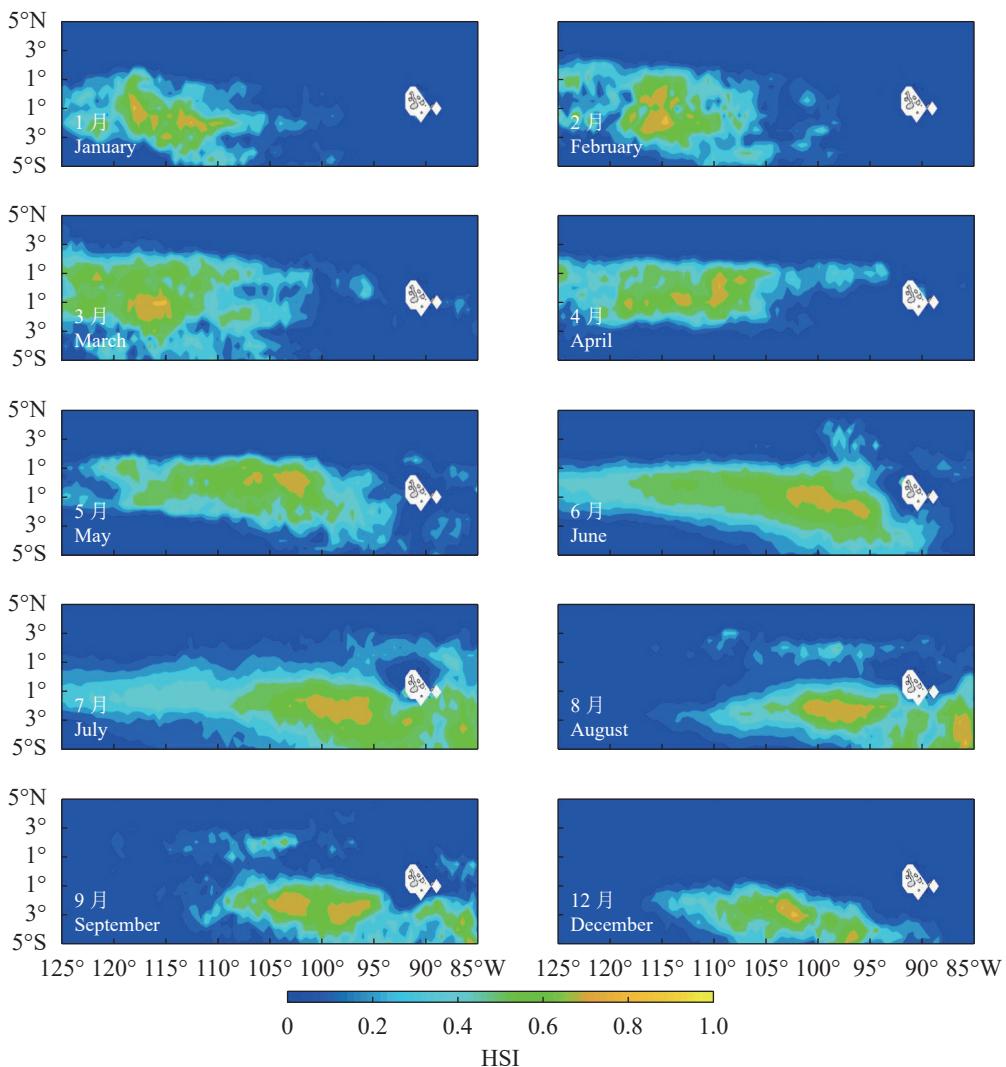


图3 1—9月以及12月茎柔鱼栖息地分布图

Fig. 3 Habitat distribution of *D. gigas* from January to September and in December

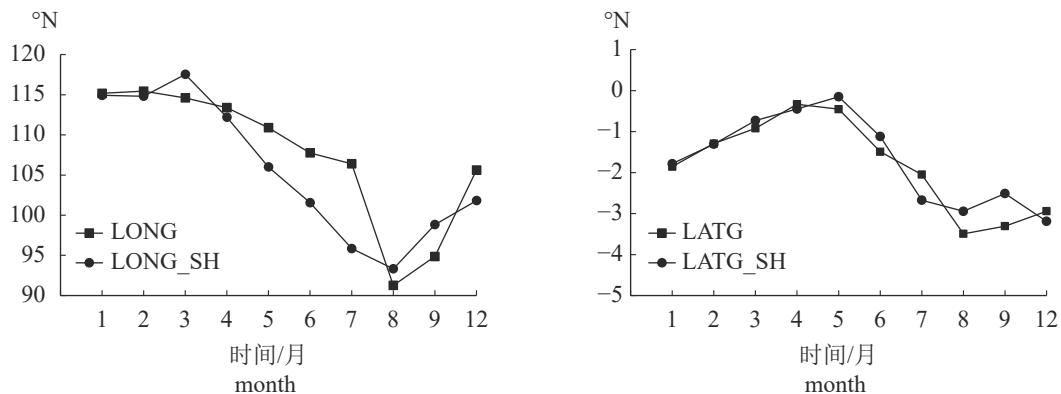


图4 渔场重心与适宜栖息地重心的月间变化

Fig. 4 Monthly variation of fishing ground gravity center and suitable habitat gravity center

2.6 各月环境因子贡献率及响应曲线

各月环境因子的贡献率如表2所示，选取贡献率排在前三的环境因子为各月的关键环境因子。研究表明，各月环境因子对茎柔鱼栖息地分布影响具有较大差异，这主要体现在关键环境因子的种类与排序上。但各月间关键环境因子也存在一些共性，例如，在所有月份中，SST对模型的贡献率均占了较大比例，尤其是在6—9月和12月；而PAR在1—6月的贡献率要大于随后月份，而EKE则相反，在7—9月和12月的贡献率较大；NPP在5、6月高于其他环境因子，对模型的贡献率最大。因此，SST、NPP、PAR和EKE对赤道海域茎柔鱼栖息地分布影响较大。各月关键环境因子累计贡献率分别为80.6%、66.2%、81.4%、61.0%、85.0%、89.2%、90.8%、86.6%、79.5%、83.2%，均超过60%以上，表明其对栖息地分布影响显著。各月关键环境因子的响应曲线如图5所示，绝大多数关键环境因子的响应曲线呈抛物线趋势变化，只有极个别的呈单向递增或单向递

