

万树杰, 陈新军. 西南印度洋深海散射层昼夜垂直迁移特征研究[J]. 海洋学报, 2024, 46(1): 53–63, doi:10.12284/hyxb2024016  
Wan Shujie, Chen Xinjun. Study on the diel vertical migration characteristics of the deep scattering layer in the southwestern Indian Ocean[J].  
Haiyang Xuebao, 2024, 46(1): 53–63, doi:10.12284/hyxb2024016

# 西南印度洋深海散射层昼夜垂直迁移特征研究

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

(1. 上海海洋大学 海洋科学学院, 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开发重点实验室, 上海 201306)

**摘要:** 本研究根据 2011–2020 年西南印度洋 56 个声学断面数据观察到的深海散射层 201 次昼夜垂直迁移现象, 分析了其昼夜垂直迁移特征及时空差异。研究结果表明, 该海域散射层具有分层现象, 第一散射层位于 200 m 以浅水层, 其海洋面积散射系数 (NASC) 峰值的平均水深为  $(58.66 \pm 24.63)$  m, 夏季和冬季之间存在显著性差异 ( $p < 0.001$ ); 第二散射层位于 400~700 m 水层, 其 NASC 峰值的平均水深为  $(589.02 \pm 66.33)$  m, 夏季和冬季之间无显著性差异 ( $p = 0.51$ )。散射层向上迁移的开始时间平均为 16:20, 结束迁移的平均时间为 18:31, 迁移的平均速率为  $(5.28 \pm 1.53)$  cm/s; 向下迁移的开始时间平均为 4:38, 结束迁移的平均时间为 6:52, 迁移的平均速率为  $(5.56 \pm 2.13)$  cm/s。随着纬度的增加, 散射层向下迁移的开始时间变晚, 迁移速率变慢; 随着经度的增加, 散射层迁移速率变慢, 且不同经度海域之间存在显著性差异 ( $p < 0.001$ )。分析认为, 研究海域理化环境的季节性变化以及散射层中生物的不同生活史阶段是造成散射层垂直结构和昼夜垂直迁移特征时空差异的主要原因, 其对解释金枪鱼的昼夜垂直迁移行为和指示金枪鱼渔场分布等具有重要意义。

**关键词:** 深海散射层; 昼夜垂直迁移; 时空差异; 西南印度洋

中图分类号: P724; S931.1

文献标志码: A

文章编号: 0253-4193(2024)01-0053-11

## 1 引言

昼夜垂直迁移 (Diel Vertical Migration, DVM) 是指水体中的浮游动物和鱼类在一个日周期内进行的, 从下到上和从上到下的同步迁移运动, 该现象在海洋和淡水生态系统中均普遍存在<sup>[1-2]</sup>。一般来说, DVM 的研究多为黄昏时向上迁移到水面, 黎明前下降到更深水层的常规迁移, 但也存在反向迁移的现象<sup>[3]</sup>。DVM 是地球上规模最大的生物迁移行为<sup>[4]</sup>, 水声探测技术被广泛应用于 DVM 现象的研究中<sup>[5-6]</sup>, 由于参与迁移的生物种类和数量巨多, 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, 因此被称为深海散射层 (Deep Scattering Layer, DSL), 也称声散射层 (Sound Scattering Layer, SSL)<sup>[7]</sup>。DSL 在被观察到之初, 一度被解读为海底<sup>[8]</sup>, 但随着观测技术和研究方法的发展, DSL 被证明由数以百万计的浮游动物和鱼类, 尤其是小型中上层鱼类组成<sup>[9-11]</sup>。

DVM 对海洋生态系统具有重要的意义, 一方面其连通了海洋内不同深度的食物关系, 帮助构建了复杂的食物网络<sup>[12-13]</sup>, 另一方面, 通过 DVM 将海洋上层浮游植物固定的碳输送到深层, 然后在深层呼吸、代谢、排遗和被捕食, 成为碳的垂向输送以及海洋中层能量和物质补充的重要途径<sup>[14-17]</sup>。因此, DVM 是浮游

收稿日期: 2023-09-05; 修订日期: 2023-10-18。

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2019YFD0901401)。

作者简介: 万树杰 (1994—), 男, 河南省信阳市人, 主要从事渔业声学研究。E-mail: shujie.wan@foxmail.com

\* 通信作者: 陈新军, 男, 教授, 主要从事渔业资源渔场学、远洋鱿钓渔业、渔业资源经济学研究。E-mail: xjchen@shou.edu.cn

动物行为生态学和种群动力学研究的重要组成部分,其中关于 DVM 的发生机制则是重要的研究内容,许多研究提出了各种不同的理论假说来解释这种现象,主要假说有:光驱动假说、逃避捕食者假说、能量和资源利用假说等,但目前尚未有统一的定论<sup>[18-20]</sup>。影响散射层昼夜垂直迁移的原因是多方面的,有内在生理上的原因,也有外在环境的影响,内因包括生物自身的性别、年龄、体长和内在节律;外因包括光照、海流、温度、盐度、溶解氧、捕食者和饵料的丰度分布等<sup>[21]</sup>。这些因素影响着 DVM 的迁移时间、方向、距离以及迁移速率。

印度洋海域 DSL 由小型鱼类、头足类、甲壳类和胶状生物等构成<sup>[22]</sup>,其生物资源丰富,同时 DSL 也是金枪鱼等大型海洋动物的重要食物来源<sup>[23]</sup>,因此 DSL 在印度洋海域海洋生态系统和渔场形成中具有重要作用。本研究基于 2011–2020 年间西南印度洋 56 个声学断面数据,观察并提取该海域深海散射层昼夜垂直迁移现象,分析了 DSL 的垂直分布结构及不同季节和经纬度海域其昼夜垂直迁移的方向、迁移时间以及速率,以期探究 DSL 的活动规律和空间分布,深入把握其移动机制提供参考。

## 2 材料与方法

### 2.1 数据来源

本研究所采用的声学数据来自澳大利亚海洋综合观测系统 (Australia's Integrated Marine Observing System, IMOS) 中的生物声学观测计划 (<https://portal.aodn.org.au/>)<sup>[24]</sup>。该观测系统开始于 2010 年,主要采集不同商业渔船及科考船上装备的 SIMARD 系列鱼探仪的声学数据,包括 ES60 及 EK60 型号,且相关鱼探仪均完成了科学校准工作。研究选取了 2011–2020 年间,西南印度洋海域 (20°~54°S, 44°~118°E) 的 56 航次调查数据,调查期间为不间断走航调查,声学断面的分布如图 1 所示。

### 2.2 数据处理

#### 2.2.1 声学数据处理

声学数据的处理由 MATLAB R2020a 完成,数据处理流程参考 Ryan 等<sup>[25]</sup>制定的声学数据处理框架,主要通过滤波的方式剔除海洋环境中的间歇性噪声尖峰、持续的间歇性噪声、衰减脉冲和最终的背景噪声。通过对数据的分析处理,最终的数据输出单元为水平距离 (1 000 m) × 垂直距离 (10 m) 的水体体积后向散射强度 (Mean Volume Backscattering Strength, MVBS,  $S_v$ ), 单位: dB, 其中垂直水体的水深范围为 20~

