

DOI: 10.12264/JFSC2021-0422

莱州湾中上层小型鱼类早期资源量动态及其外在驱动因素

卞晓东^{1,2}, 万瑞景¹, 单秀娟^{1,2}, 金显仕^{1,2}

1. 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 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, 山东 青岛 266071;
2. 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 266200

摘要: 自20世纪80年代以来, 中上层小型鱼类鱼卵或仔稚鱼是渤海莱州湾各调查时期主要产卵季节鱼类早期资源主体成分。基于历史调查资料并结合补充调查构建莱州湾鱼卵、仔稚鱼及其生境因子调查数据集, 通过数理统计分析从数据集中提取中上层小型鱼类早期生活史生境要素信息; 采用 ArcGIS 软件绘制各种不同年代产卵(育幼)场分布图; 运用时间序列和典范对应分析阐明其早期资源生态密度(EDN-ELH)与太平洋年代际变率(PDO)、多变量 ENSO 事件指数(MEI)、黄河月入海径流量(MRYR)和渤海捕捞强度(FEBH)等因子关联性。结果显示, 莱州湾中上层小型鱼类产卵活动集中于年内升温期, 产卵适温盐范围相对较广; 产卵(育幼)场时空分布受外海高盐水和黄河冲淡水势力相互消长影响并具种的异质性, 鳀(*Engraulis japonicus* Temminck et Schlegel, 1846)除外, 各种鱼类低盐河口近岸产卵特性明显, 同种仔稚鱼较其鱼卵呈明显近岸分布趋势。莱州湾中上层小型鱼类 EDN-ELH 及其产卵(育幼)场分布处年际和年代际波动中。相较20世纪80年代, 鳀、斑鲹[Konosirus punctatus (Temminck et Schlegel, 1846)]和青鳞小沙丁鱼[Sardinella zunasi (Bleeker, 1854)] EDN-ELH 显著降低, 赤鼻棱鳀[*Thryssa kammalensis* (Bleeker, 1849)]显著升高, 黄鲫[*Setipinna tenuifilis* (Valenciennes, 1848)]和沙氏下鱈[[*Hyporhamphus sajori* (Temminck et Schlegel, 1846)]保持相对稳定。PDO 和 MEI 指数“暖位相”期鳀和沙氏下鱈 EDN-ELH 较高, “冷位相”期赤鼻棱鳀、黄鲫、青鳞小沙丁鱼和斑鲹 EDN-ELH 较高。MRYSR 对各种鱼类(黄鲫和赤鼻棱鳀除外) EDN-ELH 变动影响显著($P<0.05$), 与鳀、斑鲹和青鳞小沙丁鱼 EDN-ELH 负相关, 与沙氏下鱈正相关。捕捞对鳀和斑鲹 EDN-ELH 影响尤为明显, 究其原因主要是“休渔期”外对其产卵群体高强度捕捞。本研究通过阐释莱州湾中上层小型鱼类早期补充量动态及种群“上行控制”和“下行控制”因素, 旨在深入探究渤海中上层小型鱼类应对全球气候变化响应的关键机制。

关键词: 莱州湾; 中上层小型鱼类; 早期资源密度; 鱼卵仔鱼; 长期变化; 黄河月入海径流量

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2022)03-0446-23

全球范围内中上层小型鱼类主要为鳀属(*Engraulis*)、鲱属(*Clupea*)和沙丁鱼类(*Sardina*, *Sardinella*, *Sardinops*, *Dussumieria* 和 *Escualosa*), 是海洋生态系统的主要组成部分, 是当代渔业产量中规模最大捕捞类群^[1], 直接贡献了约25% (近60年来波动区间为20%至43%)^[2]的世界渔业捕捞产量^[3]。中上层小型鱼类生命周期短, 性成熟早,

处于食物链低端^[4], 对气候变化响应剧烈^[5-6]; 其主要摄食浮游动物, 这种食物关系是将浮游动物转化为人类可利用的高营养级食物(鱼类)的主要途径^[7-9], 因而中上层小型鱼类是控制生态系统能量流动的主要种类^[10]。由于中上层小型鱼类种群特性及其在海洋生态系统能量流动过程中的特殊作用, 其成为气候变化导致各海洋生态系统变

收稿日期: 2021-09-02; 修订日期: 2021-10-29.

基金项目: 国家重点研发计划“蓝色粮仓科技创新”重点专项(2018YFD0900903); 国家自然科学基金项目(41506168); 农业农村部财政项目“黄渤海产卵场调查”(125C0505); 山东省泰山学者专项基金项目(tsqn202103135); 黄渤海渔业资源与生态创新团队项目(2020TD01).

作者简介: 卞晓东(1981-), 男, 博士, 副研究员, 从事海洋鱼类早期生活史及其生态学研究. E-mail: bianxd@ysfri.ac.cn

通信作者: 金显仕, 研究员, 从事渔业资源生态学研究. E-mail: jin@ysfri.ac.cn

动的生物指示类群^[4]。已有研究表明, 该类群具低频(20~30年)全球同步(global synchrony)周期性变动^[11-12]; 在特定海洋生态系统中该周期性变动频率更高、周期更短(regime shifts)^[13-14]。中上层小型鱼类种群周期性(长期和特定时期)变异一般与大气-海洋气候变异的指示事件相关联。如 20 世纪 80 年代末期北海欧洲鳀[*Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758)]种群爆发就与大西洋年代际变率 (Atlantic multidecadal oscillation, AMO) 相关^[14]。20 世纪 80 年代末期西北太平洋日本沿岸侧水域, 鳀和远东拟沙丁鱼[*Sardinops melanostictus* (Temminck & Schlegel, 1846)]种群兴衰更替则与太平洋年代际变率(Pacific decadal oscillation, PDO) 相关联^[15-16]。

渤海莱州湾为半封闭性温带海湾, 是黄渤海多种经济鱼类的主要产卵场、早期生活史阶段关键栖息地和索饵场^[17-19]。作为重要资源补充源头, 莱州湾鱼类早期发生量和补充量直接影响渤海乃至黄海渔业资源动态及其可持续性^[19]。前期研究表明, 1982—2019 年莱州湾鱼类早期资源发生结构性衰退, 鱼类早期资源丰度在 2010s (2010—2019 年, 下同)初期跌至历史低值, 近年来呈现一定程度回升; 鱼卵仔稚鱼物种多样性水平呈年际和年代际剧烈波动, 相同季节优势种更替现象明显, 且近年来呈现明显加快趋势; 在主要产卵季节(5—8 月), 鳀(*Engraulis japonicus* Temminck et Schlegel, 1846)、黄鲫[*Setipinna tenuifilis* (Valenciennes, 1848)]、斑鲦[*Konosirus punctatus* (Temminck et Schlegel, 1846)]、青鳞小沙丁鱼[*Sardinella zunasi* (Bleeker, 1854)]、赤鼻棱鳀[*Thryssa kammalensis* (Bleeker, 1849)]和沙氏下鱈[*Hyporhamphus sajori* (Temminck et Schlegel, 1846)]等中上层小型鱼类鱼卵或仔稚鱼是各调查时期鱼类早期补充资源的主体成分^[20]。莱州湾中上层小型鱼类早期发生量及其数量动态对莱州湾产卵场功能具控制作用; 其资源量变动将极大影响不同营养级之间的能量流动, 这将对生态系统功能和区域渔业产生重大影响^[21]。鉴于中上层小型鱼类特殊的经济和生态地位, 准确预测其早期补充量动态, 并制定合理有效的资源保护利用策略以保证其资源可持续利用就显得尤为重要。

渔业种群的变动主要由补充量变化驱动。过度捕捞和早期补充不足是渔业资源衰退的两个重要原因。捕捞(下行控制)是影响莱州湾中上层小型鱼类种群数量变动最主要的人类活动之一, 同时环境因素驱动鱼类早期资源发生、发育、存活和饵料生物量波动(上行控制)也会影响中上层小型鱼类的再生产^[22]。渔业种群早期生活史阶段是其生命中最脆弱、对栖息环境变化敏感性最强的阶段, 小规模环境变化也可能对资源补充过程产生剧烈影响^[23]。要准确预测莱州湾中上层小型鱼类早期资源量变动规律, 首先要掌握鱼类早期生活史阶段生长和存活所依赖温度、盐度等基础环境条件及其阈值, 同时厘清中上层小型鱼类早期资源量动态与大尺度-中长期气候变化事件, 如多变量 ENSO 事件指数[multivariate ENSO (El Niño-southern oscillation) index, MEI]、PDO 指数之间显著相关性, 进而阐明潜在影响种群数量和空间分布“上行控制”(匹配-不匹配)过程。为此, 本研究基于历史调查资料并结合补充调查, 开展捕捞-环境胁迫下莱州湾中上层小型鱼类早期生活史阶段的栖息地需求、补充强度变异以及主要驱动因素研究。

1 材料与方法

1.1 调查数据来源

1982—2020 年, 黄海水产研究所在莱州湾海域先后开展过数次系统鱼卵、仔稚鱼调查, 取得了长期观测资料^[20,24-26]。本研究选取涵盖莱州湾 1980s、1990s、2000s 和 2010s 中上层小型鱼类主要产卵育幼季节(5—8 月)共计 36 个航次鱼卵、仔稚鱼数据进行统计分析。同步收集海水表温(SST)、表盐(SSS)和水深(depth)等环境数据。各航次调查时间、站位等信息见表 1 和图 1。1982—1983、1992—1993、1998—1999 和 2007—2008 年各航次环境数据来源于已发表文献资料^[26-28]或未发表调查报告^[29]; 其余航次数据来源于调查期间温盐深剖面仪(美国 Seabird 19plus 或德国 SST CTD60M)实测数据。表层温盐数据均为 0.5 m 水层以内数据平均值。

鱼卵、仔稚鱼采集用网口内径 80 cm、长 270 cm、36 GG (孔径 0.505 mm)筛绢制成的大型浮游生物

网,采用水平拖网,每站表层拖网 10 min,拖曳速度 2 n mile/h。标本用 5%海水甲醛溶液固定。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,确认至每一物种单元,并按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)。

1.2 PDO 指数、MEI 指数、黄河月入海径流量和捕捞强度等时间序列分析

收集调查期内 PDO 指数、MEI 指数、黄河月入海径流量(monthly runoff of the Yellow River, MRYR)和渤海捕捞强度(fishing effort in the Bohai Sea, FEBH)等因子进行时间序列分析。运用

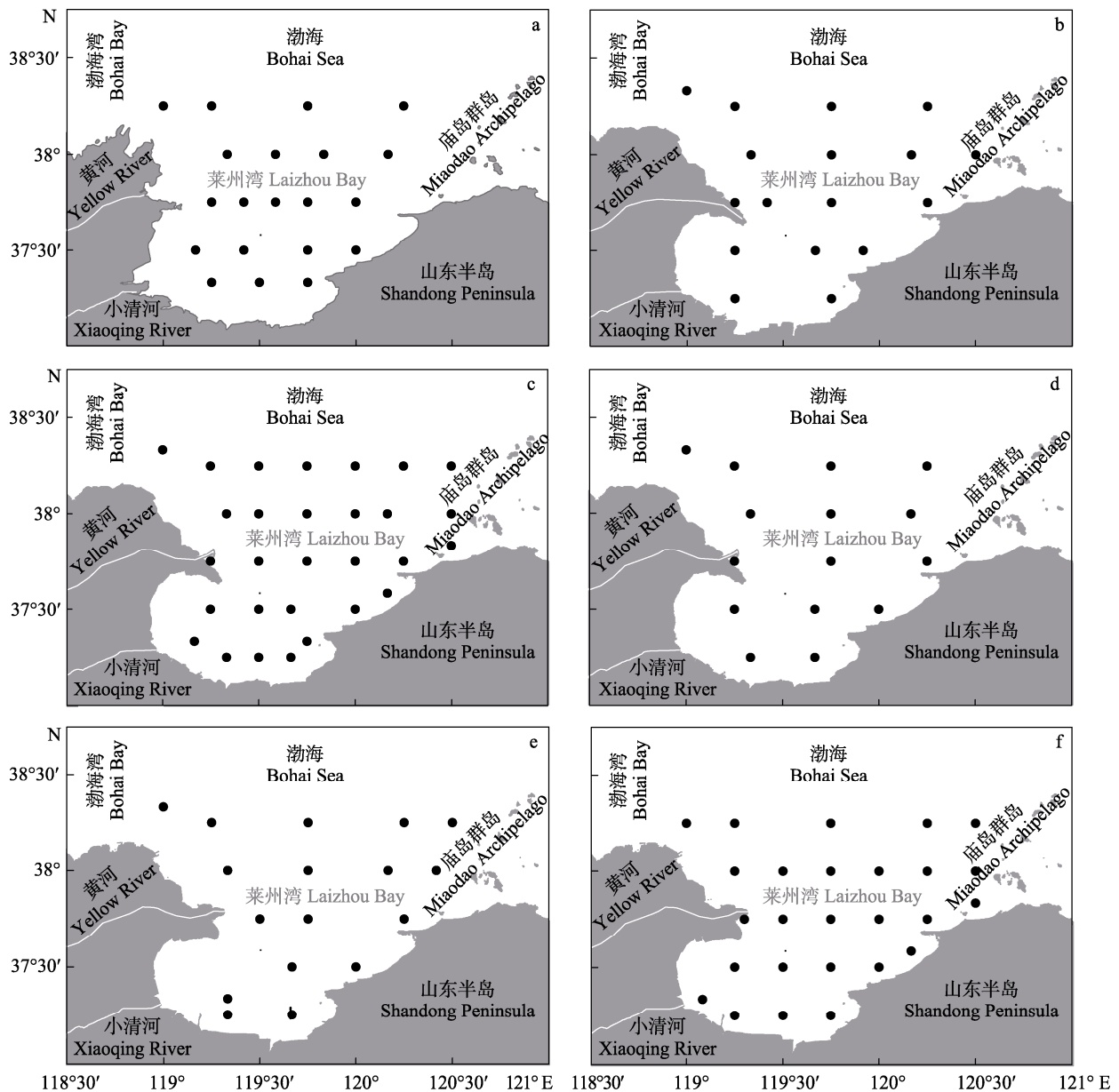


图 1 莱州湾各调查时期鱼卵仔稚鱼采样站位图

a. 1980s; b. 1990s; c, d. 2000s (c. 2008 年 5、6 月; d. 2007 年 8 月); e, f. 2010s (e. 2011–2012、2012–2013、2013–2014 和 2014–2015 年; f. 2015–2016、2016–2017、2017–2018、2018–2019 年)。

Fig. 1 Survey area and sampling stations in the Laizhou Bay of Bohai Sea across different survey periods a. 1980s; b. 1990s; c, d. 2010s (c. May, June in 2008; d. August in 2007); e, f. 2010s (e. early 2010s, 2011–2012, 2012–2013, 2013–2014 and 2014–2015; f. later 2010s, 2015–2016, 2016–2017, 2017–2018 and 2018–2019).