减趋势变化。由表3可以看出，关键环境因子的适宜范围存在明显的月间变化。

3 讨论

3.1 最大熵模型

作为研究物种分布的模型之一，最大熵模型可依据物种实际出现点的位置，并结合位置点的环境信息，对未知区域做出判断，具有较好的模拟分析能力^[10-14,18-19]。本实验利用2012—2018年赤道海域的实际作业位置数据作为茎柔鱼存在点，并综合选取SST、SSS、NPP、PAR、Chl-a、EKE和SLA等7个环境数据，结合最大熵模型进行模拟分析赤道茎柔鱼的时空分布特征。各月模拟结果AUC值均大于0.8（表1），表明模型模拟效果较为可靠。此外，最大熵模型可依据模型的贡献率来判断环境因子的重要性，并通过每个环境因子对潜在生境的概率曲线来解释物种与环境因子的关系^[19]。本研究表明，各月环境因子对栖息地影

表2 各月环境因子贡献率

Tab. 2 Contribution rate of environmental factors in each month

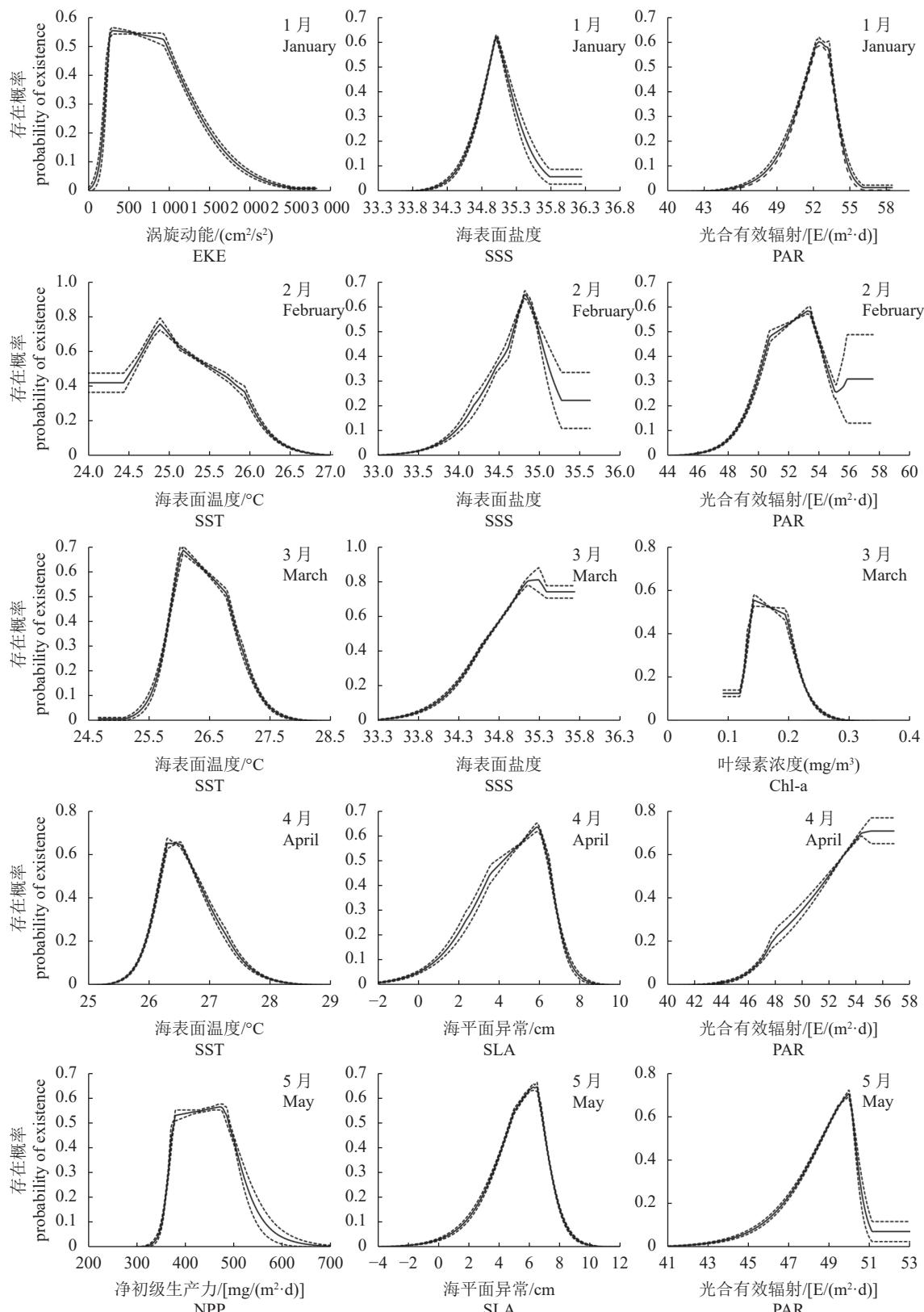
环境变量 environment variable	贡献率/% percent contribution									
	1月 Jan.	2月 Feb.	3月 Mar.	4月 Apr.	5月 May.	6月 Jun.	7月 Jul.	8月 Aug.	9月 Sept.	12月 Dec.
海表面温度 SST	13.8	18.4	38.0	22.6	7.3	16.9	56.6	59.1	52.3	41.1
海表面盐度 SSS	23.7	21.4	26.2	17.9	1.5	1.3	4.6	2.0	7.6	4.4
净初级生产力 NPP	1.4	15.9	0.7	8.4	55.8	61.1	20.8	0.9	5.8	15.6
光合有效辐射 PAR	37.4	26.4	6.9	19.9	18.2	11.2	0.8	5.6	9.7	5.1
叶绿素浓度 Chl-a	2.6	1.8	17.2	0.7	1.1	0.3	3.3	4.9	1.5	2.8
涡旋动能 EKE	19.5	0.5	3.1	12.0	5.2	3.3	13.4	21.7	17.5	26.5
海平面异常 SLA	1.6	6.6	8.0	18.5	11.0	6.0	0.5	5.8	5.7	4.4

