

DOI: 10.12264/JFSC2020-0301

基于 Hurdle-GAMMs 模型研究影响海州湾小黄鱼摄食的主要因素

宋业晖^{1,3}, 徐从军^{1,3}, 任一平^{1,2,3}, 徐宾铎^{1,3}, 纪毓鹏^{1,3}, 张崇良^{1,3}, 薛莹^{1,3}

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 266237;
3. 海州湾渔业生态系统教育部野外科学观测研究站, 山东 青岛 266003

摘要: 根据 2011 年及 2013—2016 年秋季在海州湾及其邻近海域进行的渔业资源底拖网调查资料和胃含物分析数据, 构建了 Hurdle-GAMMs 模型 (Hurdle-generalized additive mixed models, 广义加性混合效应模型), 基于相对重要性指数和全子集回归筛选出小黄鱼 (*Larimichthys polyactis*) 的优势饵料生物及关键影响因子, 研究小黄鱼摄食主要饵料生物的影响因素及其动态特征。研究表明, 体长、离岸距离和水深是影响小黄鱼摄食的关键因素, 当小黄鱼体长为 80~100 mm 和 120~140 mm 范围内时, 其摄食习性会发生明显转变。此外, 在离岸距离 40~60 km 和水深 15~25 m 的海域, 小黄鱼的食物组成也会发生显著变化, 其摄食的空间变化与饵料生物的分布重心密切相关。不同年份间环境中饵料生物的数量变动及个体生长发育对小黄鱼摄食习性的变化均具有显著影响, 各因素对小黄鱼摄食强度的影响效应与其食物组成的变动显著相关。本研究可为小黄鱼资源的保护和可持续利用提供科学依据。

关键词: 小黄鱼; 摄食生态; 广义加性混合模型; 海州湾; 饵料生物

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2021)05-0646-12

小黄鱼 (*Larimichthys polyactis*) 隶属鲈形目 (Perciformes), 石首鱼科 (Sciaenidae), 黄鱼属, 系暖温性底层鱼类^[1], 广泛分布于我国渤海、黄海和东海海域^[2], 在海州湾及其邻近海域中占据重要经济地位与生态地位。国内外有关小黄鱼的研究主要集中于生长发育^[3-4]、摄食习性^[5-7]、繁殖习性^[8-9]、资源量变动与分布^[10-11]及渔业保护^[12-13]等方面, 而有关小黄鱼摄食生态及其影响因素的研究较少, 亟待开展相关研究。

海州湾位于黄海中南部, 属开放型海湾, 以淤泥底质为主, 外受黄海水团影响, 内受苏北沿岸流、鲁南沿岸流控制, 有多种渔业资源经济种类, 曾是我国八大渔场之一^[14-15]。然而, 近年来由于过度捕捞、气候变化及环境污染的影响, 海州湾小黄鱼的生物学及生态学特征发生了较大的变

化^[10]。在此背景下, 研究海州湾小黄鱼的摄食习性及其影响因素, 有助于深入了解捕食者与饵料生物的相互作用关系, 对渔业管理和资源保护具有重要意义。

广义加性混合效应模型 (generalized additive mixed model, GAMM) 是广义可加模型 (generalized additive model, GAM) 的拓展^[16], GAMM 模型中随机变量的引入使鱼类的非独立性在统计上得以更准确地表达, 有助于避免错误的结论^[17]。在以往的研究中, 鱼类胃含物数据的统计分析存在一些复杂化因素。首先, 胃含物数据往往存在过多的零值, 不符合标准的正态分布; 其次, 由于样品在时间和空间上是自相关的^[18], 当多个鱼类个体在同一时间或地点被捕获时, 胃含物样本数据往往违反了独立性假设; 最后, 协变量 (例如捕食者

收稿日期: 2020-09-16; **修订日期:** 2020-10-14.

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2018YFD0900904); 国家自然科学基金项目 (31772852); 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 (2018SDKJ0501-2).

