

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2019.19032

利用 two-stage GAM 研究海州湾及其邻近海域小黄鱼鱼卵的时空分布特征

尹洁¹, 王晶¹, 张崇良¹, 徐宾铎¹, 薛莹¹, 任一平^{1,2}

1. 中国海洋大学水产学院, 山东 青岛 266003;

2. 青岛海洋科学与技术国家实验室, 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266237

摘要: 为分析海洋环境变化对鱼类繁殖的影响, 深入了解小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)补充机制, 本研究基于 2015 年、2017 年、2018 年 5 月海州湾及其邻近海域产卵场调查数据, 利用两阶段广义可加模型(two-stage Generalized Additive Model)研究了小黄鱼鱼卵分布与海洋环境因子之间的关系。结果显示小黄鱼鱼卵丰度的年际变化较大, 鱼卵高丰度区集中分布在 33.5°N~34.5°N、水深 10~20 m 的近岸河口区。海水温度和盐度是影响小黄鱼鱼卵分布重要的因素。鱼卵集中分布区表层温度为 17℃, 表层盐度为 29.5~30.5; 底层温度为 16~18℃, 底层盐度为 29。水温的年际变动也影响了小黄鱼鱼卵丰度, 在水温较高的年份鱼卵丰度明显较高。本研究揭示了小黄鱼鱼卵的时空分布特征和环境因子之间的关系, 为小黄鱼产卵场保护区、资源量化管理等措施提供科学依据。

关键词: 小黄鱼; 两阶段广义可加模型; 早期补充; 时空分布; 环境因子

中图分类号: S93

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2019)06-1164-11

小黄鱼(*Larimichthys polyactis*), 隶属于鲈形目(Perciformes), 石首鱼科(Sciaenidae), 黄鱼属(*Larimichthys*)^[1], 主要分布于中国的渤海、黄海、东海以及朝鲜半岛海域沿岸, 每年渔获量超过 30 万 t, 在中国近海渔业中占有重要的经济地位^[2-4]。该种为典型的产卵洄游性鱼类, 每年 3 月份由外海向近岸做产卵洄游, 4—6 月进行产卵, 繁殖期随着纬度的增加逐渐延缓^[5]。海州湾及邻近海域为小黄鱼重要的产卵场之一, 该海域产卵高峰期在每年 5 月份^[6-8]。国内外关于小黄鱼的研究主要涉及年龄与生长^[9-10]、摄食习性^[11-12]、繁殖习性^[13-14]、种群结构及其洄游习性^[5]、资源量及分布^[15]等方面, 而有关其早期补充尤其是鱼卵分布的研究相对较少。

鱼类早期补充群体对于环境变化极为敏感, 海洋环境的微小变化可能对其产生重大的影

响^[16]。近年来, 受气候变化和人类活动的影响, 小黄鱼生长繁殖习性发生了变化, 产卵场位置有一定程度的偏移^[8]。此外, 小黄鱼产卵场范围扩展到外海海域, 且产卵场水温、盐度和水深等分布特征较过去也发生了较大变化^[14, 17]。鱼类早期补充是研究鱼类种群动态的基础, 与海洋环境因子间有着密切联系, 因此解析鱼卵和产卵群体的分布随环境变化的响应对于渔业管理和保护具有重要意义。

广义可加模型(Generalized Additive Model, GAM)是最常见的回归模型之一, 能够灵活处理数据间的复杂联系, 目前主要应用于研究渔业资源与环境因素的关系^[18]、渔业资源的分布预测^[19]等方面。在鱼卵调查中, 鱼卵分布通常具有不均匀性且零值站位比例较高, 调查数据很难服从某一种特定的数据分布模式^[20], 因此标准的 GAM

收稿日期: 2019-01-22; 修订日期: 2019-05-07.

基金项目: 国家重点研发计划资助(2018YFD0900904)、(2018YFD0900906)、(2018YFD0900902).

作者简介: 尹洁(1996—), 女, 硕士研究生, 从事渔业资源研究. E-mail: 1617449088@qq.com

通信作者: 张崇良, 副教授, 从事渔业资源研究. E-mail: zhangclg@ouc.edu.cn

不能很好地反映鱼卵分布与环境因子之间的关系。两阶段广义可加模型(two-stage GAM)是对 GAM 的扩展^[21], 针对于处理生物调查数据中常见的零膨胀问题, 在渔业研究中得到广泛应用^[22-23]。为解析小黄鱼鱼卵时空分布特征, 揭示其与环境因子之间的关系, 本研究根据 2015 年、2017 年和 2018 年 5 月份海州湾及其邻近海域产卵场调查数据, 分析了小黄鱼鱼卵在不同年间的时空分布特征, 并且基于 two-stage GAM 探讨影响小黄鱼鱼卵分布的主要环境因子, 以期小黄鱼产卵场养护和管理措施(如海洋保护区)提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 数据来源

小黄鱼鱼卵丰度及环境数据来源于 2015 年、2017 年、2018 年 5 月在海州湾及其邻近海域进行的产卵场调查。调查范围为 33°N~36°N, 119°E~122°E, 共覆盖 146 个站位(图 1)。使用带有流量

计的大型浮游生物网进行水平拖网采样, 其网口直径 0.8 m, 网目 0.505 mm, 网衣 2.8 m; 拖曳时间 10 min, 拖速约 2.0 kn。采集到的样品用 5%福尔马林固定保存, 实验室镜检将鱼卵挑出, 并根据形态特征对小黄鱼鱼卵进行鉴定。本调查共收集到 2415 粒小黄鱼鱼卵, 根据各个站位小黄鱼鱼卵的数量及滤水量, 计算出每个站位小黄鱼鱼卵的丰度(ind/m³), 并运用 Surfer 软件绘制小黄鱼鱼卵的时空丰度分布图。

在拖网调查过程中, 使用 XR-420 型 CTD 进行现场温度、盐度和水深等环境因子的测定。底质类型的数据来源于中国海域底质的相关研究^[24], 其中底质类型分为粗砂、粉砂质砂等 11 种类型。离岸距离, 根据调查站位到岸上的最短距离, 由 R 3.3.2 软件(R Core Team)中的 Sp 包计算而得^[25]。利用 Surfer 软件分别绘制海州湾及其邻近海域小黄鱼鱼卵时空丰度分布与底温(SBT)、底盐(SBS)关系图, 以分析小黄鱼鱼卵的分布规律。

