

DOI: 10.12264/JFSC2021-0342

烟威近岸海域鲈产卵场时空分布及其与环境因子的关系

张雨轩^{1,2}, 卞晓东^{2,3}, 单秀娟^{2,3}, 王惠宾²

1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;
2. 农业农村部海洋渔业可持续发展重点实验室, 山东省渔业资源与生态环境重点实验室, 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 山东 青岛 266071;
3. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室, 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266235

摘要: 利用2020年4–9月在该海域开展逐月调查获取的鲈(*Scomber japonicus*)卵、0龄幼鱼及环境数据, 建立基于Tweedie类分布的广义加性模型(Tweedie-GAM, generalized additive models), 分析鲈卵丰度与主要环境因子的关系, 并采用克里金插值绘制的鲈卵与主要生境因子时空分布图, 阐释该海域鲈产卵适宜生境; 同时分析了该海域0龄幼鱼分布及其生物学特性, 获取了该海域鲈早期生活史参数。结果显示, 烟威近岸产卵期为4–7月, 主要产卵期为5月下旬–6月下旬; 主要产卵场分布在121°30′~122°15′ E、37°30′~38°00′ N的烟台牟平–威海刘公岛北部海域; 产卵场海表水温、鳀(*Engraulis japonicus*)卵丰度、海水流速和海表层盐度对鲈卵丰度有显著影响, 其偏差解释率分别为54.6%、17.8%、4.0%和1.7%; 烟威近岸鲈更适宜在海表水温16.3~21.8℃、海表盐度32.1~32.9、低海水流速和高鳀卵丰度的海水中产卵。当前烟威近岸海域仍然是我国黄、东海鲈种群重要的产卵场之一, 其时空分布与环境因子密切相关。

关键词: 鲈; 卵; 0龄幼鱼; 产卵场; Tweedie-GAM模型; 环境因子; 烟威近岸

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2022)04-0618-15

鲈(*Scomber japonicus* Houttuyn, 1782)隶属鲭科(Scombridae), 鲈属, 分布于中国、日本、菲律宾, 以及朝鲜半岛、俄罗斯远东海区和太平洋一带, 为暖水性中上层鱼类, 在我国的黄海和东海有集中分布, 是重要的经济鱼种^[1-3]。海洋环境对其资源量状况^[4-5]、产卵场分布^[6-7]以及早期补充幼鱼的存活、生长与发育^[8]有显著影响。近年来, 因长期处于捕捞过度状态, 我国东、黄海鲈资源量逐年减少, 渔获群体出现了小型化和低龄化的问题^[9-11]。渔业种群资源量的变动主要是由其补充量来决定, 海洋鱼类通过繁殖、发育、生长使种群因自然死亡和捕捞死亡而导致的减损得到补

偿^[12]。产卵场作为海洋鱼类早期生活史阶段关键栖息地, 其范围、生境适宜性直接决定早期补充成功率。因此, 深入研究鲈产卵场分布及变动规律, 对保护鲈补充群体、提高鲈资源量有重要意义。

山东半岛北部烟威近岸海域是黄渤海传统渔场, 该海域岛屿众多, 其间分布着大范围的海水水产动物产卵场, 是毗邻海域海洋水产动物资源补充的重要海域。20世纪40~50年代, 烟威外海是一个相当集中而又比较稳定的鲈产卵场, 渔汛期间的性成熟鲈鱼数量远多于海洋岛附近及山东半岛南部海域^[13]。1953年开展的新中国首次海洋渔场综合调查“烟、威海区鲈鱼渔场调查”, 揭

收稿日期: 2021-07-20; 修订日期: 2021-09-01.

基金项目: 国家自然科学基金项目(41506168); 山东省支持青岛海洋科学与技术试点国家实验室重大科技专项(2018SDKJ0501-1); 农业农村部财政项目“黄渤海产卵场调查”(125C0505); 山东省泰山学者基金项目(tsgn202103135); 黄渤海渔业资源与生态创新团队项目(2020TD01).

作者简介: 张雨轩(1997-), 男, 硕士研究生, 研究方向为渔业资源评估. E-mail: zyx17853532606@163.com

通信作者: 卞晓东, 副研究员, 研究方向为鱼类早期生活史. E-mail: bianxd@ysfri.ac.cn

示了烟威近岸海域鲈产卵场属性同地理位置和地形的关系, 黄海暖流同鲈鱼群洄游和行动的关系, 水温、饵料生物同鲈鱼群分布的关系, 渔期同鲈性腺发育的关系等^[14]。20世纪50年代中期后, 烟威近岸海域鲈资源出现衰减, 60年代末鲈鱼资源量开始回升, 在1977年再度成为黄渤海鲈鱼主要产卵场^[15]。万瑞景等^[16]研究指出, 烟威近岸海域在冬季是渤南海岸流与黄海暖流的交汇海区, 且水深梯度大, 容易形成上升流或下降流, 入春后此海域水温回升, 逐渐形成多种鱼类的产卵场; 但由于此海域的潮流强、流速大, 因此鱼卵和仔稚鱼的数量分布不易集中, 难以形成密集分布区, 产卵场不稳定, 是渤海产卵群体进入渤海和当年生幼鱼洄游出渤海的过路渔场; 烟威渔场东部和西部常于每年5月至7月出现鱼卵和仔稚鱼的密集区。

近年来, 局限于烟威渔场是过路渔场^[16]的认知, 对该海域鲈产卵场相关研究较少。1997–2001年中国水产科学研究院黄海水产研究所组织实施的“海洋生物资源补充调查及资源评价”项目“黄海近岸生物资源调查与研究”课题, 对黄渤海近岸水域的生态环境与生物群落结构开展过全面研究, 并阐明了烟威近岸海域周年季度月(2月、5月、8月、10月)鱼类早期补充状况, 但调查未涵盖全部产卵月份。2014–2018年中国水产科学研究院黄海水产研究所组织实施的农业农村部财政项目“黄渤海近岸水域产卵场调查与评估I期”, 开展了山东半岛北部烟威近岸海域主要产卵季节(4–7月)鱼类早期补充现状调查工作, 但因站位设置原因, 也不能很好地阐明当前烟威近岸海域鲈产卵场分布现状。鲈在不同生活史阶段的生境需求驱动其在西北太平洋海域内进行大尺度洄游。朱德山等^[17]指出, 东海中南部越冬场鲈于3月底–4月初开始向北迁徙, 洄游至烟台–威海附近海域产卵。深入开展烟威近岸海域鲈产卵场分布现状, 查明鲈产卵场分布与环境因子的关系, 对于我国黄、东海鲈产卵场养护、修复和种群资源可持续利用具有重要的作用。因此, 本研究基于2020年4–9月烟威近岸产卵场逐月调查获取的鲈鱼卵丰度和产卵场环境因子数据, 运用基于

Tweedie分布族的广义加性模型(generalized additive model, GAM)对影响鲈产卵选择的环境因子进行分析, 以期对烟威近岸海域鲈产卵场识别、保护和科学评价提供基础。

1 材料与方法

1.1 数据来源

2020年4至9月中国水产科学研究院黄海水产研究所于烟威近岸海域(36°54′~38°00′ N、120°45′~123°00′ E)开展了6航次产卵场逐月调查, 每航次设置36个站位(图1)。调查船为中渔科101/102号, 具体调查时间段分别为4月底、5月底至6月初、6月底、7月中旬、8月下旬和9月中下旬。调查内容包含鱼卵仔稚幼鱼、浮游动植物、水温、盐度、叶绿素、主要产卵季节水体五项营养盐等。于2020年5至8月逐月分别选取调查站位中的17、18、18、17个站次进行单船底拖网调查, 以调查产卵亲体和当年生幼鱼。采样网具的网口网目200 mm×400目, 网口周长46.6 m, 网具总长51.7 m, 囊网网目20 mm, 每站底拖网时间1 h, 拖速3 kn。

海上调查流程严格遵守《海洋调查规范—海洋生物调查》(GB/T 12763.6-2007)^[18]。鱼卵由标准大型浮游生物网(网口内径0.8 m, 网长270 cm, 网目孔径0.505 mm)于海水表层水平拖网取样, 拖网时间10 min, 拖速2 kn, 网口系流量计以标定滤水量。浮游动物和浮游植物分别使用浅水II型网(网口内径0.316 m, 网目孔径0.160 mm)和浅水III型网(网口内径0.370 m, 网目孔径0.077 mm)由海水底层垂直向上采集。水温和盐度由美国Seabird 19 plus或德国Sea & Sun Technology CTD60M温盐深仪采集。表层叶绿素a样本采集通过采水器采集500 mL表层海水, 过滤至玻璃纤维滤膜(孔径0.7 μm)上, 样品–20 °C冰箱冷冻保存。

鱼卵仔稚鱼、浮游动植物样品分析也严格按照《海洋调查规范—海洋生物调查》(GB/T 12763.6-2007)^[18]。鱼卵仔稚鱼分析方法如下, 实验室内从大型浮游生物网采集样品中挑出鱼卵和仔稚鱼。样品全样本分析, 体视显微镜下经形态学鉴定并反复核实, 确认至每一物种单元, 并按