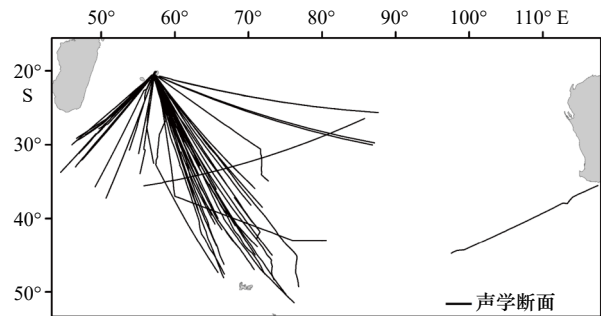


图 1 研究海域和声学调查断面分布

Fig. 1 Research sea region and the distribution of acoustic transects

1 000 m。相关研究认为,海洋面积散射系数 (Nautical Area Scattering Coefficient,  $NASC, S_A$ ), 单位:  $m^2/(n \text{ mile}^2)$ , 可作为表征 DSL 中生物资源的丰度指标<sup>[26]</sup>, 因此在得到  $S_v$  的基础上, 进一步计算相应  $NASC$  值作为本研究中 DSL 的相对资源丰度值。

#### 2.2.2 昼夜垂直迁移特征值提取

基于声学数据的处理结果, 得到不同经纬度在各个水层的  $NASC$  值所构成的垂直方向上的连续数据, 即一个声学断面的数据。利用 MATLAB R2020a, 将声学断面数据进行再处理。以本研究中 2016 年 5 月 1–8 日的声学断面数据为例 (图 2), 图 2 中每一个像素点即为该断面的一个声学数据点, 通过截取 5 月 3 日 20:00 至 5 月 4 日 8:00 的图像 (UTC 时间), 基于目视判别, 结合昼夜垂直迁移是白天下沉至深海, 夜晚上浮到海表的基本特征, 可以实现对昼夜垂直迁移过程的判断。

通过对昼夜垂直迁移发生时, 图中相应像素点的信息提取, 即可得到昼夜垂直迁移的相关特征值。采样点共 4 个 (图 3), 包括向下迁移开始和结束时的  $S1$  和  $S2$  以及向上迁移开始和结束时的  $S3$  和  $S4$ 。采样结果如图 4 所示, 其中  $X$  代表纬度 (取北纬为正),  $Y$  代表水深,  $Z=0$ 。由于本研究中所有声学断面均为单一航向, 不存在重复采样, 因此图中任一像素点的纬度值均有唯一对应的经度、时间和  $NASC$  值。最终本研究选取了迁移开始时间 ( $T_{S1}, T_{S3}$ )、结束时间 ( $T_{S2}, T_{S4}$ )、迁移速率 ( $V = \Delta D / \Delta T$ , 单位:  $cm/s$ ), 共 3 个特征值。其中, 迁移速率表示散射层夜晚上浮到海洋表层, 白天下潜到海洋深处这一迁移现象的快慢。

### 2.3 统计与分析方法

为探究西南印度洋海域 DSL 昼夜垂直迁移的时空差异, 本研究在时间尺度上将 2011–2020 年间, 每年划分为夏季 (10 月至翌年 3 月) 和冬季 (4–9 月), 迁移时间均为当地时间; 在空间尺度上, 依据 DSL 的

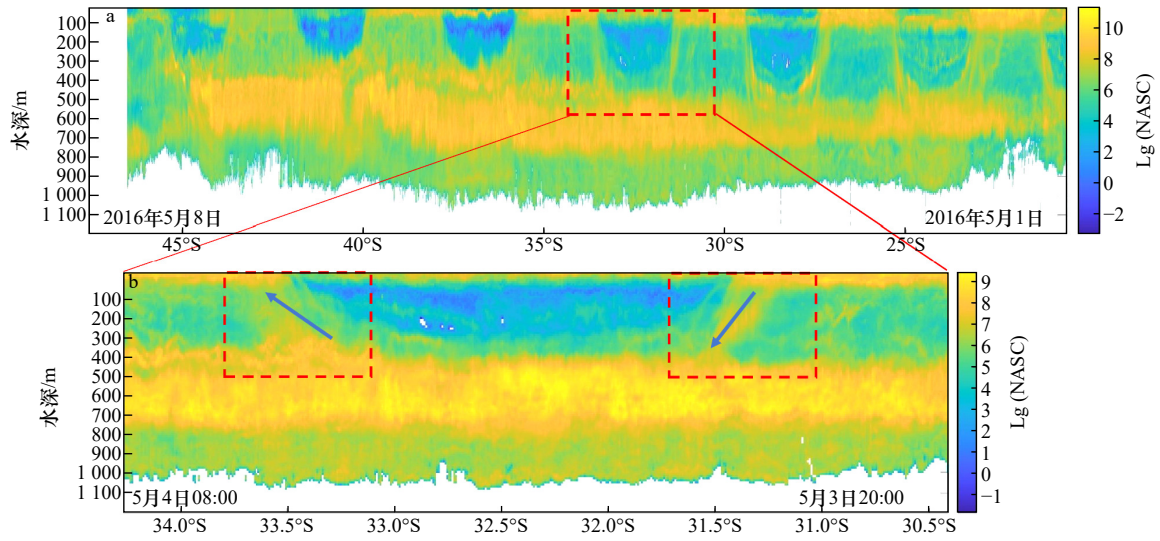


图2 声学数据再处理

Fig. 2 Acoustic data reprocessing

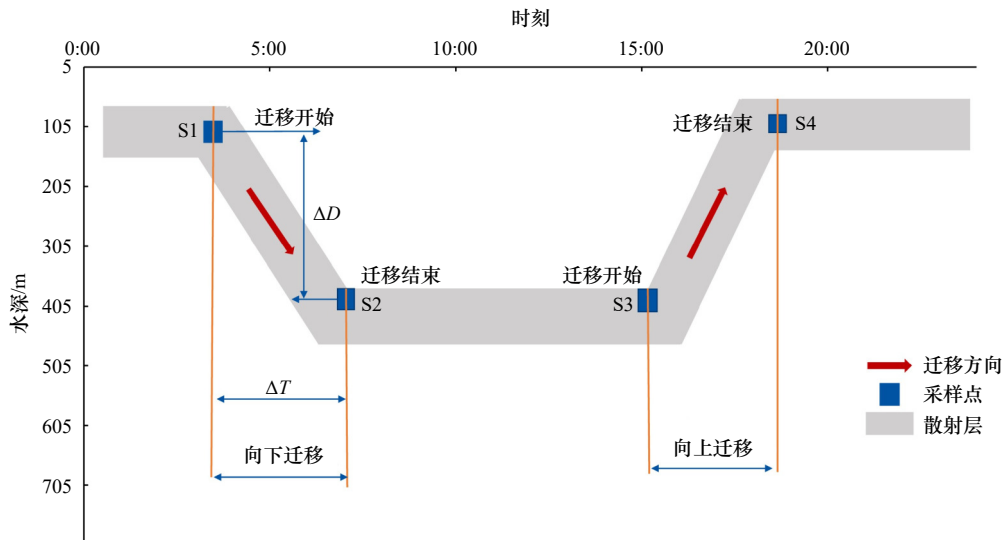


图3 昼夜垂直迁移特征值提取示意图

Fig. 3 Schematic diagram of extracting characteristic values of diel vertical migration