注：表中加粗环境变量为各月筛选出的关键环境因子

Notes: the bold environmental variables in the table are the key environmental factors in each month

响具有一定差异(表2),且关键环境因子的适宜范围不同。本实验侧重于分析赤道海域茎柔鱼的时

空分布和各月关键环境因子的差异性,并未结合“投影”模块进行预测验证。如Alabia等^[12-13]基于



(图5 Fig. 5)

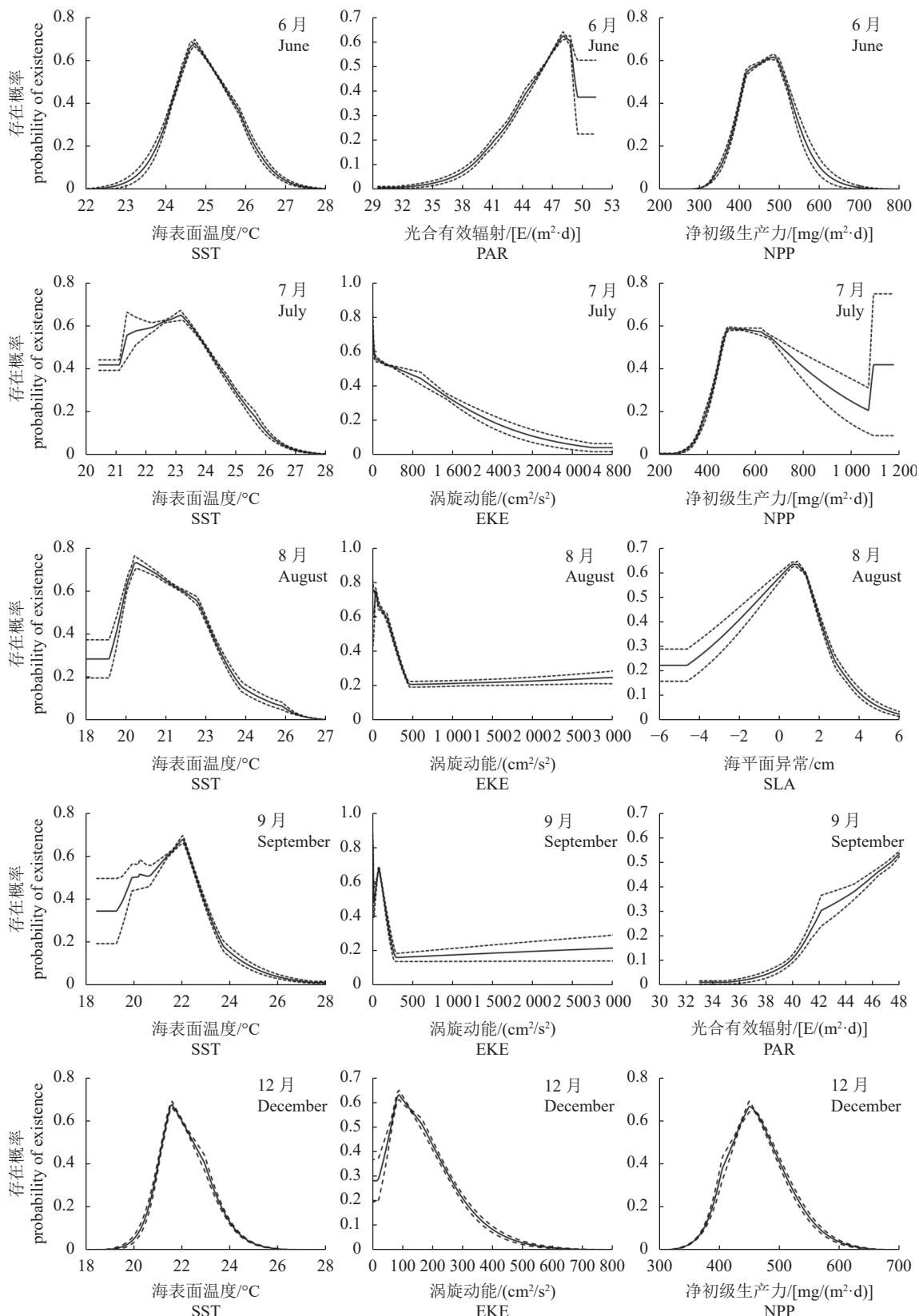


图 5 各月关键环境因子响应曲线

实线为均值，上下虚线分别为最大值和最小值

Fig. 5 Response curves of key environmental factors in each month

The solid line is the mean value, and the upper and lower dotted lines indicate the maximum and minimum value, respectively

<https://www.china-fishery.cn>

中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

表3 关键环境因子的适宜范围

Tab. 3 Suitable ranges of key environmental factors

环境变量 environment variable	适宜范围 suitable ranges				
	1月 Jan.	2月 Feb.	3月 Mar.	4月 Apr.	5月 May
海表面温度/°C SST		24.2~25.8	25.8~27.0	26.0~27.0	
海表面盐度 SSS	34.8~35.2	34.6~35.1	34.5~35.6		
净初级生产力/[mg/(m ² ·d)] NPP					370~500
光合有效辐射/[E/(m ² ·d)] PAR	51~54	51~54		51~57	48~50
叶绿素浓度/(mg/m ³) Chl-a			0.14~0.20		
涡旋动能/(cm ² /s ²) EKE	250~1000				
海平面异常/cm SLA				3.0~6.0	4.3~7.1