作者简介: 宋业晖 (1997-), 男, 硕士研究生, 主要从事渔业资源研究. E-mail: yehuisong6@163.com

通信作者: 薛莹, 教授, 从事渔业资源研究. E-mail: xueying@ouc.edu.cn

体长、水深等)对摄食的影响往往是非线性的,无法准确反映变量间的关系^[16]。为解决上述问题,本研究应用 Hurdle-GAMMs (Hurdle-generalized additive mixed models, 广义加性混合效应模型)来解析小黄鱼摄食习性及其影响因素,该模型融合了 Hurdle 模型、广义可加模型和混合效应模型,可以在较大程度上避免 GAM 模型存在的残差异质性、非独立性和样本分组等问题^[16,19-20],可以应用于渔业生物营养动力学的研究。

1 材料与方 法

1.1 样品采集

样品采自 2011 年及 2013—2016 年秋季(9—10 月)在海州湾及其邻近海域进行的底拖网调查,经纬度范围为 119°25′~121°05′E, 34°25′~35°35′N。根据水深和纬度等因素的差异,采用分层随机取样的方法将调查海域分为 A~E 共 5 个区域^[21](图 1),租用功率为 220 kW 的单拖网渔船开展渔业调查,每站拖网时间 1 h 左右,拖速约 2 kn,囊网网目尺寸为 17 mm^[21]。每个站点收集经度、纬度、水深、水温和盐度。样品采集与分析按照《海洋调查规范》^[22]进行。

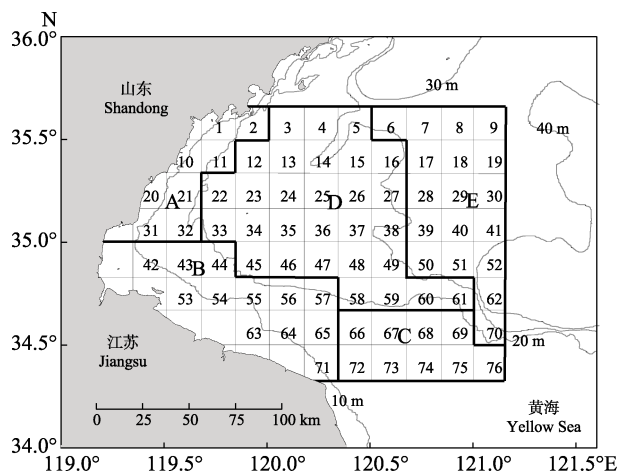


图 1 海州湾及其邻近海域调查区域

Fig. 1 Sampling areas in Haizhou Bay and adjacent waters

1.2 样品分析

样品经过生物学测定后解剖留取胃含物进行分析,并在分析样品时将摄食等级分为五级(0 级:空胃;1 级:食物未达胃腔的 1/2;2 级:食物超过

胃腔 1/2, 未 满;3 级:食物充满胃腔但未膨胀;4 级:食物充满胃腔且膨胀),以此目测其摄食等级^[23]。做胃含物分析时,将其解冻并在双筒解剖镜下鉴定饵料生物的种类并分别计数,用精密分析天平(精确到 0.0001 g)测定饵料生物质量,尽可能鉴定到最低的分类阶元,在称量前用吸水纸吸尽其表面的水分。

评价饵料重要性的指标主要有饵料质量百分比($W\%$)、个数百分比($N\%$)、出现频率($F\%$)和相对重要性指数(IRI)^[24],其中相对重要性指数(IRI)是用于描述特定饵料种类重要性的综合性指标,本研究采用相对重要性指数百分比($IRI\%$)^[25]评价各饵料生物的重要性,用胃饱满指数($\%$)^[5]来研究小黄鱼的摄食强度,计算公式如下:

$$\text{质量百分比}(W\%) = \frac{\text{某饵料生物重量}}{\text{饵料生物总重量}} \times 100 \quad (1)$$

$$\text{个数百分比}(N\%) = \frac{\text{某饵料生物个数}}{\text{饵料生物总个数}} \times 100 \quad (2)$$