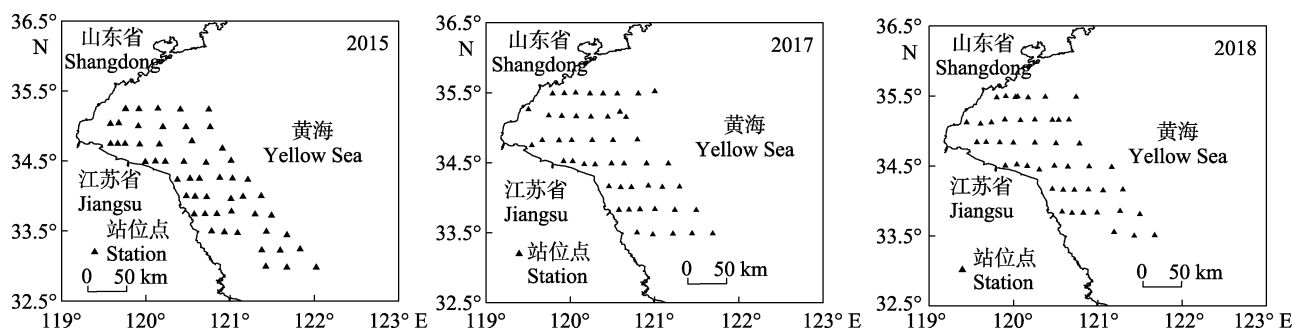


图 1 海州湾及其邻近海域鱼卵调查站位

Fig. 1 Survey stations of fish eggs in Haizhou Bay and adjacent waters

1.2 模型方法

鱼卵及产卵场的分布受多种海洋环境因子的影响, 且环境因子之间有着紧密联系^[26]。小黄鱼鱼卵为浮性卵, 成活率主要受表层海洋环境的限制^[27-29], 因此表层水温、盐度和离岸距离均可能与鱼卵分布有较强的相关性^[30-31]。而另一方面小黄鱼为近底层鱼类, 其分布与底温、底盐等底层海洋环境有较强关联, 从而间接决定其鱼卵的分布^[8, 14]。因此本研究分别探讨了小黄鱼鱼卵的分布与表层环境变量和底层环境变量的关系。

本研究利用两阶段广义可加模型(two-stage GAM)分析了小黄鱼鱼卵分布与环境因子的关

系。该模型的构建分为两个步骤: GAM1 中假设误差服从二项分布, 采用 logistic 链接函数, 模拟小黄鱼鱼卵出现的概率(P)与环境因子的关系; GAM2 假设误差服从高斯分布, 采用 identical 链接函数, 模拟在鱼卵出现的情况下小黄鱼鱼卵丰度 Y 与环境因子的关系^[21]。

$$\text{GAM1: } \text{logit}(P) = \alpha + \sum_{i=1}^n s_i(x_i) + \varepsilon$$

$$\text{GAM2: } Y = \alpha + \sum_{i=1}^n s_i(x_i) + \varepsilon$$

式中 α 为截距项, x_i 为第 i 个解释变量, ε 为误差项, s_i 为样条平滑函数。

1.3 因子筛选

表层环境变量包括表温(SST)、表盐(SSS)、水深(depth)、离岸距离(distance)、经度(lon)、纬度(lat) 6 个因子; 底层环境变量包括底温(SBT)、底盐(SBS)、底质类型(type)、水深(depth)、离岸距离(distance)、经度(lat)、纬度(lon) 7 个因子。本研究利用方差膨胀系数(VIF)对表层和底层因子分别进行多重共线性检验, 筛选适合加入模型的因子^[32]。VIF 阈值设为 3, 即 $VIF > 3$ 的解释变量在建模之前予以去除。

在模型拟合过程中, 利用逐步回归方法依次将因子加入到模型中, 结合 AIC 准则(Akaike Information Criterion)^[33]和偏差解释率对因子进行筛选。AIC 值越低, 偏差解释率越高, 模型的拟合

效果越好。不同模型间的 AIC 值小于 2 视为差异不显著。其中 AIC 的计算方法如下:

$$AIC = 2k - 2\ln L$$

式中 k 是参数个数, L 是似然函数。

以上模型构建过程均在 R 3.3.2 软件(R Core Team)中实现, 其中 Two-stage GAM 由 gam 包构建^[34]。

2 结果与分析

2.1 小黄鱼鱼卵分布

小黄鱼鱼卵丰度有明显的年际变化, 具体表现为 2015 年、2017 年较高, 2018 年相对较低。三年的空间分布模式大体一致, 即鱼卵主要分布在调查海域的中南部, 其中高丰度分布区集中在 $33.5^{\circ}\text{N} \sim 34.5^{\circ}\text{N}$ 的近岸海域(图 2)。

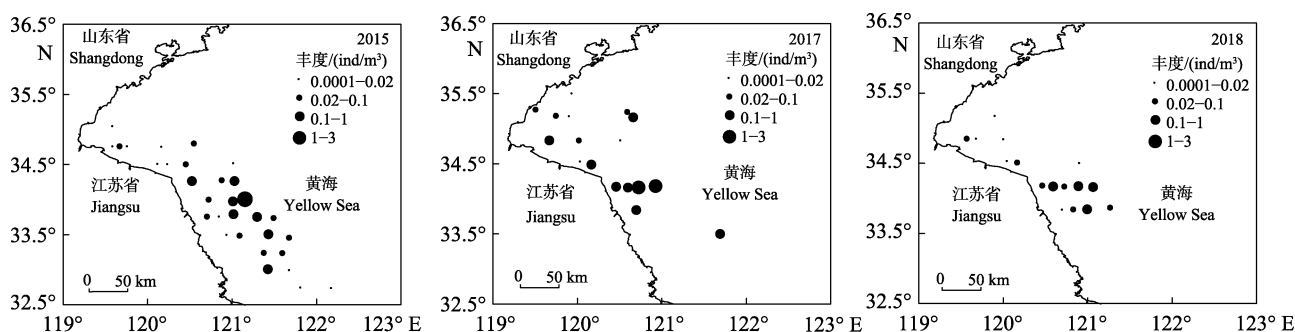


图 2 海州湾及其邻近海域海域小黄鱼鱼卵时空分布

Fig. 2 Temporal and spatial distribution of eggs of *Larimichthys polyactis* in Haizhou Bay and adjacent waters

2.2 GAM 模型

方差膨胀因子(VIF)分析表明在表层的环境因子中, 经度与其他环境因子存在较强共线性; 在底层的环境因子中, 经度、离岸距离与其它环境因子具有多重共线性。将共线性较强的因子舍去, 其它因子加入模型变量的进一步筛选。

结合 AIC 准则和偏差解释率对模型中的因子进行筛选(表 1), 分别构建表层、底层最适 Two-stage GAM:

表层 GAM: GAM1: $\text{Logit}(P) = \text{year} + s(\text{SST}) + s(\text{SSS}) + s(\text{depth}) + s(\text{distance})$

GAM2: $Y = \text{year} + s(\text{lat}) + s(\text{SSS})$

底层 GAM: GAM1: $\text{Logit}(P) = \text{year} + s(\text{SBT}) + s(\text{SBS}) + s(\text{lat})$