环境变量 environment variable	适宜范围 suitable ranges				
	6月 Jun.	7月 Jul.	8月 Aug.	9月 Sept.	12月 Dec.
海表面温度/°C SST	24.0~25.7	21.0~24.5	19.2~22.6	19.8~22.8	23.2~24.0
海表面盐度 SSS					
净初级生产力/[mg/(m ² ·d)] NPP	400~525	450~760			415~500
光合有效辐射/[E/(m ² ·d)] PAR				46~51	
叶绿素浓度/(mg/m ³) Chl-a					
涡旋动能/(cm ² /s ²) EKE	250~1000	0~600	0~300	0~250	50~200
海平面异常/cm SLA			0~300	0~250	50~200

2001年所建立的最大熵模型较好地预测了2002—2004年柔鱼(*Ommastrephes bartrami*)潜在栖息地,并基于2005年的模型分析了在未来气候模式下环境变暖对柔鱼栖息地的影响。而张天蛟等^[19]在研究影响产漂流性卵阿肯色河美洲鱥(*Notropis girardi*)时,利用“投影”模块分析了历史时期和当前时期模型的“转移”和“追溯”能力。因此未来可以充分利用最大熵模型的“投影”模块,分析茎柔鱼在未来气候模态下栖息地的变化情况。

3.2 海流和涡旋对栖息地分布的影响以及渔场形成机制分析

茎柔鱼在东南太平洋的分布范围较广,在赤道海域可延伸至140°W,秘鲁、智利等海域也是重要的渔场^[17]。本研究结果显示,1—5月茎柔鱼适宜栖息地均在3°N~3°S分布,且逐渐向东移动。自6月开始,适宜栖息地逐渐开始向东南方向偏移。茎柔鱼的资源分布与洄游于赤道暖流、秘鲁海流、加利福尼亚海流系统密切相关^[20]。而太平洋赤道海域具有复杂的大气和海洋环流系统,海流和涡旋可能对茎柔鱼的生长、洄游等生活史过程以及渔场的分布产生较大影响^[16-17,21-23]。

Chen等^[24]研究发现,在赤道北部哥斯达黎

加穹顶雌性茎柔鱼性成熟比例高达60%以上,表明此海域可能是茎柔鱼的一个潜在产卵场所。赤道逆流和北赤道暖流的共同作用下形成高生产力的上升流海域,为哥斯达黎加穹顶成为茎柔鱼产卵场提供了饵料基础和较高温度环境^[24-25]。在赤道东南部,由于信风作用,秘鲁北部海域沿岸存在着广泛的终年上升流,生产力较高^[26]。相关研究表明,秘鲁海域是茎柔鱼主要产卵场所之一,并存在明显的产卵高峰期^[27-28]。赤道海域雌性茎柔鱼性成熟多以I、II期为主,而只有雄性有极少III期以上的个体出现,赤道海域可能只是一个索饵场所^[29-30]。因此推测,赤道中部海域茎柔鱼可能来源于两个海域,北赤道暖流可能将哥斯达黎加穹顶的部分卵和仔鱼向西运输,而秘鲁海流可能将部分秘鲁外海的卵和仔鱼向北输送,在与南赤道暖流交汇后随赤道暖流向西运输。在运输的过程中,茎柔鱼逐渐生长发育,到达赤道中部后往东洄游。

赤道潜流在1—5月对茎柔鱼栖息地分布可能产生较大影响,赤道潜流起源于新几内亚沿岸潜流和棉兰老海流,位于赤道中心(2°N~2°S)表层流系统的底部,将富含营养盐的冷水向西输送^[31-32]。在赤道中部,赤道潜流向上翻涌形成上

升流，将营养盐到表层，利于浮游植物进行光合作用，形成高生产力海域，并延伸到东部太平洋，为茎柔鱼的东移提供了良好的索饵环境^[31-33]。研究表明，赤道海域表面的营养盐表现出明显的南部高北部低的纬向差异^[34]。此外，由于海流的交汇作用，秘鲁上升流对赤道海域的生产力具有显著影响，这可能是导致赤道东南部生产力高于中部海域的重要因素^[34]。因此，茎柔鱼在赤道索饵的过程中，由于自身的不断生长发育，对饵料的需求越来越大，茎柔鱼会向饵料丰度相对较高的海域洄游，而这同时也验证了本实验渔场向东南偏移结果的可靠性。

根据环境因子的贡献率，我们观察到7—9月、12月和1月EKE对茎柔鱼的渔场分布影响程度逐渐增大。而赤道海域存在热带反气旋漩涡，EKE是衡量涡旋能量的一个重要指标^[35-36]。涡旋的产生与海流密切相关，相关学者研究发现，由于信风强烈的季节性变化以及赤道海流系统中各海流之间强烈的剪切作用，使赤道海域附近形成中尺度热带不稳定反气旋涡旋，以大约30 cm/s的速度向西传播^[16,36]。这种传播不仅改变了赤道局部海域的温盐结构，提高了初级生产水平，并增加了生物富集水域中小型中上层鱼类的浓度，进而可能影响茎柔鱼的资源分布^[16,36]。研究表明，由于南风的增强，会增加海流的剪切作用，进而导致EKE的明显增大，而EKE的强弱会影响赤道海域热量的向西传输^[35-37]。本研究结果表明，7—10月赤道海域的EKE增大，热量向西传输的作用增强，这对东太平洋赤道海域温度降低具有显著效果^[36-37]。根据各月EKE的响应曲线发现，茎柔鱼喜欢栖息于EKE相对较低的海域。刘瑜等^[38]研究发现，EKE与柔鱼的CPUE呈明显的负相关关系，并对柔鱼的资源分布影响显著。