$$\text{出现频率}(F\%) = \frac{\text{某饵料生物出现次数}}{\text{非空胃个数}} \times 100 \quad (3)$$

$$IRI = F\% \times (N\% + W\%) \quad (4)$$

$$IRI\% = \frac{IRI}{\sum IRI} \times 100 \quad (5)$$

$$\text{空胃率}(\%) = \frac{\text{空胃个数}}{\text{总胃数}} \times 100 \quad (6)$$

$$\text{胃饱满指数}(\%) =$$

$$\frac{\text{食物团的实际重量}}{\text{鱼体纯体重量}} \times 100 \quad (7)$$

1.3 构建 Hurdle-GAMMs 模型

为了研究生物和非生物因子对海州湾小黄鱼摄食习性的影响,本研究选择 Hurdle-GAMMs 模型进行分析,该模型可以指定平滑曲线拟合项(包含固定项和随机项),随机效应的引入主要反映了不同对象之间的异质性以及同一对象不同观测值间的相关性,可弥补 GAM 模型中存在的残差异质性、非独立性和样本分组等不足之处。此外, Hurdle-GAMMs 模型可以降低数据中存在的变异性,并考虑不同协变量的影响^[26-27]。

为解决数据中存在的大量零值问题,本研究采用 Hurdle 方法对数据进行了两部分建模:第一步,对关键饵料生物在小黄鱼胃含物中的存在-缺失数据进行建模(“二项式”模型);第二步,依

据小黄鱼胃含物中关键饵料生物的相对重要性进行建模(“正态”模型)。

二项式模型预测了小黄鱼对关键饵料生物的摄食概率,即摄食特定饵料生物的概率,依据存在-缺失数据(存在-1,缺失-0)对其进行建模(Binomial(1, p_{ij}))。

$P_{ij} = \alpha + \beta(Y_i) + f_1(L_i) + f_2(\text{Dis}_i) + f_3(D_i) + f_4(S_i) + \gamma_j$ (8)
式中, p_{ij} 表示 j 站的鱼种 i 胃含物中对关键饵料生物的摄食概率, α 是总体截距, $\beta(Y_i)$ 是以年份作为分类变量, f 是每个协变量的平滑函数^[28]。连续协变量包括捕食者体长(L , mm)、离岸距离(Dis , km)、水深(D , m)和盐度(S)。 γ_j 是独立同分布的随机站位效应。

本研究选择依据各饵料生物的相对重要性指数进行建模,能够反映出各种饵料生物在食物网能量传递过程中的作用^[29]。有学者采用 gamma 分布来对饵料生物的生物量进行建模^[30],但是 gamma 分布会导致 GAMM 模型中捕食者-饵料生物组合的收敛问题,因此经分布类型检验后,本研究采用对数变换结合正态分布来缓解收敛问题,并均匀化残差:

$$\lg(\mu_{ij} + 1) = \alpha + \beta(Y_i) + f_1(L_i) + f_2(\text{Dis}_i) + f_3(D_i) + f_4(S_i) + \gamma_j + \varepsilon_{ij} \quad (9)$$

式中, μ_{ij} 是在给定随机效应 γ_j 情况下 j 站 i 鱼胃中摄食关键饵料生物的预期生物量。 ε_{ij} 是假定为正态分布的每条鱼和站点的残差,平均值为零。

所有 GAMMs 模型均进行相关系数矩阵检验以判断协变量间的共线性程度,从而排除共线性程度较大的变量,以提高模型拟合的精度。对共线性检验之后保留的变量进行最优子集回归,从

而筛选出最佳回归模型,但对分类变量加以保留,以评估年际间的摄食习性变化。本研究中所有模型的拟合均通过 R 软件(R 3.6.3)中的“`gamm4`”包进行运算。