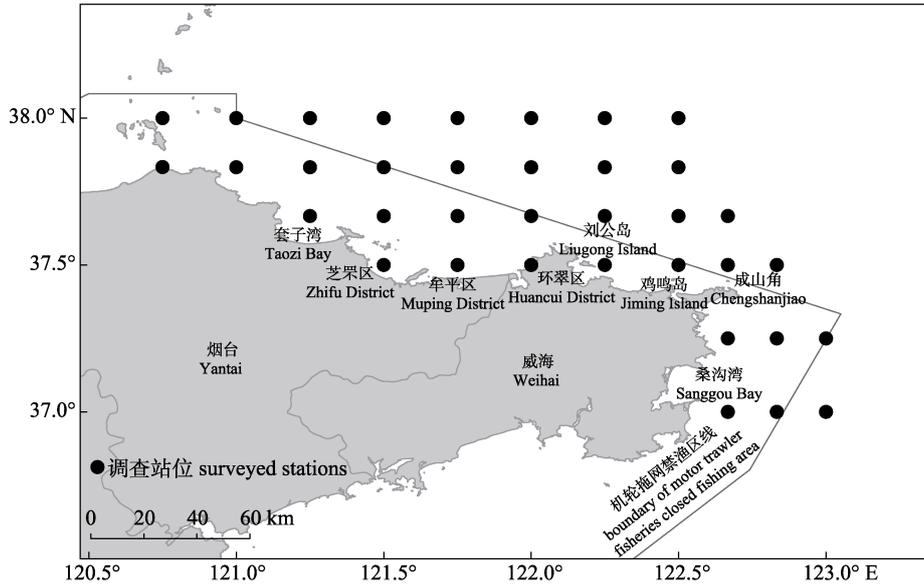


图 1 2020 年烟威近岸海域产卵场调查站位

Fig. 1 Stations of spawning grounds survey in the Yantai-Weihai offshore waters in 2020

种类及其发育阶段分别记录个体数。发育阶段包括卵(分裂期、原肠期、胚胎期、孵化期、死卵)和仔稚幼鱼(前期仔鱼、后期仔鱼、稚鱼和幼鱼)。选取各航次鲈卵和鳀卵(*Engraulis japonicus*)丰度数据作进一步分析。浮游动植物样品采用传统形态学分类方法进行分析,选取其中的浮游动物总数、浮游植物总数、细长脚蚧(*Themisto compressa*)总数、强壮箭虫(*Aidanosagitta crassa*)总数等进一步分析。

叶绿素 a 浓度测定方法如下,首先,通过分光光度计测定叶绿素标准样品在不同波长的吸光值,采用公式算出叶绿素标准样品浓度;将叶绿素标准品进行序列稀释,用 Turner Designs Trilogy 荧光仪在“非酸化”模块下测定相应荧光值绘制标准曲线,将待测滤膜使用 90%丙酮溶液于 -20 °C 冷冻萃取 12 h,放入荧光仪测定叶绿素 a 浓度。海水表(SST)底(SBT)层温度、海水表(SSS)底(SBS)层盐度数据取自调查用温盐深仪。其中表层海水温度为 0~0.5 m 水层海水温度的平均值,表层海水盐度为 0~0.5 m 水层海水盐度的平均值;底层海水温度值为底层至上 0.5 m 水层海水温度的平均值,底层海水盐度值为底层至上 0.5 m 水层海水盐度的平均值。水深为各调查航次各站位实测水深。

1.2 鲈卵丰度和产卵重心

在每航次及每个站位拖网 1 次以采集鱼卵,且拖网规格、拖网速度和拖曳时间相同。但由于海流影响,滤水量的差异会造成鱼卵丰度的误差。因此根据网口流量计计算滤水距离,并将鲈卵数量标准化为鱼卵丰度。计算过程如下:

$$d = R \times q \quad (1)$$

$$D = \frac{N}{d \times \pi r^2} \quad (2)$$

式中, d 为每站拖网的滤水距离, m; R 为拖网的流量计转数差值, round; q 为网口流量计的距离转数比, m/round; D 为鱼卵丰度, ind/m³; r 为大型浮游生物水平拖网的网口半径, m。

使用 Garrison 的分布重心法^[19]确定各月份鲈产卵重心,其计算公式如下:

$$X = \frac{\sum_{i=1}^n (X_i \times D_i)}{\sum_{i=1}^n D_i} \quad (3)$$

$$Y = \frac{\sum_{i=1}^n (Y_i \times D_i)}{\sum_{i=1}^n D_i} \quad (4)$$

式中, X 为产卵重心的经度, Y 为产卵重心的纬度, X_i 为 i 站位的经度, Y_i 为 i 站位的纬度, D_i 为 i 站位的鱼卵丰度。

1.3 环境因子选择和 Tweedie-GAM 建模

选取 2020 年鲈主要产卵育幼季节 5–8 月鲈卵丰度和环境数据进行 Tweedie-GAM 建模。本研究以鲈卵丰度(D_m)为响应变量, 以基于 2020 年 5–8 月烟威近岸产卵场调查数据整理得到的 12 个环境因子为解释变量, 对影响鲈产卵选择的环境因子及其影响机制进行分析。解释变量包括海表水温(SST)、海水底层温度(SBT)、海表盐度(SSS)、海水底层盐度(SBS)、海水表层叶绿素 a 浓度(SCHLA)、水深(DEP)、海水流速(OC)等 7 个非生物环境因子和鳀卵丰度(D_a)、浮游动物总数(ZP)、浮游植物总数(PP)、细长脚蚧总数(TC)、强壮箭虫总数(SC)等 5 个生物环境因子。由于每航次每站迎流拖网, 且拖网次数、拖速和持续时间相同, 流量计转数差与海水流速线性正相关, 因此用流量计转数差作为海流速度的指标。鳀卵丰度作为可表征鳀产卵群体的分布及产卵选择的因子, 同浮游动物总数量、箭虫数量、细长脚蚧数量等作为可能从饵料层面影响鲈产卵群体分布的因子^[13]加入模型拟合。

对整理得到 12 个环境因子, 采用方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF)剔除具共线性的变量, 以避免模型拟合中的共线性问题^[20]。一般认为, $\sqrt{vif} > 2$ 时, 变量间存在多重共线性问题^[21]。

Tweedie 分布是指数分布族中的一类特殊的概率分布, 其概率密度函数^[22]为:

$$f(y; \theta, \phi, p) = \alpha(y; \phi, p) \exp\left\{-\frac{1}{2\sigma^2} d(y; \theta, p)\right\} \quad (5)$$

式中, θ 为规范参数, ϕ 为分散参数, p 为能效参数, $d(y; \theta, p)$ 为单位偏差。当 $p = 0, 1, 2, 3$ 时, 分别对应正态分布、泊松分布、伽马分布和逆高斯分布。当 $1 < p < 2$ 时为复合泊松分布, 复合泊松分布在处理零渔获量数据时有明显优势^[23]。因此, 构建 Tweedie-GAM 模型需确定响应变量服从 $1 < p < 2$ 的复合泊松分布。若鲈卵丰度 D_m 的能效参数 p 在 $1 < p < 2$ 范围内使其对数似然函数收敛到最大值, 则说明可对 D_m 建立基于复合泊松分布的 Tweedie-GAM 模型, 且以最大对数似然对应的能效参数 p 作为最适 p 值^[21]。

GAM 模型的一般表示形式^[24]为:

$$g(Y) = \alpha + \sum_{i=1}^n f_i(x_i) + \varepsilon \quad (6)$$

式中, Y 为响应变量, $g(Y)$ 为联系函数, x_i 为第 i 个解释变量, $f_i(x_i)$ 为平滑函数, α 为截距, ε 为残差。

假设 D_m 符合复合泊松分布, 则建立 Tweedie-GAM 模型如下:

$$\begin{cases} D_m \sim Tw_p(\theta, \phi) \\ \mu = E(D_m) \\ \ln(\mu) = \alpha + \sum_{i=1}^n f_i(x_i) + \varepsilon \end{cases} \quad (7)$$

式中, D_m 为鲈卵丰度, ind/m³; θ 为规范参数, ϕ 为分散参数, p 为能效参数, 其中 p 应服从 $1 < p < 2$; μ 为鲈卵丰度 D_m 的期望值, 即 $E(D_m)$; $\ln(\mu)$ 表示采用自然对数的联系函数, α 为截距, ε 为残差, x_i 为解释变量; $f_i(x_i)$ 为平滑函数, 本研究采用自然样条平滑, 表示为 $s_i(x_i)$ 。

1.4 Tweedie-GAM 模型结果分析

广义加性模型(generalized additive models, GAM)提供了一种更灵活的方法对非线性效应进行识别, 对影响因子的变化更加敏感, 并可适应各种分布族的数据分析^[25-26]。近年来, GAM 模型被广泛运用到鲈资源与生境间关系的研究中。郑波等^[27]基于 1998–2004 年我国东黄海鲈围网生产统计和各环境因子数据, 利用 GLM 和 GAM 模型进行分析, 指出鲈在北部海域和南部海域的适宜海水表温和海水表盐存在明显的地理差异; 武胜男等^[28]基于 1980–1999 年太平洋鲈群的丰度数据, 利用 GLM 和 GAM 模型对补充群体与环境因子间的关系进行分析, 指出鲈补充群体适宜海表温度为 20.2~20.6 °C, 适宜海表盐度为 34.72~34.74 和 34.78~34.83, 适宜海表高度为 62~65 cm。因此, GAM 模型可以灵活分析环境因子对鱼类分布的影响, 准确识别非线性影响效应, 在烟威近岸鲈产卵场研究中有较大优势。

本研究以鲈卵丰度 D_m 为响应变量, 剔除造成多重共线性的解释变量后, 通过赤池信息准则(akaike information criterion, AIC)和可解释偏差(deviance explained, DE)确定单变量基础模型及

逐步回归添加的变量是否保留, AIC 更低且 DE 更高的模型为更优模型^[29]。

1.5 产卵场适宜生境分析

利用 Tweedie-GAM 对影响鲈卵丰度的显著环境因子进行识别, 使用普通克里金法^[30-31]对各调查月份的鲈卵丰度与显著影响因子进行空间插值, 总结产卵场分布及时空变动与环境因子的关系, 结合 Tweedie-GAM 偏差解释率阐释烟威近岸海域鲈产卵场的适宜生境。

1.6 数据分析及可视化工具

通过 ArcGIS 10.2 进行克里金空间插值、采样站位、鱼卵丰度及单位捕捞努力量渔获量(catch per unit effort, CPUE)空间分布出图, 使用 Excel 2016 进行鲈 0 龄幼鱼的体长-体重曲线拟合及出图, 使用 R 4.0.2 中 car 程序包 vif 函数检验环境因子的多重共线性, 利用 tweedie 程序包的 tweedie.profile 函数^[24]确定 D_m 的能效参数 p , 通过 mgcv 程序包构建 Tweedie-GAM 模型, 采用约束最大似