3.3 其他环境因子对茎柔鱼栖息地的影响

各月环境因子贡献率结果显示环境因子对栖息地的影响具有一定差异性(表2)。除5月之外，其他月份SST对模型的贡献率均较大，尤其在7—9月、12月，贡献率高达40%以上，表明SST对茎柔鱼的资源分布具有显著影响。胡振明等^[39]认为，水温是影响渔场形成及资源分布的主要因素之一。在水温变暖的情况下，秘鲁外海茎柔鱼栖息地随适宜温度海域明显向南移动，而在水温变冷情况下，茎柔鱼栖息地随适宜温度向北偏移^[6]。此外，易倩等^[40]基于信息增益技术研究发现，上

层水温结构对秘鲁和智利海域茎柔鱼的分布和丰度均具有较大影响，且各渔场适宜温度范围存在明显的季节变化，相对于秘鲁外海，智利海域的适宜温度较低。赤道海域因光照强度较高，适宜SST范围明显高于秘鲁、智利外海渔场。赤道渔场SST也存在明显的季节变化，2—6月渔场的平均SST温度较高，其他月较低。茎柔鱼对SST表现出极高的敏感性(图6)。在温度较暖的1—5月，由于赤道潜流的运输作用，赤道中部存在一条低温带，两侧温度较高，茎柔鱼多分布在温度较低的中间水域。1、2月，中间低温带的温度相对较低，茎柔鱼在纬度上的跨度相对较大，自3月开始，由于赤道整体温度的升高，茎柔鱼逐渐向低温带靠拢，呈菱形分布，而110°W拱形高温水团可能限制了茎柔鱼的东移。而在4月温度达到最高，由于两侧温度较高，茎柔鱼全部集中在赤道中部并呈矩形分布，逐渐向东移，并直到5月。在赤道太平洋东部，由于秘鲁海流和赤道潜流(上升流)的共同作用，形成外形酷似舌头的冷水海域，称为冷舌，在7—11月，冷舌明显变冷^[16,41]。本实验自6月开始，我们同样观察到明显的冷舌变冷现象，而这也正为茎柔鱼的东南偏移提供了良好的冷水环境。6—7月，茎柔鱼在经度方向跨度较大，茎柔鱼逐渐向东南方向偏移，8—12月，茎柔鱼主要集中在105°W以东海域。

此外，NPP、PAR也对渔场的分布具有调控作用。温健等^[42]基于SST与PAR两个环境因子建立栖息地模型，能较好分析西北太平洋柔鱼栖息变动情况。而余为等^[43]研究结果表明，PAR对秘鲁外海茎柔鱼的渔场与资源丰度均具有显著影响，适宜的PAR面积比例与茎柔鱼CPUE呈明显的正相关，且渔场纬度重心与最适PAR纬度重心的变化一致。龚彩霞等^[18]综合选取5个环境因子，结合最大熵模型模拟柔鱼模拟栖息地变动情况，发现在10月NPP是影响柔鱼栖息地分布的最大的环境因子。根据表2可得，NPP在5—6月对茎柔鱼分布影响最大，其次是7月和12月，而PAR在1—6月对茎柔鱼的渔场分布具有较大影响。

4 展望

茎柔鱼在赤道东西跨度最广，并位于哥斯达黎加穹顶和秘鲁外海2个产卵场的中间。茎柔鱼全年产卵，种群结构复杂，这为了解茎柔鱼在3个海域中的洄游模式带来一定的困难，未来可以