表 1 不同时期莱州湾主要产卵季节(5-8月)鱼卵仔稚鱼调查时间和站位数
 Tab. 1 Survey time and number of sampling stations in the Laizhou Bay during the main spawning season (from May to August) across different survey periods

调查年份 survey year	春季 Spring		春-夏季 Spr-Sum		夏季 Summer	
	时间 time	站数 No.	时间 time	站数 No.	时间 time	站数 No.
1982-1983	5.6-5.19	20	6.7-6.17	21	8.5-8.27	20
1992-1993	5.25-6.7	15	5.25-6.7	15	8.8-8.18	13
1998-1999	5.25-6.4	17	5.25-6.4	17	8.5-8.13	15
2007-2008	5.28-6.1	29	6.14-6.19	29	8.22-8.24	21
2011-2012	5.6-5.11	17	6.9-6.12	18	8.1-8.5	18
2012-2013	5.11-5.18	15	6.21-6.27	15	8.5-8.11	15
2013-2014	5.17-5.26	17	6.18-6.26	19	8.10-8.20	14
2014-2015	5.17-5.26	16	6.15-6.24	16	8.13-8.22	22
2015-2016	5.17-5.30	25	6.13-6.25	23	8.5-8.17	27
2016-2017	5.16-5.26	26	6.18-6.28	26	8.2-8.12	27
2017-2018	5.22-5.30	21	6.10-6.19	22	8.10-8.18	22
2018-2019	5.24-5.31	28	6.14-6.23	22	8.2-8.11	23

OriginPro 软件绘制各因子时间序列分布图。MEI 指数由美国国家大气研究中心(National Center for Atmospheric Research, NCAR)提供的 1981 年 1 月至 2018 年 12 月 Multivariate ENSO Index Version 2 (MEI.v2) 中获取 (<https://www.esrl.noaa.gov/psd/enso/mei>); PDO 指数由美国华盛顿大学(University of Washington)提供的 1981 年 1 月至 2018 年 12 月太平洋代际变率指数(PDO index)中获取 (<http://research.jisao.washington.edu/pdo/graphics.html>)。MRYR 变异指数由黄河利津水文站自 1973 年 1 月至 2018 年 12 月多年月平均实测径流量数据标准化后计算获取[1973—2001 年数据引自《东营市水利志(2002)》^[30], 2002—2019 年数据引自《黄河泥沙公报》^[31]; 讨论部分 1953—1971 年数据源于国家科技基础条件平台-国家地球系统科学数据中心(<http://www.geodata.cn>)。FEBH 由环渤海三省一市(河北省、辽宁省、山东省和天津市)年总捕捞量(annual total catch, ATC)和海洋渔业机动渔船主机总功率数(annual total break horsepower of the motor fishing vessels, ATHPF)表征[1953—1988 年数据引自《中国渔业统计四十年(1949—1988)》^[32], 1989—2019 年数据引自《中国渔业统计年鉴》^[33]; 多年统计数据标准化后计算获取 ATC、ATHPF 和 CPUE 变异指数。同时收集整理 1995 年以来渤海休渔期起止时间和休渔期时长数据。

1.3 莱州湾中上层小型鱼类早期资源丰度指数

分别取 5、6 和 8 月鲈、青鳞小沙丁鱼、斑鲈、

赤鼻棱鲈和黄鲫卵及沙氏下鱈仔稚鱼数据研究各种早期资源(个体数)生态密度(ecological density of number in early life history, EDN-ELH)。在数据整理过程中, 由于水平网速度难以严格控制, 为便于同质比较和数据质量控制, 样品定量分析时以每站每网实际采集鱼卵、仔稚鱼(粒、尾)作为指标(ind/haul)进行比较^[24-25,34]。因不同调查时期各月调查站位和数量不同, 以 1982—1983 年调查结果作为本底(Y_{ref} , 年效应值为 1), 采用 R 中广义线性模型(generalized linear model, GLM), 考虑捕捞努力量的空间分布(N_R , 渔区 zone)和数据尺度特征(N_S , 调查时间 month), 分别对各调查时期(Y , 年份 year)中上层小型鱼类 EDN-ELH ($CPUE_i$)进行标准化, 构建资源丰度指数(abundance index)指示不同调查时期各种 EDN-ELH^[34]。

$$CPUE = \frac{qaN}{A} = aqD \quad (1)$$

式(1)为 CPUE 与资源密度(EDN-ELH)一般表达式。式中 q 为捕捞系数, N 为资源量, A 为渔场面积, D 为平均 EDN-ELH, a 为有效系数, 即渔具能有效覆盖或能接近的资源比例。

$$E(CPUE_{i,j,k,e,g}) = H_h G_g Y_i Q_j R_k a_0 q_0 D_0 \quad (2)$$

式(2)为 CPUE 与 a 、 q 及 N 或 D 的函数关系; 式中 a_0 为有效系数、 q_0 为标准捕捞系数、 D_0 为标准时间-区域下的 EDN-ELH^[35]。 H_h 为环境 h 的相对效应(相对于标准环境, 下同), G_g 为渔具 g 的相对效应, Y_i 为年 i 的相对效应, Q_j 为月 j 的相对效应,

R_k 为区域 k 的相对效应。

$$CPUE_i = \frac{1}{N_S} \sum_{j=1}^{N_S} \sum_{k=1}^{N_R} A_k E(CPUE_{i,j,k,0,0}) \quad (3)$$

式(3)为去除 a 与 q 的变化后 CPUE 与资源量或 EDN-ELH 的正比关系, 即标准化的 CPUE^[35-36]。式中, N_S 为调查月份, N_R 为渔区数, $CPUE_{i,j,k,0,0}$ 为忽略环境效应与渔具效应下(即假设 H_h 与 G_g 为 1) 的 CPUE。将式(2)带入式(3)可有式(4):

$$CPUE_i = a_0 q_0 D_0 Y_i \left[\frac{1}{N_S} \sum_{j=1}^{N_S} \sum_{k=1}^{N_R} A_k Q_j R_k \right] \quad (4)$$

由于 CPUE 仅代表相对资源丰度, CPUE 时间系列除以相同的数不会改变资源量的相对关系^[35]。当各年 CPUE 均除以参考年份的 CPUE, 则获得式(5)相对丰度指数 I_i ^[35-36]:

$$I_i = \frac{CPUE_i}{CPUE_{ref}} \quad (5)$$

将式(4)代入式(5)则有式(6)

$$I_i = \frac{Y_i}{Y_{ref}} \quad (6)$$

式(5)和式(6)中, I_i 为相对年效应, $CPUE_i$ 为第 i 年 CPUE, $CPUE_{ref}$ 为参考年份的 CPUE。

1.4 莱州湾中上层小型鱼类早期生活史参数及产卵(育幼)场年代际变异

采用基于 Tweedie 类分布的广义加性模型 (Tweedie-GAM) 分析莱州湾中上层小型鱼类 EDN-ELH 与因子关系, 阐释产卵适温、盐和水深范围。Tweedie 分布是指指数分布族中的一类特殊的概率分布, 其概率密度函数^[37]为:

$$f(y : \theta, \phi, p) = \alpha(y : \phi, p) \exp \left\{ -\frac{1}{2\sigma^2} d(y : \theta, p) \right\} \quad (7)$$

式(7)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, 复合泊松能拟合包含大量零值的中上层小型鱼类 EDN-ELH 全部数据, 其性能优于常规 GAM^[37]。Tweedie-GAM 模型表达式为:

$$\begin{cases} Y \sim Tw_p(\theta, \phi) \\ \mu = E(Y) \\ \ln \mu = \alpha + \sum_{i=1}^n f_i(x_i) + \varepsilon \end{cases} \quad (8)$$

式(8)中, 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 为各站中上层小型鱼类 EDN-ELH (ind/haul) 的期望值, 即 $E(\text{EDN-ELH})$; $\ln(\mu)$ 为各站中上层小型鱼类 EDN-ELH (ind/haul), α 是适合函数的截距; ε 为服从正态分布的随机误差项; x_i 表示解释变量, 即各站影响因子; $f_i(x_i)$ 是各变量 x_i 的任意单变量函数, 通过样本平滑函数来估计。建立模型前, 运用 R 语言统计软件中 Tweedie 软件包的 Tweedie.Profile 函数, 在 $p \in (1, 2)$ 条件下改变各中上层小型鱼类 EDN-ELH 概率密度函数能效参数 p , 计算对数似然函数值, 确定数据是否符合 Tweedie 类分布; 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) 的方法确定模型平滑参数^[37]。初选因子包括 depth、zone、SST、SSS、MRYR、month 和 year 等, 通过自定义“VIF”函数计算预测变量间方差膨胀因子 (variance inflation factor, VIF), 检测因子间多重共线性, 并按照共线性诊断结果, 剔除可引起共线性问题变量^[38]。共线性诊断标准: 当 $0 < \text{VIF} < 10$, 不存在多重共线性; 当 $10 \leq \text{VIF} < 100$, 存在较强多重共线性; 当 $\text{VIF} \geq 100$, 存在严重多重共线性^[38]。利用赤池信息量准则 (Akaike information criterion, AIC) 筛选最优模型, 先进行单因子模型预测, 在 AIC 值最小的预测模型基础上再加入其他因子, 进行多因子模型预测, 重复选择过程, 直到 AIC 值不随新的因子加入而变小。AIC 值最小时对应模型即为筛选拟合效果最好的模型^[38]。利用 F 检验评估因子的显著性。据各年代实际调查获取莱州湾中上层小型鱼类 EDN-ELH, 通过 ArcGIS 10.4 软件地理统计分析模块的 Empirical Bayesian Kriging (鳃)、Inverse Distance Weighting (青鳞小沙丁鱼、斑鰈、黄鲫和赤鼻棱鳃) 和 Kernel Interpolation (沙氏下鱈) 等插值方法处理后, 绘制不同年代各种产卵(育幼)场分布图。

1.5 莱州湾中上层小型鱼类 EDN-ELH 与各因子 CCA 分析

使用 Canoco for Windows 5.0 对莱州湾中上层小型鱼类 EDN-ELH 和潜在影响因子进行分析, 阐释各因子对鱼类 EDN-ELH 影响。在对数据进行 Canoco for Windows 预分析时显示 4 个特征轴梯

度最大值 5.4, 说明该数据更适合单峰模型进行排序, 因此选用典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)^[39]。分析包括外部因子和物种数据两个矩阵。物种矩阵中入选物种需在各航次中出现的频率 $\geq 5\%$ 或该物种在一个航次的相对密度 $\geq 1\%$ ^[40]; 同时物种矩阵在分析前需进行 $\log_{10}(z+1)$ 转换^[41]。“z”为各站中上层小型鱼类 EDN-ELH (ind/haul)。同一物种不同发育阶段, 如鱼卵和仔稚鱼因生境适应性差异, 按两个物种分别计算, 共 14 种纳入物种矩阵分析。包含鱼卵 7 种: 鳀、赤鼻棱鳀、黄鲫、斑鲚、青鳞小沙丁鱼、中颌棱鳀 [*Thryssa mystax* (Bloch & Schneider, 1801)] 和蓝点马鲛 [*Scomberomorus nipponius* (Cuvier, 1832)]; 仔稚鱼 7 种: 鳀、斑鲚、赤鼻棱鳀、青鳞小沙丁鱼、沙氏下鱈、白氏银汉鱼 [*Atherina bleekeri* (Günther, 1868)] 和尖嘴扁颌针鱼 [*Strongylura anastomella* (Valenciennes, 1846)]。外部因子矩阵包括调查期内 PDO 指数、MEI 指数、SST、SSS、FEBH (此处以环渤海三省一市 ATHPF 值指示)、MRYR、depth 和 month 等 8 个因子。

2 结果与分析

2.1 莱州湾中上层小型鱼类早期资源丰度指数变动 1982—2019 年莱州湾中上层小型鱼类 EDN-

ELH 波动明显。1982—1983 年资源丰度指数为 1, 鳀 EDN-ELH 变动为 0.15~8.91 倍, 赤鼻棱鳀为 1.14~2.24 倍, 黄鲫为 0.99~1.41 倍, 斑鲚为 0.41~0.97 倍, 青鳞小沙丁鱼为 0.26~0.79 倍, 沙氏下鱈为 0.73~1.44 倍。近 40 年来变动幅度最大为鳀, 其次为赤鼻棱鳀、青鳞小沙丁鱼、沙氏下鱈和斑鲚, 黄鲫较为稳定。EDN-ELH 明显降低的为鳀、斑鲚和青鳞小沙丁鱼, 明显升高的为赤鼻棱鳀, 黄鲫和沙氏下鱈在区间内波动(图 2)。相同年份各种 EDN-ELH 变动也较明显, 1992—1993 年以鳀为高峰, 1998—1999 年以黄鲫为高峰, 2007—2008、2011—2012 和 2012—2013 年以赤鼻棱鳀为高峰, 2013—2014 年以沙氏下鱈为高峰, 此后 2014—2019 年均以赤鼻棱鳀为高峰。鳀 EDN-ELH 在 1992—1993 年达历史峰值 8.91 倍, 至 1998—1999 年降至 0.72 倍; 21 世纪 00 年代后除 2014—2015 年为 0.82 倍外, 其余年份均在 0.15~0.33 倍, 历史低值在 2016—2017 年, 仅 0.15 倍(图 2)。斑鲚历史峰值在 1982—1983 年; 1998—1999、2012—2013、2016—2017 和 2018—2019 年为相对高值点, 历史低值在 2017—2018 年, 仅 0.41 倍(图 2)。青鳞小沙丁鱼历史峰值在 1982—1983 年, 1992—1993、2018—2019 和 2014—2015 年为相对高值点, 历史低值在 2007—2008 年, 仅为 0.26 倍(图 2)。

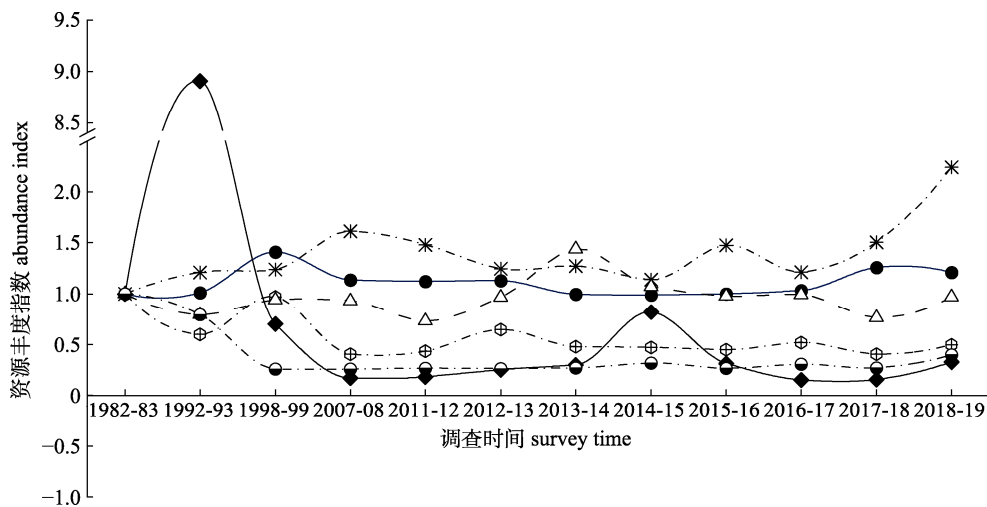


图 2 1980s 以来莱州湾中上层小型鱼类早期资源丰度指数

—●— 鳀、—○— 青鳞小沙丁鱼、—⊕— 斑鲚、—●— 黄鲫和 —*— 赤鼻棱鳀卵; —△— 沙氏下鱈仔稚鱼。

Fig. 2 Abundance indexes in the early life stages of the main small pelagic fishes in the Laizhou Bay since the 1980s eggs of —●— *Engraulis japonicus*, —○— *Sardinella zunasi*, —⊕— *Konosirus punctatus*, —●— *Setipinna tenuifilis*, and —*— *Thryssa kammalensis*; —△— larvae fish of *Hyporhamphus sajori*.