GAM2: $Y = \text{year} + s(\text{SBS}) + s(\text{lat})$

在表层的 Two-stage GAM 中, GAM1 的累积

偏差解释率为 28.39%, 其中水深、表温、离岸距离、表盐的偏差解释率分别为 10.60%、5.20%、6.56%、4.42%; GAM2 的累积偏差解释率为 35.5%, 纬度的贡献率最大, 为 21.42%, 其次是表盐和年份, 分别为 7.33%和 6.75%。在底层的 Two-stage GAM 模型中, GAM1 的累积偏差解释率为 25.58%, 其中纬度、底盐、底温、年份的贡献率分别为 9.81%、7.35%、6.81%、1.61%; GAM2 的累积偏差解释率为 40.55%, 纬度和底盐的贡献率较大, 为 21.42%和 12.38%, 年份的贡献率较小, 为 6.75%(表 1)。

2.3 鱼卵丰度与解释变量的关系

年份、纬度等时空因子对小黄鱼鱼卵分布有明显影响(图 3)。鱼卵出现的概率在 2015 年最高, 为 50.88%, 2018 年、2017 年出现概率较低, 分别

表 1 模型拟合结果及各因子重要性
Tab. 1 Result from models fitting and analysis of important factors

水层 layer	模型 model	加入的 因子 added factors	累积偏差解释率 accumulation of deviance explanation	贡献率 importance	AIC	水层 layer	模型 model	加入的 因子 added factors	累积偏差解释率 accumulation of deviance explanation	贡献率 importance	AIC
表层 surface layer	GAM1	year	1.61	1.61	201.25	底层 bottom layer	GAM1	year	1.61	1.61	201.25
		+distance	8.17	6.56	196.23			+lat	11.42	9.81	189.77
		+depth	18.77	10.60	183.19			+SBS	18.77	7.35	183.19
		+SST	23.97	5.20	180.87			+SBT	25.58	6.81	177.68
		+SSS	28.39	4.42	180.11		GAM2	year	6.75	6.75	63.92
	GAM2	year	6.75	6.75	63.92			+lat	28.17	21.42	55.34
		+lat	28.17	21.42	55.34			+SBS	40.55	12.38	51.81
		+SSS	35.50	7.33	56.79						

注: year 表示调查年份; distance 表示离岸距离; depth 表示水深; SST 表示表层海水温度; SSS 表示表层海水盐度; lat 表示纬度; SBT 表示底层海水温度; SBS 表示底层海水盐度。
Note: year indicates survey year; distance indicates offshore distance; depth indicates depth of water; SST indicates sea surface temperature; SSS indicates sea surface salinity; lat indicates latitude; SBT indicates sea bottom temperature; SBS indicates sea bottom salinity.

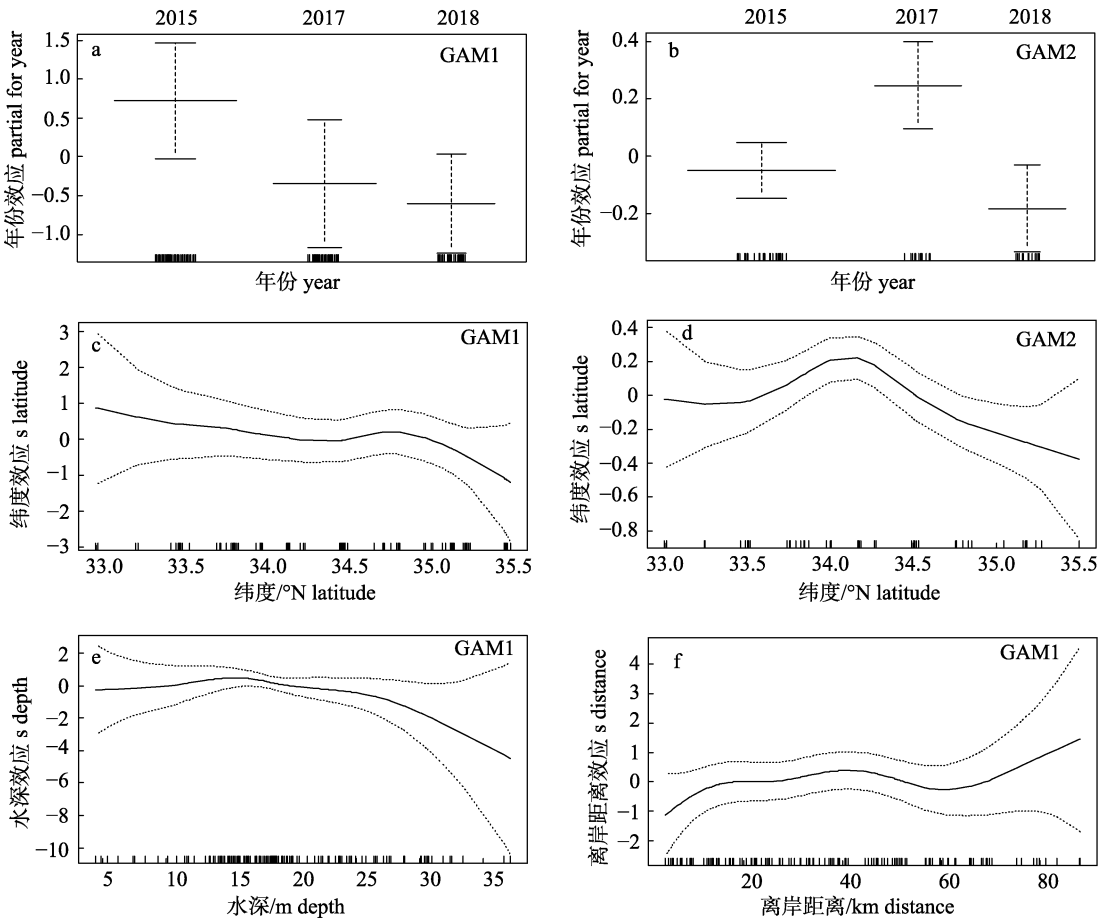


图 3 时空因子对小黄鱼鱼卵分布的影响
Fig. 3 Effects of spatiotemporal factors on the egg distribution of *Larimichthys polyactis*

为 36.59%、35.42%(图 3a)。鱼卵平均丰度在 2017 年最大,为 0.11 ind/m^3 , 其次是 2015 年,为 0.05 ind/m^3 , 2018 年的平均丰度相对较小,为 0.03 ind/m^3 (图 3b)。在各个影响因子中,纬度对小黄鱼鱼卵丰度分布的影响最为明显:在 $33^\circ\text{N} \sim 35^\circ\text{N}$ 之间,鱼卵出现的概率随纬度增加逐渐降低,大于 35°N ,出现概率迅速下降(图 3c)。GAM2 显示鱼卵丰度集中分布在 34°N 左右(图 3d)。另外,水深对鱼卵出现的概率也有一定影响,25 m 以浅,鱼卵出现概率随水深的变化较为平缓,水深大于 25 m,鱼卵出现概率随水深增加呈现明显降低趋势(图 3e)。鱼卵出现概率随离岸距离的增加出现波动状态,并无明显对应关系(图 3f)。