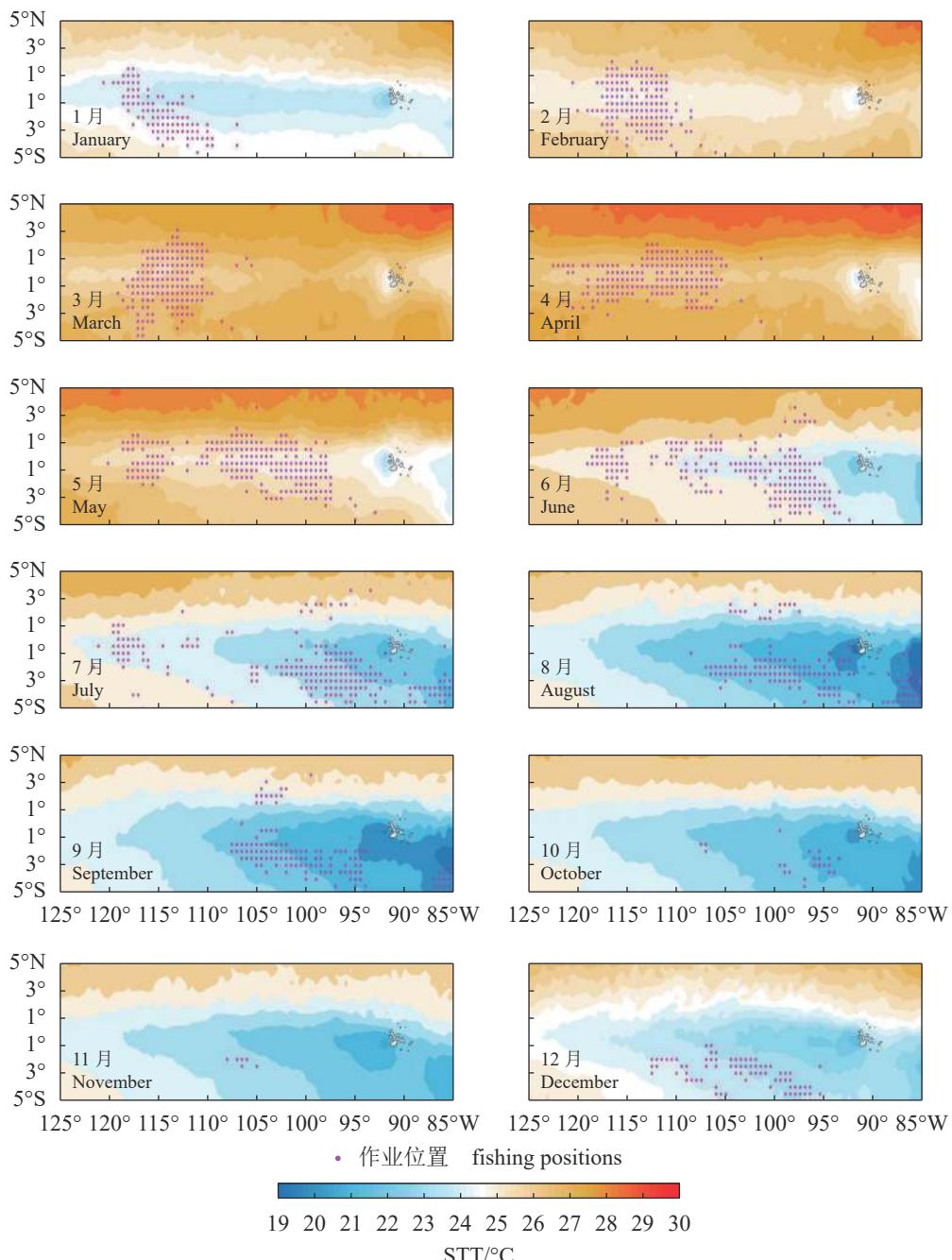


图 6 赤道渔场各月 SST 空间分布图

Fig. 6 Spatial distribution of SST of equatorial fishing ground

结合海洋遥感实时定位茎柔鱼的位置来确定洄游路径。不同海域间茎柔鱼生物学特性表现出明显的差异性，这可能是由于不同海域生物环境与非生物环境的差异性所导致^[44]。以往研究表明，赤道、秘鲁海域茎柔鱼不存在显著性的遗传差异，2个地理群体可能在海流的作用下发生基因交流^[45]。本实验表明，赤道海域茎柔鱼适宜栖息地存在明显的东南偏移现象，并强调海流对渔场形

成、资源分布、洄游的重要性，分析茎柔鱼适宜栖息地对 SST 空间分布的关系，但并未利用海洋动力学模型去研究海流及环境因子对茎柔鱼分布的影响。因此在以后的研究中可以基于物理海洋学来分析大尺度海流以及气候变化对茎柔鱼空间分布和资源丰度的影响。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] 陈新军, 刘必林, 王尧耕. 世界头足类 [M]. 北京: 海洋出版社, 2009.
- Chen X J, Liu B L, Wang Y G. Cephalopod in the world[M]. Beijing: Ocean Press, 2009 (in Chinese).
- [2] Nigmatullin C M, Nesis K N, Arkhipkin A I. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae)[J]. *Fisheries Research*, 2001, 54(1): 9-19.
- [3] 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.
- [4] 陈新军, 钱卫国, 刘必林, 等. 主要经济大洋性鱿鱼资源渔场生产性调查与渔业概况[J]. 上海海洋大学学报, 2019, 28(3): 344-356.
- Chen X J, Qian W G, Liu B L, et al. Productive survey and fishery for major pelagic economic squid in the world[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2019, 28(3): 344-356 (in Chinese).
- [5] Yu W, Chen X J, Zhang Y. Seasonal habitat patterns of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* off Peruvian waters[J]. *Journal of Marine Systems*, 2019, 194: 41-51.
- [6] Yu W, Yi Q, Chen X J, et al. Climate-driven latitudinal shift in fishing ground of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) in the Southeast Pacific Ocean off Peru[J]. *International Journal of Remote Sensing*, 2017, 38(12): 3531-3550.
- [7] 温健, 钱梦婷, 余为, 等. 多类型厄尔尼诺和拉尼娜事件下秘鲁外海茎柔鱼栖息地的变动[J]. 中国水产科学, 2020, 27(9): 1095-1103.
- Wen J, Qian M T, Yu W, et al. Habitat variations of the jumbo flying squid *Dosidicus gigas* off Peru under El Niño and La Niña events with different intensities[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2020, 27(9): 1095-1103 (in Chinese).
- [8] Waluda C M, Yamashiro C, Rodhouse P G. Influence of the ENSO cycle on the light-fishery for *Dosidicus gigas* in the Peru current: an analysis of remotely sensed data[J]. *Fisheries Research*, 2006, 79(1-2): 56-63.
- [9] Sánchez - Velasco L, Ruvalcaba-Aroche E D, Beier E, et al. Paralarvae of the complex *Sthenoteuthis oualanensis*-*Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the northern limit of the shallow oxygen minimum zone of the Eastern Tropical Pacific (April 2012)[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2016, 121(3): 1998-2015.
- [10] 王运生, 谢丙炎, 万方浩, 等. ROC曲线分析在评价入侵物种分布模型中的应用[J]. *生物多样性*, 2007, 15(4): 365-372.
- Wang Y S, Xie B Y, Wan F H, et al. Application of ROC curve analysis in evaluating the performance of alien species' potential distribution models[J]. *Biodiversity Science*, 2007, 15(4): 365-372 (in Chinese).
- [11] 付贵全, 徐先英, 马剑平, 等. 基于MaxEnt下梭梭潜在地理分布对水热条件的响应[J]. *草业科学*, 2016, 33(11): 2173-2179.
- Fu G Q, Xu X Y, Ma J P, et al. Responses of *Haloxylon ammodendron* potential geographical distribution to the hydrothermal conditions under MaxEnt model[J]. *Prata-cultural Science*, 2016, 33(11): 2173-2179 (in Chinese).
- [12] Alabia I D, Saitoh S I, Mugo R, et al. Seasonal potential fishing ground prediction of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the western and central North Pacific[J]. *Fisheries Oceanography*, 2015, 24(2): 190-203.
- [13] Alabia I D, Saitoh S I, Igarashi H, et al. Future projected impacts of ocean warming to potential squid habitat in western and central North Pacific[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2016, 73(5): 1343-1356.
- [14] 陈蔚, 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).
- [15] Brown J N, Godfrey J S, Schiller A. A discussion of flow pathways in the central and eastern equatorial pacific[J]. *Journal of Physical Oceanography*, 2007, 37(5): 1321-1339.
- [16] Willett C S, Leben R R, Lavín M F. Eddies and tropical instability waves in the eastern tropical Pacific: a review[J]. *Progress in Oceanography*, 2006, 69(2-4): 218-238.
- [17] Keyl F, Argüelles J, Mariátegui L, et al. A hypothesis on range expansion and spatio-temporal shifts in size-at-maturity of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the East-