赤鼻棱鳀在 2018—2019 年达峰值 2.24 倍; 2007—2008、2017—2018 和 2011—2012 年为相对高点, 历史低值在 1982—1983 年(图 2)。黄鲫在 1998—1999 年达历史峰值 1.41 倍; 2017—2018、2018—2019 和 2007—2008 年为相对高点, 历史低值在 2014—2015 年, 为 0.99 倍。沙氏下鱈在 2013—2014 年达历史峰值 1.44 倍, 2014—2015 和 1982—1983 年为 EDN-ELH 相对高点, 2011—2012 年为历史低值, 为 0.73 倍(图 2)。

2.2 莱州湾中上层小型鱼类产卵(育幼)场分布年代际变动

鳀卵 1980s 分布在莱州湾口部、东北部近渤海海峡处及莱州湾底部, 黄河口处存东南向突入莱州湾低密度区(图 3a)。1990s 鳀卵分布范围最广、势力最强, 整个莱州湾均有分布, 湾东南底部密度高达 56 万 ind/haul (图 3d)。2000s 鳀卵分布势力明显减弱, 仅分布于湾口及东部近渤海海峡处(图 3g)。2010s 鳀卵分布在除湾西南部黄河冲

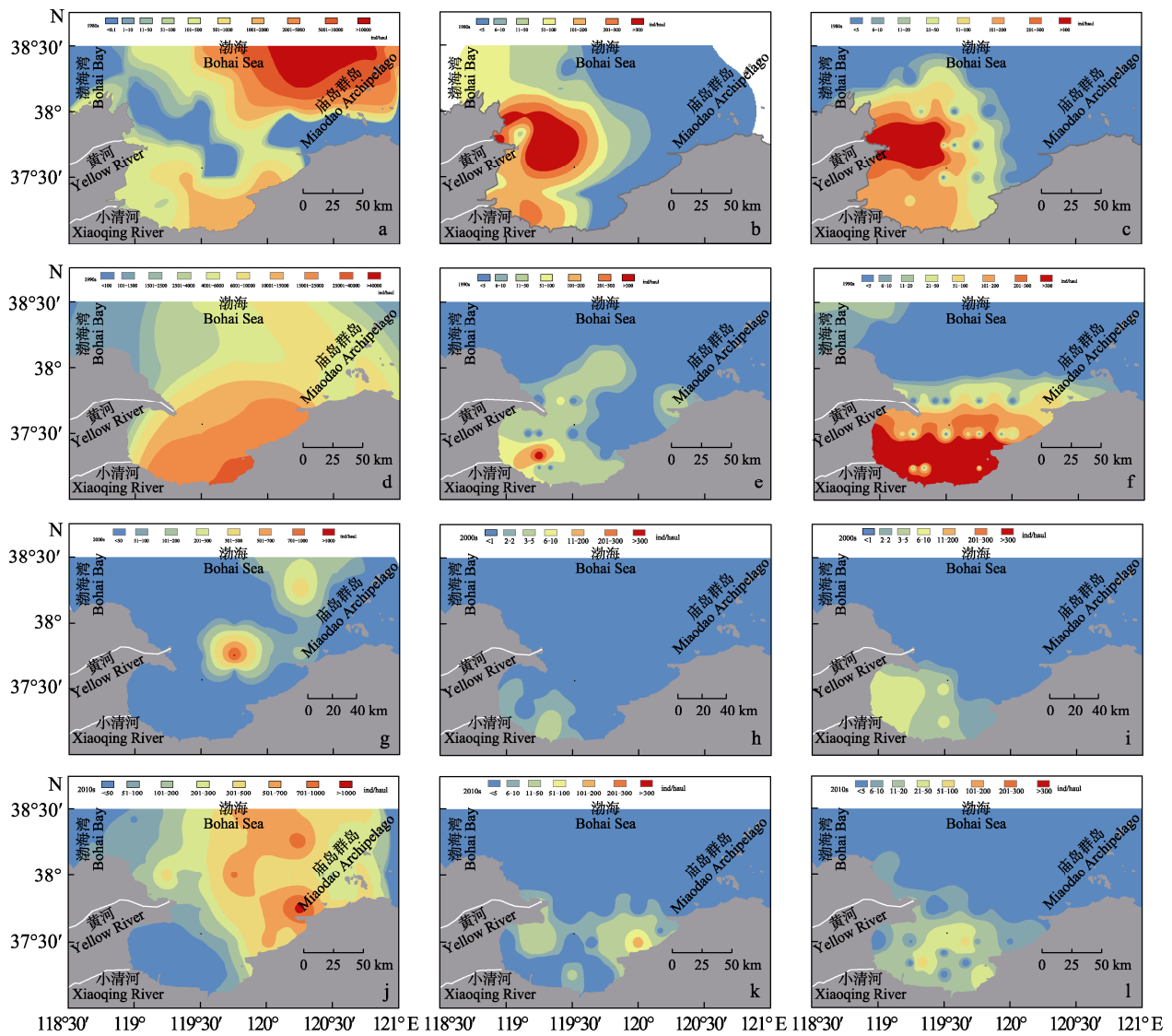


图 3 1980s 以来莱州湾中上层小型鱼类产卵场分布示意简图 I—鳀、青鳞小沙丁鱼和斑鲚
 鳀: a. 1980s, d. 1990s, g. 2000s, j. 2010s; 青鳞小沙丁鱼: b. 1980s, e. 1990s, h. 2000s, k. 2010s;
 斑鲚: c. 1980 s, f. 1990 s, i. 2000 s, l. 2010s.

Fig. 3 Decadal variation of the distribution patterns to the spawning ground of small pelagic fishes in the Laizhou Bay since the 1980s I—*Engraulis japonicus*, *Sardinella zunasi* and *Konosirus punctatus* eggs
Engraulis japonicus in a. 1980s, d. 1990s, g. 2000s and j. 2010s; *Sardinella zunasi* in b. 1980s, e. 1990s, h. 2000s and k. 2010s; *Konosirus punctatus* in c. 1980s, f. 1990s, i. 2000s and l. 2010s.

淡水堆积区外水域, 龙口妃姆岛处存在西北向突入渤海中部高密度区(图 3j)。青鳞小沙丁鱼卵 1980s 分布在莱州湾西部, 其中神仙沟-黄河口-甜水沟河口附近水域密度最高, 小清河至弥河-白浪河至潍河河口附近也为高密度中心(图 3b); 1990s 分布在三山岛至现黄河口连线湾内侧、黄河口东北部和龙口妃姆岛附近水域(图 3e); 2000s 分布在湾西南底部旺河至潍河河口附近, 其中弥河-白浪河口附近密度最高(图 3h); 2010s 分布在湾东北部三山岛至妃姆岛附近, 此外黄河口和潍河口处也有分布(图 3k)。斑鲈卵 1980s 分布在湾西部, 其中黄河口两侧密度最高, 黄河口处存东北向突入渤海中部高密度区, 湾底部旺河至潍河口附近密度也较高(图 3c); 1990s 分布在龙口妃姆岛至现黄河口连线湾内侧, 重心在三山岛至黄河口连线湾内侧, 黄河口东北部产卵中心消失(图 3f); 2000s 分布范围收缩至三山岛至现黄河口连线湾内侧, 重心在宋春荣沟至弥河-白浪河口附近(3i); 2010s 分布范围扩展至龙口妃姆岛至神仙沟连线湾内侧, 但势力较弱(图 3l)。黄鲫卵 1980s 零星分布于莱州湾中部(图 4a); 1990s 扩展至湾西部黄河口至潍河口之间海域, 重心在宋春荣河口至旺河口附近海域(图 4d); 2000s 卵分布在黄河口至弥河-白浪河口附近(图 4g); 2010s 卵零星分布于湾中部深水区(图 4j)。赤鼻棱鳀卵 1980s 在莱州湾无分布(图 4b); 1990s 卵零星分布于莱州湾中部(图 4e); 2000s 扩展至湾西部黄河口至弥河-白浪河口和湾东北部妃姆岛至渤海海峡处(图 4h); 2010s 扩展至莱州三山岛至黄河口连线湾内侧, 且黄河口处存在东北向突入渤海中部舌状高密度区(图 4k)。沙氏下鱈仔稚鱼 1980s 分布在莱州湾东南自沙河口至蓬莱沿岸, 重心在莱州浅滩附近水域(图 4c); 1990s 几无分布(图 4f); 2000s 分布在龙口附近水域(图 4i); 2010s 分布在湾东北部沙河口至蓬莱近海及西南部小清河至弥河-白浪河口附近(图 4l)。

2.3 莱州湾各调查时期内环境要素特征

5月, 调查期间年际平均 SST 呈先升后降再升变动趋势, 2011—2012 和 2012—2013 年较低, 2012—2013 年最低; 1992—1993 和 2018—2019 年较高, 1992—1993 年最高($P<0.05$, 表 2)。5月调

查期间年际平均 SSS 也呈剧烈年际波动, 2007—2008 和 2014—2015 年较低, 2014—2015 年最低; 1998—1999、2012—2013 和 2017—2018 年较高, 2012—2013 年最高($P<0.05$, 表 2)。6月, 调查期间年际平均 SST 呈先降后升而后下降趋势, 1998—1999 年最低, 2014—2015、2015—2016 和 2016—2017 年较高, 2014—2015 年最高($P<0.05$, 表 2)。6 月年际平均 SSS 也呈剧烈年际波动, 其中 2007—2008 和 2014—2015 年较低, 2014—2015 年最低; 1992—1993、1998—1999、2011—2012、2012—2013、2016—2017 和 2017—2018 年较高, 2017—2018 年最高($P<0.05$, 表 2)。8月, 调查期间年际平均 SST 也呈周期性波动, 1992—1993 和 2012—2013 年较低, 1992—1993 年最低, 2018—2019 年最高($P<0.05$, 表 2); 年际平均 SSS 呈剧烈年际波动, 1982—1983、2012—2013、2013—2014 和 2014—2015 年较低, 2013—2014 年最低; 1992—1993、1998—1999、2011—2012、2016—2017、2017—2018 和 2018—2019 年较高, 2017—2018 年最高($P<0.05$, 表 2)。

2.4 调查期内 PDO 指数、MEI 指数、MRYR 和 FEBH 等时间序列

PDO 指数时间序列(图 5a)显示 1982—1983、1992—1993、2014—2015、2015—2016、2016—2017 和 2017—2018 年处暖位相; 1998—1999、2007—2008、2011—2012、2012—2013、2013—2014 和 2018—2019 年处冷位相。MEI 指数时间序列(图 5a)显示 1982—1983、1992—1993、2014—2015 和 2015—2016 年伴有厄尔尼诺(EI Niño)现象发生; 1998—1999、2007—2008、2011—2012、2012—2013、2013—2014、2016—2017、2017—2018 和 2018—2019 年有拉尼娜(La Niña)现象发生。MRYR 月度变异(图 5b)显示, 1982 年 5—8 月、2008 年 5 月、2011 年 5—6 月、2012 年 5—8 月、2013 年 5—7 月、2017 年 5 月和 2018 年 5—8 月径流量正位相(1973—2019 年月平均径流量之上); 1992 年 5—8 月、1993 年 5—8 月、1998 年 5—8 月、2007 年 6—8 月、2008 年 6—8 月、2011 年 7—8 月、2013 年 8 月、2014 年 5—8 月、2015 年 5—8 月、2016 年 5—8 月和 2017 年 6—8 月径流量负

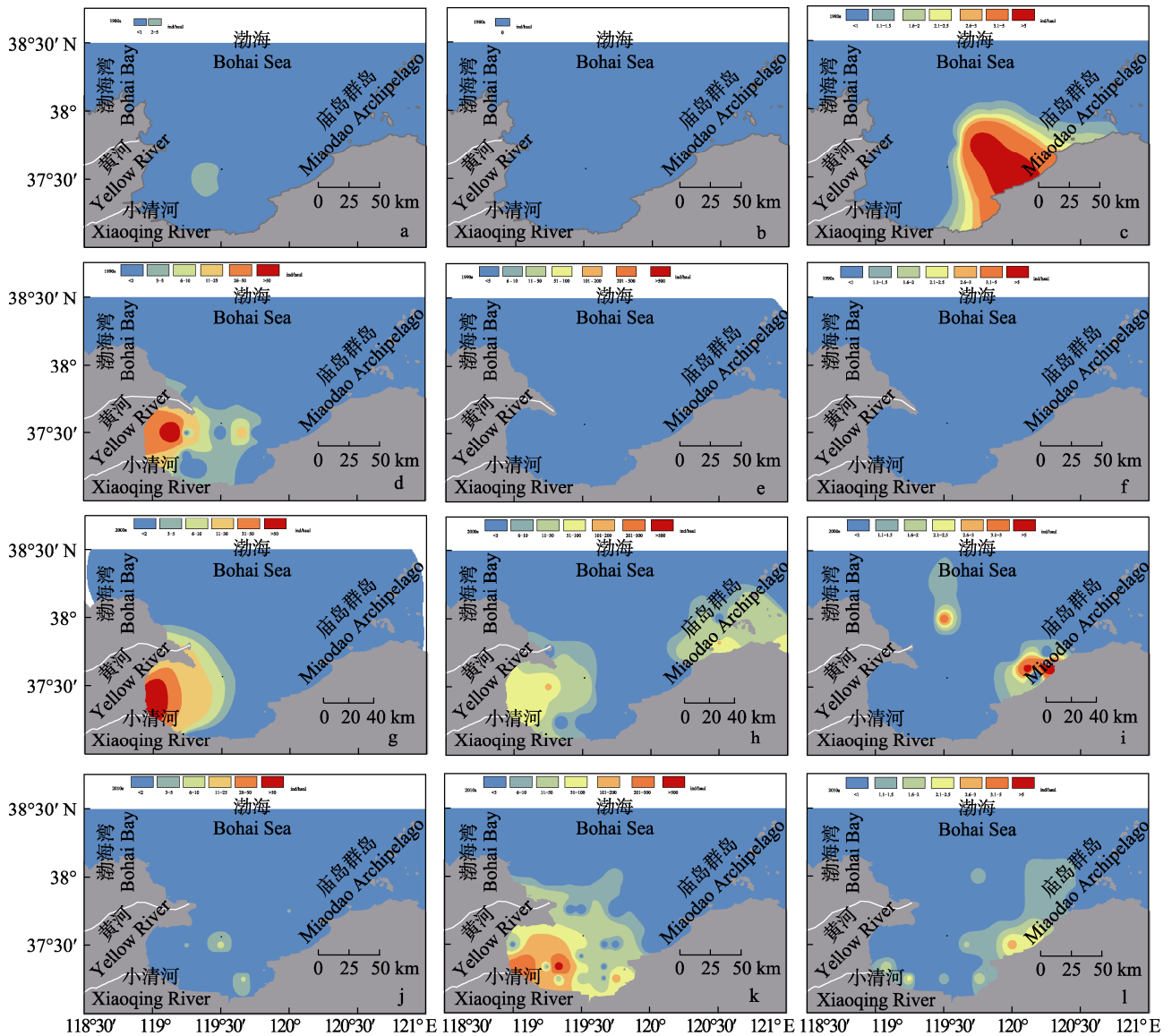


图 4 1980s 以来莱州湾中上层小型鱼类产卵(育幼)场分布示意简图 II—黄鲫、赤鼻棱鲢和沙氏下鱈

黄鲫: a. 1980s, d. 1990s, g. 2000s, j. 2010s; 赤鼻棱鲢: b. 1980s, e. 1990s, h. 2000s, k. 2010s; 沙氏下鱈: c. 1980s, f. 1990s, i. 2000s, l. 2010s.

Fig. 4 Decadal variation of the distribution patterns to the spawning ground or nursery area of small pelagic fishes in the Laizhou Bay since the 1980s II—*Setipinna tenuifilis* and *Thryssa kammalensis* eggs, and *Hyporhamphus sajori* larvae
Setipinna tenuifilis in a. 1980s, d. 1990s, g. 2000s and j. 2010s; *Thryssa kammalensis* in b. 1980s, e. 1990s, h. 2000s and k. 2010s; *Hyporhamphus sajori* in c. 1980s, f. 1990 s, i. 2000s and l. 2010s.