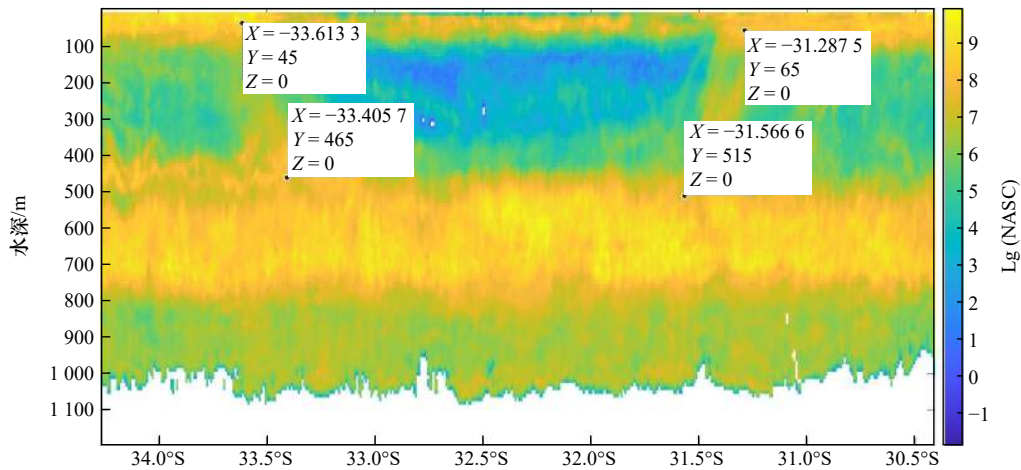


图4 昼夜垂直迁移特征值提取结果

Fig. 4 Extraction results of characteristic values of diel vertical migration

水平分布特征, 纬度分布划分为 3 个区域, 即 20°~31°S、31°~43°S、43°~54°S, 经度分布划分为 5 个时区, 即东三区(44°~52.5°E)、东四区(52.5°~67.5°E)、东五区(67.5°~82.5°E)、东六区(82.5°~97.5°E)和东七区(97.5°~112.5°E)。

样本的显著性检验基于 R Studio 4.2 完成, 其中两组独立样本的显著性检验采用 Mann-Whitney U 检验, 3 组及以上独立样本采用 Kruskal-Wallis 检验。

### 3 结果

通过对 56 个声学断面数据的处理与分析, 共提取到 201 组 DSL 昼夜垂直迁移的数据。如图 5 所示, 在季节分布上, 夏季 86 组, 冬季 115 组; 不同纬度海域分布上, 31°S 以北海域 124 组, 31°~43°S 海域 71 组, 43°S 以南海域 6 组; 不同经度分布上, 东三区 12 组(44°~52.5°E), 东四区 157 组(52.5°~67.5°E), 东五区 27 组(67.5°~82.5°E), 东六区 3 组(82.5°~97.5°E), 东七区 1 组(97.5°~112.5°E)。其中, 43°~54°S、82.5°~97.5°E、97.5°~112.5°E 3 个海域内样本量较少(图 5 中红色框线以东及以南海域), 不参与后续的分析。

#### 3.1 DSL 的垂直分布结构

通过计算不同水层的 NASC 值, 得到每一个 DSL 在垂直方向上的分布情况。如图 6 所示, 不同年份及季节之间, NASC 值变化趋势较为一致, 基本为“双峰”分布。随着水深的增加, 各散射层 NASC 值变动剧烈, 首先从海表到 200 m 水层之间 NASC 出现第一个峰值, 后急剧下降, 在 200~400 m 水层之间, NASC 值保持在较低的水平, 在 400~700 m 水层之间, NASC 值快速增加后出现第二个峰值, 随后随着水深的继续增加, NASC 值又迅速降低。在 800 m 以及更深的水层, NASC 值虽有所变大, 但峰值远小于其他两个峰值。

基于 DSL“双峰”分布的特点, 本研究将 20~200 m 水层称为“第一散射层”, 400~700 m 水层称为“第二散射层”。通过统计两个散射层的资源丰度在整体 20~1 000 m 水层的占比表明(图 7), 第一散射层 NASC 值的平均占比为 24.72%, 其中最高占比为 49.15%(夏季), 最低占比为 6.19%(冬季)。第二散射层的 NASC 值的平均占比为 54.25%, 其中最高占比为 80.95%(冬季), 最低占比为 22.12%(夏季)。

通过计算 NASC 峰值所处的水深表明(图 8), 第一个峰值平均水深为(58.66 ± 24.63)m, 其中夏季平均水深为(45.24 ± 20.57)m, 冬季为(66.71 ± 23.31)m, Mann-Whitney U 检验的结果表明, 夏季和冬季其峰值水深存在显著性差异( $p < 0.001$ )。第二个峰值所处平均水深为(589.02 ± 66.33)m, 其中夏季平均水深为(572.86 ± 84.02)m, 冬季为(598.71 ± 50.52)m, Mann-Whitney U 检验的结果表明, 夏季和冬季其峰值水深无显著性差异( $p = 0.51$ )。

#### 3.2 DSL 昼夜垂直迁移特征的季节差异

##### 3.2.1 向上迁移

通过提取并计算 DSL 昼夜垂直迁移的特征值(表 1), 结果表明, 散射层向上迁移开始时间平均为 16:20, 结束时间平均为 18:31, 观察到的最晚开始向上迁移时间为 18:43(夏季), 最晚结束迁移时间为 20:41(夏季), 最早开始向上迁移时间为 13:06(冬季), 最早结束时间为 16:29(冬季)。夏季向上迁移开始时间平均为 16:50, 结束时间平均为 19:08, 冬季向上迁移开始时间平均为 15:57, 结束时间平均为 18:03, 可以发现冬季向上迁移的时间均早于夏季。Mann-Whitney U 检验的结果表明, 夏季和冬季向上迁移开始和结束的时间均存在显著性差异( $p < 0.001$ )。散射层向上迁移的平均速率为(5.28 ± 1.53) cm/s, 其中最大速率为 10.66 cm/s(冬季), 最小速率为 2.2 cm/s(夏季)。冬季向上迁移的平均速率大于夏季, 冬季平均为(5.42 ±