温盐等环境因子也均影响小黄鱼鱼卵的分布(图 4)。在底层环境因子中,底盐小于 29,鱼卵出现概率随底盐增加而增加,当底盐大于 29,鱼卵出现概率随底盐增加缓慢减小(图 4a);在 GAM2 中,鱼卵丰度随底盐增加呈现先升高后降低的趋势,鱼卵丰度的峰值在盐度 30 左右(图 4b)。

出现概率随底温增加也呈现先增加后降低的趋势, $16 \sim 18^\circ\text{C}$ 为鱼卵出现概率的高峰区(图 4c)。在表层环境因子中,大部分调查站位的表盐范围集中在 $28 \sim 32$ 之间,鱼卵出现概率随表盐变化的波动较小(图 4e);在 GAM2 中,鱼卵丰度随表盐的增加呈现先增加后降低的趋势, $29.5 \sim 30.5$ 为鱼卵丰度的集中分布区(图 4f)。另外,表温也是影响鱼卵丰度分布的重要环境因子,在 17°C 之前,鱼卵丰度随表温增加呈上升趋势,当表温大于 17°C ,鱼卵丰度呈现下降趋势(图 4d)。

3 讨论

深入理解小黄鱼鱼卵分布、幼体栖息地选择和早期补充机制是科学制定渔业资源保护和利用政策,维持渔业资源可持续发展的基础。我国自上世纪末开始对小黄鱼产卵场进行保护,特别是伏季休渔制度的实施,对其资源量的回升有一定的意义。但近年来,在高强度捕捞压力下,小黄鱼资源出现下降的趋势^[4],更需要具有针对性的保

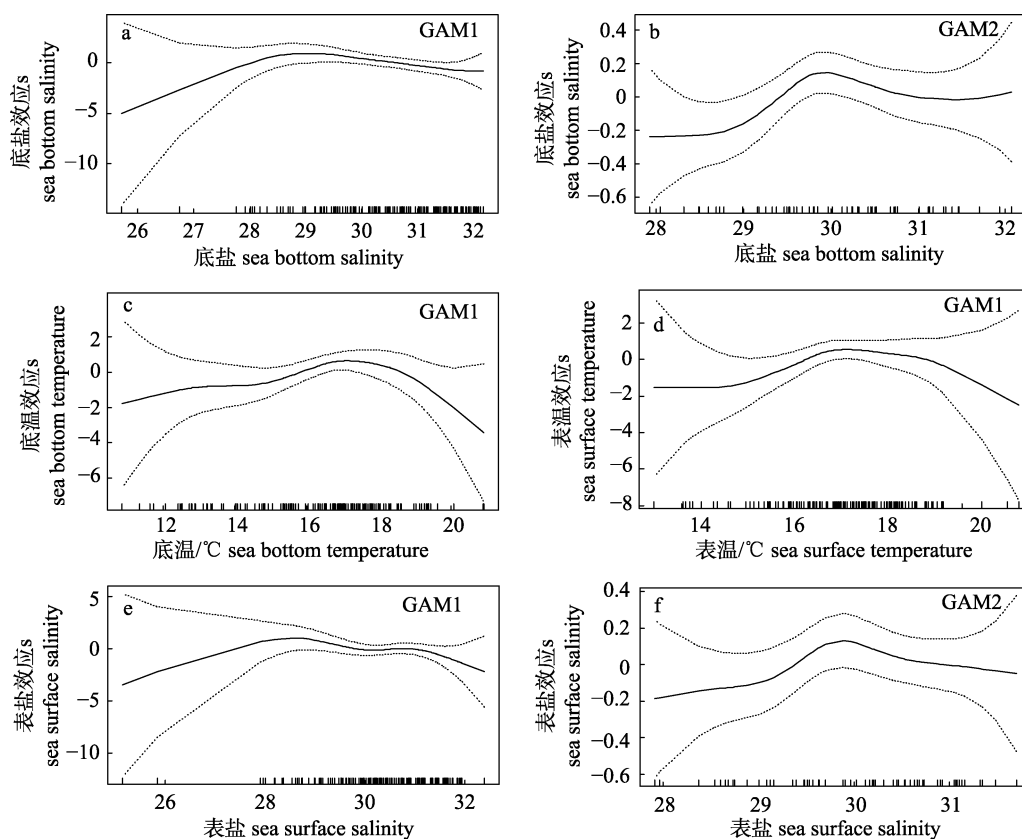


图 4 水文环境因子对小黄鱼鱼卵分布的影响

Fig. 4 Environmental factors on the egg distribution of *Larimichthys polyactis*

护和管理措施。本研究根据海州湾及其邻近海域产卵场调查,解析了小黄鱼鱼卵分布特征及其影响因素,结果对于小黄鱼资源的保护具有一定指导意义。此次调查显示小黄鱼鱼卵丰度的年间变化较大,受环境因子波动以及捕食者数量变化、产卵群体的数量波动等多种因素影响,在一定程度上反应出小黄鱼早期补充的不稳定性。早年,刘文博等在该海域调查的小黄鱼鱼卵丰度为 $0.54\sim 0.63 \text{ ind/m}^3$ ^[35],而此次调查的平均丰度在 $0.09\sim 0.12 \text{ ind/m}^3$ 之间,鱼卵丰度明显下降,这可能与近年来小黄鱼渔业产量下降有一定关联性。因此,今后应加强对该产卵区域尤其是 $33.5^\circ\text{N}\sim 34.5^\circ\text{N}$ 近岸海域的环境监测、保护和管理。

鱼类的分布和某些生活习性与人类活动和环境的变化密切相关。近年来,相关研究报道了受高强度捕捞压力、海洋环境污染和气候变化等影响,小黄鱼的生长和繁殖习性及其分布发生了一系列变化,如鱼体小型化、性成熟年龄提前、个体繁殖力提高的现象,同时年龄结构趋于简单,生活史逐渐向“短生命周期”转变^[10, 15, 17]。一些研究认为,水温是影响鱼类生态习性的主要环境因子之一^[36-37],对鱼类的存活、新陈代谢、繁殖行为及种群的结构和洄游分布都有不同程度的影响;盐度也在鱼类的生活史中发挥着重要的作用^[38-39],鱼类在不同发育阶段(如受精、孵化、产卵等)的发育起点和发育速度都与盐度的高低密切相关。有关小黄鱼鱼卵孵化的室内研究表明:小黄鱼鱼卵最适孵化盐度在 $26\sim 28$,温度在 $(18\pm 0.5)^\circ\text{C}$,水温过高或过低不仅会影响鱼卵的孵化率,还会影响早期仔稚鱼的性别分化^[40-42]。本研究根据自然海域调查,发现小黄鱼鱼卵分布的最适表层温度为 17°C ,最适表层盐度为 $29.5\sim 30.5$,与室内研究相比水温条件较为接近,盐度条件相对较高,表明自然条件下鱼卵分布规律可能比孵化实验条件更为复杂。