位相(1973—2019 年月平均径流量之下)。FEBH (ATC 和 ATHPF)自 1950s 来增长约 40 余倍(其中 ATC 增长 4.3~8.9 倍, ATHPF 增长 43~110 余倍)。1953—1985 年 FEBH 增长缓慢, 在较低水平; 1986—1998 年 FEBH 经历了 10 余年高速增长 (ATHPF 高速持续增长; ATC 在 1986—1992 年增长, 1992 年急剧下降, 而后逐步上升并在 1998 年达峰值)。1999 年起 ATC (图 6a)和 ATHPF (图 6b)变动趋势出现背离, 2000—2015 年 ATHPF 维持在高位,

ATC 自 2000—2008 出现下降趋势, 2008—2015 年进入平台期。自 2015 年起 ATC 和 ATHPF 均呈下降趋势。1995 年渤海开始实行伏季休渔制度, 其中, 1995—1998 年休渔期自 7 月 1 日—8 月 31 日, 时长 2 个月; 1999—2003 年休渔期自 7 月 1 日—9 月 15 日, 时长 2 个半月; 2003—2009 年休渔期自 6 月 16 日—9 月 1 日, 时长 2 个半月; 2009—2016 年, 休渔期自 6 月 1 日—9 月 1 日, 时长 3 个月; 2017 年至今休渔期自 5 月 1 日—9 月 1 日, 时长 4 个月。

表 2 莱州湾各调查时期温盐等环境要素特征
Tab. 2 Physical factors in the Laizhou Bay across different survey periods

年份 year	春季 Spring		春-夏季 Spr-Sum		夏季 Summer	
	表温/°C SST	表盐 SSS	表温/°C SST	表盐 SSS	表温/°C SST	表盐 SSS
1982—1983	14.60±0.34 ^b	29.72±0.29 ^B	21.17±0.43 ^{def}	30.31±0.24 ^{CDE}	27.21±0.16 ^{efg}	28.70±0.70 ^A
1992—1993	18.10±0.59 ^e	30.45±0.31 ^{B^{CDE}}	18.10±0.59 ^b	30.45±0.31 ^{DEF}	24.37±0.37 ^a	30.65±0.11 ^{CD}
1998—1999	16.17±0.49 ^{cd}	31.20±0.21 ^{EF^G}	16.17±0.49 ^a	31.20±0.21 ^{EF}	26.04±0.45 ^{cd}	30.48±0.40 ^{CD}
2007—2008	17.34±0.30 ^{dc}	28.73±0.16 ^A	19.98±0.30 ^{cd}	28.73±0.18 ^{AB}	26.57±0.15 ^{def}	29.77±0.29 ^{BC}
2011—2012	12.32±0.61 ^a	30.06±0.29 ^{BCD}	19.37±0.52 ^c	30.47±0.62 ^{DEF}	25.10±0.39 ^{ab}	30.80±0.19 ^D
2012—2013	11.32±0.30 ^a	31.73±0.14 ^{FG}	20.44±0.30 ^{cde}	30.69±0.59 ^{EF}	24.59±0.28 ^a	28.84±0.36 ^{AB}
2013—2014	16.83±0.62 ^{cde}	29.94±0.44 ^{BC}	20.39±0.33 ^{cde}	29.42±0.25 ^{BC}	25.62±0.24 ^{bc}	28.52±0.37 ^A
2014—2015	15.89±0.54 ^{bc}	28.61±0.29 ^A	22.53±0.48 ^s	27.92±0.58 ^A	26.44±0.28 ^{cde}	29.01±0.23 ^{AB}
2015—2016	15.89±0.47 ^{bc}	29.87±0.21 ^B	21.32±0.36 ^{fg}	29.48±0.19 ^{BCD}	26.19±0.27 ^{cd}	29.72±0.15 ^{BC}
2016—2017	15.82±0.28 ^{bc}	30.78±0.13 ^{DEF}	22.12±0.35 ^{fg}	31.00±0.10 ^{EF}	27.40±0.25 ^{fg}	30.65±0.12 ^{CD}
2017—2018	17.46±0.50 ^{dc}	31.26±0.16 ^{EF^G}	19.73±0.35 ^c	31.44±0.14 ^F	27.98±0.32 ^s	30.81±0.18 ^D
2018—2019	17.66±0.45 ^c	30.68±0.26 ^{CDEF}	20.49±0.41 ^{cde}	30.44±0.32 ^{DEF}	28.90±0.32 ^h	30.62±0.24 ^{CD}

注: 各航次站位数详见表 1。不同调查年份相同季节的表温(SST)中没有相同小写字母(a, b, c, d, e, f, g, h), 表盐(SSS)中没有相同大写字母(A, B, C, D, E, F, G)上标表示数值之间差异显著(P<0.05)。

Note: Number of sampling stations were listed in Table 1. Values without same superscript of lower case letters (a, b, c, d, e, f, g, h) in the same column of SST of the same season in different survey periods (years), without same superscript of capital letters (A, B, C, D, E, F, G) in the same column of SSS were significantly different from each other.

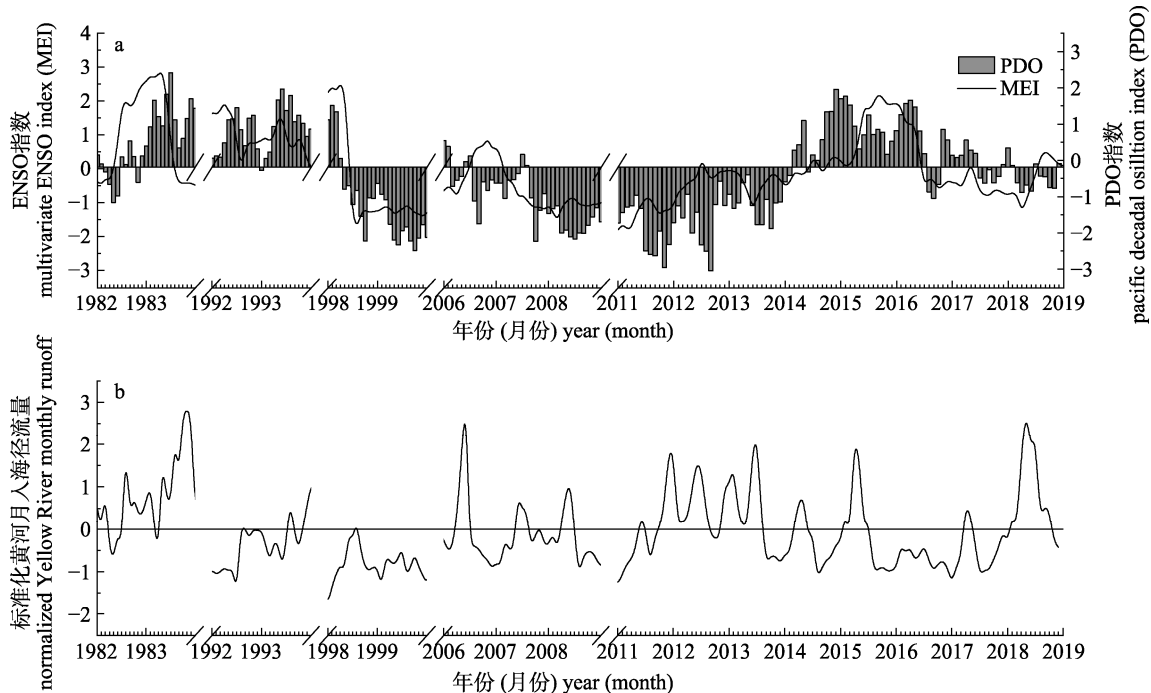


图 5 PDO 指数、MEI 指数和黄河月入海径流量(MRYR)月度变异

a. PDO 与 MEI 指数; b. 标准化黄河月入海径流量(黄河利津水文站自 1973 年 1 月至 2018 年 12 月多年月径流量实测值)^[30-31]。

Fig. 5 Time series of the PDO, MEI and monthly runoff of the Yellow River (MRYR)

a. Monthly averages of the PDO and MEI; b. Normalized MRYR based on monthly average water discharge observed at the Lijin Hydrometric Station from January 1973 to December 2018^[30-31]。

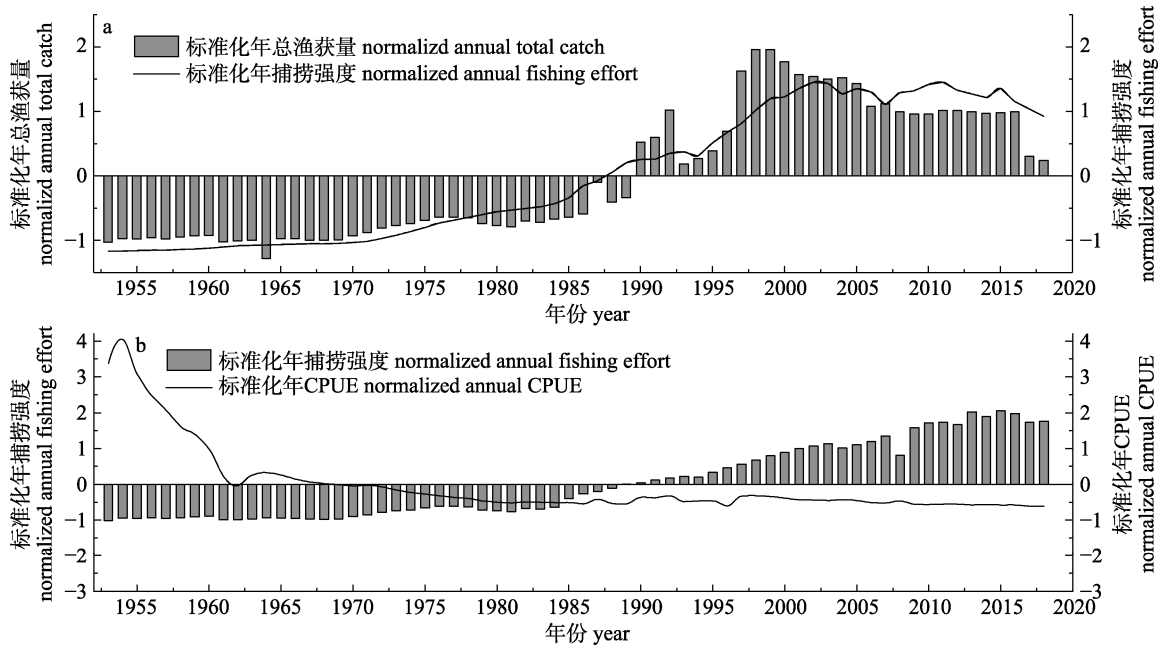


图 6 1953–2019 年渤海三省一市(辽宁、河北、山东省和天津市)捕捞强度(FEBH)与年总渔获量(a)和 CPUE (b) 年际变动^[32-33]
 Fig. 6 Annual variation of total fishing effort (FEBH) with annual total catch (a) and CPUE (b) from 1953 to 2019 in the Circum-Bohai-Sea Region (Liaoning, Hebei, Shandong Province and Tianjin)^[32-33]

2.5 莱州湾中上层小型鱼类 EDN-ELH 与主要生境因子 Tweedie-GAM 模型分析

经计算各中上层小型鱼类 EDN-ELH 均在 $1 < p_{\max} < 2$ 范围内, 得到最大对数似然函数值, 符合 Tweedie 类分布, 纳入模型分析因子为 SST、SSS、depth 和 MRYS (表 3)。SST 对鳀、斑鲈、黄鲫、赤鼻棱鳀和沙氏下鱈 EDN-ELH 影响显著 ($P < 0.05$), 呈非线性; 而对青鳞小沙丁鱼影响不显著 ($P > 0.05$) (表 3, 图 7)。SST 在 $12.9 \sim 19.92$ °C 范围内鳀卵 EDN-ELH 与 SST 正相关, $19.92 \sim 26.17$ °C 内负相关(图 7a); $11.10 \sim 19.80$ °C 内斑鲈卵 EDN-ELH 与 SST 正相关, $19.80 \sim 28.62$ °C 内负相关(图 7i); $17.80 \sim 22.15$ °C 内黄鲫卵 EDN-ELH 与 SST 正相关, $22.15 \sim 29$ °C 内负相关(图 7m); $16.00 \sim 24.78$ °C 内赤鼻棱鳀卵 EDN-ELH 与 SST 正相关, $24.78 \sim 28.10$ °C 内负相关(图 7q); 自然水域沙氏下鱈仔稚鱼 EDN-ELH 与 SST 正相关(图 7u)(表 4)。SSS 对鳀和斑鲈 EDN-ELH 影响显著 ($P < 0.05$), 呈非线性; 对青鳞小沙丁鱼(图 7f)、黄鲫(图 7n)、赤鼻棱鳀(图 7r)和沙氏下鱈(图 7v)影响均不显著(表 3; $P > 0.05$)。SSS 在 $26.19 \sim 32.63$ 内, 鳀卵 EDN-ELH 与 SSS 正相关, $32.63 \sim 33.25$ 内负相关(图 7b); SSS

在 $25.22 \sim 31.38$ 内, 斑鲈卵 EDN-ELH 与 SSS 正相关, $31.38 \sim 32.63$ 内负相关(图 7j) (表 4)。depth 对鳀、青鳞小沙丁鱼、斑鲈、黄鲫和赤鼻棱鳀 EDN-ELH 具显著影响 ($P < 0.05$), 对沙氏下鱈(图 7w)影响不显著 ($P > 0.05$)。depth $10.1 \sim 26.5$ m 范围内鳀卵 EDN-ELH 与 depth 正相关(图 7c)。青鳞小沙丁鱼(图 7g)、斑鲈(图 7k)、黄鲫(图 7o)和赤鼻棱鳀(图 7s) EDN-ELH 均与 depth 负相关(图 7)。MRYS 对鳀、青鳞小沙丁鱼、斑鲈和沙氏下鱈 EDN-ELH 均影响显著 ($P < 0.05$), 对黄鲫和赤鼻棱鳀影响不显著(表 3; $P > 0.05$)。鳀(图 7d)、青鳞小沙丁鱼(图 7h)和斑鲈(图 7l) EDN-ELH 受 MRYS 影响极显著 ($P < 0.001$), $0 \sim 40$ 亿 m^3 内与 MRYS 呈负相关; 沙氏下鱈(图 7x)受 MRYS 影响较显著 ($P < 0.05$), $0 \sim 40$ 亿 m^3 内与 MRYS 正相关。

2.6 莱州湾中上层小型鱼类 EDN-ELH 与各主要因子 CCA 分析

图 8 前 2 个排序轴特征值^[39]分别为 0.502 和 0.239, 共解释参与分析 14 个物种 12.92% 群落变化和 73.76% 环境变率。2 个环境排序轴和 2 个物种排序轴均相互垂直, 说明排序轴与环境因子间的线性结合程度能较好地反映物种与环境之间的