然估计(restricted maximum likelihood, REML)^[32]的方法确定模型的平滑参数。

2 结果与分析

2.1 烟威近岸海域鲈卵分布

2020 年 4 至 9 月, 于烟威近岸海域进行的 6 个航次调查中, 共采集鲈卵 82031 粒, 其中 4 月航次采集 19 粒, 5 月航次采集 80373 粒, 6 月航次采集 1629 粒, 7 月航次采集 10 粒, 8、9 月航次未采集到鲈卵。2020 年 4 月底, 鲈卵出现频率为 16.67%, 平均丰度为 1.44×10^{-3} ind/m³, 最大丰度为 2.47×10^{-2} ind/m³(图 2a); 5 月底至 6 月初, 鲈卵出现频率为 61.11%, 平均丰度为 9.03 ind/m³, 最大丰度为 256.55 ind/m³, 有 15 站鲈卵丰度在 0.15 ind/m³ 以上(图 2b); 6 月底鲈卵出现频率为 30.56%, 4 个站位鲈卵丰度在 0.15 ind/m³ 以上, 平均丰度为 0.18 ind/m³, 最大丰度为 4.75 ind/m³(图 2c); 7 月中旬, 鲈卵出现频率为 5.56%, 平均丰度

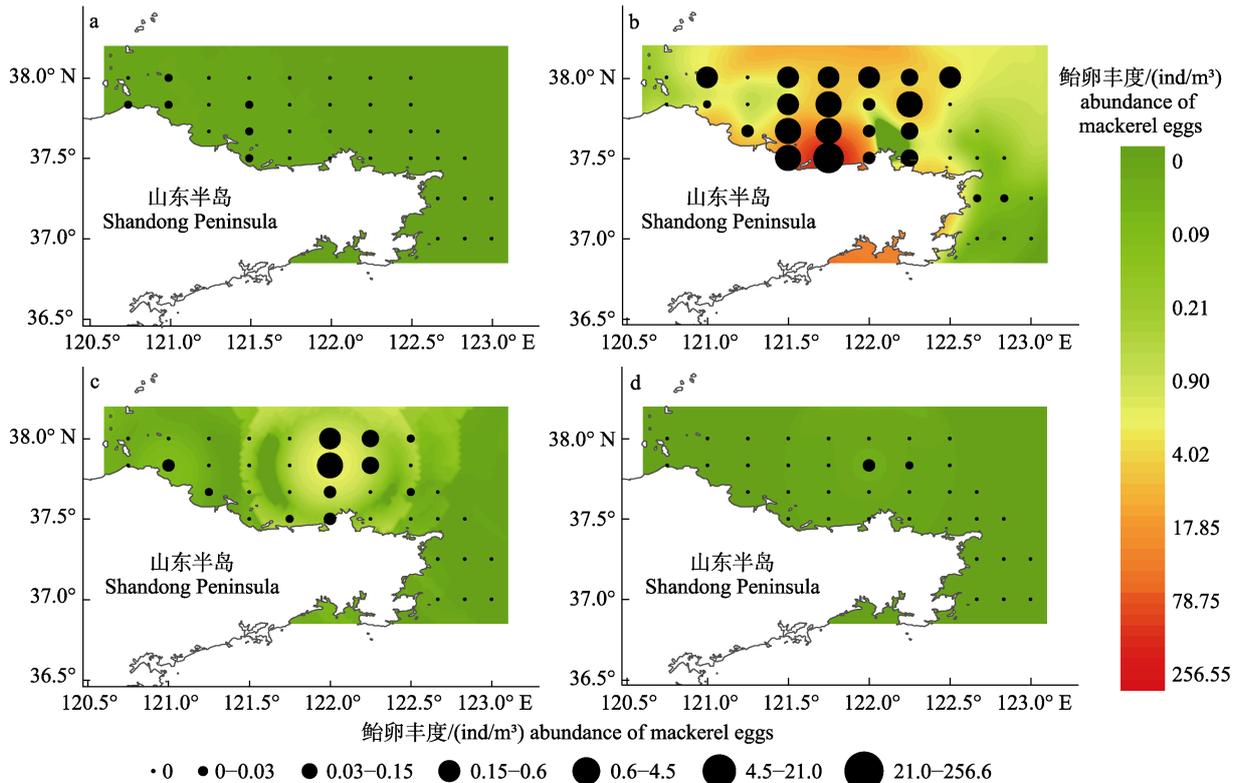


图 2 4-7 月烟威近岸海域鲈卵丰度分布
a. 4 月; b. 5 月; c. 6 月; d. 7 月.

Fig. 2 Distribution of chub mackerel eggs in the Yantai-Weihai offshore waters from April to July, 2020
a. April; b. May; c. June; d. July.

为 $1.84 \times 10^{-3} \text{ ind/m}^3$, 最大丰度为 0.07 ind/m^3 (图 2d); 8 月下旬、9 月中下旬的鲈卵密度为 0。4 月底, 调查海域发现少量鲈卵, 仅分布于 $121^\circ 30' \text{ E}$ 以西的烟台近岸禁渔区内(图 2a); 5 月底至 6 月初, 位于调查区域中部 $121^\circ 30' \sim 122^\circ 15' \text{ E}$ 海域 16 站的鲈卵出现频率达 100%, 其中以 $121^\circ 30' \sim 121^\circ 45' \text{ E}$ 的烟台芝罘-牟平北部海域平均丰度最高, 最大丰度出现于 $37^\circ 30' \text{ N}$, $121^\circ 45' \text{ E}$ 的牟平沿岸站位(图 2b); 6 月底, 主要产卵区域分布在 $122^\circ 00' \sim 122^\circ 15' \text{ E}$ 的威海环翠区北部海域, 其中以 $37^\circ 50' \text{ N}$ 以北海域的平均丰度最高, 最大丰度出现于 $37^\circ 50' \text{ N}$ 、 $122^\circ 00' \text{ E}$ 的调查海域较北部站位(图 2c); 7 月中旬仅有两站出现鲈卵, 分布在烟威交界-威海刘公岛北部离岸海域(图 2d)。

烟威近岸海域的鲈产卵重心存在明显的月度变动(图 3)。4 月底, 鲈产卵的重心位于烟台芝罘岛西北部沿海($121^\circ 18' \text{ E}$ 、 $37^\circ 45' \text{ N}$); 5 月底至 6 月初, 产卵重心向东南移至烟台牟平北部近岸海域($121^\circ 45' \text{ E}$ 、 $37^\circ 33' \text{ N}$); 6 月底, 产卵重心向东北移至威海环翠区北部外海($122^\circ 01' \text{ E}$ 、 $37^\circ 51' \text{ N}$); 7 月中旬, 产卵重心向西南稍有移动, 与 6 月底基本重合($122^\circ 00' \text{ E}$ 、 $37^\circ 50' \text{ N}$)。

2.2 基于复合泊松分布的 GAM 模型

使用 tweedie.profile 函数在 $p \in (1, 2)$ 条件下改变鲈卵丰度(D_m)概率密度函数的能效参数 p 时, 其对数似然函数值如图 4 所示。结果显示, 在能效参数 $p=1.7531$ 时得到最大对数似然函数值, 说明 D_m 的数据分布类型为复合泊松分布, 可取 $p=1.7531$ 建立 Tweedie-GAM 模型。

对 2020 年 5-8 月产卵场调查数据中的 12 个环境因子进行多重共线性检验, 结果显示 SBT 与

SBS 的 $\sqrt{\text{vif}} > 2$, 且 SSS 的 $\sqrt{\text{vif}}$ 偏高(1.79), 考虑到鲈为中上层鱼类^[1-3], 为避免共曲线性问题, 将 SBT 与 SBS 剔除。变量筛选后, 10 个环境因子的 $\sqrt{\text{vif}} < 2$, 不存在明显的多重共线性问题(表 1)。

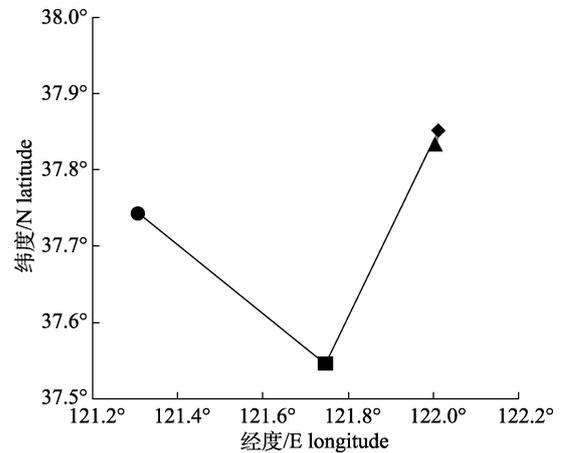


图 3 4-7 月烟威近岸海域鲈产卵重心分布
●: 4 月; ■: 5 月; ◆: 6 月; ▲: 7 月。
Fig. 3 Distribution of the center of gravity of chub mackerel spawning in the Yantai-Weihai offshore waters from April to July
●: April; ■: May; ◆: June; ▲: July.