温度、盐度在小黄鱼的生殖洄游阶段也发挥着重要的作用。每年 3 月份,随着春季水温的升高,小黄鱼开始生殖洄游^[43]。随着纬度的升高,产卵时间逐渐推迟,只有当水温达到适宜的产卵温度,小黄鱼才开始产卵繁殖^[44]。小黄鱼为暖温性的种类,较高的水温有利于性腺的发育和成熟,

是产卵的必要条件。本研究表明小黄鱼产卵最适底温为 $16\sim 18^\circ\text{C}$,对比小黄鱼鱼卵丰度与底温的分布(图 5),可以看出每年小黄鱼的产卵群体均集中分布在底温相对较高的水域,鱼卵的丰度与水温呈正相关。值得注意的是该海域在 2017 年水温明显高于其它两年(图 5a),而小黄鱼鱼卵丰度在 2017 年也达到了一个峰值,由此推断温度是影响小黄鱼鱼卵年际丰度变动的一个重要因素。此外,小黄鱼鱼卵丰度与底盐分布也有一定对应关系,产卵群体主要集中在盐度变化较大且盐度相对较低的海域(图 5b),这种盐度梯度变化可能会刺激小黄鱼性腺成熟,这与石琼等的描述较为一致^[1]。

时空因子作为一种综合性的因子,不直接影响小黄鱼鱼卵和产卵群体的分布,而是通过温度、盐度等环境因子间接影响鱼卵和产卵群体的分布^[45]。早期有关文献记载了小黄鱼产卵场的位置在渤海湾、辽东湾、海州湾、吕泗渔场等海湾^[5, 46-47]。本调查海域小黄鱼鱼卵主要集中在分布在 $33.5^\circ\text{N}\sim 34.5^\circ\text{N}$ 的近岸海域,属于海州湾、吕泗渔场的产卵群体。该海域为淮河、射阳河等多条河流入海口,为小黄鱼提供了合适的泥沙底质、高温、低盐等产卵条件。产卵完的小黄鱼群体摄食需求强烈,同时仔稚鱼也在产卵场附近进行索饵^[48-49],河口区能够为产卵后的小黄鱼及其仔稚鱼提供丰富饵料基础。此外,小黄鱼产卵群体主要分布在水团的交界处,因为温度、盐度梯度可能会刺激小黄鱼性腺的发育^[50]。该海域处于黄海冷水团的边缘地区,同时受到沿岸冲淡水团、鲁南沿岸流、苏北沿岸流等一系列物理过程的共同作用,为小黄鱼提供良好的产卵条件。

本研究中小黄鱼鱼卵零值站位占总调查站位的 42%,不服从一般的数据分布模式,因此本研究使用 two-stage GAM 处理这种零值膨胀的数据,分析了小黄鱼鱼卵分布与环境因子的关系。值得注意的是 two-stage GAM 中两个阶段模型的解释率有一定差别: GAM1 的偏差解释率在 $25\%\sim 30\%$ 之间,解释率较低; GAM2 的偏差解释率在 $35\%\sim 41\%$ 之间,模型拟合效果较好。这可能是由于小黄鱼鱼卵为浮性卵,会随着海流扩散到不适宜的环境中,因此具有很大不确定性。而鱼卵数量具有集中分布的特征,鱼卵的高丰度区在一定

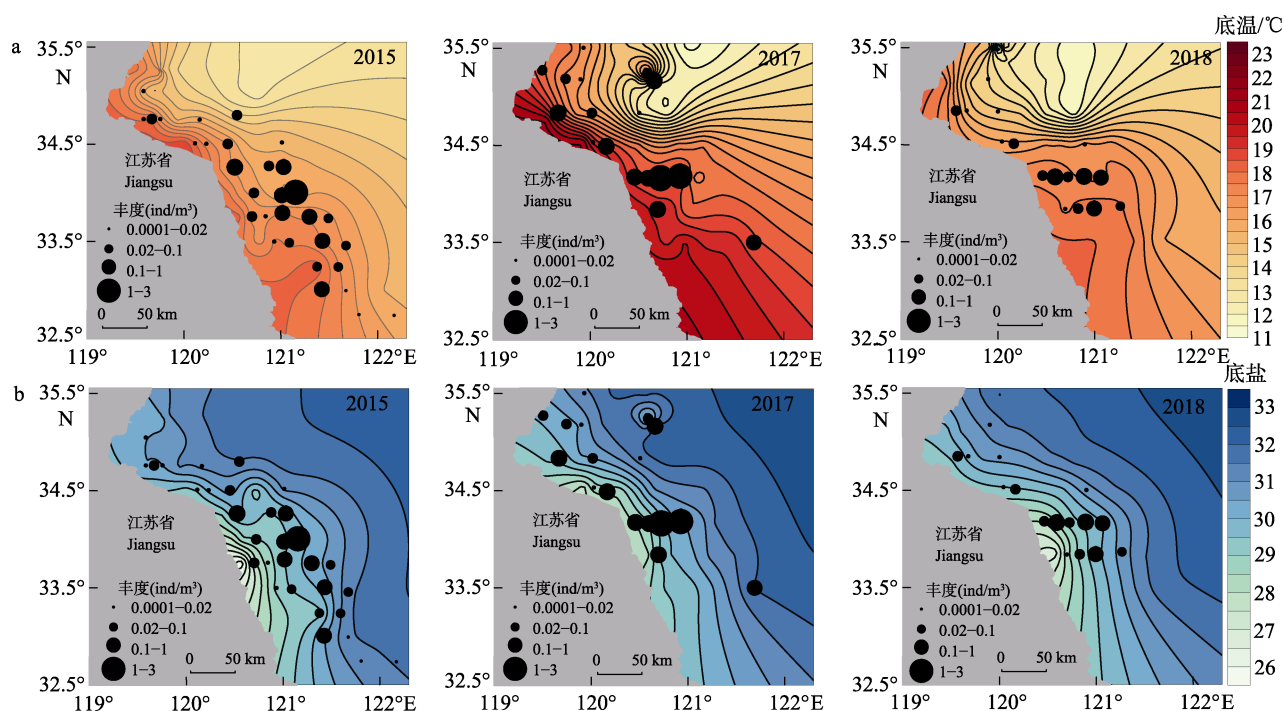


图 5 小黄鱼鱼卵丰度与底温底盐关系图

a: 海水底层温度; b: 海水底层盐度.

Fig. 5 The relationships between abundance of eggs and sea bottom temperature, sea bottom salinity a: sea bottom temperature; b: sea bottom salinity.