关系, 排序结果可信^[39]。第一排序轴与 zone、SST、MRYR、FEBH 和 month 呈正相关而与 depth、SSS、

PDO 和 MEI 呈负相关; 第二排序轴与 depth、SSS、PDO、MEI 和 month 呈正相关而与 zone 负相关(图 8)。

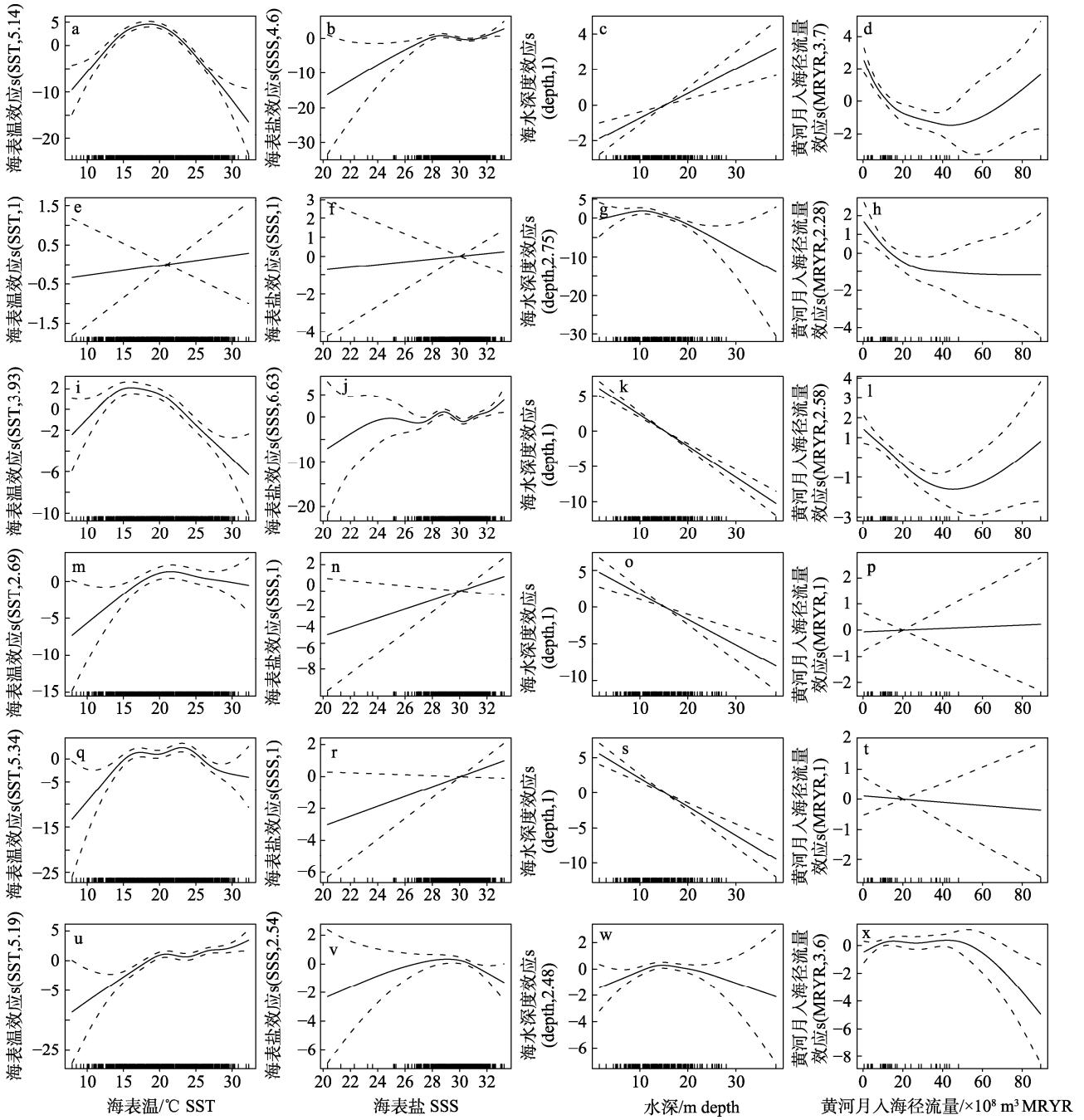


图 7 1980s 以来莱州湾中上层小型鱼类 EDN-ELH 与主要生境因子 Tweedie-GAM 模型分析

鳀: a. SST, b. SSS, c. depth, d. MYRY; 青鳞小沙丁鱼: e. SST, f. SSS, g. depth, h. MYRY; 斑鲷: i. SST, j. SSS, k. depth, l. MYRY; 黄鲫: m. SST, n. SSS, o. depth, p. MYRY; 赤鼻棱鳀: q. SST, r. SSS, s. depth, t. MYRY; 沙氏下鱈: u. SST, v. SSS, w. depth, x. MYRY.

Fig. 7 Tweedie-GAM analysis between EDN-ELH and the main environmental factors in the Laizhou Bay across different survey periods since the 1980s

Engraulis japonicus eggs: a. SST, b. SSS, c. depth, d. MYRY; *Sardinella zunasi* eggs: e. SST, f. SSS, g. depth, h. MYRY; *Konosirus punctatus* eggs: i. SST, j. SSS, k. depth, l. MYRY; *Setipinna tenuifilis* eggs: m. SST, n. SSS, o. depth, p. MYRY; *Thryssa kammalensis* eggs: q. SST, r. SSS, s. depth, t. MYRY; *Hyporhamphus sajori* larvae: u. SST, v. SSS, w. depth, x. MYRY.

表 3 莱州湾中上层小型鱼类 EDN-ELH 与主要生境因子 Tweedie-GAM 模型拟合参数 (n=691)
 Tab. 3 The variable screening process for tweedie-GAM and parameters analysis between EDN-ELH of small pelagic fishes and the main habitat characteristics in the Laizhou Bay across different survey periods since the 1980s (n=691)

种类 species	表温 SST			表盐 SSS			水深 depth			黄河月入海径流量 MYRY			最适能效参 数值 P_{max}		总偏差解释率 赤池信息 准则 AIC				
	edf	F	P	de	F	P	de	F	P	de	F	P	de	P_{max}	% tde	AIC			
鲷 <i>Engraulis japonicus</i>	5.14	54.88	<2e-16**	35.1	4.6	4.13	0.0006**	-4.7#	1	17.53	3.19e-5**	9.8	3.7	12.58	<2e-16**	8.4	1.34	48.6	3829.05
青鳞小沙丁鱼 <i>Sardinella zunasi</i>	1	0.20	0.65	0.6	1	0.16	0.69	0.7	2.75	6.89	6.25e-05**	7.1	2.28	4.17	0.01**	11.6	1.33	20	1039.65
斑鲈 <i>Konosirus punctatus</i>	3.93	17.37	<2e-16**	21	6.63	4.74	3.7e-5**	6.6	1	144.67	<2e-16**	26.4	2.58	8.94	6.1e-6**	4.2	1.28	58.2	1884.49
黄鲫 <i>Setipinna tenuifilis</i>	2.69	2.80	0.03*	6.7	1	2.42	0.12	3.7	1	23.16	2.23e-6**	23.9	1	0.03	0.86	0	1.21	34.3	466.59
赤鼻棱鲈 <i>Thryssa kammalensis</i>	5.33	7.08	1.86e-7**	14.4	1	3.32	0.07	1.4	1	54.91	<2e-16**	28.1	1	0.11	0.74	0.1	1.34	44	1102.12
沙氏下鱈 <i>Hyporhamphus sajori</i>	5.19	11.99	<2e-16**	24.1	2.53	2.48	0.057	2.1	2.48	2.53	0.054	1	3.60	2.65	0.02*	4.9	1.18	32.1	1331.05

注: * $P<0.05$, ** $P<0.01$; (总)偏差解释率, (t) de; #偏差解释率负值, 变量应剔除.

Note: * $P<0.05$, ** $P<0.01$; (total) deviance explained, (t) de; # variable should be removed, as with negative deviance explained values.

表 4 莱州湾常见中上层小型鱼类早期生活史参数(繁殖生物学特性和成鱼食性)
 Tab. 4 Reproductive characteristics and trophic level (planktivorous) of the small pelagic fish assemblage in the Laizhou Bay

种类 species	产卵期 Spawning season	鱼卵类型 Egg type	产卵育幼 场 Habitat	水温/°C SST	表盐 SSS	水深/m depth	最适水温/°C optimum SST	最适表盐 optimum SSS	最适水深/m optimum depth	世代 ⁽⁴²⁾ life hold	成鱼食性 ⁽⁴²⁾ trophic level
鲷 <i>Engraulis japonicus</i>	5-10月	浮性	近海	12.90-26.17	26.19-33.25	10.1-26.5	15.20-22.60	28.50-32.05	10.5-23.5	3	浮游动物 zooplanktivorous
青鳞小沙丁鱼 <i>Sardinella zunasi</i>	5-8月	浮性	近岸内湾	12.83-29.25	26.49-32.05	7.5-21.5	16.30-27.90	28.70-31.20	9.5-18.0	5	浮游动物 zooplanktivorous
斑鲈 <i>Konosirus punctatus</i>	5-8月	浮性	近岸内湾	11.10-28.62	25.22-32.63	3.1-20.7	14.30-19.80	27.70-31.40	3.1-18.0	5	浮游生物 planktivorous (动)及腐屑(植)
黄鲫 <i>Setipinna tenuifilis</i>	5-8月	浮性	沿岸近海	17.80-29.00	26.84-31.92	6.5-19.5	19.80-22.20	29.00-30.90	10.1-13.5	4	浮游动物 zooplanktivorous
赤鼻棱鲈 <i>Thryssa kammalensis</i>	5-8月	浮性	近岸内湾	16.00-28.10	26.49-31.92	6.5-23.2	21.50-24.80	27.40-30.50	7.5-13.5	3	浮游动物 zooplanktivorous
沙氏下鱈 <i>Hyporhamphus sajori</i>	5-6月	具卵膜丝	沿岸近海	16.80-32.30	25.34-31.89	6.7-21.5	19.90-27.30	28.80-30.80	12.6-20.9	3	浮游动物 zooplanktivorous

注: “世代”和“成鱼食性”等数据引自《黄、渤海区渔业资源调查与区划》^[42].

Note: Life hold, trophic level and stomach content of the small pelagic fish according to Investigation and Regionalization of Fishery Resources in the Yellow Sea and Bohai Sea^[42].

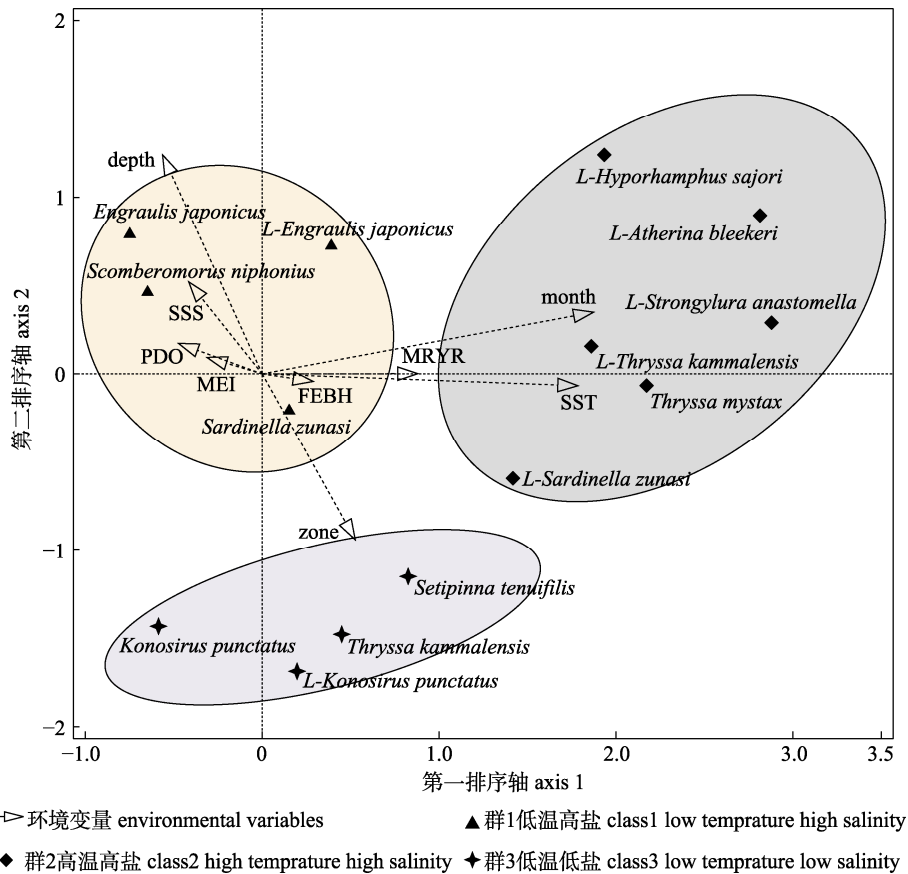


图 8 1980s 以来莱州湾主要中上层鱼类 EDN-ELH 与各因子典范对应分析

鱼卵含鳃、赤鼻棱鳃、斑鲹、青鳞小沙丁鱼、黄鲫、中颌棱鳃和蓝点马鲛; 仔稚鱼含鳃、赤鼻棱鳃、斑鲹、青鳞小沙丁鱼、沙氏下鳃、白氏银汉鱼和尖嘴扁颌针鱼; 影响因子含 SST、SSS、PDO、MEI、depth、month、MRYR 和 FEBH.

Fig. 8 Canonical correspondence analysis of EDN-ELH of pelagic fish to the main environmental factors in the Laizhou Bay across different survey periods since the 1980s

Fish eggs taxas including *Engraulis japonicus*, *Thryssa kammalensis*, *Konosirus punctatus*, *Sardinella zunasi*, *Setipinna taty*, *Thryssa mystax* and *Scomberomorus niphonius*. Fish larvae taxas including *L-Engraulis japonicus*, *L-Thryssa kammalensis*, *L-Konosirus punctatus*, *L-Sardinella zunasi*, *L-Hyporhamphus sajori*, *L-Atherina bleekeri* and *L-Strongylura anastomella*. Environmental factors including SST, SSS, PDO, MEI, depth, MRYR and FEBH.

depth、month、MRYR、SST、PDO 指数和 SSS 是影响莱州湾中上层小型鱼类 EDN-ELH 的主要因子。鳃和斑鲹 EDN-ELH 与 SST 负相关, 青鳞小沙丁鱼、赤鼻棱鳃、黄鲫和沙氏下鳃与 SST 正相关。产卵适温由低到高排序为鳃、斑鲹、青鳞小沙丁鱼、赤鼻棱鳃、黄鲫和沙氏下鳃(图 8)。鳃 EDN-ELH 与 depth 正相关, 青鳞小沙丁鱼、赤鼻棱鳃、黄鲫和沙氏下鳃与 depth 负相关。产卵水深由高到低排序为鳃、沙氏下鳃、青鳞小沙丁鱼、斑鲹、黄鲫和赤鼻棱鳃。鳃 EDN-ELH 与 SSS 显著正相关, 青鳞小沙丁鱼、赤鼻棱鳃、黄鲫和沙氏下鳃与 SSS 负相关。产卵适盐由高到低排序为鳃、沙氏下鳃、青鳞小沙丁鱼、斑鲹、黄鲫和赤

鼻棱鳃。鳃和沙氏下鳃 EDN-ELH 与 PDO 和 MEI 指数正相关, 赤鼻棱鳃、黄鲫、斑鲹和青鳞小沙丁鱼与 PDO 和 MEI 指数负相关。鳃、斑鲹 EDN-ELH 与 MRYR 负相关, 赤鼻棱鳃、黄鲫和沙氏下鳃与 MRYR 正相关, 青鳞小沙丁鱼 EDN-ELH 受 MRYR 影响较小, 呈微弱正相关(图 8)。MRYR 影响由低到高排序为鳃、斑鲹、青鳞小沙丁鱼、赤鼻棱鳃、黄鲫和沙氏下鳃。FEBH 与鳃和斑鲹 EDN-ELH 呈负相关, 而对其他种类影响不明显, 呈微弱正相关。此外, 莱州湾中上层小型鱼类同种仔稚鱼分布较鱼卵表现出较低 depth、较低 SSS 和较高 SST 偏好(近岸分布)。中上层小型鱼类主要捕食者蓝点马鲛卵栖息生境与鳃卵类似,