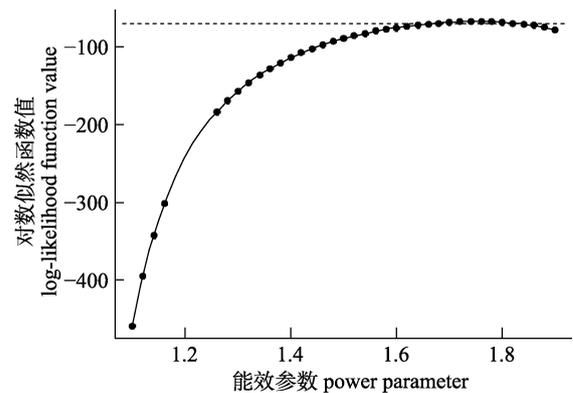


图 4 改变能效参数 p 时的对数似然函数值
Fig. 4 Log-likelihood function values with changing power parameters

表 1 环境因子多重共线性检验结果

Tab. 1 Results of multicollinearity tests for environmental factors

解释变量 explanatory variable	SST	D_a	OC	SSS	DEP	SCHLA	ZP	PP	TC	SC
$\sqrt{\text{vif}}$	1.39	1.04	1.05	1.29	1.07	1.19	1.06	1.35	1.01	1.29

以 D_m 为响应变量, 采用逐步回归构建 Tweedie-GAM 模型, 根据 AIC 和 DE 得到 $\ln(D_m+1)=\alpha+s_1(D_a)+s_2(\text{SST})+s_3(\text{SSS})+s_4(\text{OC})+\varepsilon$ 为最优模型, 累积偏差解释率为 78.1%, SST、 D_a 、OC 和 SSS 皆

是 D_m 的显著影响因子(表 2)。SST、 D_a 和 OC 皆在 0.001 水平下显著, SSS 在 0.05 水平下显著; 偏差解释率最大的因子为 SST(54.6%), D_a 丰度次之(17.8%), 二者对模型的累积偏差解释率高达 72.4%,

OC 与 SSS 的偏差解释率较小, 分别为 4.0%和 1.7%, 二者累积偏差解释率为 5.7%。

GAM 模型显示, D_m 随 SST 升高呈现先上升后波动下降的趋势: 在 14.4~17.0 °C, D_m 随 SST 的升高而升高, 且在 17.0 °C 时出现峰值; 在 17.0~20.6 °C 范围内, D_m 随 SST 的升高而缓慢下降, 但于 20.6~21.8 °C 随表温升高有缓慢回升; 在 SST 大于 21.8 °C 时, D_m 随 SST 升高开始出现明显下降 (图 5a)。 D_m 随 D_a 的增加呈现先增加后减少的趋

势: D_a 在 0~198 ind/m³ 时, D_m 随 D_a 的增加而增加, 尤其在数据点密集的 D_a 为 0~56 ind/m³, 二者正相关效应十分明显; D_a 在 198~272 ind/m³ 时, D_m 随 D_a 的增加而减少, 但是该范围内只有两个数据点, 曲线拟合受极端值影响较大 (图 5b)。 D_m 与 OC 呈线性负相关 (图 5c), 与 SSS 呈线性正相关 (图 5d)。

由于 OC 与 SSS 偏差解释率偏低, 不是影响 D_m 的主要环境因子, 且二者曲线拟合效果不明显, 因

表 2 最优 Tweedie-GAM 模型拟合结果及各因子重要性
Tab. 2 Result of the optimal Tweedie-GAM model fitting and analysis of important factors

已添加变量 added variables	AIC 值 AIC value	累积偏差解释率/% cumulative deviance explained	偏差解释率/% deviance explained	P
—	215.20	0	0	—
SST	171.25	54.6	54.6	6.85×10 ⁻⁶
D_a	146.50	72.4	17.8	4.37×10 ⁻⁶
OC	139.43	76.4	4.0	3.59×10 ⁻⁵
SSS	137.49	78.1	1.7	2.65×10 ⁻²

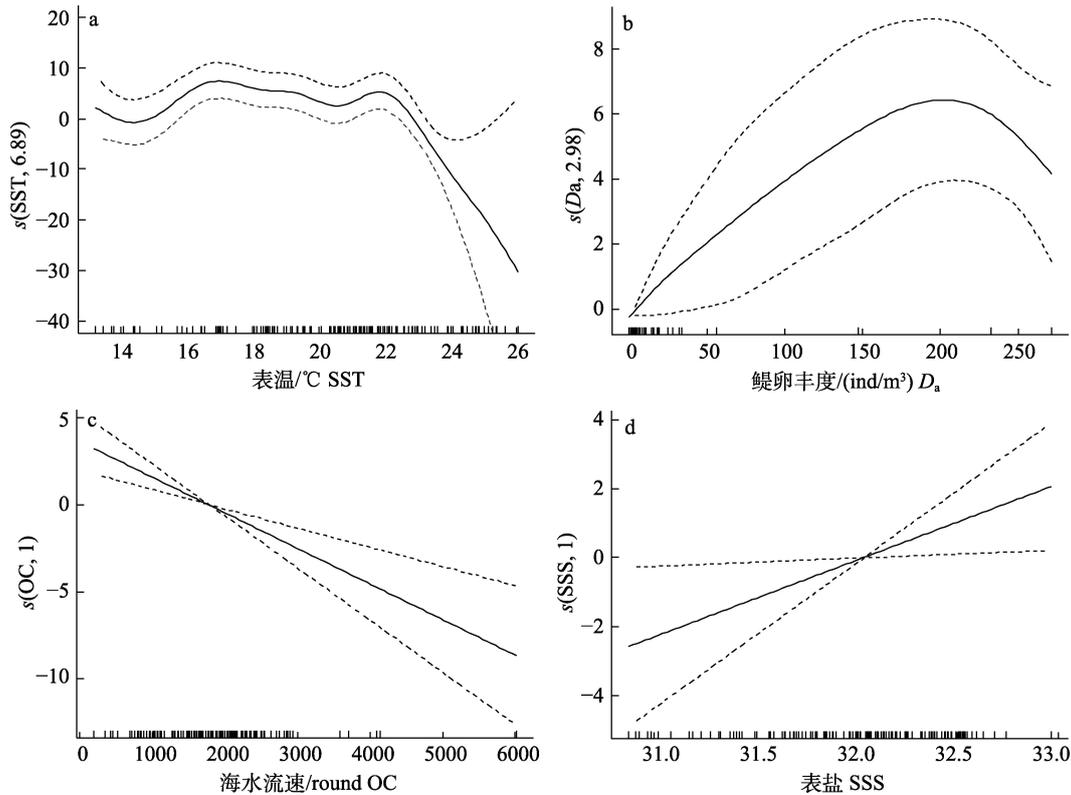


图 5 环境因子对鲈卵丰度的影响效应

实线表示预测值虚线表示 95%置信区间, X 轴上竖线表示解释变量数据集内的数据元素

a. 表温 SST; b. 鳀卵丰度 D_a ; c. 海水流速 OC; d. 表盐 SSS.

Fig. 5 Effects of environmental factors on abundance of chub mackerel eggs

Solid curves indicate the predicted values; dotted curves indicase the 95% confidence interval, and the vertical bars on the X axes indicate the data elements in data sets of the explanatory variables.

a. sea surface temperature, SST; b. abundance of anchovy eggs, D_a ; c. ocean current velocity, OC; d. sea surface salinity, SSS.

此选取偏差解释率较大的 SST 与 D_a 进行空间插值。

2.3 鲈产卵场分布与海水表层温度的关系

由 2020 年 4-7 月鲈卵丰度及海水表层温度 (SST) 分布情况(图 6)可以看出, 4-7 月烟威近岸海域 SST 持续上升。4 月底, 烟威近岸海域 SST 范围为 8.2~11.9 °C, 高温区分布在庙岛群岛-烟威交界的北部海域, 鲈亲鱼开始产卵, 鲈卵分布在 SST 为 9.7~11.9 °C 的海域(图 6a); 5 月底-6 月初, 鲈到达产卵高峰期, 烟威近岸海域 SST 范围为 13.4~18.5 °C, 高温区东移至烟台北部海域, 庙岛近岸海域 SST 相对较低, 产卵场分布在 SST 为 12.6~

18.5 °C 的海域, 主要分布在 SST 为 16.3~18.5 °C 的海域, 最大丰度出现于 SST 为 17.1~17.8 °C 的海域(图 6b); 6 月底烟威近岸海域 SST 范围为 17.8~22.2 °C, 高温区仍集中在烟台套子湾-威海刘公岛北部近岸海域, 产卵场分布于 SST 为 19.3~22.2 °C 的海域, 主要分布在 SST 为 20.7~22.2 °C 的海域(图 6c); 7 月中旬烟威近岸海域 SST 范围为 18.5~22.9 °C, 高温区明显扩大, 鲈卵分布在 SST 为 21.5~22.2 °C 的海域(图 6d)。8 月下旬和 9 月中下旬 SST 范围分别为 21.1~26.0 °C 和 22.9~24.2 °C, 无鲈卵分布。