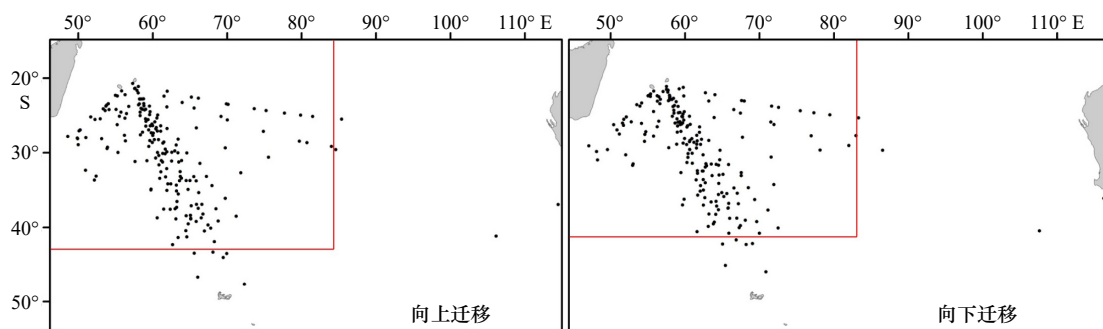


图 5 昼夜垂直迁移采样点分布

Fig. 5 Distribution of sampling points for diel vertical migration

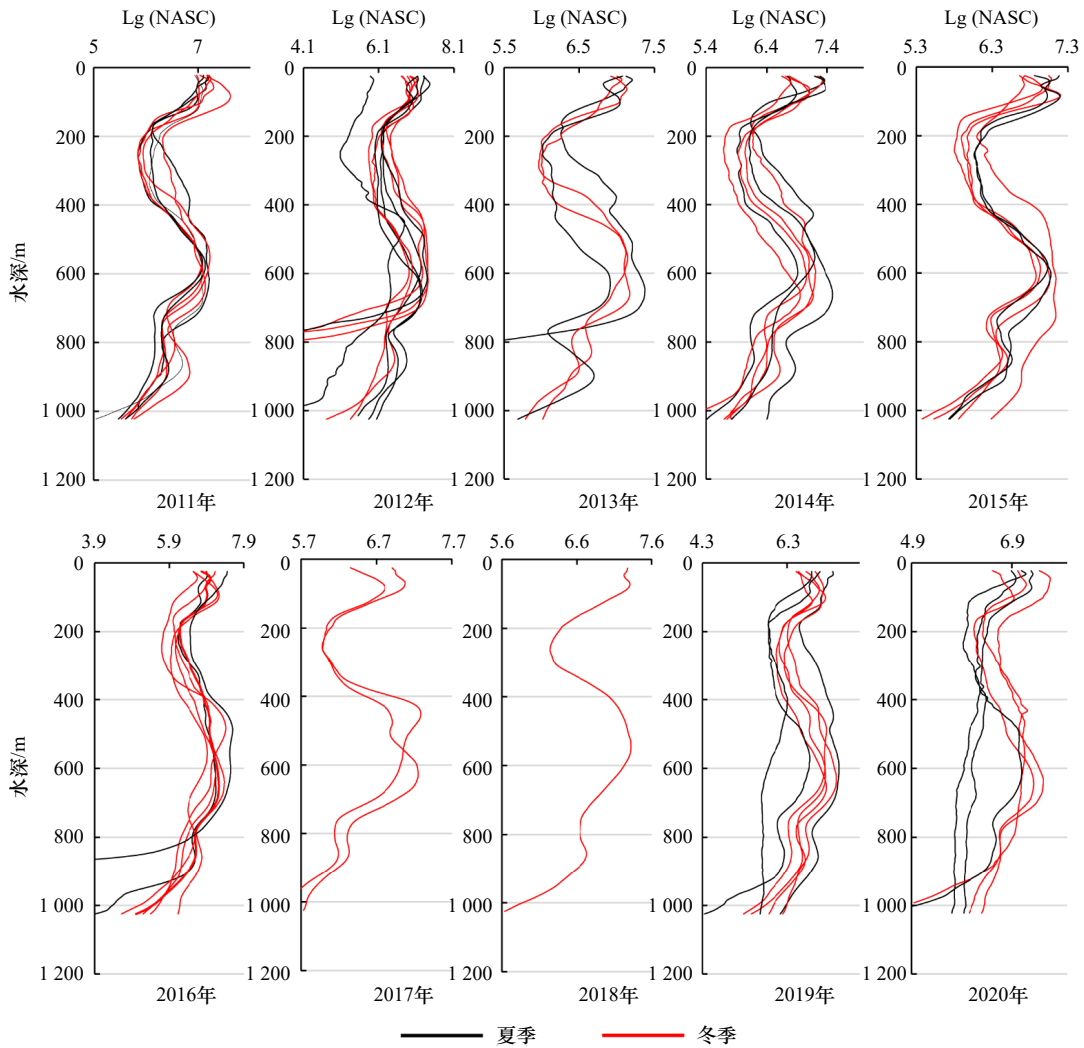


图 6 2011–2020 年间不同年份深海散射层 lg(NASC) 值的垂直分布

Fig. 6 Vertical distribution of acoustic backscatter in the DSL water column [lg(NASC)] from 2011–2020

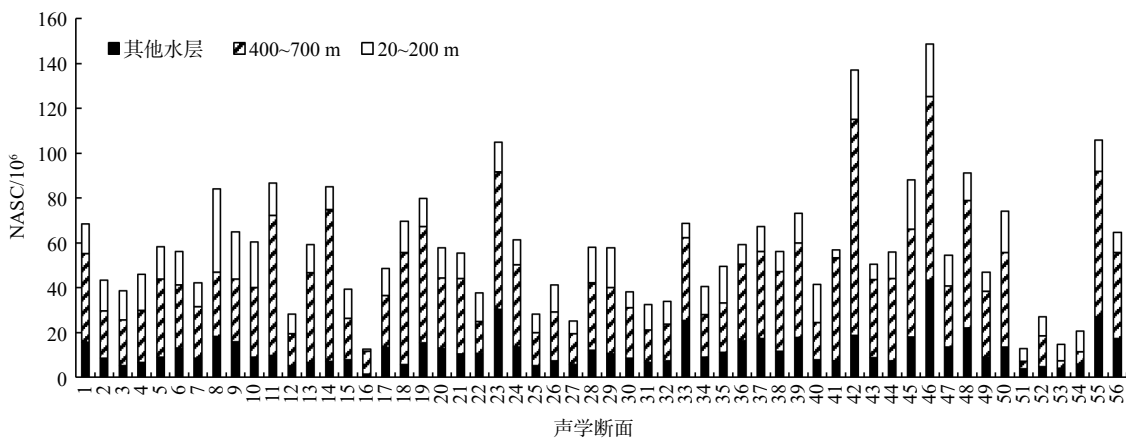


图 7 不同深海散射层的 NASC 值分布

Fig. 7 NASC values distribution of each DSL

1.55) cm/s, 夏季平均为  $(5.11 \pm 1.48)$  cm/s, Mann-Whitney U 检验的结果表明, 夏季和冬季向上迁移的速率存在显著性差异 ( $p = 0.03$ )。