程度代表着鱼卵和产卵群体适宜的生存环境, 因此 GAM2 偏差解释率相对较高。另外, 除本研究所包括的解释因子外, 其他因素(例如潮高、饵料生物、捕食者等)也会对鱼卵的分布有一定的影响^[51-52], 这可能也影响了 two-stage GAM 偏差解释率。

统计模型能够有效地描述鱼卵的分布规律, 但这类模型一般难以给出关于生物分布机制性的解释, 还需要要结合生理学研究进行深入解析。特别是鱼卵的分布除受产卵场选择的控制外, 还受水动力条件的影响, 可能会随着海流而发生变化, 尽管由于鱼卵孵化时间较短(通常在 63~90 h)^[29, 43], 鱼卵分布的位移有限。今后的研究中, 应更充分考虑影响鱼卵分布的各种因素, 以及鱼卵仔稚鱼存活条件, 以期更准确的解析小黄鱼资源的补充过程和种群的动态变化。

参考文献:

- [1] Shi Q, Fan M J, Zhang Y. Economically Important Fish in China[M]. Wuhan: Huazhong University of Science and Technology Press, 2015: 354-357. [石琼, 范明君, 张勇. 中国经济鱼类志[M]. 武汉: 华中科技大学出版社, 2015: 354-357.]
- [2] Lin L S. Study on the fishery biology and management strategy of *Pseudosciaena polyactis* in the southern Yellow Sea and the East China Sea[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2009. [林龙山. 黄海南部和东海小黄鱼渔业生物学及其管理策略研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2009.]
- [3] Lin N, Chen Y G, Jin Y, et al. Distribution of the early life stages of small yellow croaker in the Yangtze River estuary and adjacent waters[J]. Fisheries Science, 2018, 84(2): 357-363.
- [4] Bureau of Fisheries. China Fisheries Statistical Yearbook in 2017[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2018: 38-45. [农业部渔业渔政管理局. 2017 中国渔业统计年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 2018: 38-45.]
- [5] Xu Z L, Chen J J. Analysis on migratory routine of *Larimichthys polyactis*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2009, 16(6): 931-940. [徐兆礼, 陈佳杰. 小黄鱼洄游路线分析[J]. 中国水产科学, 2009, 16(6): 931-940.]
- [6] Zhao C Y, Zhang R Z. Eggs and Larvae from Offshore China[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 1985: 96-98. [赵传纲, 张仁斋. 中国近海鱼卵仔鱼

- [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1985: 96-98.]
- [7] Hu C J, Zhang J. Probe into the relationship between the migrating routes of endemic branch tribles of *Larimichthys polyactis* in the Southern Yellow Sea and the environment[J]. Marine Fisheries, 2005, 27(2): 109-112. [胡成建, 张晶. 南黄海族小黄鱼地方支族群洄游途径与环境关系的探讨[J]. 海洋渔业, 2005, 27(2): 109-112.]
- [8] Liu Y, Yan L P, Cheng J H. Distribution of small yellow croaker's spawner stocks and its relationship with seawater temperature and salinity in the open sea of northern East China Sea and Yellow Sea in 2003[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2007, 14(7): 89-96. [刘勇, 严利平, 程家骅. 2003年东海北部和黄海南部外海小黄鱼产卵群体的分布特征及其与水温、盐度的关系[J]. 中国水产科学, 2007, 14(7): 89-96.]
- [9] Liu Q, Xu B D, Ye Z J, et al. Growth and mortality of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) inhabiting Haizhou bay of China[J]. Journal of Ocean University of China, 2012, 11(4): 557-561.
- [10] Li Z L, Shan X J, Jin X S, et al. Long-term variations in body length and age at maturity of the small yellow croaker (*Larimichthys polyactis* Bleeker, 1877) in the Bohai Sea and the Yellow Sea, China[J]. Fisheries Research, 2011, 110(1): 67-74.
- [11] Xue Y, Jin X S, Zhang B, et al. Diet composition and seasonal variation in feeding habits of small yellow croaker *Pseudosciaena polyactis* Bleeker in the central Yellow Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2004, 11(3): 237-243. [薛莹, 金显仕, 张波, 等. 黄海中南部小黄鱼的食物组成和摄食习性的季节变化[J]. 中国水产科学, 2004, 11(3): 237-243.]
- [12] Liu Z L, Yuan X W, Yan L P, et al. Spatial heterogeneity in body condition of small yellow croaker in Yellow Sea and East China Sea based on mixed-effects model and quantile regression analysis[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(9): 2631-2642. [刘尊雷, 袁兴伟, 严利平, 等. 应用混合模型和分位数回归分析东黄海小黄鱼肥满度空间异质性[J]. 应用生态学报, 2013, 24(9): 2631-2642.]
- [13] Zhang H, Yuan X W, Cheng J H. Optimizing selection and application of reproduction model of small yellow croaker in the East China Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(6): 1300-1308. [张辉, 袁兴伟, 程家骅. 东海区小黄鱼繁殖模型优化选择及其管理应用研究[J]. 中国水产科学, 2010, 17(6): 1300-1308.]
- [14] Lin L S, Cheng J H, Jiang Y Z, et al. Spatial distribution and environmental characteristics of the spawning grounds of small yellow croaker in the southern Yellow Sea and the East China Sea[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(8): 3485-3494. [林龙山, 程家骅, 姜亚洲, 等. 黄海南部和东海小黄鱼 (*Larimichthys polyactis*) 产卵场分布及其环境特征[J]. 生态学报, 2008, 28(8): 3485-3494.]
- [15] Yan L P, Liu Z L, Zhang H, et al. On the evolution of biological characteristics and resources of small yellow croaker[J]. Marine Fisheries, 2014, 36(6): 481-488. [严利平, 刘尊雷, 张辉, 等. 小黄鱼生物学特征与资源数量的演变[J]. 海洋渔业, 2014, 36(6): 481-488.]
- [16] Perry A L, Low P J, Ellis J R, et al. Climate change and distribution shifts in marine fishes[J]. Science, 2005, 308(5730): 1912-1915.
- [17] Shan X J, Li Z L, Dai F Q, et al. Seasonal and annual variations in biological characteristics of small yellow croaker *Larimichthys Polyactis* in the central and southern Yellow Sea[J]. Progress in Fishery Sciences, 2011, 32(6): 7-16. [单秀娟, 李忠炉, 戴芳群, 等. 黄海中南部小黄鱼种群生物学特征的季节变化和年际变化[J]. 渔业科学进展, 2011, 32(6): 7-16.]
- [18] Li M K, Zhang C L, Li M, et al. Relationship between the spatiotemporal distribution of *Conger myriaster* and environmental factors in the southern waters off the Shandong Peninsula during autumn and winter[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(5): 1115-1122. [李明坤, 张崇良, 李敏, 等. 山东南部近海秋、冬季星康吉鳗分布与环境因子的关系[J]. 中国水产科学, 2018, 25(5): 1115-1122.]
- [19] Tang Y L, Ma S Y, Liu C D, et al. Influence of spatial-temporal and environmental factors on *Larimichthys polyactis*, *Octopus variabilis*, and species aggregated set-net CPUEs in Haizhou Bay, China[J]. Journal of Ocean University of China, 2018, 17(4): 973-982.
- [20] Li Z G, Wan R, Ye Z J, et al. Use of random forests and support vector machines to improve annual egg production estimation[J]. Fisheries Science, 2017, 83(1): 1-11.
- [21] Barry S C, Welsh A H. Generalized additive modelling and zero inflated count data[J]. Ecological Modelling, 2002, 157(2-3): 179-188.
- [22] Chang J H, Chen Y, Holland D, et al. Estimating spatial distribution of American lobster *Homarus americanus* using habitat variables[J]. Marine Ecology Progress Series, 2010, 420: 145-156.
- [23] Jensen O P, Seppelt R, Miller T J, et al. Winter distribution of blue crab *Callinectes sapidus* in Chesapeake Bay: application and cross-validation of a two-stage generalized additive model[J]. Marine Ecology Progress Series, 2005, 299: 239-255.