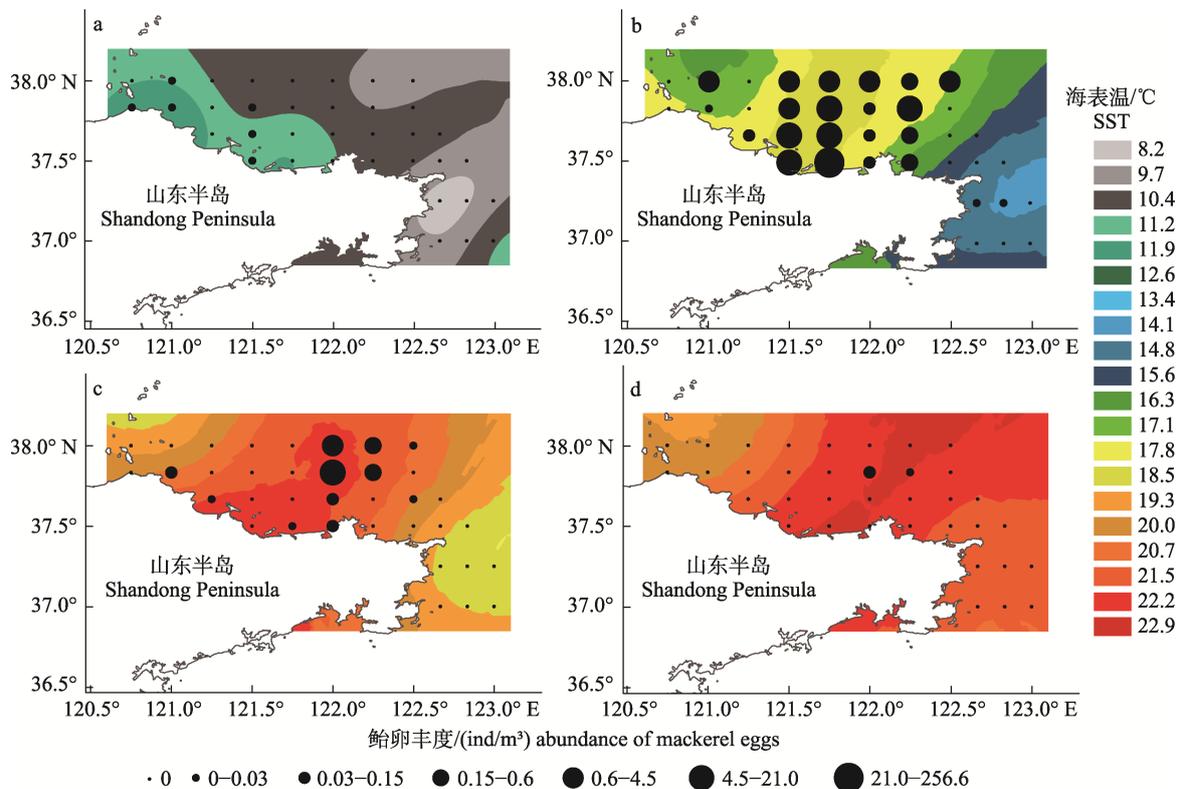


图 6 鲈卵丰度时空分布与海水表层温度的关系

a. 4 月; b. 5 月; c. 6 月; d. 7 月.

Fig. 6 Relationship between spatiotemporal distribution of abundance of chub mackerel eggs and sea surface temperature

a. April; b. May; c. June; d. July.

2.4 鲈产卵场与鳀卵丰度的关系

由 2020 年 4-7 月鲈卵丰度与 D_a 分布情况(图 7)可以看出, 4 月底, 每站 D_a 在 0.2 ind/m³ 以下, 几乎没有鳀亲鱼于烟威近岸海域产卵(图 7a); 5 月底至 6 月初, D_a 显著提升, 庙岛群岛近岸海域、烟台套子湾、烟台牟平-烟威交界近岸海域和威海北

部海域 4 个区域形成明显的高值斑块, 当月最高丰度高达 271 ind/m³(图 7b); 6 月底, D_a 高值区稍有东移, 主要分布在烟台牟平-威海成山角的北部海域, 其中以烟威交界-威海鸡鸣岛北部海域平均丰度最高, 在 8.3 ind/m³ 以上(图 7c); 7 月中旬 D_a 显著降低, 仅威海北部海域和桑沟湾东南部海域

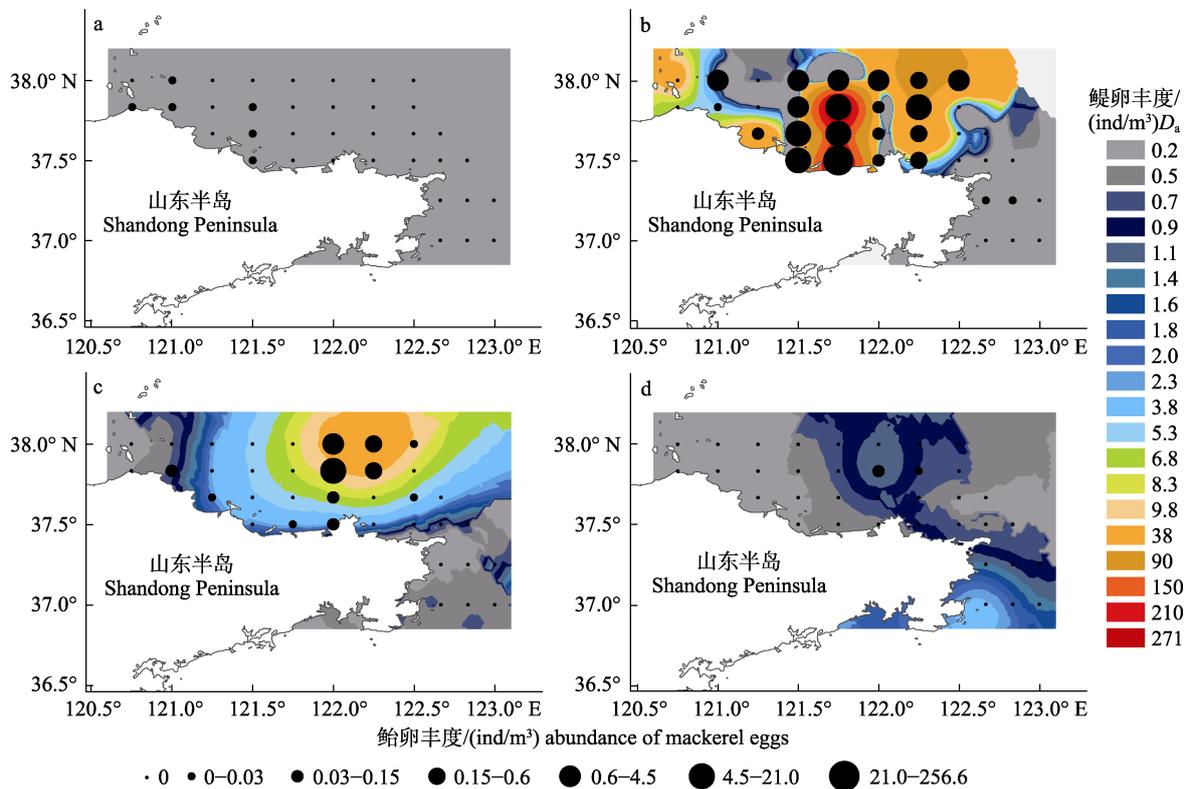


图 7 鲈卵丰度时空分布与鳀卵丰度的关系

a. 4 月; b. 5 月; c. 6 月; d. 7 月.

Fig. 7 Relationship between spatiotemporal distribution of chub mackerel eggs abundance and anchovy eggs abundance
a. April; b. May; c. June; d. July.

的 D_a 在 0.5 ind/m^3 以上(图 7d)。综合来看, 4-7 月烟威近岸海域中鳀卵和鲈卵丰度的高值区存在明显的重合现象, 说明二者间存在显著的正相关关系。

2.5 鲈 0 龄幼鱼 CPUE 分布及其生物学参数

2020 年 5-8 月对烟威近岸海域鲈进行了底拖网调查, 5 月底-6 月初和 6 月底分别拖网 17 站次和 18 站次, 未捕到鲈 0 龄幼鱼; 7 月中旬拖网 18

站次, 共采集 9192 尾, 总重达 246.932 kg, CPUE 为 510.67 ind/h , 叉长 66~128 mm, 体重 1.5~24 g; 8 月下旬拖网 17 站次, 共捕到 190 尾鲈, 总重 4.912 kg, CPUE 为 11.18 ind/h , 叉长 90~207 mm, 体重 8~65 g(表 3)。根据陈大刚^[15]、Shiraishi 等^[33]和刘勇等^[34]对黄、东海鲈年间叉长生长的研究结果可以判断, 7 月和 8 月底拖网捕到的鲈均为 0 龄幼鱼。

表 3 5 月至 8 月鲈底拖网捕捞情况

Tab. 3 Bottom trawling of chub mackerel from May to August

月份 month	捕捞努力量/h fishing effort	单位捕捞努力量渔获量/(ind/h) catch per unit effort	叉长范围/mm fork length range	体重范围/g body weight range
5	17	0	—	—
6	18	0	—	—
7	18	9192	66-128	1.5-24
8	17	190	90-207	8-65

2020 年 7 月中旬底拖网调查中, 鲈 0 龄幼鱼出现频率为 72.22%, 最高 CPUE 出现在桑沟湾东

部(123°00' E、37°00' N)站位, 为 3888 ind/h , 除该站外, 烟台套子湾北部、威海刘公岛东北部及成

山角北部和东部海域共有 4 个单站鲈 0 龄幼鱼 CPUE 高于 276 ind/h 的站位(图 8a); 8 月下旬 17 站底拖网调查中, 鲈的出现频率为 82.35%, 最高 CPUE 出现在烟威交界东北部(122°00' E、37°40' N) 站位, 为 34 ind/h, 除该站外, 烟台牟平北部、威海刘公岛东北部、鸡鸣岛北部和桑沟湾东南部外海共有 4 个 CPUE 高于 13 ind/h 的站位(图 8b)。

对 2020 年 7 月和 8 月鲈 0 龄幼鱼分别随机取样 200 尾和 84 尾进行叉长组测定, 并对 7 月样本进行叉长和体重测定, 结果显示, 7 月优势叉长组为 90~100 mm, 占 7 月样本中的 37%; 8 月优势叉长组为 130~140 mm, 占 8 月样本中的 28.57%(图 9a)。7 月鲈 0 龄幼鱼的叉长-体重关系为 $W = 2 \times 10^{-7} FL^{3.776}$ ($R = 0.9431$), 其幂函数曲线如图 9b 所示。

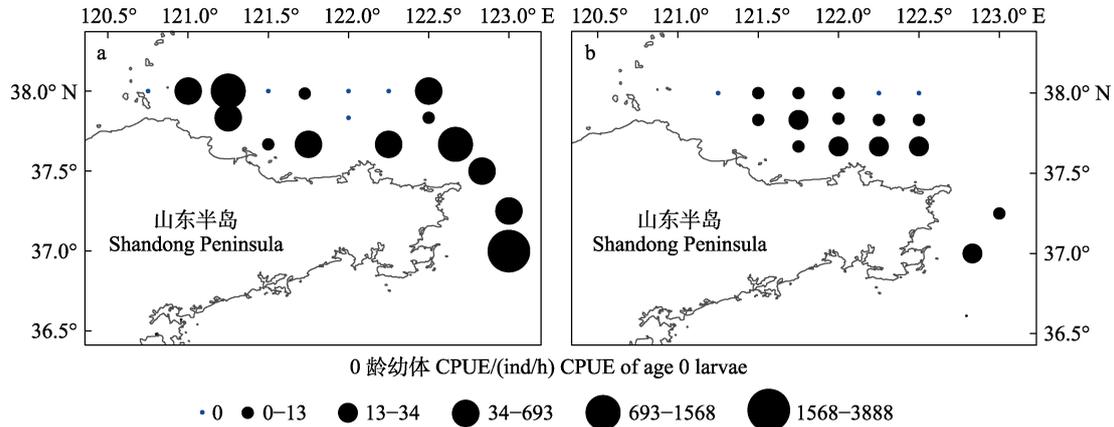


图 8 7 月和 8 月鲈 CPUE 空间分布
a. 7 月; b. 8 月.