### 3.2.2 向下迁移

由表 2 可知, 散射层向下迁移开始时间平均为 4:38, 结束时间平均为 6:52, 观察到的最晚开始向下迁

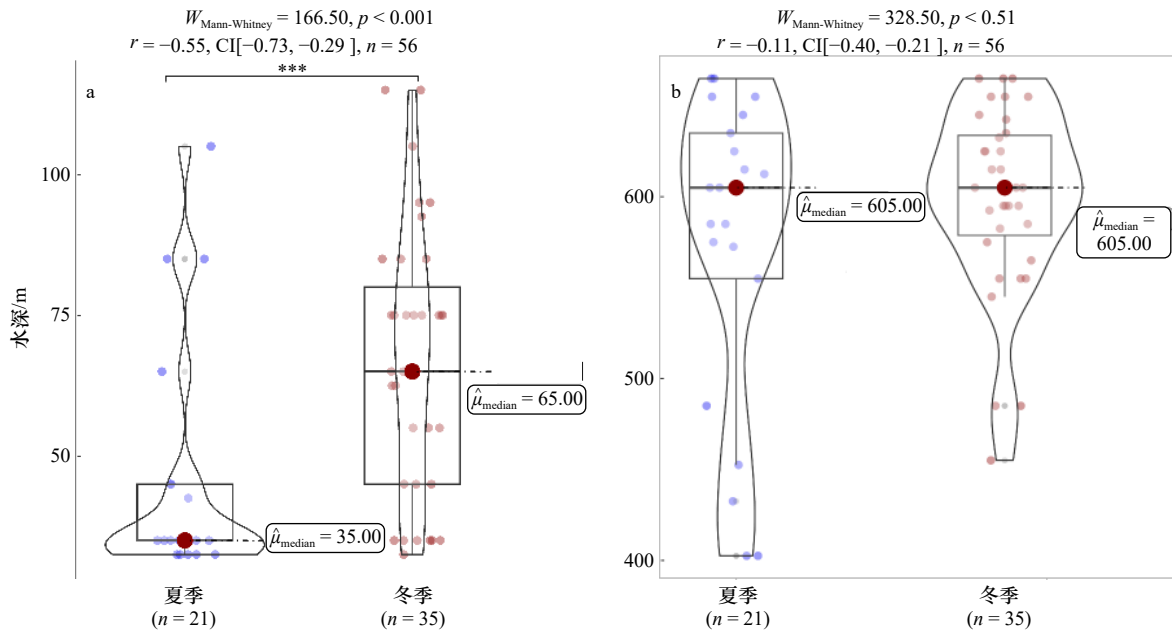


图 8 NASC 峰值所处水深的分布与 Mann-Whitney U 检验

Fig. 8 Depth distribution and Mann-Whitney U test results of the NASC peak

a. 第一峰值; b. 第二峰值。  $W_{\text{Mann-Whitney}}$  表示样本秩的和;  $p$  表示显著性水平;  $r_{\text{biserial}}^{\text{rank}}$  表示样本之间的相关系数;  $CI_{95\%}$  表示 95% 的置信区间;  $n_{\text{obs}}$  表示样本中的观测值总数;  $\hat{\mu}_{\text{median}}$  表示样本的中位数

a. The first peak; b. the second peak.  $W_{\text{Mann-Whitney}}$  represents the sum of samples' order;  $p$  represents the level of significance;  $r_{\text{biserial}}^{\text{rank}}$  represents the correlation coefficient between samples;  $CI_{95\%}$  represents a 95% confidence interval;  $n_{\text{obs}}$  represents the total number of observation samples;  $\hat{\mu}_{\text{median}}$  represents the median of samples

表 1 深海散射层向上迁移的特征值

Table 1 Upward migration characteristics of DSL

季节	样本数量	开始时间(T1)			结束时间(T2)			迁移速率/(cm·s <sup>-1</sup> )		
		均值	最大值	最小值	均值	最大值	最小值	均值	最大值	最小值
整体	201	16:20	18:43	13:06	18:31	20:41	16:29	5.28 ± 1.53	10.66	2.2
夏季	86	16:50	18:43	14:31	19:08	20:41	17:45	5.11 ± 1.48	9.59	2.2
冬季	115	15:57	17:21	13:06	18:03	19:29	16:29	5.42 ± 1.55	10.66	2.31

表 2 深海散射层向下迁移的特征值

Table 2 Downward migration characteristics of DSL

季节	样本数量	开始时间(T1)			结束时间(T2)			迁移速率/(cm·s <sup>-1</sup> )		
		均值	最大值	最小值	均值	最大值	最小值	均值	最大值	最小值
整体	201	4:38	6:20	1:22	6:52	9:56	3:23	5.56 ± 2.13	12.26	1.44
夏季	86	4:02	5:33	1:22	6:18	9:56	3:23	5.55 ± 2.23	11.33	2.41
冬季	115	5:06	6:20	3:05	7:17	9:29	5:10	5.57 ± 2.06	12.26	1.44

移时间为 6:20(冬季), 最晚结束迁移时间为 9:56(夏季), 最早开始向下迁移时间为 1:22(夏季), 最早结束时间为 3:23(夏季)。夏季向下迁移开始时间平均为 4:02, 结束时间平均为 6:18, 冬季向下迁移开始时间平均为 5:06, 结束时间平均为 7:17, 可以发现冬季向下

迁移的时间均晚于夏季, Mann-Whitney U 检验的结果表明夏季和冬季向下迁移开始和结束的时间均存在显著性差异 ( $p < 0.001$ )。散射层向下迁移的平均速率为 (5.56 ± 2.13) cm/s, 其中最大速率为 12.26 cm/s(冬季), 最小速率为 1.44 cm/s(冬季)。冬季向下迁移的

平均速率与夏季较为接近, Mann-Whitney U 检验的结果表明两者无显著性差异( $p = 0.54$ )。

### 3.3 声散射的昼夜垂直迁移特征的空间差异

#### 3.3.1 纬度分布

由表 3 可知, 随着纬度的增加, 散射层向上迁移的开始时间和结束时间较为接近, 不同纬度海域之间没有显著性差异( $p = 0.65, p = 0.06$ )。此外, 随着纬度的变大, 散射层向上的迁移速率变慢, 且不同海域之

间存在显著性差异( $p < 0.001$ )。与向上迁移不同, 不同纬度海域的散射层向下迁移的开始时间存在着显著性差异( $p < 0.001$ ), 其中  $31^\circ \sim 43^\circ \text{S}$  海域平均时间为 4:52,  $20^\circ \sim 31^\circ \text{S}$  海域平均时间为 4:30, 表明纬度越高海域, 散射层越晚开始向上迁移, 但两海域结束迁移的时间相对接近, 且无显著性差异( $p = 0.45$ )。而随着纬度的变大, 不同海域之间的迁移速率存在显著性差异( $p < 0.001$ ), 且呈现出变慢的趋势。