1.4 摄食的年际变化

通过将最佳拟合的 Hurdle-GAMMs 模型中二项式和正态模型的预测结果相乘,计算出小黄鱼-饵料生物在 t 年的摄食指数(C_t)^[16],其计算方式为: $C_t = p_t \times \mu_t$,其中 p_t 是小黄鱼 t 年摄食关键饵料生物的发生概率, μ_t 是小黄鱼胃含物关键饵料生物的预期生物量。所有 C_t 值均标准化为 0~1,这些标准化的 C_t 值计算方式为 $(C_t - C_{\min}) / (C_{\max} - C_{\min})$,其中 C_{\min} 和 C_{\max} 分别为摄食指数的最小值和最大值。

2 结果与分析

2.1 关键饵料生物的选择

本次调查共收集小黄鱼胃含物样品 781 尾,其中空胃 136 尾(表 1)。研究表明,虾类和鱼类为小黄鱼重要的饵料类群,其 IRI% 值分别为 49.16% 和 25.05%,其次是糠虾类(14.76%)、桡足类(9.34%),其他饵料类群的相对重要性百分比均不足 1%。优势饵料生物为鳀(*Engraulis japonicus*)、细螯虾(*Leptochela gracilis*)、疣背宽额虾(*Latreutes planirostris*)、糠虾(Mysidacea)和哲水蚤(*Calanidae* sp.)等(图 2)。

根据小黄鱼食物组成的相对重要性百分比(IRI%)^[10]及摄食关键饵料生物的样品数^[16](占总样品数的 20%以上),选取鳀、细螯虾和疣背宽额虾 3 种饵料生物作为小黄鱼的关键饵料生物,其 IRI% 和样品数之和分别为 48.15% 和 392 (表 1, 图 2)。

表 1 海州湾小黄鱼的胃含物样品数量

Tab. 1 Number of stomach samples of *Larimichthys polyactis* in Haizhou Bay

年份 year	体长/mm body length		站位数 N_s	样品数 N_f	空胃率 /% P_e	摄食关键饵料生物的样品数 number of fish containing key prey species		
	范围 range	均值 mean				鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	细螯虾 <i>Leptochela gracilis</i>	疣背宽额虾 <i>Latreutes planirostris</i>
2011	66-201	105.38	14	293	13.9	103	74	85
2013	76-200	113.32	1	25	0	13	9	9
2014	85-202	132.32	11	25	24	8	7	5
2015	40-169	87.24	20	438	20.5	90	125	91

注: N_s 代表捕获捕食者的站位数, N_f 代表胃含物样品的数量, P_e 代表空胃率。

Note: N_s represent the number of stations with predator captured; N_f represent the number of individual fish sampled for stomachs; P_e represent the percentage of stomachs without prey species.