为低温高盐类型; 中颌棱鯧卵为高温高盐类型; 尖嘴扁颌针鱼与白氏银汉鱼仔稚鱼主要栖息生境相似, 同为高温高盐类型(图 8)。

3 讨论

莱州湾中上层小型鱼类生命周期短(3~5 年), 性成熟早(1~2 龄, 少数 3 龄), 处于食物链低端, 资源更新快^[42], 其不仅是莱州湾重要捕捞对象, 也是食物网中将浮游生物转化为高营养级鱼类(蓝点马鲛等)重要中间环节, 是莱州湾生态系统中的关键类群^[43]。莱州湾中上层小型鱼类 EDN-ELH 及其产卵(育幼)场分布处年际和年代际波动中; 相较 1980s, 鳀、斑鲈和青鳞小沙丁鱼 EDN-ELH 显著降低, 赤鼻棱鯧显著升高, 黄鲫和沙氏下鱈保持相对稳定。国内对鳀^[44-47]、青鳞小沙丁鱼^[48-49]、斑鲈^[49-51]、黄鲫^[42]、赤鼻棱鯧^[52]和沙氏下鱈^[42,53]等早期生活史研究, 已有各种早期发育形态、产卵场、产卵期和产卵条件等报道, 其中尤以鳀最为详尽。因鱼类早期生活史特征具生态系统和种特异性, 即便是同一种类因所处海洋生态系统不同, 产卵适温也会不同, 这一现象被称为早期生活史阶段热生理学适应^[54], 在研究中上层小型鱼类种群早期补充特征时要避免跨海洋生态系统简单移植。

3.1 莱州湾中上层小型鱼类 EDN-ELH“上行控制”因素

鳀为近海产卵繁殖种类, 产卵适温较广、产卵期长、产卵适盐相对高。据万瑞景等^[44]研究, 鳀卵分布与海流、潮汐及水温分布等物理海洋学要素关系密切, 锋区的辐聚和卷夹作用使鱼卵聚集成密集的斑块, 鱼卵空间分布则主要集中在上混合层。综合 1959 年海洋调查资料^[45], 莱州湾鳀产卵期自 5 月开始, 当月即达产卵高峰, 之后波浪式地衰退, 9 月即结束; 产卵适温(SST) 15.20~22.60 °C, 适盐(SSS) 28.5~32.05; 产卵场分布与黄河冲淡水势力密切相关, SST、depth、MRYR (SSS)和硅酸盐浓度^[46]是影响产卵场湾内分布关键因子; 产卵场分布在湾内 depth 超过 10 m、SSS 和水色透明度较高海域, 在 depth、SSS 和水色透明度均较低的冲淡水堆积区几无分布。闽南-台湾

浅滩渔场中鳀产卵适温盐则较高, 为 21.34~22.48 °C 和 33.3~34.52, 尤以 34.52 水域密度最高^[47]。青鳞小沙丁鱼和斑鲈均为近岸内湾产卵繁殖种类, 繁殖期对 SST、SSS 和 depth 适应范围较广。莱州湾青鳞小沙丁鱼和斑鲈产卵期均在 5—8 月, 青鳞小沙丁鱼主产卵期较长, 在 5 月下旬至 6 月中旬; 斑鲈较青鳞小沙丁鱼产卵盛期早, 产卵开始即进入盛期, 集中于 5 月中下旬; 青鳞小沙丁鱼产卵适温范围较斑鲈高, 而斑鲈卵分布较青鳞小沙丁鱼更近岸边。渤海湾^[49]和黄海胶州湾^[48,50]青鳞小沙丁鱼和斑鲈产卵适温盐范围与莱州湾相近, 渤海湾群体产卵期与莱州湾一致, 胶州湾群体较莱州湾稍早。南海洋浦湾斑鲈产卵适温、盐较高, 适温 27.9~29.4 °C, 适盐高达 31.69^[51]。黄鲫是沿岸近海产卵繁殖种类, 莱州湾黄鲫产卵适温较同海区鳀和斑鲈高, 盛期在 5 月下旬至 6 月上旬, 产卵场分布在水深较浅、水质浑浊的湾西部冲淡水堆积区。赤鼻棱鯧为近岸内湾产卵繁殖种类, 莱州湾内其产卵适温较其他中上层小型鱼类高, 产卵适盐相对低。莱州湾与胶州湾^[52]群体产卵期和产卵适温相近, 盛期在 5 月下旬至 6 月中旬。沙氏下鱈为沿岸近海产卵繁殖种类, 产卵场分布在莱州湾东部水色透明度高、depth 5~20 m 的海区; SST 升至 13.5 °C 时开始产卵, 15~20.6 °C 时达产卵盛期, 6 月中旬水温升至 22.0 °C 时已基本结束^[42]; 育幼场 SST 高于产卵场, SST 和 MRYR (SSS)^[53]为影响其仔稚鱼 EDN-ELH 主要因子。

莱州湾各中上层小型鱼类产卵适温、盐范围相对较广, 产卵(育幼)场分布范围广泛, 时空分布具种特异性。中上层小型鱼类(如鳀和斑鲈)的莱州湾群体产卵适温、盐范围较其低纬度海区群体低, 表现为低温低盐偏好; 相反低纬度海区群体表现为高温高盐偏好。温度和盐度是影响海洋鱼类受精卵和初孵仔鱼发育的最主要环境因子, 温盐度组合影响, 特别是温度为限制产卵场地理分布的主要环境因子^[55-57], 而温度影响又被盐度效应所修饰^[58]。特别是在接近鱼类产卵场地理分布边界(适温阈值)时, 盐度效应变得尤为显著, 表现为低温低盐和高温高盐增效作用(低 SST 叠加低 SSS 或高 SST 叠加高 SSS, 有助于提高潜在

补充成功率), 相反低温高盐 and 高温低盐抑制作用(低 SST 叠加高 SSS 或高 SST 叠加低 SSS, 将降低潜在补充成功率)^[55-59]。海洋理化环境条件年际和年代际变化将影响鱼卵、仔稚鱼发育和存活^[55-59]及鱼类产卵(育幼)场分布^[60-61], 进而影响种群动态。这是莱州湾中上层小型鱼类 EDN-ELH 及其产卵(育幼)场分布年际和年代际波动原因之一。PDO 指数^[15-16,62]和 MEI 指数^[4-7,62]是研究莱州湾中上层小型鱼类 EDN-ELH 年代际变异因子, MRYS^[63]是研究年际变异因子。时间序列和 CCA 分析结果表明 PDO 和 MEI 指数“暖位相”期间莱州湾鳀和沙氏下鱈发生量较高, “冷位相”期间赤鼻棱鳀、黄鲫、青鳞小沙丁鱼和斑鲈发生量较高。莱州湾鳀种群在 PDO“暖位相”期间 EDN-ELH 高, 正与日本太平洋沿岸侧黑潮水系鳀种群在 PDO“冷位相”期间兴盛相反^[15-16], 究其原因主要是由莱州湾^[64]和日本太平洋沿岸侧黑潮水系^[15-16]SST 的年代际变化与 PDO 暖(冷)位相对应关系相反导致。MRYS 对除黄鲫和赤鼻棱鳀外各中上层小型鱼类 EDN-ELH 影响均显著($P < 0.05$), MRYS 与鳀、斑鲈和青鳞小沙丁鱼负相关, 与沙氏下鱈正相关。

3.2 捕捞对莱州湾中上层小型鱼类种群 EDN-ELH 的影响

捕捞和被捕食死亡是莱州湾中上层小型鱼类种群“下行控制”因素。莱州湾中上层小型鱼类均属近海和沿岸性结群洄游鱼类^[42,65], 其资源捕捞利用程度受种群集群特性和早期生活史特征共同影响。除鳀和赤鼻棱鳀外, 青鳞小沙丁鱼、斑鲈、黄鲫和沙氏下鱈均为莱州湾传统捕捞鱼类, 并形成地方性小型渔业^[42,65-66]。青鳞小沙丁鱼为沿岸浅海结群性鱼类, 产卵后鱼群分散在沿岸海区索饵, 渔期 5—10 月, 是沿岸定置网具、大拉网及青鳞流网捕捞对象; 斑鲈分布于莱州湾近海浅水区, 亲体产卵后即游向离岸稍远水域摄食, 受鱼群集群分布特点制约不易受大规模专业捕捞, 主要渔具为沿岸大拉网、小圆网及定制张网, 越冬洄游途中拖网也可捕获; 黄鲫是夏秋季索饵期集群特性强鱼类, 主捕索饵群体, 传统渔期夏秋季, 主要渔具为黄鲫刺网、沿岸定置渔具和各类型拖网;

沙氏下鱈产卵群体集群特性强, 产卵后即分散索饵, 主捕产卵群体, 传统渔期 5 月中旬至 6 月中旬, 渔场在莱州湾东部, 以浮拖网方式捕捞^[42,65]。鳀产卵群体在莱州湾口及东北部盐度和透明度高水域产卵后大部向深水区洄游索饵, 主要分布在渤海海峡西侧一线; 赤鼻棱鳀 5—7 月在莱州湾近岸水域产卵并索饵, 为近 40 年莱州湾唯一 EDN-ELH 显著上升鱼种。

莱州湾作为典型沿岸海域渔业区, 是对鱼类幼体具高度损害性的定置网作业渔场, 同时也是各种渔船渔具捕捞产卵群体的主要渔场^[42]。渔业资源的利用程度, 捕捞力量是决定因素。1985—1998 年为 FEBH 急速增长期, 期间对莱州湾斑鲈、青鳞小沙丁鱼和沙氏下鱈产卵群体的利用, 导致它们生殖群体资源量降低, 进而影响其世代发生量, 即“补充型捕捞过度”; 同时沿岸定置渔具渔业对中上层小型鱼类稚幼鱼损害, 即“生长型捕捞过度”也是影响中上层小型鱼类世代变弱重要因素^[42]。“补充型”和“生长型”捕捞过度导致 1992—1993 年斑鲈、青鳞小沙丁鱼和沙氏下鱈 EDN-ELH 较 1982—1983 年减少 20% 以上。自 1995 年渤海开始实行“伏季休渔制度”, “休渔期”也经历了从短到长过程, 逐步扩展至春季。伏季休渔和春季禁渔, 对春夏季产卵繁殖、夏秋季索饵鱼类产卵亲体和幼体捕捞压力大为减轻, 对其种族繁衍和资源数量补充是有利的^[67-68]。FEBH 对莱州湾中上层小型鱼类 EDN-ELH 影响由此变得复杂。鳀和斑鲈因产卵期较早, 大量产卵亲体仍会在“休渔期”外传统渔期被捕捞, 受 FEBH 影响较显著, 呈负相关。青鳞小沙丁鱼、沙氏下鱈和赤鼻棱鳀等产卵期相对较晚种类, 因产卵期和传统渔期均在“休渔期”内, 受 FEBH 影响减少; 同时又因食物链上掠食鱼类被捕捞衰退, 水域空间和部分饵料为其所利用, 从而提高了补充成功率^[65], 表现与 FEBH 微弱正相关。“休渔期”起迄时间及时长会影响 FEBH, 进而影响 EDN-ELH。如自 2017 年, 渤海“休渔期”提前至 5 月 1 日, 时长 4 个月, 涵盖主要产卵育幼季节, 2018—2019 年莱州湾中上层小型鱼类(黄鲫除外) EDN-ELH 较 2017—2018 年提升 20%~109% (鳀最显著为

109%)。因黄鲫是夏秋季索饵期集群特性强鱼类,不会因捕捞强度过大而使其群体失去产卵机会^[42],所以 EDN-ELH 较稳定。

3.3 黄河入海径流量对莱州湾中上层小型鱼类 EDN-ELH 的影响

黄河每年输送大量淡水和陆源生物营养盐类进入莱州湾,其入海径流量对莱州湾水文要素分布和变化影响大^[69-73]。北黄海高盐水和黄河冲淡水两种势力相互消长,构成了莱州湾海洋水文基本特征^[69],同时也塑造了中上层小型鱼类产卵(育幼)场时空分布格局。1982—2019 年间莱州湾主要产卵育幼季节(5—8 月)黄河入海径流量正位相时间不足调查统计时间 2/5;对中上层小型鱼类产卵繁殖有重要意义的春季(3—5 月)年均入海径流量更是由 20 世纪 50、60 年代的 69.75、86.25 亿 m³, 逐次下降为 70、80 和 90 年代的 40.39、23.1 和 15.54 亿 m³; 21 世纪 00 年代则降至历史低值 14.87 亿 m³, 10 年代后回升至 31.08 亿 m³。由于黄河入海径流量减少,河口附近冲淡过程减弱,低盐区缩小,外海高盐水入侵加强^[70-71];作为营养盐和有机质重要载体入海泥沙通量也呈“阶梯式”下降,河口海区营养盐分布范围缩减^[72-73],这对莱州湾生产力极为不利。黄河口及邻近海区浮游植物丰度和多样性在 20 世纪 80 年代最高[角毛藻(*Chaetoceros* spp.)和圆筛藻(*Coscinodiscus* spp.)等可作为仔稚鱼饵料的大中硅藻为主];90 年代末降至历史低值;21 世纪 00 年代中后期略有回升,但伴随甲硅藻比值上升、硅藻类小型化和底栖性硅藻成为优势种等变化^[74]。相应的莱州湾西部浮游动物生物量显著下降(2002 年较 1980s 下降近 50%)^[75];优势种组成发生变化,鱼类稚幼鱼生长转换重要饵料——传统优势种腹胸刺水蚤(*Centropages abdominalis* Sato, 1913)成为稀有种^[76]。河口海区饵料条件恶化,对食物链上层的中上层小型鱼类早期资源存活有较大负面影响。

仔稚鱼及其饵料生物在时间和空间上一致性与否(“匹配与不匹配”/“match-mismatch”)是决定其补充强度的关键因素^[34,77]。从中上层小型鱼类产卵(育幼)场基础饵料(硅藻类)供给方面看,营养盐、水温和光照等外界环境条件的变动是引起莱州

湾浮游植物数量季节(或周年)变动的主要原因^[78]。自然条件下,由于沿岸各河川在汛期向河口区输送营养盐类低于该海区冬季积累,莱州湾浮游植物呈典型温带双周期型季节变动规律,年高峰和次高峰分别在春季(3—5 月)及夏季和秋初(8—9 月)^[79]。这正与受温度调节、生理反应调控^[80]的莱州湾中上层小型鱼类早期资源发生和生命周期时间节点一致。自 2002 年 7 月始,水利部黄河水利委员会利用黄河干流大型水库联合调度,在汛前(6 月中旬至 7 月上旬)制造人工洪峰,冲刷下游河道,并将大量泥沙输送入莱州湾(黄河调水调沙工程)^[71-73,81-82]。黄河调水调沙工程的实施,以短周期事件性人造洪峰取代自然洪峰,使得黄河淡水和营养盐在年内输送更加集中,改变了黄河入海物质通量季节性模式^[71-73,81-82]。工程实施后,黄河径流入海携带的大量营养盐在黄河口东北部和莱州湾南部诱发水华,并且河流锋为浮游植物提供了合适生长环境,促成现在上述区域浮游植物浓度变为夏、秋季为高值^[83];且河口海域内出现大量淡水藻种,虽然浮游植物群落多样性增加但硅藻优势减弱^[84]。这将造成中上层小型鱼类早期资源关键生活史阶段与饵料生物的错配,从而导致其早期补充能力下降乃至种群的衰退^[77,80]。

鱼类早期资源主营浮游生活,由黄河三角洲岸线变迁导致的莱州湾环流变化也将影响中上层小型鱼类产卵、育幼场的时空分布格局及其幼体运输。20 世纪 80 年代前莱州湾主要呈一反气旋环流,水体从莱州湾东部进入,在湾内呈顺时针方向运动,从湾西北部流出^[85];湾内营浮游生活的鱼类早期资源受环流的运输,被带至湾西部生境适宜、饵料丰富的近岸水域繁育生长。自 1976 年 5 月黄河人工改道由清水沟流路入海,黄河三角洲岸线不断外伸,在现黄河口附近出现一对显著岬角旋涡对,莱州湾东南部流场变得与 20 世纪 80 年代前相反,为顺着岸流出湾外^[85]。由此,位于莱州湾西北部斑鲚、黄鲫、青鳞小沙丁鱼和赤鼻棱鳀产卵场内的早期资源将被黄河口附近岬角旋涡捕陷于流涡内;而位于湾东南部鳀和沙氏下鱈等则会顺着岸被输送出湾外而被捕陷于刁龙嘴

附近流涡中^[85]。这将不利于中上层小型鱼类早期资源在莱州湾内生长, 同时也会对中上层小型鱼类湾内产卵(育幼)场时空分布格局产生显著影响^[86]。

4 小结

莱州湾中上层小型鱼类产卵活动主要集中于年内升温期; 各种(鳀除外)低盐河口近岸产卵特性明显; 产卵(育幼)场时空分布格局受北黄海高盐水和黄河冲淡水势力相互消长影响, 同种仔稚鱼较其鱼卵呈明显近岸分布。莱州湾中上层小型鱼类种群又具寿命短、性成熟早、补充群体多于剩余群体、产卵(育幼)场分布广泛等特点。它们虽同属一个地方群系、常混栖, 但产卵(育幼)场时空分布具种特异性, 以保证各种均拥有较为雄厚饵料基础。莱州湾独特生态环境也为它们提供了优越繁衍后代条件。因此它们既能承受较大捕捞压力保持一定种群数量, 还能适应食物链上掠食鱼类对其群体高强度的捕食, 而且在当今多种高营养级经济鱼类衰退形势下, 水域空间和部分饵料为其所利用, 提高其早期补充成功率。

致谢: 对各航次海上调查期间帮助采样的黄海水产研究所资源室各位前辈和科研人员谨致谢忱, 同时感谢国家农业科学渔业资源环境青岛观测实验站对本项研究给予的资助!