表 3 不同纬度海区深海散射层昼夜垂直迁移特征值  
Table 3 Characteristics of DVM in different latitude regions of DSL

迁移方向	纬度范围	样本数量	开始时间(T1)			结束时间(T2)			迁移速率/( $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ )		
			均值	最大值	最小值	均值	最大值	最小值	均值	最大值	最小值
向上迁移	$20^\circ \sim 31^\circ \text{S}$	124	16:20	18:22	14:00	18:37	20:41	17:10	$5.50 \pm 1.26$	9.59	2.49
	$31^\circ \sim 43^\circ \text{S}$	71	16:23	18:43	13:06	18:25	20:41	16:38	$4.99 \pm 1.86$	10.66	2.2
向下迁移	$20^\circ \sim 31^\circ \text{S}$	127	4:30	6:10	2:24	6:49	9:56	4:19	$5.98 \pm 2.05$	12.26	2.82
	$31^\circ \sim 43^\circ \text{S}$	72	4:52	6:20	1:22	6:56	9:12	3:23	$4.86 \pm 2.12$	11.01	1.44

#### 3.3.2 经度分布

通过对不同经度范围的 DSL 昼夜垂直迁移特征值的统计(表 4)可知, 不同经度的散射层, 其向上迁移开始和结束的平均时间变化较小, 均不存在显著性差异。向上迁移的速率受经度变化影响明显, 随着经度的增大, 迁移速率变慢, 且不同经度的迁移速率之

间存在显著性差异( $p < 0.001$ )。散射层向下迁移的平均开始时间与结束时间变化小, 且不存在显著性差异( $p = 0.31, p = 0.85$ )。其向下迁移的速率变化情况与向上迁移相同, 不同经度的迁移速率逐渐减小且存在显著性差异( $p = 0.03$ )。

表 4 不同经度深海散射层昼夜垂直迁移特征值  
Table 4 Characteristics of DVM in different longitude regions of DSL

迁移方向	经度范围	样本数量	开始时间(T1)			结束时间(T2)			迁移速率/( $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ )		
			均值	最大值	最小值	均值	最大值	最小值	均值	最大值	最小值
向上迁移	$44^\circ \sim 52.5^\circ \text{E}$	13	16:39	18:11	15:18	18:25	19:52	17:44	$6.36 \pm 1.15$	8.58	4.62
	$52.5^\circ \sim 67.5^\circ \text{E}$	157	16:20	18:43	13:06	18:31	20:41	16:38	$5.31 \pm 1.58$	10.66	2.2
	$82.5^\circ \sim 97.5^\circ \text{E}$	26	16:09	17:04	14:51	18:31	19:47	16:29	$4.71 \pm 1.18$	7.67	2.46
向下迁移	$44^\circ \sim 52.5^\circ \text{E}$	12	4:41	5:35	3:09	6:39	7:46	4:43	$6.82 \pm 2.38$	12.26	3.86
	$52.5^\circ \sim 67.5^\circ \text{E}$	157	4:41	6:20	1:22	6:53	9:56	3:23	$5.62 \pm 2.08$	11.79	1.44
	$82.5^\circ \sim 97.5^\circ \text{E}$	27	4:24	5:49	2:24	6:49	9:12	4:19	$4.88 \pm 2.14$	10	1.64

## 4 讨论

### 4.1 DSL 垂直结构及季节性变化

DSL 在世界各大洋中均有分布, 其深度在  $20 \sim 1000 \text{ m}$  水深范围之间变化<sup>[27]</sup>。本研究结果表明, 西南印度洋海域存在两个主要的散射层, 分别位于  $200 \text{ m}$  以浅水层和  $400 \sim 700 \text{ m}$  水层。在垂直方向上, 散射

层的 NASC 值存在两个峰值, 分布于两个主要散射层中, 其所处水深分别为  $(58.66 \pm 24.63) \text{ m}$  和  $(589.02 \pm 66.33) \text{ m}$ 。显著性检验的结果表明, 在夏季和冬季, 第一峰值所处水深存在显著性差异, 而第二峰值的水深则不存在显著性差异。

DSL 的垂直分层现象和峰值水深及季节性差异受多种因素的影响<sup>[28]</sup>。Røstad 等<sup>[29]</sup>的研究表明, DSL

的分布与光照强度变化有关,在两个不同的光学环境中,DSL 的分布存在明显差异,且散射层内生物的分布深度与两种环境中的光舒适区分布一致。海水环境的变化对 DSL 的分布深度则有一定的影响,如太平洋海域浮游动物垂向分布加深的时间和深度与该海区观测的叶绿素浓度最大层的变化特征一致,分析认为秋冬混合层的加深带来深层营养盐,使浮游植物的垂向分布向下扩展,浮游动物的分布深度也随之加深<sup>[30]</sup>。在阿拉伯海中部水域,Wishner 等<sup>[31]</sup>认为该海域中层出现溶解氧含量低于 0.2 mL/L 的最低含氧带导致了其浮游动物生物量出现双峰分布的垂直分层现象。

DSL 中并非所有生物都具有迁移的特性,约有一半的中型浮游动物具有昼夜垂直迁移的特性,研究表明个体越小的生物越早开始发生迁移,而且为了躲避捕食者,会出现暂时停留在原栖息水层,而不向上或者向下迁移的行为发生<sup>[32]</sup>。此外,DSL 中很多大型的桡足类随着自身的生长发育,会发生季节性垂直迁移(Seasonal Vertical Migration, SVM)现象。例如北太平洋亚极地海区的一些大型哲水蚤会在海洋上层摄食和生长,待个体成熟后下沉到数百米的深海交配和产卵,并且不会再次上浮到海洋上层<sup>[33]</sup>;极地区的一些种类要经历数年的发育期才能够成熟,期间会多次经历季节性垂直迁移过程<sup>[34]</sup>。这些都会导致散射层的资源丰度在深度上出现明显的分层。当前,可以通过对浮游动物个体的行为进行定量地测定,从更微观的个体行为发生机制的层面上来探讨环境因子或者生物内在生理过程(如内在节律)对垂直迁移行为的激发和控制机制,进一步阐明 DSL 垂直分层的原因<sup>[35]</sup>。

#### 4.2 DSL 昼夜垂直迁移特征及影响因素

全球范围内 DSL 迁移的时间和速率显示出大规模的区域差异。平均而言,在亚热带环流、热带西部太平洋、亚北大西洋和南大洋海域,迁徙开始得更早,结束得更晚<sup>[4]</sup>。相反,在东热带太平洋和大西洋、亚北太平洋和北印度洋海域,DSL 迁移开始较晚,结束较早。迁徙速率往往在低纬度地区更快,且随着纬度的增加而下降,而与向上迁移的速率相比,向下迁移速率更快<sup>[4]</sup>。迁移速率的不对称现象在北半球很明显,在南半球并不明显,如在西热带太平洋和亚热带环流海域的迁移速度最快,在亚北太平洋、亚北北大西洋、阿拉伯海和东北热带太平洋海域最慢<sup>[4]</sup>。本研究结果发现,西南印度洋海域 DSL 昼夜垂直迁移的时间、水深和迁移速率具有明显的季节和纬度差异。从季节上来看,向上迁移的时间,冬季相