- [24] Li G X, Li P, Liu Y, et al. Sedimentary system response to the global sea level change in the East China Seas since the last glacial maximum[J]. *Earth-Science Reviews*, 2014, 139: 390-405.
- [25] Pebesma E J, Bivand R S. Classes and methods for spatial data: the sp package[CP/OL]. <https://cran.r-project.org/doc/rnews/>.
- [26] Wang M L. The preliminary study about *larimichthys polyactis* spawning group biology and fisheries dynamics in southern Yellow Sea coastal[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2012. [王明琳. 黄海南部近岸春季小黄鱼产卵群体生物学与渔场动态的初步研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2012.]
- [27] Hu F. The species composition and quantity distribution of pelagic eggs, fish larvae and juveniles in the East China Sea region in spring 2003[J]. *Marine Fisheries*, 2004, 26(2): 79-85. [胡芬. 2003 年春季东海区浮性鱼卵和仔稚鱼种类组成及数量分布[J]. *海洋渔业*, 2004, 26(2): 79-85.]
- [28] Wan R J, Jiang Y W. The species and biological characteristics of the eggs and larvae of osteichthyes in the Bohai Sea and Yellow Sea[J]. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 2000, 9(4): 290-297. [万瑞景, 姜言伟. 渤、黄海硬骨鱼类鱼卵与仔稚鱼种类组成及其生物学特征[J]. *上海水产大学学报*, 2000, 9(4): 290-297.]
- [29] Zhan W, Lou B, Chen R Y, et al. Observation of embryonic, larva and juvenile development of small yellow croaker, *Larimichthys polyactis*[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2016, 47(5): 1033-1039. [詹炜, 楼宝, 陈睿毅, 等. 小黄鱼 (*Larimichthys polyactis*) 胚胎发育及仔、稚鱼形态特征观察[J]. *海洋与湖沼*, 2016, 47(5): 1033-1039.]
- [30] Song C, Wang Y T, Liu Z L, et al. Relationship between environmental factors and distribution of *Scomberomorus niphonius* eggs, larvae, and juveniles in Xiangshan Bay[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2016, 23(5): 1197-1204. [宋超, 王宇坛, 刘尊雷, 等. 象山港蓝点马鲛鱼卵、仔稚鱼的时空分布特征及其与环境因子关系[J]. *中国水产科学*, 2016, 23(5): 1197-1204.]
- [31] Li Z G, Ye Z J, Wan R, et al. Evaluating the relationship between spatial heterogeneity and temporal variability of larval fish assemblages in a coastal marine ecosystem (Haizhou Bay, China)[J]. *Marine Ecology*, 2017, 38(6): e12446.
- [32] Kabacoff R I. R in Action: Data Analysis and Graphics with R[M]. Greenwich: Manning Publications, 2011: 1-474.
- [33] Burnham K P, Anderson D R. Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach[M]. New York: Springer, 2002: 175-196.
- [34] Hastie T. gam: Generalized Additive Models[CP/OL]. <https://cran.r-project.org/package=gam>.
- [35] Liu W B, Liu H, Ye Z J, et al. A preliminary study of spatial and temporal distribution of *Scomberomorus niphonius* and *Larimichthys polyactis* eggs in the central Yellow Sea[J]. *Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science)*, 2015, 34(6): 526-531. [刘文博, 刘鸿, 叶振江, 等. 黄海中南部近岸小黄鱼与蓝点马鲛鱼卵时空分布的初步研究[J]. *浙江海洋学院学报(自然科学版)*, 2015, 34(6): 526-531.]
- [36] Tao Y W, Wang Y K, Wang D, et al. Assessing water temperature variations and impacts on fish spawning downstream of Three Gorges Dam[J]. *Journal of Hydroelectric Engineering*, 2018, 37(10): 48-55. [陶雨薇, 王远坤, 王栋, 等. 三峡水库蓄水后坝下水温变化及其对鱼类产卵影响[J]. *水力发电学报*, 2018, 37(10): 48-55.]
- [37] Li X D. Studies on the correlation between the temperature of sea water and fishing grounds[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 1982, 4(1): 103-113. [李雪渡. 海水温度与渔场之间的关系[J]. *海洋学报*, 1982, 4(1): 103-113.]
- [38] Xu M. Effects of salinity and alkalinity on sperm motility, fertilization rate and hatching rate of 3 fish species[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2015. [徐敏. 盐碱度对 3 种鱼精子活力、受精率及孵化率的影响[D]. 上海: 上海海洋大学, 2015.]
- [39] Wang Y F, Zhu X H. A review on impact of salinity on patterns of fish ecophysiology[M]//*Studia Marina Sinica*. Beijing: Science Press, 2002: 151-158. [王云峰, 朱鑫华. 盐度对鱼类生态生理学特征的影响[M]//*海洋科学集刊*. 北京: 科学出版社, 2002: 151-158.]
- [40] Sun Y. Effects of temperature on early growth and sex differentiation in little yellow croaker[D]. Zhoushan: Zhejiang Ocean University, 2018. [孙毅. 温度对小黄鱼早期生长发育和性别分化的影响[D]. 舟山: 浙江海洋大学, 2018.]
- [41] Lou B, Zhan W, Chen R Y, et al. Studies on techniques of the artificial breeding of *Larimichthys polyactis*[J]. *Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science)*, 2016, 35(5): 361-365. [楼宝, 詹炜, 陈睿毅, 等. 小黄鱼全人工繁育技术研究[J]. *浙江海洋学院学报(自然科学版)*, 2016, 35(5): 361-365.]
- [42] Xu X M, Zhang Z Y, Wu J P, et al. Artificial breeding experiment of little yellow croaker[J]. *Journal of Aquaculture*, 2012, 33(12): 12-13. [徐献明, 张志勇, 吴建平, 等. 小黄鱼人工繁育试验[J]. *水产养殖*, 2012, 33(12): 12-13.]
- [43] Jin X S. Ecology and population dynamics of small yellow croaker (*Pseudosciaena polyactis*)[J]. *Journal of Fisheries Science in China*, 1996, 3(1): 32-46. [金显仕. 黄海小黄鱼生态和种群动态的研究[J]. *中国水产科学*, 1996, 3(1): 32-46.]