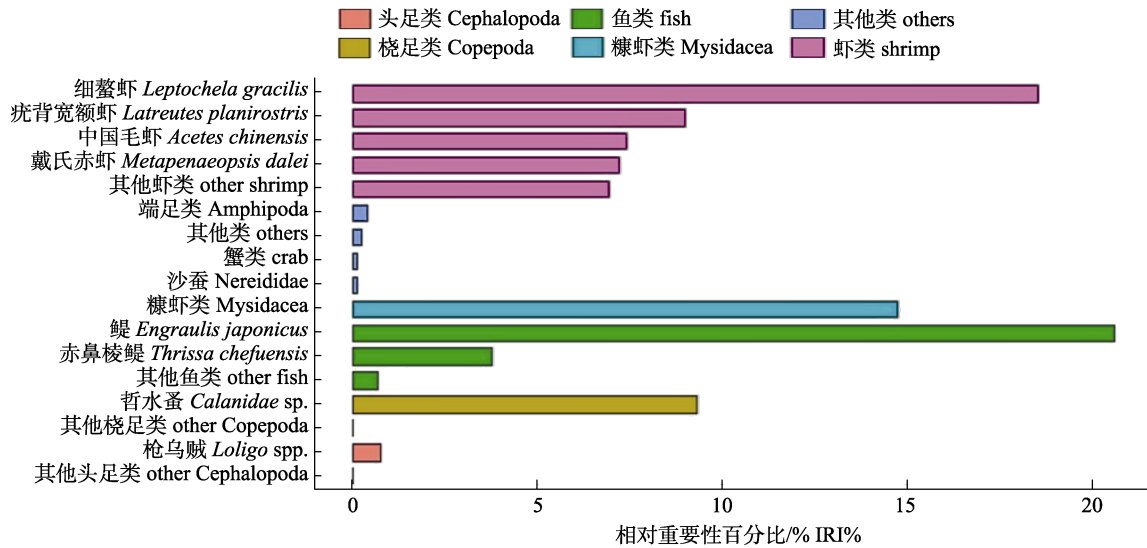


图 2 海州湾小黄鱼各饵料生物的相对重要性百分比

Fig. 2 The percentage of the relative importance index (IRI%) of prey species of *Larimichthys polyactis* in Haizhou Bay

2.2 最优模型构建

Hurdle-GAMMs 模型中二项式与正态模型通过全子集回归筛选最佳变量组合(表 2), 并给出了

相应的解释率。二项式模型的解释率为 4.5%~11.2% (平均 7.1%), 正态模型的解释率为 14.6%~35.2% (平均 22.2%)。

表 2 海州湾小黄鱼 3 种关键饵料生物和胃饱满指数的最优 Hurdle-GAMMs 模型
Tab. 2 The best Hurdle-GAMMs for three key prey species and stomach fullness indexes of *Larimichthys polyactis* in Haizhou Bay

模型 model	响应变量 response variable	关键饵料生物 key prey species			胃饱满指数 SI
		鳀 <i>E. japonicus</i>	细螯虾 <i>L. gracilis</i>	疣背宽额虾 <i>L. planirostris</i>	
二项式 GAMM binomial GAMM	年份 years	+	+	+	+
	体长 <i>L</i>				+
	离岸距离 Dis	+	+	+	+
	水深 <i>D</i>	+	+	+	+
	盐度 <i>S</i>				
	解释率/% Dev	5.2	7.5	4.5	11.2
正态 GAMM positive GAMM	年份 years	+	+	+	+
	体长 <i>L</i>	+	+	+	+
	离岸距离 Dis		+		
	水深 <i>D</i>	+	+	+	+
	盐度 <i>S</i>		+		
	解释率/% Dev	35.2	21.2	17.7	14.6

注: SI 为胃饱满指数, “+”表示纳入最佳拟合模型的协变量.

Note: SI denotes fullness index of stomach; “+” denotes covariates for the best-fit models.

2.3 影响小黄鱼摄食的主要因素

研究表明, 体长、离岸距离、水深是模型中最重要的协变量, 其中水深对小黄鱼摄食特定饵料生物的概率和比例的影响均显著, 体长对小黄

鱼摄食饵料生物的比例影响较大, 而离岸距离对摄食饵料生物的概率影响更显著。

2.3.1 小黄鱼摄食鳀的影响因子 体长、离岸距离、水深是海州湾小黄鱼摄食鳀的影响因子(图 3)。

Binomial-GAMM 显示, 小黄鱼摄食鳀的概率随着离岸距离的增加而降低(图 3a)。当水深在 18 m 左右时, 小黄鱼摄食鳀的概率最大, 随后随着水深的增加而降低(图 3b)。Positive-GAMM 显示, 鳀