- ern Pacific Ocean[J]. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report, 2008, 49: 119-128.
- [18] 龚彩霞,陈新军,高峰.基于最大熵模型模拟西北太平洋柔鱼潜在栖息地分布[J].中国水产科学,2020,27(3): 336-345.
- Gong C X, Chen X J, Gao F. Modeling the potential distribution of the neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the Northwest Pacific Ocean based on a MaxEnt model[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2020, 27(3): 336-345 (in Chinese).
- [19] 张天蛟,刘刚,Worthington T A,等.影响鱼类分布的生态水文因子建模及分析[J].*农业工程学报*,2015,31(S2): 237-245.
- Zhang T J, Liu G, Worthington T A, et al. Modeling and analysis of eco-hydrological factors influencing fish distribution[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2015, 31(S2): 237-245 (in Chinese).
- [20] 陈新军,赵小虎.秘鲁外海茎柔鱼产量分布及其与表温关系的初步研究[J].上海水产大学学报,2006,15(1): 65-70.
- Chen X J, Zhao X H. Preliminary study on the catch distribution of *Dosidicus gigas* and its relationship with sea surface temperature in the offshore waters of Peru[J]. Journal of Shanghai Fisheries University, 2006, 15(1): 65-70 (in Chinese).
- [21] Chelton D B, Esbensen S K, Schlax M G, et al. Observations of coupling between surface wind stress and sea surface temperature in the eastern tropical pacific[J]. *Journal of Climate*, 2001, 14(7): 1479-1498.
- Xie S P. Ocean-atmosphere interaction in the making of the walker circulation and equatorial cold tongue[J]. *Journal of Climate*, 1998, 11(2): 189-201.
- [23] Anderson C I H, Rodhouse P G. Life cycles, oceanography and variability: Ommastrephid squid in variable oceanographic environments[J]. *Fisheries Research*, 2001, 54(1): 133-143.
- [24] Chen X J, Li J H, Liu B L, et al. Age, growth and population structure of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, off the Costa Rica Dome[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2013, 93(2): 567-573.
- [25] Ichii T, Mahapatra K, Watanabe T, et al. Occurrence of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* aggregations associated with the countercurrent ridge off the Costa Rica Dome during 1997 El Niño and 1999 La Niña[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, 231: 151-166.
- [26] Montecino V, Lange C B. The Humboldt current system: ecosystem components and processes, fisheries, and sediment studies[J]. *Progress in Oceanography*, 2009, 83(1-4): 65-79.
- [27] Tafur R, Rabí M. Reproduction of the jumbo flying squid, *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) (Cephalopoda: Ommastrephidae) off Peruvian coasts[J]. *Scientia Marina*, 1997, 61(S2): 33-37.
- [28] Tafur R, Villegas P, Rabí M, et al. Dynamics of maturation, seasonality of reproduction and spawning grounds of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in Peruvian waters[J]. *Fisheries Research*, 2001, 54(1): 33-50.
- [29] 陈新军,李建华,易倩,等.东太平洋赤道附近海域茎柔鱼(*Dosidicus gigas*)渔业生物学的初步研究[J].*海洋与湖沼*,2012,43(6): 1233-1238.
- Chen X J, Li J H, Yi Q, et al. Preliminary study on fisheries biology of *Dosidicus gigas* in the waters near the equator of Eastern Pacific Ocean[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2012, 43(6): 1233-1238 (in Chinese).
- [30] 章寒,郑基,虞聪达,等.东太平洋赤道海域茎柔鱼主要生物学特性比较研究[J].中国水产科学,2019,26(4): 745-755.
- Zhang H, Zheng J, Yu C D, et al. A comparative study of the main biological characteristics of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) in the waters near the equator of the eastern Pacific Ocean[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2019, 26(4): 745-755 (in Chinese).
- [31] Grenier M, Cravatte S, Blanke B, et al. From the western boundary currents to the Pacific Equatorial undercurrent: modeled pathways and water mass evolutions[J]. *Journal of Geophysical Research:Oceans*, 2011, 116(C12): C12044.
- [32] 王召进.太平洋海域赤道潜流的研究综述[J].*海洋信息*,2012(2): 37-40,44.
- Wang Z J. A review of studies on equatorial undercurrent in Pacific Ocean[J]. *Marine Information*, 2012(2): 37-40,44 (in Chinese).
- [33] Izumo T. The equatorial undercurrent, meridional overturning circulation, and their roles in mass and heat exchanges during El Niño events in the tropical Pacific