Fig. 8 Spatial distribution of chub mackerel catch by bottom trawling in July and August
a. July; b. August.

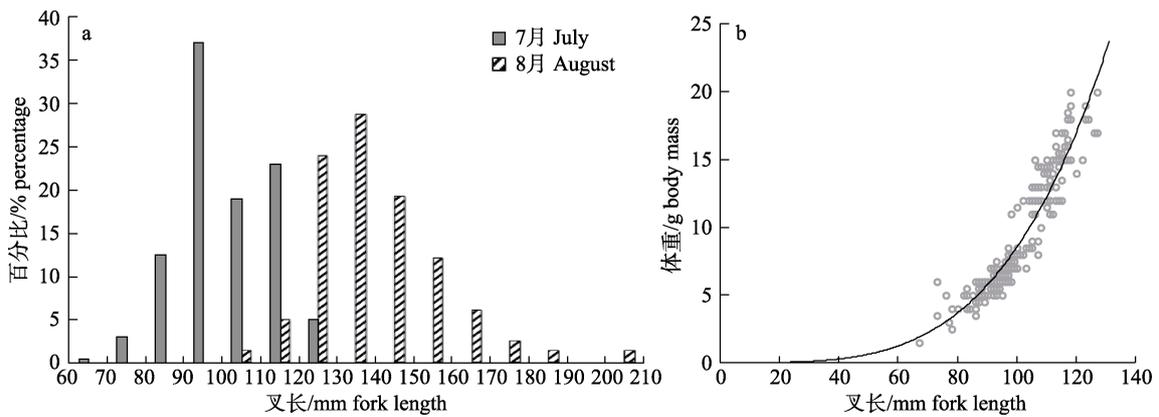


图 9 7-8 月鲈幼鱼叉长分布及 7 月鲈幼鱼叉长-体重关系
a. 叉长分布; b. 叉长-体重关系.

Fig. 9 Distribution of fork length frequency in July and August and relationship between fork length and body mass in July for chub mackerel
a. fork length frequency; b. relationship between fork length and body mass.

3 讨论

2020 年 4 至 7 月烟威近岸水域调查共采集鲈卵 82031 粒, 最高丰度达 256.55 ind/m³; 同时于 7、8 月调查采集到鲈 0 龄幼鱼 9192 尾, 最高 CPUE

达 3888 ind/h, 证明当前烟威近岸海域仍然是黄海重要鲈产卵场。张孝威等^[13]研究指出, 每年 4-5 月, 大量鲈洄游至烟台外海产卵, 盛渔期于 5 月中下旬, 6 月初结束。本研究结果表明, 鲈于每年 4 月下旬开始在烟威近岸海域产卵, 产卵期于 7 月中

下旬基本结束,5月底-6月初和6月底航次的鲈卵丰度是全年4-9月调查的高峰期,鲈卵采集量占整个产卵期的99.96%。在4-7月,烟威近岸海域鲈产卵场重心大致呈自西向东、自南部近岸向北部远岸的移动趋势,主要产卵场分布于121°30'~122°15'E、37°30'~38°00'N的烟台牟平-威海刘公岛北部离岸海域,主要产卵期在5月下旬-6月下旬。朱树屏^[14]根据烟威渔场鲈标志重捕记录指出,烟威渔场的产卵鲈群来自山东半岛以南的越冬海区,可能是济州岛附近或更南的海区,且一生中多次到烟威渔场产卵;朱德山等^[17]根据围网和刺网渔场的月变化和标记实验的结果推测,洄游到黄海产卵的鲈群主要来自钓鱼岛北部(中国东海中南部)和日本九州西部两个越冬场,其幼鱼多洄游至济州岛及其附近海域越冬。因此,烟威近岸海域鲈群洄游路线跨越的空间尺度较大,5-6月烟威近岸海域鲈的产卵及仔稚幼鱼的存活与生长对洄游海域内鲈的补充量状况有重要影响,对烟威近岸海域的鲈资源补充起决定性作用。根据鲈在烟威近岸海域产卵场的时空变动规律对该海域制定科学的管理政策,有利于对鲈产卵群体及补充量进行合理利用和有效保护。

3.1 海表温度(SST)对鲈产卵选择的影响

4月底,烟威近岸海域海水表层温度低于12℃,但比该支鲈群最低耐受水温8℃^[14]高,鲈产卵群体开始在SST为9.7℃以上的海域中产卵;但4月底调查采集到鲈卵丰度低且多数为死卵,这与张孝威等^[13]提出水温低于12℃时大部分鲈卵发育不正常观点相一致。因此4月底虽有鲈产卵群体在烟威近岸海域产卵,但其对鲈的资源补充意义较小。在鲈的主要产卵期内(5月下旬-6月下旬),烟威北部近岸海域水温升高,5月底-6月初,主要产卵场(烟台牟平-威海刘公岛北部海域)SST大于16.3℃,6月下旬升至19.3℃以上,鲈卵丰度大于0.6 ind/m³的站位分布于SST为16.3~22.2℃的海水中。张孝威等^[13]指出,烟威渔场鲈盛渔期一般在水温超过20℃时即告结束,鲈卵出现的表层水温最高达22℃。本研究显示,7月中旬,SST继续升高,仅有少数鲈产卵群体在SST为21.5~22.2℃的海水中产卵,SST在22.2℃以上

的水域中则没有采集到鲈卵,这与张孝威等^[13]的观点相一致。张孝威等^[13]提出,烟威渔场鲈盛渔期的结束与SST关系不明显,不过并未阐述SST对鲈亲鱼产卵选择的影响。本研究结果显示,SST变化可以解释2020年4-7月烟威近岸海域鲈卵丰度偏差的54.6%,是影响鲈产卵选择的最重要因素。随着SST逐月升高,17.0℃和21.8℃分别为鲈卵丰度达到峰值的温度与明显下降的拐点温度。综合看来,烟威近岸海域鲈产卵最适SST范围为16.3~21.8℃,SST为17℃左右时出现产卵高峰。李建生等^[6]研究发现浙闽沿岸的东海中南部鲈卵的分布与SST有显著相关性,鲈鱼卵仔鱼出现站位SST范围为17.97~26.70℃,不过并未提及鲈卵密集的SST范围。Yukami等^[35]研究发现,九州和对马海峡附近东海海域中性腺指数较高(GSI>2.5)的鲈亲鱼在表温为15~22℃的海域中被观测到。同时Takasuka等^[36]研究发现,日本本州岛东南沿岸海域,鲈卵更多聚集在15.5~22.1℃的海域,并指出产卵高峰SST为18℃。与上述研究相比,烟威近岸海域鲈适宜产卵SST下限较高,SST上限和产卵峰值SST较低。

3.2 海表盐度(SSS)对鲈产卵选择的影响

李建生等^[6]研究发现东海中南部鲈卵丰度与盐度无显著关系。本研究GAM模型研究结果显示,盐度变化是影响烟威近岸鲈产卵选择的显著因子,二者呈线性正相关,鲈卵丰度峰值出现于SSS为32.1的站位,不过其对鲈卵丰度自然对数的偏差解释率最小(1.7%),不是影响鲈卵丰度的主要环境因子。本研究GAM模型采用的数据为5-8月,其单月SSS范围分别为32.1~32.9、32.0~32.6、31.0~32.1和31.2~32.1,大致呈逐月减少的趋势,而5-8月的鲈卵丰度也逐月减少,符合正相关关系,不过盐度更高的4月份数据由于数据种类不足未纳入模型,一定程度上影响了GAM模型对极值盐度效应的预测。5-6月,烟威北部近岸水域出现水平梯度较大的盐度锋面,鲈卵丰度大于0.6 ind/m³的站位分布于海水表层盐度32.1~32.9的海域。4-9月,SSS低于32.1的海域无鲈卵分布,而烟威近岸没有大型河流入海,该区域的海水具有较高的盐度水平,这为烟威近岸海域在

5-6月成为重要的鲈产卵场提供了有利条件。

3.3 海水流速对鲈产卵选择的影响

海流对鲈卵输运起重要作用^[37], 较低的海水流速有利于鱼卵的留存^[31]。GAM模型研究结果显示, 海水流速是影响鲈卵丰度的显著因子, 二者呈线性负相关, 但其偏差解释率相对较小(4.0%), 不是影响鲈卵丰度的主要环境因子。相比4月和7月, 烟威近岸海域在5-6月(尤其是5月底-6月初)的海水平均流速明显更低, 低流速区域范围明显更大, 有利于5-6月成为鲈卵丰度的高值时期。山东半岛北部主要海流为自西向东流动的鲁北沿岸流, 有冬季最强、春季减弱、夏秋季消失的特征^[38], 且由于烟台牟平-威海刘公岛北部海域的海岸线大部分呈现向陆稍凹的趋势, 一定程度上为山东半岛北部121°30'~122°15' E的近岸海域在5-6月成为重要的鲈产卵场提供了适宜的流场条件。