参考文献:

- [1] Tacon A G J, Metian M. Fishing for feed or fishing for food: Increasing global competition for small pelagic forage fish[J]. *Ambio*, 2009, 38(6): 294-302.
- [2] FAO Fisheries and Aquaculture Department Statistics and Information Service (2020)[R]. *FishStatJ: Universal Software for Fishery Statistical Time Series*. Food and Agriculture Organization, Rome, 2020.
- [3] Alheit J, Peck M A. Drivers of dynamics of small pelagic fish resources: Biology, management and human factors[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2019, 617-618: 1-6.
- [4] Peck M A, Reglero P, Takahashi M, et al. Life cycle ecophysiology of small pelagic fish and climate-driven changes in populations[J]. *Progress in Oceanography*, 2013, 116: 220-245.
- [5] Peck M A, Alheit J, Bertrand A, et al. Small pelagic fish in the new millennium: A bottom-up view of global research effort[J]. *Progress in Oceanography*, 2021, 191: 102494.
- [6] Corten A. The reappearance of spawning Atlantic herring (*Clupea harengus*) on Aberdeen Bank (North Sea) in 1983 and its relationship to environmental conditions[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1999, 56(11): 2051-2061.
- [7] Cury P, Bakun A, Crawford R J M, et al. Small pelagics in upwelling systems: Patterns of interaction and structural changes in "wasp-waist" ecosystems[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2000, 57(3): 603-618.
- [8] Alder J, Campbell B, Karpouzi V, et al. Forage fish: From ecosystems to markets[J]. *Annual Review of Environment and Resources*, 2008, 33: 153-166.
- [9] Bakun A, Babcock E A, Lluch-Cota S E, et al. Issues of ecosystem-based management of forage fisheries in "open" non-stationary ecosystems: The example of the sardine fishery in the Gulf of California[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2010, 20(1): 9-29.
- [10] Tang Q S, Jin X S, Wang J, et al. Decadal-scale variations of ecosystem productivity and control mechanisms in the Bohai Sea[J]. *Fisheries Oceanography*, 2003, 12(4-5): 223-233.
- [11] Lluch-belda D, Schwartzlose R A, Serra R, et al. Sardine and anchovy regime fluctuations of abundance in four regions of the world oceans: A workshop report[J]. *Fisheries Oceanography*, 1992, 1(4): 339-347.
- [12] Tourre Y M, Lluch-Cota S E, White W B. Global multi-decadal ocean climate and small-pelagic fish population[J]. *Environmental Research Letters*, 2007, 2(3): 034005.
- [13] Alheit J, Niquen M. Regime shifts in the Humboldt Current ecosystem[J]. *Progress in Oceanography*, 2004, 60(2-4): 201-222.
- [14] Alheit J, Möllmann C, Dutz J, et al. Synchronous ecological regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2005, 62(7): 1205-1215.
- [15] Nathan J M, Steven R H. The Pacific decadal oscillation[J]. *Journal of Oceanography*, 2002, 58: 35-44.
- [16] Watanabe Y. Recruitment variability of small pelagic fish populations in the Kuroshio-Oyashio transition region of the western North Pacific[J]. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 2009, 41: 197-204.
- [17] Jin X S, Deng J Y. Yearly variations of fishery resources and biodiversity in the Laizhou Bay[J]. *Marine Fisheries Research*, 1999, 20(1): 6-12. [金显仕, 邓景耀. 莱州湾春季渔业资源及生物多样性的年间变化[J]. *海洋水产研究*, 1999, 20(1): 6-12.]
- [18] Zhu X H, Miao F, Liu D, et al. Spatiotemporal pattern and dominant component of fish community in the Yellow River

- Estuary and its adjacent waters[J]. *Studia Marina Sinica*, 2001, 43: 141-151. [朱鑫华, 缪锋, 刘栋, 等. 黄河口及邻近海域鱼类群落时空格局与优势种特征研究[J]. *海洋科学集刊*, 2001, 43: 141-151.]
- [19] Deng J Y, Jin X S. Study on fishery biodiversity and its conservation in Laizhou Bay and Yellow River Estuary[J]. *Zoological Research*, 2000, 21(1): 76-82. [邓景耀, 金显仕. 莱州湾及黄河口水域渔业生物多样性及其保护研究[J]. *动物学研究*, 2000, 21(1): 76-82.]
- [20] Bian X D, Wan R J, Jin X S, et al. Early life resources assemblage structure and succession to the marine Osteichthyes in the Laizhou Bay of Bohai Sea[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2022, 46(1): 51-72. [卞晓东, 万瑞景, 金显仕, 等. 渤海莱州湾硬骨鱼类早期资源群落结构及演变[J]. *水产学报*, 2022, 46(1): 51-72.]
- [21] McLeod D J, Hobday A J, Lyle J M, et al. A prey-related shift in the abundance of small pelagic fish in eastern Tasmania?[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2012, 69(6): 953-960.
- [22] Alheit J, Peck M A. Drivers of dynamics of small pelagic fish resources: Biology, management and human factors[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2019, 617-618: 1-6.
- [23] Houde E D. Fish early life dynamics and recruitment variability[J]. *American Fisheries Society Symposium*, 1987, 2: 17-29.
- [24] Jiang Y W, Wan R J, Chen R S. Investigation of eggs and larvae of osteichthyes in the Bohai Sea[J]. *Marine Fisheries Research*, 1988, 9: 121-149. [姜言伟, 万瑞景, 陈瑞盛. 渤海硬骨鱼类鱼卵、仔稚鱼调查研究[J]. *海洋水产研究*, 1988, 9: 121-149.]
- [25] Wan R, Jiang Y. The distribution and variation of eggs and larvae of osteichthyes in the Bohai Sea[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 1998, 5(1): 43-50. [万瑞景, 姜言伟. 渤海硬骨鱼类鱼卵和仔稚鱼分布及其动态变化[J]. *中国水产科学*, 1998, 5(1): 43-50.]
- [26] Cheng J S, Qiu S Y, Li P J, et al. Ecological environment and biotic community in the coastal waters of the Yellow Sea and Bohai Sea[M]. Qingdao: China Ocean University Press, 2004: 343-350. [程济生, 邱盛尧, 李培军, 等. 黄渤海近岸水域生态环境与生物群落[M]. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2004: 343-350.]
- [27] Zhou S L, Ma S S, Li C M, et al. Hydrographic chart for reproduction environment of the Bohai Sea[J]. *Marine Fisheries Research*, 1991, 12: 93-122. [周诗贻, 马绍赛, 李昌明, 等. 渤海增殖环境水文图集[J]. *海洋水产研究*, 1991, 12: 93-122.]
- [28] Zhou S L, Chen J F, Ma S S, et al. The hydrological environment and variation features of enhancement in bohai sea[J]. *Marine Fisheries Research*, 1997, 18(2): 86-100. [周诗贻, 陈聚法, 马绍赛, 等. 渤海增殖水文环境及年代变异特点[J]. *海洋水产研究*, 1997, 18(2): 86-100.]
- [29] Wan R J. Investigation report on the spawning grounds of important fishery resources in the Laizhou Bay of Bohai Sea from 2007 to 2008[R](Unpublished). Yellow sea Fishery Research Institute Scientific Report 2007-2008. [万瑞景. 2007-2008 年渤海莱州湾重要渔业资源产卵场调查与研究报告[R](未公开发表). 黄海水产研究所调查报告, 2007-2008.]
- [30] Dongying Water Conservancy Records Compilation Committee. Dongying Water Conservancy Records (2002)[M]. Beijing: Hongqi Press, 2003: 56-57. [东营市水利志编纂委员会. 东营市水利志(2002)[M]. 北京:红旗出版社, 2003: 56-57.]
- [31] Yellow River Conservancy Commission of Ministry of Water Resources, PRC. Yellow River Sediment Bulletin (2002 - 2019)[R]. [水利部黄河水利委员会. 黄河泥沙公报(2002 - 2019)[R].]
- [32] Department of Fishery of the Ministry of Agriculture PRC. China Fishery Statistics from 1949 to 1988[R]. Beijing: China Ocean Press, 1991. [中华人民共和国农业部水产司. 中国渔业统计四十年(1949-1988)[R]. 北京: 海洋出版社, 1991.]
- [33] Fisheries Bureau of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs PRC, National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries. China Fishery Statistics Yearbook (1989-2019)[R]. Beijing: China Agriculture Press, 1989-2019. [中华人民共和国农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国水产学会. 中国渔业统计年鉴(1989-2019)[R]. 北京:中国农业出版社, 1989-2019.]
- [34] Bian X D, Wan R J, Jin X S, et al. Ichthyoplankton succession and assemblage structure in the Bohai Sea during the past 30 years since the 1980s[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2018, 39(2): 1-15. [卞晓东, 万瑞景, 金显仕, 等. 近 30 年渤海鱼类种群早期补充群体群聚特性和结构更替[J]. *渔业科学进展*, 2018, 39(2): 1-15.]
- [35] Guan W J, Tian S Q, Wang X F, et al. A review of methods and model selection for standardizing CPUE[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2014, 21(4): 852-862. [官文江, 田思泉, 王学昉, 等. CPUE 标准化方法与模型选择的回顾与展望[J]. *中国水产科学*, 2014, 21(4): 852-862.]
- [36] 官文江, 2015. R 语言在海洋渔业中的应用[M]. 北京: 海洋出版社, 2015, 224-229. [Guan W J. Application of R program in marine fisheries[M]. Beijing: China Ocean Press, 2015, 224-229.]
- [37] Shono H. Application of the Tweedie distribution to zero-catch data in CPUE analysis[J]. *Fisheries Research*, 2008, 93(1-2): 154-162.

- [38] Deng J M, Qin B Q, Wang B W. Quick implementing of generalized additive models using R and its application in blue-green algal bloom forecasting[J]. Chinese Journal of Ecology, 2015, 34(3): 835-842. [邓建明, 秦伯强, 王博雯. 广义可加模型在 R 中的快捷实现及蓝藻水华预测分析中的应用[J]. 生态学杂志, 2015, 34(3): 835-842.]
- [39] Ter Braak C J F. Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis[J]. Ecology, 1986, 67(5): 1167-1179.
- [40] Muylaert K, Sabbe K, Vyverman W. Spatial and temporal dynamics of phytoplankton communities in a freshwater tidal estuary (Schelde, Belgium)[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2000, 50(5): 673-687.
- [41] Xu Y, Ma L, Sun Y, et al. Spatial variation of demersal fish diversity and distribution in the East China Sea: Impact of the bottom branches of the Kuroshio Current[J]. Journal of Sea Research, 2019, 144: 22-32.
- [42] Fisheries Bureau and Yellow Sea Fisheries Headquarters in the Ministry of Agriculture. Investigation and Regionalization of Fishery Resources in the Yellow Sea and Bohai Sea[M]. Beijing: China Ocean Press, 1990: 141-162. [农业部水产局, 农业部黄海区渔业指挥部. 黄、渤海区渔业资源调查与区划[M]. 北京: 海洋出版社, 1990: 141-162.]
- [43] Deng J Y, Meng T X, Ren S M. Food web of fishes in Bohai Sea[J]. Acta Ecologica Sinica, 1986, 6(4): 356-364. [邓景耀, 孟田湘, 任胜民. 渤海鱼类食物关系的初步研究[J]. 生态学报, 1986, 6(4): 356-364.]
- [44] Wan R J, Wei H, Sun S, et al. Spawning ecology of the anchovy *Engraulis japonicus* in the spawning ground of the Southern Shandong Peninsula I. Abundance and distribution characters of anchovy eggs and larvae[J]. Acta Zoologica Sinica, 2008, 54(5): 785-797. [万瑞景, 魏皓, 孙珊, 等. 山东半岛南部产卵场鳀鱼的产卵生态 I. 鳀鱼鱼卵和仔稚幼鱼的数量与分布特征[J]. 动物学报, 2008, 54(5): 785-797.]
- [45] Ruan H C. Studies on the eggs and larvae of *Engraulis Japonicus*[J]. Studia Marina Sinica, 1984, 22: 29-56. [阮洪超. 鳀鱼卵子和仔稚鱼的形态发育及其在黄海、渤海分布[J]. 海洋科学集刊, 1984, 22: 29-56.]
- [46] Yu J Z, Zhang Y W, Bian X D, et al. Key impact factor identification and future distribution prediction of the anchovy spawning ground in the Bohai Sea[J]. China Environmental Science, 2020, 40(5): 2214-2221. [于金珍, 张燕伟, 卞晓东, 等. 渤海鳀鱼产卵场关键影响因素识别及变迁预测[J]. 中国环境科学, 2020, 40(5): 2214-2221.]
- [47] Jiang S F, Zheng X Y. The morphological characters of eggs and larvae of *Engraulis japonicus* Temminck et Schlegel and its spawning areas in the fishing ground of the south Fujian and Taiwan bank[J]. Journal of Oceanography in Taiwan Strait, 1984, 3(2): 224-231. [江素菲, 郑小衍. 闽南—台湾浅滩渔场鳀鱼卵和仔鱼的形态特征及其产卵场[J]. 台湾海峡, 1984, 3(2): 224-231.]
- [48] Zhang X W, Sha X S, Chen Z R, et al. Observations on the egg and the larval development of a clupeid *Harengula zunasi* Bleeker[C]. Transactions of the Chinese Ichthyological Society No.1, 1981, 57-65. [张孝威, 沙学绅, 陈真然, 等. 青鳞鱼早期发育阶段形态和习性的观察[C]. 鱼类学论文集(第一辑), 1981, 57-65.]
- [49] Kong L B, Sun J R, Yang D L, et al. Comparison research on eggs and larvae of *Harengula zunasi* bleeker and *Clupanodon punctatus* (Temminck & Schlegel) in Bohai Bay[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1996, 27(2): 169-178. [孔立波, 孙继仁, 杨东莱, 等. 渤海湾青鳞鱼和斑鳃两种鱼卵及仔鱼的比较研究[J]. 海洋与湖沼, 1996, 27(2): 169-178.]
- [50] Chen Z R, Zhang X W. A description of the morphological characters of the eggs, larval and young of *Clupanodon punctatus*(T.&S.)[J]. Acta Oceanologica Sinica, 1965, 7(3): 205-214. [陈真然, 张孝威. 斑鳃卵子和仔、稚、幼鱼的形态特征[J]. 海洋与湖沼, 1965, 7(3): 205-214.]
- [51] Zhang R Z, Li C H. Notes on the eggs and larvae of the fishes collected in Yangpou Bay, Hainan Island[J]. Journal of Fisheries of China, 1965(4): 51-65. [张仁斋, 李昌华. 洋浦湾的鱼卵及其仔鱼调查(一)[J]. 水产学报, 1965(4): 51-65.]
- [52] Zhang X W, Chen Z R, Ruan H C, et al. On the development of the eggs and larvae of *Thrissa kammalensis* and *Thrissa mystax*[J]. Acta Zoologica Sinica, 1982, 28(2): 183-186. [张孝威, 陈真然, 阮洪超, 等. 赤鼻稜鳀、中颌稜鳀卵子和仔稚鱼的发育[J]. 动物学报, 1982, 28(2): 183-186.]
- [53] Zhao Y, Zhang X Q, Bian X D. Habitat suitability index of larval Japanese Halfbeak(*Hyporhamphus sajori*) in Bohai Sea based on geographically weighted regression[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(1): 293-299. [赵杨, 张学庆, 卞晓东. 基于地理加权回归的渤海沙氏下鱈鱼仔稚鱼栖息地指数[J]. 应用生态学报, 2018, 29(1): 293-299.]
- [54] 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.
- [55] Alderdice D F, Forrester C R. Some effects of salinity and temperature on early development and survival of the English sole (*Parophrys vetulus*)[J]. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1968, 25(3): 495-521.
- [56] Alderdice D F, Velsen F P J. Some effects of salinity and temperature on early development of Pacific herring (*Clupea*