较于夏季开始的早,结束的早,并观察到冬季最早开始向上迁移时间为 13:06,这一时间显著早于其他采样区域;而向下迁移的时间,冬季较夏季则开始的晚,结束的晚。开始向上迁移的水深,冬季和夏季较为接近,而结束迁移的水深夏季要比冬季更深。而无论是向上迁移或向下迁移,冬季和夏季的迁移速率均较为接近。从不同纬度的分布特征来看,迁移开始和结束的时间差异较小,但发生迁移的水层和迁移速率差异较为明显。其中,随着纬度的增加,向上和向下迁移的速率均呈现出变小的趋势。而相较于纬度分布差异,经度范围导致的时区差异对西南印度洋海域 DSL 的昼夜垂直迁移特征的影响并不明显。

DSL 昼夜垂直迁移的时间、深度和速率可能直接受光照度、温度和氧气含量等环境变量的控制,其中光照强度被认为是激发 DSL 迁移的主要诱因,其与日出、日落时间密切相关<sup>[36]</sup>。Bianchi 和 Mislán<sup>[4]</sup>的研究表明,DSL 一般在日出前( $21 \pm 20$ )min 时,开始向下迁移;在日落后( $18 \pm 23$ )min 时,开始向上迁移;DSL 的迁移速率在 0.8~30 cm/s 之间变化,向下迁移的速率要小于向上迁移的速率。Cohen 和 Forward<sup>[36]</sup>认为当迁移的深度相同,在同一光照强度水平下,较清澈的水域会较早达到,而在较浑浊的水域会较晚达到。因此,水体较清澈的区域(如低营养亚热带海域),迁移开始的较早、迁移速率较快、迁移深度较深,而在水体较浑浊的区域(如上升流系统和沿岸海域),迁移开始的较晚、迁移速率较慢、迁移深度较浅<sup>[4]</sup>。其他环境变量如氧气等,对 DSL 的迁移模式可能存在更近一步的影响,如在北太平洋次极地海域观察到的 DSL 的迁移深度较浅,该海域同时存在严重缺氧的情况<sup>[4]</sup>。除光照强度与氧气外,某些物种迁移的时间则与自身的内源性节律有关<sup>[36]</sup>,迁移速率同时受 DSL 内物种的组成差异、发育阶段与迁移深度等的影响<sup>[37-39]</sup>。随季节变化的光照和温度条件以及由此驱动的海洋环境的协同变化可能是导致 DSL 昼夜垂直迁移呈现出显著季节特征的原因。

DSL 是高营养级生物的重要食物来源,其昼夜垂直迁移行为会对大型捕食者的分布产生一定的影响。以金枪鱼等大型中上层鱼类为例,研究表明大眼金枪鱼(*Thunnus obesus*)在深度分布上具有双峰模式,其在夜间通常栖息在混合层中,白天下潜到更深的水层进行觅食<sup>[40]</sup>。造成金枪鱼深潜行为(水深大于 1 000 m)的可能原因就是为捕食深水中的鱿鱼或者其他鱼类<sup>[41]</sup>。Lebourges-Dhaussy 等<sup>[23]</sup>的研究发现,每年的 10 月至翌年 2 月,赤道大西洋海域( $0^{\circ} \sim 5^{\circ}\text{N}$ ,

10°~20°W)是金枪鱼的重要渔场,该渔场的形成与同时期该海域串灯鱼(*Vinciguerria nimbaria*,该海域DSL的主要组成部分)的大量生长和繁殖显著相关。因此DSL对解释金枪鱼的昼夜垂直迁移行为和指示金枪鱼渔场分布等具有重要意义。然而,本研究作为从声学数据中提取大规模DVM行为模式的初步尝试,只提取到了单一频率下DSL的昼夜垂直迁移现

象,后续研究中可结合多频声学、光学识别和现场取样等方法,深入分析DSL昼夜垂直迁移的特征,进一步阐明生物与非生物环境变化对DSL昼夜垂直迁移行为的调控机制及其互相关系。

**致谢:**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:

- [1] Dawidowicz P, Pijanowska J, Ciechomski K. Vertical migration of Chaoborus larvae is induced by the presence of fish[J]. *Limnology & Oceanography*, 1990, 35(7): 1631–1637.
- [2] Roe H S J. Observations on the diurnal vertical migrations of an oceanic animal community[J]. *Marine Biology*, 1974, 28(2): 99–113.
- [3] Han Boping, Straškraba M. Modeling patterns of zooplankton diel vertical migration[J]. *Journal of Plankton Research*, 1998, 20(8): 1463–1487.
- [4] Bianchi D, Mislan K A S. Global patterns of diel vertical migration times and velocities from acoustic data[J]. *Limnology & Oceanography*, 2016, 61(1): 353–364.
- [5] 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.
- [6] Valle-Levinson A, Castro L, Cáceres M, et al. Twilight vertical migrations of zooplankton in a Chilean fjord[J]. *Progress in Oceanography*, 2014, 129: 114–124.
- [7] 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 & Oceanography*, 2017, 62(6): 2788–2798.
- [8] Duvall G E, Christensen R J. Stratification of sound scatterers in the ocean[J]. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 1946, 18(1S): 254.
- [9] Letessier T B, De Grave S, Boersch-Supan P H, et al. Seamount influences on mid-water shrimps (Decapoda) and gnathophausiids (Lophogastridea) of the South-West Indian Ridge[J]. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2017, 136: 85–97.
- [10] Pakhomov E A, Froneman P W. Composition and spatial variability of macroplankton and micronekton within the Antarctic Polar Frontal Zone of the Indian Ocean during austral autumn 1997[J]. *Polar Biology*, 2000, 23(6): 410–419.
- [11] Rogers A D, Alvheim O, Bemanaja E, et al. Pelagic communities of the South West Indian Ocean seamounts: R/V Dr Fridtjof Nansen Cruise 2009-410[J]. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2017, 136: 5–35.
- [12] Clark C W, Levy D A. Diel vertical migrations by juvenile sockeye salmon and the antipredation window[J]. *The American Naturalist*, 1988, 131(2): 271–290.
- [13] Koslow J A, Kloser R J, Williams A. Pelagic biomass and community structure over the mid-continental slope off southeastern Australia based upon acoustic and midwater trawl sampling[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 146(1/3): 21–35.
- [14] Bianchi D, Galbraith E D, Carozza D A, et al. Intensification of open-ocean oxygen depletion by vertically migrating animals[J]. *Nature Geoscience*, 2013, 6(7): 545–548.
- [15] Steinberg D K, Carlson C A, Bates N R, et al. Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea[J]. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2000, 47(1): 137–158.
- [16] 孙栋,王春生. 深远海浮游动物生态学研究进展[J]. *生态学报*, 2017, 37(10): 3219–3231.  
Sun Dong, Wang Chunsheng. A review of open ocean zooplankton ecology[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(10): 3219–3231.
- [17] 李琦,陈朝晖. 基于 ADCP 回声的黑潮-亲潮混合区浮游动物昼夜垂直迁移研究[J]. *海洋与湖沼*, 2022, 53(2): 305–319.  
Li Qi, Chen Zhaohui. Diel vertical migration of zooplankton in the Kuroshio-Oyashio mixed zone based on ADCP echo[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2022, 53(2): 305–319.
- [18] Han Boping, Straškraba M. Control mechanisms of diel vertical migration: theoretical assumptions[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2001, 210(3): 305–318.
- [19] Zaret T M, Suffern J S. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism[J]. *Limnology & Oceanography*, 1976, 21(6): 804–813.
- [20] McLaren I A. Effects of temperature on growth of zooplankton, and the adaptive value of vertical migration[J]. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1963, 20(3): 685–727.
- [21] 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.
- [22] 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.