3.4 饵料对鲈产卵选择的影响

鲈在产卵前及产卵后会在烟威渔场内索饵, 渔场内较好的索饵环境条件可使到达渔场的鲈较快得到肥育以使其生殖细胞得以成熟排出, 所以饵料生物环境是影响鲈产卵繁殖的条件之一^[14]。2020年5-8月, 鳀卵丰度是鲈卵丰度变动的极显著影响因子, 且其偏差解释率较高(17.8%)。在鳀卵丰度为0~150 ind/m³的区间内分布着鲈卵数量的98.61%, 此区间内鳀卵丰度与鲈卵丰度呈现明显的正相关。鳀卵丰度与鲈卵丰度的插值结果显示, 鳀卵丰度与鲈卵丰度的高值区高度重合, 且在4-7月的月度变动高度吻合。鳀卵与鲈卵的空间分布及月度变动的相似性说明鲈与鳀的产卵群体在4-7月或许有相似的适宜产卵环境, 同时说明鲈产卵群体在其产卵期内具有对鳀产卵群体的追逐索饵行为, 鳀作为鲈的主要饵料对其产卵区域的选择具有重要影响。烟威渔场的鲈胃含物分析结果显示^[13], 细长脚蚶与鳀是其白天的主要饵料, 箭虫则在其夜间胃含物中占据主要比重。本研究结果显示, 细长脚蚶与强壮箭虫数量并非影响鲈卵分布的显著因子, 这是由于细长脚蚶在5至7月共144站次调查数据中的出现频率仅13.89%, 而强壮箭虫在有大量鲈卵分布的5月-6月初调查

数据中的出现频率仅为33.33%。在有大量鳀产卵群体集中产卵的5-6月, 细长脚蚶和强壮箭虫在鲈产卵前饵料生物中占的比重或许远远小于鳀。

3.5 烟威近岸鲈0龄幼鱼的时空分布

烟威海区鲈鱼渔场标志放流重捕结果解释了烟威渔场鲈成鱼在产卵后的移动路线, 但未对0龄幼鱼生长参数及迁移路径进行讨论^[14]。2020年7-8月, 叉长66~207 mm的鲈0龄幼鱼被大量捕获, 7月份可捕到鲈0龄幼鱼数量远远高于8月, 其最大叉长、最小叉长和优势叉长组均远低于8月鲈0龄幼鱼, 其叉长-体重关系为 $W=2\times 10^{-7} FL^{3.776}$ ($R=0.9431$), 幂指数系数大于3, 说明7月烟威近岸海域鲈0龄幼鱼为正异速生长^[39]。5-6月(尤其是5月底-6月初)作为鲈的主要产卵期, 应存在大量鲈的产卵群体, 但5-8月基本未捕到1龄以上的鲈成鱼。由此推测, 5-6月, 鲈的仔稚鱼尚未生长至20 mm网目底拖网可以采集的体长, 而8月份的大部分幼鱼已经生长到更大的体长和体重, 拥有更强的游泳能力, 本调查采用的单船底拖网(拖速3 kn)难以对其进行有效捕获, 流刺网或定置张网或许是更好的选择^[6]。

2020年7月中旬, 烟台庙岛-套子湾北部海域采到大量鲈0龄幼鱼, 其中套子湾北部(121°15' E、38°00' N)站位鲈0龄幼鱼CPUE为1501 ind/h, 占当月总CPUE的16.33%, 说明鲈初孵仔鱼将于烟威渔场内部驻留1~2个月。鲈卵采集结果显示, 122°40' E以东、37°15' N以北的成山角近岸海域在5月底-6月初的调查中仅有2站出现鲈卵, 且其丰度均低于0.03 ind/m³; 在4-9月调查中基本无鲈卵分布, 但在7月和8月采集到大量鲈0龄幼鱼; 37°00' N纬线上的3站在4-9月无鲈卵分布, 但7月和8月均采集到大量鲈的0龄幼鱼, 且7月调查最高CPUE便出现在桑沟湾东部外海站位, 占当月总CPUE的42.30%。黄浩等^[40]研究结果显示, 随着青岛-石岛反气旋的逐渐减弱及石岛东部外海南向流逐渐增强, 7月威海东部近岸海域余流基本指向偏南方向。由此推测, 成山角-桑沟湾东部外海的鲈0龄幼鱼应为从烟威近岸产卵场向南游出的鲈幼鱼, 烟威北部近岸海域的鲈幼鱼在产卵场内生长1~2个月后, 将绕过成山角游向

南方, 洄游至济州岛^[1,17]附近海域越冬。

致谢: 中渔科 101/102 号调查船船长、轮机长和全体船员在调查采集期间给予了大力协助; 中国水产科学研究院黄海水产研究所“渔业资源生态学”团队成员在样品处理和分析过程中给予了大力协助, 在此深表感谢!

参考文献:

- [1] Compile Group of *Marine Fishery Resources of China*. Marine Fishery Resources of China[M]. Hangzhou: Zhejiang Science & Technology Press, 1990: 106-109. [《中国海洋渔业资源》编写组. 中国海洋渔业资源[M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1990: 106-109.]
- [2] Yan Y M. Study on fish biology of *Scomber japonicus* in the coastal waters of Fujian[J]. Marine Fisheries, 1997, 19(2): 69-73. [颜尤明. 福建近海鲈鱼的生物学[J]. 海洋渔业, 1997, 19(2): 69-73.]
- [3] Yan L P, Zhang H, Li S F, et al. Progress of population identification and classification of chub mackerel (*Scomber japonicus*) in the East China Sea and the Yellow Sea[J]. Marine Fisheries, 2012, 34(2): 217-221. [严利平, 张辉, 李圣法, 等. 东、黄海日本鲭种群鉴定和划分的研究进展[J]. 海洋渔业, 2012, 34(2): 217-221.]
- [4] Wang L, Hua C X, Zhu Q C, et al. Review on the response of small pelagic fishery resources in the North Pacific to climate-ocean changes[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2020, 27(11): 1379-1392. [王靓, 花传祥, 朱清澄, 等. 北太平洋小型中上层鱼类资源对气候-海洋变化的响应研究进展[J]. 中国水产科学, 2020, 27(11): 1379-1392.]
- [5] Wu S N, Chen X J. Review on stock assessment and management of chub mackerel (*Scomber japonicus*)[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2020(1): 161-168. [武胜男, 陈新军. 日本鲭资源评估与管理研究现状[J]. 海洋湖沼通报, 2020(1): 161-168.]
- [6] Li J S, Yan L P, Hu F. Analysis of *Scomber japonicus* spawning grounds based on fish eggs and larvae data in the Central and Southern East China Sea[J]. Marine Fisheries, 2020, 42(1): 10-19. [李建生, 严利平, 胡芬. 基于鱼卵仔鱼数据的东海中南部日本鲭产卵场分析[J]. 海洋渔业, 2020, 42(1): 10-19.]
- [7] Brunel T, van Damme C J G, Samson M, et al. Quantifying the influence of geography and environment on the northeast Atlantic mackerel spawning distribution[J]. Fisheries Oceanography, 2018, 27(2): 159-173.
- [8] Kamimura Y, Takahashi M, Yamashita N, et al. Larval and juvenile growth of chub mackerel *Scomber japonicus* in relation to recruitment in the western North Pacific[J]. Fisheries Science, 2015, 81(3): 505-513.
- [9] Zheng Y J, Li J S, Zhang Q Y, et al. Research progresses of resource biology of important marine pelagic food fishes in China[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(1): 149-160. [郑元甲, 李建生, 张其永, 等. 中国重要海洋中上层经济鱼类生物学研究进展[J]. 水产学报, 2014, 38(1): 149-160.]
- [10] Li G, Chen X J, Guan W J. Stock assessment and risk analysis of management strategies for *Scomber japonicus* in the East China Sea and Yellow Sea using a Bayesian approach [J]. Journal of Fisheries of China, 2010, 34(5): 740-750. [李纲, 陈新军, 官文江. 基于贝叶斯方法的东、黄海鲈资源评估及管理策略风险分析[J]. 水产学报, 2010, 34(5): 740-750.]
- [11] Cheng J H, Lin L S. Study on the biological characteristics and status of common mackerel (*Scomber japonicus* Houttuyn) fishery in the East China Sea region[J]. Marine Fisheries, 2004, 26(2): 73-78. [程家骅, 林龙山. 东海区鲈鱼生物学特征及其渔业现状的分析研究[J]. 海洋渔业, 2004, 26(2): 73-78.]
- [12] Hutchings J A, Reynolds J D. Marine fish population collapses: Consequences for recovery and extinction risk[J]. BioScience, 2004, 54(4): 297-309.
- [13] Zhang X W, Liu X S. Investigation of ecology of four main commercially important marine fish species in China in the past ten years[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1959, 2(4): 233-240. [张孝威, 刘效舜. 十年来我国四种主要海产经济鱼类生态的调查研究[J]. 海洋与湖沼, 1959, 2(4): 233-240.]
- [14] Zhu S P. Investigation on *Scomber japonicus* fishing ground in Yantai and Weihai sea area[C]//Proceedings of the Second Plenary Meeting of the Western Pacific Fishery Commission. Beijing: Science Press, 1959: 1-30. [朱树屏. 烟、威海区鲈鱼渔场调查[C]//太平洋西部渔业研究委员会第二次全体会议论文集. 北京: 科学出版社, 1959: 1-30.]
- [15] Chen D G. Fishery Ecology in the Yellow Sea and Bohai Sea [M]. Beijing: China Ocean Press, 1991: 326-330. [陈大刚. 黄渤海渔业生态学[M]. 北京: 海洋出版社, 1991: 326-330.]
- [16] Wan R J, Jiang Y W. Studies on the ecology of eggs and larvae of Osteichthyes in the Yellow Sea[J]. Marine Fisheries Research, 1998, 19(1): 60-73. [万瑞景, 姜言伟. 黄海硬骨鱼类鱼卵、仔稚鱼及其生态调查研究[J]. 海洋水产研究, 1998, 19(1): 60-73.]
- [17] Zhu D S, Wang W X, Zhang G X, et al. Studies on the fisheries biology of mackerel (*Pneumatophorus japonicus* Houttuyn) in the Yellow Sea: I. On the migratory and distributional patterns of mackerel in the Yellow Sea and Bohai Sea[J]. Marine Fisheries Research, 1982, 3(4): 17-33. [朱德山, 王伟祥, 张国祥, 等. 黄海鲈鱼(*Pneumatophorus japonicus* Houttuyn)渔业生物学研究 I. 黄、渤海鲈鱼洄游分布的研究[J]. 海洋水产研究, 1982, 3(4): 17-33.]
- [18] General Administration of Quality Supervision, Inspection