- [44] Tang Q S. Regional Oceanography of China Seas—Fisheries Oceanography[M]. Beijing: China Ocean Press, 2012: 177-183. [唐启升. 中国区域海洋学——渔业海洋学[M]. 北京: 海洋出版社, 2012: 177-183.]
- [45] Qiu Y S. The regional changes of fish community on the northern continental shelf of South China Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 1988, 12(4): 303-313. [邱永松. 南海北部大陆架鱼类群落的区域性变化[J]. 水产学报, 1988, 12(4): 303-313.]
- [46] Liu X S. Investigation and Regionalization of Fishery Resources in Huanghai and Bohai Sea[M]. Beijing: China Ocean Press, 1990: 191-200. [刘效舜. 黄渤海区渔业资源调查与区划[M]. 北京: 海洋出版社, 1990: 191-200.]
- [47] Fisheries Bureau, Ministry of Agriculture, Animal Husbandry and Fisheries. Investigation and Zoning of Fishery Resources in Donghai Sea[M]. Shanghai: East China Normal University Press, 1987: 339-356. [农牧渔业部水产局. 东海区渔业资源调查和区划[M]. 上海: 华东师范大学出版社, 1987: 339-356.]
- [48] Yan L P, Li J S, Shen D G, et al. Variations in diet composition and feeding intensity of small yellow croaker *Larimichthys polyactis* Bleeker in the southern Yellow Sea and northern East China Sea[J]. Marine Fisheries, 2006, 28(2): 117-123. [严利平, 李建生, 沈德刚, 等. 黄海南部、东海北部小黄鱼饵料组成和摄食强度的变化[J]. 海洋渔业, 2006, 28(2): 117-123.]
- [49] Xu H, Li Y X, Zhang Y, et al. Analysis on the otolith core elemental fingerprint of larval and juvenile *Larimichthys polyactis* in the coastal areas of East China Sea and southern Yellow Sea[J]. Marine Fisheries, 2015, 37(4): 302-309. [徐浩, 黎雨轩, 张翼, 等. 东海和黄海南部近岸海域小黄鱼稚幼鱼耳石元素指纹特征分析[J]. 海洋渔业, 2015, 37(4): 302-309.]
- [50] Ding F Y, Lin L S, Li J S, et al. Relationship between redlip croaker (*Larimichthys polyactis*) spawning stock distribution and water masses dynamics in Northern East China Sea Region[J]. Journal of Natural Resources, 2007, 22(6): 1013-1019. [丁峰元, 林龙山, 李建生, 等. 东海区北部小黄鱼生殖群体分布及与水团关系[J]. 自然资源学报, 2007, 22(6): 1013-1019.]
- [51] Zhu X H, Liu D, Sha X S, Relationship between community structure of ichthyoplankton and environmental factors in the estuary of Changjiang River in spring[M]//Studia Marina Sinica. Beijing: Science Press, 2002: 169-179. [朱鑫华, 刘栋, 沙学绅. 长江口春季鱼类浮游生物群落结构与环境因子的关系[M]//海洋科学集刊. 北京: 科学出版社, 2002: 169-179.]
- [52] Jiang M, Shen X Q, Chen L F. Relationship between with abundance distribution of fish eggs, larvae and environmental factors in the Changjiang Estuary and vicinity waters in spring[J]. Marine Environmental Science, 2006, 25(2): 37-39, 44. [蒋玫, 沈新强, 陈莲芳. 长江口及邻近水域春季鱼卵仔鱼分布与环境因子的关系[J]. 海洋环境科学, 2006, 25(2): 37-39, 44.]

Spatial and temporal distribution characteristics of *Larimichthys polyactis* eggs in Haizhou Bay and adjacent regions based on two-stage GAM

YIN Jie¹, WANG Jing¹, ZHANG Chongliang¹, XU Binduo¹, XUE Ying¹, REN Yiping^{1,2}

1. College of Fisheries, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;

2. Laboratory for Marine Fisheries and Food Production Processes, Qingdao National Laboratory for Marine science and technology, Qingdao 266237, China

Abstract: The fish egg is the early stage in the fish life history, which influences the recruitment of the fish population. There are internal relationships between the distribution of eggs and environmental factors. In recent years, influenced by climate change and global warming, the growth and breeding habits of the small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) have changed. The spawning ground of the small yellow croaker has shifted. In addition, the range of the spawning ground of the small yellow croaker has extended to the open sea, and the distribution characteristics of temperature, salinity, and depth of spawning grounds have also greatly changed compared with that of the past. The goals of our study were to reveal the spatial and temporal distributional pattern of eggs of the small yellow croaker in Haizhou Bay and its adjacent waters, as well as determine the relationship between this distributional pattern and environmental variables. A two-stage GAM (two-stage Generalized Additive Model) is a flexible method for modeling zero-flatted data, which are typically found in the data collected from ichthyoplankton surveys. This method is to model the distribution of species in two steps, firstly modeling presence/absence data and secondly modeling density of presence observations. In this study, we conducted an ichthyoplankton survey of the small yellow croaker in Haizhou Bay and its adjacent waters during May in 2015, 2017, and 2018. Based on these data, the two-stage GAM between the distribution of small yellow croaker eggs and environmental factors was constructed. The results showed that the abundance of eggs of the small yellow croaker varied greatly among different years. The eggs were distributed in estuarine waters at depths of 10–20 m between 33.5°N and 34.5°N. Additionally, the temperature and salinity were important factors affecting eggs distribution of the small yellow croaker. The eggs were distributed in areas where the sea surface temperature was 17°C and the sea surface salinity was between 29.5–30.5. Furthermore, the sea bottom temperature ranged from 16°C to 18°C and the sea bottom salinity was 29 in high-density distribution areas. In addition, the interannual variation in water temperature also affected the abundance of small yellow croaker eggs. The abundance of fish eggs was significantly higher in the years with higher water temperature. This research revealed changes in the distribution and interannual variation of yellow croaker eggs with respect to changes in environmental variables, and consequently could be valuable for understanding the supplementary mechanism of the small yellow croaker, conservation of spawning grounds (e.g., marine protected areas), and quantitative management of the small yellow croaker. Although the coastal waters of Haizhou Bay and adjacent regions were the focus of our study, the framework and results derived in this study could also be applied to other coastal marine ecosystems.

Key words: *Larimichthys polyactis*; two-stage GAM; supplementary mechanism; temporal and spatial distribution; environmental factors

Corresponding author: ZHANG Chongliang. E-mail: zhangclg@ouc.edu.cn