- [23] Lebourges-Dhaussy A, Marchal É, Menkès C, et al. Vinciguerra nimbaria (micronekton), environment and tuna: their relationships in the eastern Tropical Atlantic[J]. *Oceanologica Acta*, 2000, 23(4): 515–528.
- [24] 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.
- [25] 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.
- [26] MacLennan 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.
- [27] Proud R, Handegard N O, Kloser R J, et al. From siphonophores to deep scattering layers: uncertainty ranges for the estimation of global mesopelagic fish biomass[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2019, 76(3): 718–733.
- [28] Aksnes D L, Røstad A, Kaartvedt S, et al. Light penetration structures the deep acoustic scattering layers in the global ocean[J]. *Science Advances*, 2017, 3(5): e1602468.
- [29] Røstad A, Kaartvedt S, Aksnes D L. Light comfort zones of mesopelagic acoustic scattering layers in two contrasting optical environments[J]. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2016, 113: 1–6.
- [30] Inoue R, Kitamura M, Fujiki T. Diel vertical migration of zooplankton at the S1 biogeochemical mooring revealed from acoustic backscattering strength[J]. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 2016, 121(2): 1031–1050.
- [31] Wishner K F, Gowing M M, Gelfman C. Mesozooplankton biomass in the upper 1 000 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.
- [32] Conover R J. Comparative life histories in the genera *Calanus* and *Neocalanus* in high latitudes of the northern hemisphere[J]. *Hydrobiologia*, 1988, 167(1): 127–142.
- [33] Miller C B, Clemons M J. Revised life history analysis for large grazing copepods in the subarctic Pacific Ocean[J]. *Progress in Oceanography*, 1988, 20(4): 293–313.
- [34] Dawson J K. Vertical distribution of *Calanus hyperboreus* in the central Arctic Ocean[J]. *Limnology & Oceanography*, 1978, 23(5): 950–957.
- [35] 刘顺会, 孙松, 韩博平. 浮游动物昼夜垂直迁移机理的主要假说及其研究进展 [J]. *生态科学*, 2008, 27(6): 515–521.  
Liu Shunhui, Sun Song, Han Boping. Hypotheses and theories of mechanisms underlying the diel vertical migration of zooplankton: a review[J]. *Ecological Science*, 2008, 27(6): 515–521.
- [36] Cohen J H, Forward R B Jr. Zooplankton Diel Vertical Migration—A Review of Proximate Control[M]. Boca Raton: CRC Press, 2009, 47: 77–109.
- [37] Tarling G A, Matthews J B L, David P, et al. The swarm dynamics of northern krill (*Meganyctiphanes norvegica*) and pteropods (*Calvinia inflexa*) during vertical migration in the Ligurian Sea observed by an acoustic Doppler current profiler[J]. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2001, 48(7): 1671–1686.
- [38] Staby A, Aksnes D L. Follow the light—diurnal and seasonal variations in vertical distribution of the mesopelagic fish *Maurolicus muelleri*[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2011, 422: 265–273.
- [39] Plueddemann A J, Pinkel R. Characterization of the patterns of diel migration using a Doppler sonar[J]. *Deep-Sea Research Part A: Oceanographic Research Papers*, 1989, 36(4): 509–530.
- [40] Dagorn L, Bach P, Josse E. Movement patterns of large bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the open ocean, determined using ultrasonic telemetry[J]. *Marine Biology*, 2000, 136(2): 361–371.
- [41] Reid S B, Hirota J, Young R E, et al. Mesopelagic-boundary community in Hawaii: micronekton at the interface between neritic and oceanic ecosystems[J]. *Marine Biology*, 1991, 109(3): 427–440.

## Study on the diel vertical migration characteristics of the deep scattering layer in the southwestern Indian Ocean

Wan Shujie<sup>1</sup>, Chen Xinjun<sup>1,2,3,4</sup>

(1. College of Marine Sciences, 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 Ocean Fisheries Exploitation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China)

**Abstract:** Based on the data from 56 acoustic survey sections in the southwestern Indian Ocean from 2011 to 2020, a total of 201 diel vertical migration were observed. The characteristics of diel vertical migration of the deep scattering layer and its spatiotemporal differences were analyzed. The research results show that the deep scattering layer in the southwestern India Ocean exhibits a stratification phenomenon, with the first scattering layer located in the shallow water layer below 200 m. The average depth of its nautical area scattering coefficient (NASC) peak is  $(58.66 \pm 24.63)$  m, and there is a significant difference between summer and winter ( $p < 0.001$ ); the second scattering layer is located in the water layer between 400 m and 700 m, with an average depth of  $(589.02 \pm 66.33)$  m for its NASC peak. There is no significant difference between summer and winter ( $p = 0.51$ ). The average time for the scattering layer to migrate upwards is 16:20, the average time for the end of migration is 18:31, and the average migration rate is  $(5.28 \pm 1.53)$  cm/s; the average time for the scattering layer to start migrating downwards is 4:38, and the average time for the end of migration is 6:52. The average migration rate is  $(5.56 \pm 2.13)$  cm/s. As latitude increases, the start time of downward migration become later and the migration rate slows down; as the longitude increases, the migration rate of the scattering layer also slows down, and there is a significant difference between different longitude sea areas ( $p < 0.001$ ). Analysis suggests that studying the seasonal changes in the physical and chemical environment of the sea area, as well as the different life cycle stages of organisms in the scattering layer, are the main reasons for the spatiotemporal differences in the vertical structure and diurnal vertical migration characteristics of the scattering layer. They are of great significance in explaining the diurnal vertical migration behavior of tuna and indicating the distribution of tuna fishing grounds.

**Key words:** deep scattering layer; diel vertical migration; spatiotemporal differences; southwestern Indian Ocean