- pallasi*[J]. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1971, 28(10): 1545-1562.
- [57] Rogers C A, 1976. Effects of temperature and salinity on the survival of winter flounder embryos[J]. Fishery Bulletin, 1976, 74: 52-58.
- [58] Bunn N A, Fox C J, Webb T. A literature review of studies on fish egg mortality: Implications for the estimation of spawning stock biomass by the annual egg production method[R]. Science Series Technical Report, The Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science, Lowestoft, UK, 2000, 111: 1-37.
- [59] Bian X D, Zhang X M, Sakurai Y, et al. Interactive effects of incubation temperature and salinity on the early life stages of Pacific cod *Gadus macrocephalus*[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2016, 124: 117-128.
- [60] Mbaye B, Doniol-Valcroze T, Brosset P, et al. Modelling Atlantic mackerel spawning habitat suitability and its future distribution in the north-west Atlantic[J]. Fisheries Oceanography, 2020, 29(1): 84-99.
- [61] Maynou F, Sabatés A, Ramirez-Romero E, et al. Future distribution of early life stages of small pelagic fishes in the northwestern Mediterranean[J]. Climatic Change, 2020, 161(4): 567-589.
- [62] Ma S Y, Cheng J H, Li J C, et al. Interannual to decadal variability in the catches of small pelagic fishes from China Seas and its responses to climatic regime shifts[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2019, 159: 112-129.
- [63] Ren H R, Li G S, Cui L L, et al. Multi-scale variability of water discharge and sediment load into the Bohai Sea from 1950 to 2011[J]. Journal of Geographical Sciences, 2015, 25(1): 85-100.
- [64] Tan H J, Cai R S, Huang R H. Enhanced responses of sea surface temperature over offshore China to global warming and hiatus[J]. Climate Change Research, 2016, 12(6): 500-507. [谭红建, 蔡榕硕, 黄荣辉. 中国近海海表温度对气候变暖及暂缓的显著响应[J]. 气候变化研究进展, 2016, 12(6): 500-507.]
- [65] Ye M Z. A preliminary analysis of the population dynamics of pelagic fishes in the Yellow Sea and Bohai Sea[J]. Marine Science Bulletin, 1985, 4(1): 63-67. [叶懋中. 黄渤海区中上层鱼类种群变动的初步分析[J]. 海洋通报, 1985, 4(1): 63-67.]
- [66] Jiao Y, Chen D G, Liu Q, et al. Biological characteristics of some small species in Engraulidae and Clupeidae[J]. Journal of Fisheries of China, 2001, 25(4): 323-329. [焦燕, 陈大刚, 刘群, 等. 莱州湾小型鳀鲱鱼类的生物学特征[J]. 水产学报, 2001, 25(4): 323-329.]
- [67] Yan L P, Liu Z L, Jin Y, et al. Effects of prolonging the trawl net summer fishing moratorium period in the East China Sea on the conservation of fishery resources[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2019, 26(1): 118-123. [严利平, 刘尊雷, 金艳, 等. 延长拖网伏季休渔期的渔业资源养护效应[J]. 中国水产科学, 2019, 26(1): 118-123.]
- [68] Zhang C L, Chen Y, Ren Y P. The efficacy of fisheries closure in rebuilding depleted stocks: Lessons from size-spectrum modeling[J]. Ecological Modelling, 2016, 332: 59-66.
- [69] Li Z G. Basic features of hydrologic elements in the sea area near the Yellow River Estuary[J]. Journal of Oceanography of Huanghai & Bohai Seas, 2000, 18(3): 20-28. [李泽刚. 黄河河口附近海区水文要素基本特征[J]. 黄渤海海洋, 2000, 18(3): 20-28.]
- [70] Wu D X, Wan X Q, Bao X W, et al. Comparison of summer thermohaline field and circulation structure of the Bohai Sea between 1958 and 2000[J]. Chinese Science Bulletin, 2004, 49(3): 287-292. [吴德星, 万修全, 鲍献文, 等. 渤海 1958 年和 2000 年夏季温盐场及环流结构的比较[J]. 科学通报, 2004, 49(3): 287-292.]
- [71] Bi C C, Bao X W, Wan K. The effect of decadal salinity variations on circulation in the Bohai Sea[J]. Periodical of Ocean University of China, 2015, 45(1): 1-8. [毕聪聪, 鲍献文, 万凯. 渤海盐度年代际变异对环流结构的影响[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2015, 45(1): 1-8.]
- [72] Wu Z Y, Zhao D N, Syvitski J P M, et al. Anthropogenic impacts on the decreasing sediment loads of nine major rivers in China, 1954-2015[J]. Science of the Total Environment, 2020, 739: 139653.
- [73] Wang H J, Bi N S, Saito Y, et al. Recent changes in sediment delivery by the Huanghe (Yellow River) to the sea: Causes and environmental implications in its estuary[J]. Journal of Hydrology, 2010, 391(3-4): 302-313.
- [74] Luan Q S, Kang Y D, Wang J. Long-term changes of phytoplankton community and diversity in adjoining waters of the Yellow River Estuary(1960-2010)[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2017, 24(5): 913-921. [栾青杉, 康元德, 王俊. 黄河河口邻近海域浮游植物群落及其多样性的长期变化(1960—2010)[J]. 中国水产科学, 2017, 24(5): 913-921.]
- [75] Gao Z H, Yang J Q, Cui W L, et al. Impact and countermeasures of water flow cut-off and decrease greatly the volume of water on marine ecology and environment in the Yellow River Estuary and adjacent sea[C]. 2003 annual conference proceedings of China Environmental Resource Law Research Institute and the seminar on environmental resource law, 2003: 305-310. [高振会, 杨建强, 崔文林, 等. 黄河入海

- 径流量减少对河口海洋生态环境的影响及对策[C]. 2003年中国法学会环境资源法学研究会年会论文集, 2003: 305-310.]
- [76] Zuo T, Wang J, Wang X X. Seasonal species succession and ecological distribution of copepod *Centropages* in Laizhou Bay[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2017, 48(2): 327-335. [左涛, 王俊, 王秀霞. 莱州湾桡足类胸刺水蚤(*Centropages*) 的种类季节更替和生态分布[J]. *海洋与湖沼*, 2017, 48(2): 327-335.]
- [77] Cushing D H. Plankton production and year-class strength in fish populations: An update of the match/mismatch hypothesis[J]. *Advances in Marine Biology*, 1990, 26: 249-293.
- [78] McQuoid M R, Hobson L A. Diatom resting stages[J]. *Journal of Phycology*, 1996, 32(6): 889-902.
- [79] Chen G X. Marine fishery environment in China-Investigation and zoning of marine fishery resources in China V [M]. Hanzhou: Zhejiang Science and Technology Press, 1991: 146. [陈冠贤. 中国海洋渔业环境-中国渔业资源调查和区划之五[M]. 杭州:浙江科学技术出版社, 1991: 146.]
- [80] Edwards M, Richardson A J. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch[J]. *Nature*, 2004, 430: 881-884.
- [81] Long Y, Wu X, Bi N S, et al. Evolution of active Yellow River(Huanghe)delta under the water and sediment regulation scheme(wrs)[J]. *Marine Geology Frontiers*, 2017, 33(3): 7-11. [龙跃, 吴晓, 毕乃双, 等. 黄河调水调沙影响下的现行三角洲叶瓣冲淤演化格局[J]. *海洋地质前沿*, 2017, 33(3): 7-11.]
- [82] Gong Y. Influencing factor of nutrient transport in the lower reach of Yellow River[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2012. [巩瑶. 黄河下游利津站营养盐输送规律及影响因素研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2012.]
- [83] Liu F F. The remote sensing and modeling study of the phytoplankton dynamics in the Bohai Sea[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2012. [刘菲菲. 渤海浮游植物生态系统动力学遥感与模型研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2012.]
- [84] Sun H H. Temporal and spatial variations of phytoplankton community in response to the water-sediment regulation event in the adjacent sea of the Yellow River Estuary[D]. Yantai: Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, 2017. [孙慧慧. 黄河口邻近海域浮游植物群落结构时空变化及其对调水调沙的响应[D]. 烟台: 中国科学院烟台海岸带研究所, 2017.]
- [85] Huang D J, Su J L. The effects of the Huanghe River Delta on the circulation and transportation of larvae[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2002, 24(6): 104-111. [黄大吉, 苏纪兰. 黄河三角洲岸线变迁对莱州湾流场和对虾早期栖息地的影响[J]. *海洋学报(中文版)*, 2002, 24(6): 104-111.]
- [86] Bian X D, Zhang X M, Gao T X, et al. Category composition and distributional patterns of ichthyoplankton in the Yellow River Estuary during spring and summer 2007[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2010, 17(4): 815-827. [卞晓东, 张秀梅, 高天翔, 等. 2007年春、夏季黄河口海域鱼卵、仔稚鱼种类组成与数量分布[J]. *中国水产科学*, 2010, 17(4): 815-827.]

Preliminary analysis on recruitment variation and the exogenous driving factors to early life stages of small pelagic fishes in the Laizhou Bay

BIAN Xiaodong^{1,2}, WAN Ruijing¹, SHAN Xiujuan^{1,2}, JIN Xianshi^{1,2}

1. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences; Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Key Laboratory for Fishery Resources and Eco-environment, Qingdao 266071, China;
2. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266200, China

Abstract: Due to their short lifespan, rapid maturation, strong coupling to lower trophic levels, and quickly replenishing resources, populations of small pelagic fishes are often excellent bio-indicators of climate-driven

changes in marine systems worldwide. This was particularly evident during each of the survey periods undertaken in this study in the Laizhou Bay of Bohai Sea, where the eggs and larvae of small pelagics were the main components of the ichthyoplankton community (1982–2019). The major small pelagics taxa in the Laizhou Bay were Japanese anchovy *Engraulis japonicus*, dotted gizzard shad *Konosirus punctatus*, Japanese sardinella *Sardinella zunasi*, kammal thryssa *Thryssa kammalensis*, scaly half-fin anchovy *Setipinna tenuifilis*, and Japanese halfbeak *Hyporhamphus sajori*. Based on a pooled analysis of the historical data of almost 40 years and combined with the field survey of current fish habitat conditions, a long-term data set of ichthyoplankton with major habitat factors in the Laizhou Bay was built. Firstly, general additive modeling and general line modeling were used to interpret the correlations between changes in ecological density number in early life history (EDN-ELH) and habitat environmental factors for each of the small pelagics taxa, and species-specific spawning habitat optima (temperature, salinity and depth) were also examined. Secondly, the decadal distribution patterns of the spawning ground or nursing area of each of the small pelagics would be plotted by using the interpolation method in Geostatistical Analyst of ArcGIS Software. Third, the time series analysis and canonical correspondence analysis would be used to examine the synchrony of variation patterns, by comparing time series data of EDN-ELH statistics of major small pelagics along with climate indices e.g., Pacific Decadal Oscillation (PDO), Multivariate ENSO Index (MEI), etc., monthly runoff of the Yellow River (MRYR) and annual fishing effort in the whole Bohai Sea from 1982 to 2019. The results conveyed that spawning activities of the small pelagics were concentrated in the water temperature increasing season. The main spawning period of the Japanese anchovy and dotted gizzard shad was slightly earlier. Other species such as the kammal thryssa, Japanese sardinella, Japanese halfbeak and scaly half-fin anchovy spawned later. Each of the small pelagics taxa examined in the Laizhou Bay adapts to a wide range of optimal temperatures and seawater salinity for spawning (eurytherm and euryhaline species). There was a species-specific spatio-temporal distribution pattern of the spawning ground or nursery area of each of the small pelagics in the Laizhou Bay, which was influenced by water diluted by the Yellow River and the offshore water. Each small pelagics taxa adapts to spawn at the low salinity estuarine and nearshore waters (except Japanese anchovy), with a general near-shore distribution trend when comparing the location of its nursery areas to the spawning ground. EDN-ELH of each small pelagics taxa was in interannual and decadal fluctuation, as was the distribution patterns of its spawning ground or nursing areas. Compared with the 1980s, EDN-ELH of Japanese anchovy, dotted gizzard shad and Japanese sardinella had decreased significantly, while EDN-ELH of kammal thryssa increased significantly, and half-fin anchovy and Japanese halfbeak remained constant.

In the PDO and MEI warm phase, EDN-ELH of Japanese anchovy and Japanese halfbeak remained at a higher level. In contrast, in the PDO and MEI cold phase, EDN-ELH of kammal thryssa, scaly half-fin anchovy, Japanese sardinella and dotted gizzard shad remained at a higher level. MRYSR had significant effects on the EDN-ELH of all the small pelagics except scaly half-fin anchovy. The EDN-ELH of Japanese anchovy and Japanese sardinella was significantly negatively correlated with the MRYSR, while dotted gizzard shad, kammal thryssa and Japanese halfbeak was positively correlated with the MRYSR. Fishing has a significant effect on EDN-ELH of Japanese anchovy and dotted gizzard shad, due to high fishing intensity applied to their spawning stock outside of the closed season before 2017. This study interpreted the recruitment variation and “bottom-up” or “top-down” factors that may affect the early life stage recruitment process. The factors fill the gaps in knowledge that currently limit our ability to understand the key mechanisms involved in responses of small pelagic fish species to environmental changes in Laizhou Bay of the Bohai Sea.

Key words: Laizhou Bay; small pelagic fish; EDN-ELH; ichthyoplankton; long-term variation; monthly runoff of the Yellow River (MRYR)

Corresponding author: JIN Xianshi. E-mail: jin@ysfri.ac.cn