- and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration of the People's Republic of China. National Standard (Recommended) of the People's Republic of China: Specifications for oceanographic survey—Part 6: Marine biological survey, GB/T 12763.6-2007[S]. Beijing: Standards Press of China, 2008. [中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. 中华人民共和国推荐性国家标准: 海洋调查规范第6部分: 海洋生物调查 GB/T 12763.6-2007[S]. 北京: 中国标准出版社, 2008.]
- [19] Du Y, Xu B D, Xue Y, et al. Analysis of temporal and spatial heterogeneity of Japanese squid (*Loliolus japonica*) in Haizhou Bay and adjacent waters[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2017, 24(3): 558-565. [都煜, 徐宾铎, 薛莹, 等. 海州湾及邻近海域日本枪乌贼时空分布的异质性[J]. 中国水产科学, 2017, 24(3): 558-565.]
- [20] Jia B, Wang T, Wang L N, et al. Concurvity in generalized additive models in study of air pollution[J]. Journal of the Fourth Military Medical University, 2005, 26(3): 280-283. [贾彬, 王彤, 王琳娜, 等. 广义可加模型共曲线性及其在空气污染问题研究中的应用[J]. 第四军医大学学报, 2005, 26(3): 280-283.]
- [21] Kabacoff R I. R in Action: Data Analysis and Graphics with R[M]. 2nd Ed. Greenwich: Manning Publications Co., 2015.
- [22] Jørgensen B. Exponential dispersion models[J]. Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological), 1987, 49(2): 127-145.
- [23] Shono H. Application of the Tweedie distribution to zero-catch data in CPUE analysis[J]. Fisheries Research, 2008, 93(1-2): 154-162.
- [24] Zhang Y L, Xu B D, Zhang C L, et al. Relationship between the habitat factors and the abundance of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) in Haizhou Bay based on the Tweedie-GAM model[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2019, 41(12): 78-89. [张云雷, 徐宾铎, 张崇良, 等. 基于 Tweedie-GAM 模型研究海州湾小黄鱼资源丰度与栖息环境的关系[J]. 海洋学报, 2019, 41(12): 78-89.]
- [25] Hastie T J, Tibshirani R J. Generalized Additive Models[M]. London: Chapman and Hall, 1990.
- [26] Wang H Z, Dai X J, Guan W J, et al. Relationship between the environmental factors and the CPUE (catch per unit effort) of *Pseudocarcharias kamoharai* in tropical Atlantic Ocean based on the GAM-Tweedie model[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(6): 2024-2032. [王浩展, 戴小杰, 官文江, 等. 基于 Tweedie-GAM 模型的热带大西洋拟锥齿鲨单位捕捞努力量渔获量与环境因子的关系[J]. 应用生态学报, 2017, 28(6): 2024-2032.]
- [27] Zheng B, Chen X J, Li G. Relationship between the resource and fishing ground of mackerel and environmental factors based on GAM and GLM models in the East China Sea and Yellow Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 2008, 32(3): 379-386. [郑波, 陈新军, 李纲. GLM 和 GAM 模型研究东海黄海鲈资源渔场与环境因子的关系[J]. 水产学报, 2008, 32(3): 379-386.]
- [28] Wu S N, Chen X J. Relationship between the recruitment of the Pacific-cohort of chub mackerel (*Scomber japonicus*) and the influence factors on the spawning ground based on GLM and GAM[J]. Journal of Fisheries of China, 2020, 44(1): 61-70. [武胜男, 陈新军. 基于 GLM 和 GAM 的日本鲭太平洋群体补充量与产卵场影响因子关系分析[J]. 水产学报, 2020, 44(1): 61-70.]
- [29] Mugo R, Saitoh S I, Nihira A, et al. Habitat characteristics of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) in the western North Pacific: A remote sensing perspective[J]. Fisheries Oceanography, 2010, 19(5): 382-396.
- [30] Liu X X, Gao C X, Tian S Q, et al. Distribution of *Setipinna taty* optimal habitats in the South inshore area of Zhejiang Province based on the habitat suitability index[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2020, 27(12): 1485-1495. [柳晓雪, 高春霞, 田思泉, 等. 基于栖息地适宜指数的浙江南部近海黄鲫最适栖息地分布[J]. 中国水产科学, 2020, 27(12): 1485-1495.]
- [31] Lu Y, Yu J, Lin Z J, et al. Environmental influence on the spatiotemporal variability of spawning grounds in the western Guangdong waters, South China Sea[J]. Journal of Marine Science and Engineering, 2020, 8(8): 607.
- [32] Wood S N, Pya N, Säfken B. Smoothing parameter and model selection for general smooth models[J]. Journal of the American Statistical Association, 2016, 111(516): 1548-1563.
- [33] Shiraishi T, Okamoto K, Yoneda M, et al. Age validation, growth and annual reproductive cycle of chub mackerel *Scomber japonicus* off the waters of northern Kyushu and in the East China Sea[J]. Fisheries Science, 2008, 74(5): 947-954.
- [34] Liu Y, Yan L P, Cheng J H. Growth characteristics and rational exploitation of *Scomber japonicus* in the north of the East China Sea and the mouth of the Yellow Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2006, 13(5): 814-822. [刘勇, 严利平, 程家骅. 东海北部和黄海南部鲈鱼生长特性及合理利用[J]. 中国水产科学, 2006, 13(5): 814-822.]
- [35] Yukami R, Ohshimo S, Yoda M, et al. Estimation of the spawning grounds of chub mackerel *Scomber japonicus* and spotted mackerel *Scomber australasicus* in the East China Sea based on catch statistics and biometric data[J]. Fisheries Science, 2009, 75(1): 167-174.
- [36] Takasuka A, Oozeki Y, Kubota H. Multi-species regime shifts reflected in spawning temperature optima of small pelagic fish in the western North Pacific[J]. Marine Ecology Progress Series, 2008, 360: 211-217.
- [37] Li Y S, Chen X J, Yang H. Construction of individual-based ecological model for *Scomber japonicus* at its early growth stages in East China Sea[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2012, 23(6): 1695-1703. [李曰嵩, 陈新军, 杨红. 基

- 于个体的东海鲈鱼生长初期生态模型的构建[J]. 应用生态学报, 2012, 23(6): 1695-1703.]
- [38] Bao X W, Li N, Yao Z G, et al. Seasonal variation characteristics of temperature and salinity of the North Yellow Sea[J]. Periodical of Ocean University of China, 2009, 39(4): 553-562. [鲍献文, 李娜, 姚志刚, 等. 北黄海温盐分布季节变化特征分析[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2009, 39(4): 553-562.]
- [39] Ricker W E. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations[R]. Ottawa: Department of the Environment, Fisheries and Marine Service, 1975: 1-382.
- [40] Huang H, Chen X E, Lin L. Evolution and mechanism of the Qingdao cold water mass[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2019, 50(6): 1191-1200. [黄浩, 陈学恩, 林琳. 青岛冷水团的生成与演变研究[J]. 海洋与湖沼, 2019, 50(6): 1191-1200.]

Spatio-temporal distribution of chub mackerel (*Scomber japonicus*) spawning grounds and its relationship with environmental factors in the offshore waters of Yantai-Weihai

ZHANG Yuxuan^{1,2}, BIAN Xiaodong^{2,3}, SHAN Xiujuan^{2,3}, WANG Huibin²

1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Key Laboratory for Fishery Resources and Eco-environment, Shandong Province, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China;
3. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266237, China

Abstract: Historically, the chub mackerel (*Scomber japonicus*) has had stable spawning grounds in the offshore water of Yantai-Weihai, China; these spawning grounds have not received considerable attention in recent years. Data on chub mackerel eggs collected from monthly field surveys carried out from April to September in 2020, was used to establish a generalized additive model based on Tweedie distribution (Tweedie-GAM, generalized additive models). This model was used to evaluate the effects of environmental factors on the abundance of chub mackerel eggs. The spatio-temporal pattern of chub mackerel eggs and major habitat factors was plotted to interpret its optimal spawning habitat using the Kriging interpolation method. The distribution and biological characteristics of zero-year-old chub mackerel were also investigated to interpret their early life history parameters. The results indicate that the spawning period of chub mackerel extends from April to July, predominantly concentrated from late May to late June. The main spawning grounds spanned the area between 121°30'–122°15' E and 37°30'–38°00' N. Surface seawater temperature (SST), anchovy (*Engraulis japonicus*) eggs abundance, ocean current velocity, and surface seawater salinity (SSS) were significant factors affecting the abundance of chub mackerel eggs, with an explained deviance of 54.6%, 17.8%, 4.0%, and 1.7%, respectively. Suitable spawning habitat in the offshore waters of Yantai-Weihai consisted of areas with an SST between 16.3–21.8 °C, an SSS between 32.1–32.9, and low ocean current velocity, and high anchovy egg abundance. In conclusion, the offshore waters of Yantai-Weihai still provide stable spawning grounds for chub mackerel; it is one of the most important spawning grounds for this population in the Yellow and East China seas, and its spatio-temporal distribution is closely related to environmental factors.

Key words: *Scomber japonicus*; egg; zero-year-old juvenile; spawning ground; Tweedie-GAM; environmental factors; Yantai-Weihai coastal waters

Corresponding author: BIAN Xiaodong. E-mail: bianxd@ysfri.ac.cn