- ocean[J]. *Ocean Dynamics*, 2005, 55(2): 110-123.
- [34] Jiang M S, Chai F. Physical and biological controls on the latitudinal asymmetry of surface nutrients and $p\text{CO}_2$ in the central and eastern equatorial Pacific[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2005, 100(C6): C06007.
- [35] Wang M Y, Du Y, Qiu B, et al. Dynamics on seasonal variability of EKE associated with TIWs in the eastern equatorial Pacific Ocean[J]. *Journal of Physical Oceanography*, 2019, 49(6): 1503-1519.
- [36] Kennan S C, Flament P J. Observations of a tropical instability vortex[J]. *Journal of Physical Oceanography*, 2000, 30(9): 2277-2301.
- [37] Jayne S R, Marotzke J. The oceanic eddy heat transport[J]. *Journal of Physical Oceanography*, 2002, 32(12): 3328-3345.
- [38] 刘瑜, 郑全安, 李晓峰. 西北太平洋柔鱼渔场分布与涡动能变化的相关关系[J]. 海洋学报, 2020, 42(2): 44-51.
- Liu Y, Zheng Q A, Li X F. Relationship between neon flying squid *Ommastrephes bartramii* fishery distribution patterns and eddy kinetic energy in Northwest Pacific Ocean[J]. *Haiyang Xuebao*, 2020, 42(2): 44-51 (in Chinese).
- [39] 胡振明, 陈新军. 秘鲁外海茎柔鱼渔场分布与表温及表温距平值关系的初步探讨[J]. *海洋湖沼通报*, 2008, 4: 56-62.
- Hu Z M, Chen X J. Distribution of fishing ground of jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*) and its relationship between SST and SSTA in the waters off Peru[J]. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2008, 4: 56-62 (in Chinese).
- [40] 易倩, 陈新军, 余为, 等. 基于信息增益技术比较分析智利和秘鲁外海茎柔鱼渔场环境[J]. 上海海洋大学学报, 2014, 23(2): 272-278.
- Yi Q, Chen X J, Yu W, et al. A comparison of habitats of *Dosidicus gigas* in the fishing ground off Chile and Peru based on information gain technique[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2014, 23(2): 272-278 (in Chinese).
- [41] 田军, 刘晶晶, 柳中晖. 晚中新世以来东赤道太平洋冷舌的地质演化[J]. 中国科学基金, 2019, 33(6): 585-591.
- Tian J, Liu J J, Liu Z H. Evolution of the East Equatorial Pacific cold tongue since the late Miocene[J]. *Bulletin of National Natural Science Foundation of China*, 2019, 33(6): 585-591 (in Chinese).
- [42] 温健, 陆鑫一, 陈新军, 等. 基于海表温度和光合有效辐射的西北太平洋柔鱼冬春生群体栖息地热点预测[J]. 上海海洋大学学报, 2019, 28(3): 456-463.
- Wen J, Lu X Y, Chen X J, et al. Predicting the habitat hot spots of winter-spring cohort of *Ommastrephes bartramii* in the northwest Pacific Ocean based on the sea surface temperature and photosynthetically active radiation[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2019, 28(3): 456-463 (in Chinese).
- [43] 余为, 陈新军. 东南太平洋秘鲁海域光合有效辐射对茎柔鱼资源丰度和空间分布的影响研究[J]. 海洋学报, 2017, 39(11): 97-105.
- Yu W, Chen X J. Influences of photosynthetically active radiation on abundance and distribution of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in the Southeast Pacific Ocean off Peru[J]. *Haiyang Xuebao*, 2017, 39(11): 97-105 (in Chinese).
- [44] 陈新军, 李建华, 刘必林, 等. 东太平洋不同海区茎柔鱼渔业生物学的初步研究[J]. 上海海洋大学学报, 2012, 21(2): 280-287.
- Chen X J, Li J H, Liu B L, et al. Comparison of fishery biology for *Dosidicus gigas* from three different areas in the Eastern Pacific Ocean[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2012, 21(2): 280-287 (in Chinese).
- [45] 刘连为, 许强华, 陈新军, 等. 基于线粒体DNA分子标记的东太平洋茎柔鱼群体遗传多样性比较分析[J]. *水产学报*, 2013, 37(11): 1618-1625.
- Liu L W, Xu Q H, Chen X J, et al. Comparative analysis of genetic diversity of *Dosidicus gigas* from eastern Pacific Ocean based on molecular markers of mitochondrial DNA[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2013, 37(11): 1618-1625 (in Chinese).

Monthly spatio-temporal distribution of potential habitat of jumbo flying squid *Dosidicus gigas* in the Equator and its relationship with environmental factors

YU Wei^{1,2,3,4}, FANG Xingnan¹, CHEN Xinjun^{1,2,3,4}, ZHANG Zhong^{1,2,3,4*}

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

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

3. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education,

Shanghai Ocean University, 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 Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: In order to explore the relationship between spatial and temporal distribution of potential habitats of marine economic species and environmental conditions and effectively help enterprises to utilize and develop fishing grounds. *Dosidicus gigas* is widely distributed in the Eastern Pacific Ocean, from California (30°N) to Chile (45°S), and can reach 125°W in Equator. Based on the fisheries data of Chinese squid-jigging fishing vessels in equatorial waters from 2012 to 2018, and environmental data including sea surface temperature (SST), sea surface salinity (SSS), chlorophyll-a (Chl-a), net primary production (NPP), photosynthetically active radiation (PAR), eddy kinetic energy (EKE) and sea level anomaly (SLA), this study established the maximum entropy model (MaxEnt) to analyze the spatial and temporal variations of habitat and the influence of environmental factors from month to month. The results showed that CPUE was higher from January to March, while the fishing effort was higher from July to August. AUC of the MaxEnt model were more than 0.8 in each month, indicating that the simulation results were accurate. The spatial and temporal distribution characteristics of suitable habitat were significant in different months. The suitable habitat of *D. gigas* was distributed between 3°N-3°S, and gradually moved eastward from January to May. Suitable habitat began to shift to the southeast (85°-102°W, 2°-5°S) in June and moved northwestward in August. The results of contribution rate for environmental factors showed that impacts of environmental variables on habitat distribution of *D. gigas* in different months were significantly different. The cumulative contribution rate of key environmental factors to the model was more than 60% in each month. Overall, SST, NPP, PAR and EKE were the key environmental factors that strongly affected the habitat distribution of *D. gigas*. Suitable range of each key environmental factor showed significantly monthly variations. In addition, it was speculated that the distribution of suitable habitat of *D. gigas* was extremely sensitive to SST patterns, and currents and eddies might have a great impact on the distribution of *D. gigas*. The results showed that there were obvious monthly distribution characteristics in the *D. gigas* habitat in the equatorial waters, and the effects of environmental factors on the habitat distribution were significantly different.

Key words: *Dosidicus gigas*; spatio-temporal distribution; multiple environmental factor; maximum entropy model; Equator

Corresponding author: ZHANG Zhong. E-mail: zzhang@shou.edu.cn

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (41906073); National Key R&D Program of China (2019YFD0901405); Natural Science Foundation of Shanghai (19ZR1423000)