在小黄鱼食物中的比例随着体长的增加先降低后增加(图 3c), 在 90 mm 左右达到最小值。此外, 水深对小黄鱼摄食鳀的比例和概率的影响趋势一致(图 3d)。

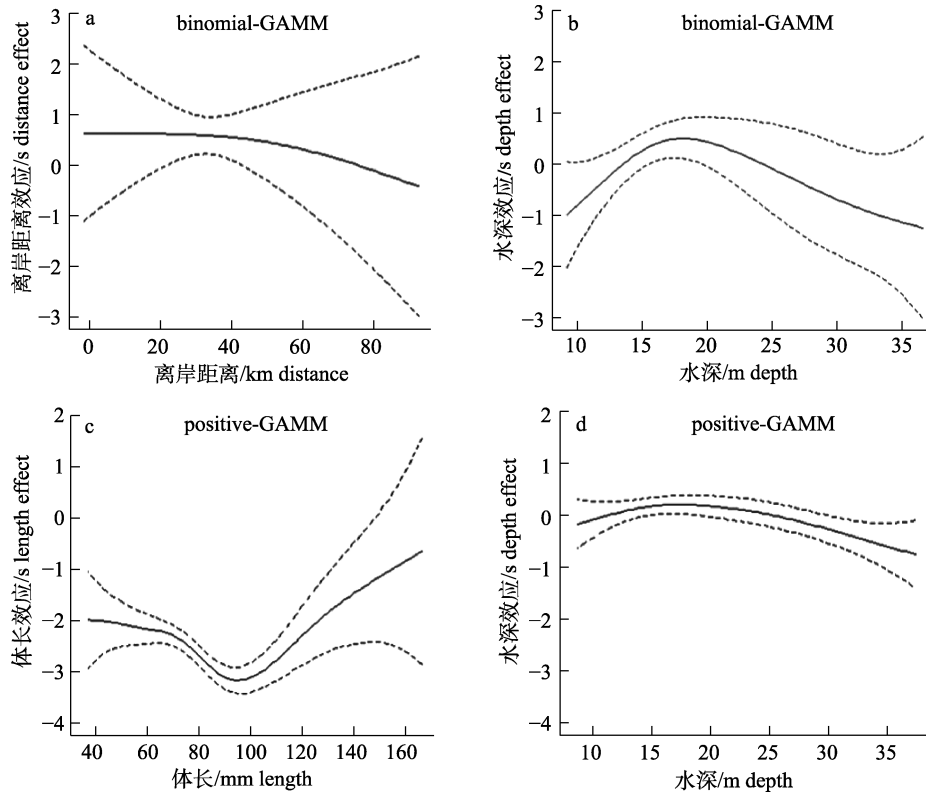


图 3 基于 Hurdle-GAMMs 模型分析连续协变量对小黄鱼摄食鳀的影响

Fig. 3 Effects of continuous covariates on consumption of *Engraulis japonicus* by *Larimichthys polyactis* based on Hurdle generalized additive mixed-effects models (Hurdle-GAMMs)

2.3.2 小黄鱼摄食细螯虾的影响因子 体长、离岸距离、水深、底层盐度是海州湾小黄鱼摄食细螯虾的主要影响因子(图 4)。在 Binomial-GAMM 中, 小黄鱼摄食细螯虾的概率随着离岸距离的增加而增加, 离岸距离大于 60 km, 摄食概率的变化逐渐平缓(图 4a)。水深对小黄鱼摄食细螯虾的概率也有一定影响, 在 25 m 以浅的海域, 摄食概率随水深的增加明显降低, 水深大于 25 m 趋于平缓(图 4b)。Positive-GAMM 显示, 小黄鱼体长为 125 mm 时对细螯虾的摄食比例达到峰值, 随后随着体长的增加呈明显下降趋势(图 4e)。此外, 底层盐度对小黄鱼摄食细螯虾的影响总体呈负相关(图 4f)。Hurdle-GAMMs 模型中, 离岸距离和水深

对小黄鱼摄食细螯虾的比例与概率的影响较为一致(图 4a~4d)。

2.3.3 小黄鱼摄食疣背宽额虾的影响因子 体长、离岸距离、水深是海州湾小黄鱼摄食疣背宽额虾的主要影响因子(图 5)。小黄鱼摄食疣背宽额虾的概率随水深的增加先降低后增加, 在 22 m 左右达到最低值, 水深大于 22 m 时, 摄食概率增加(图 5b)。而在 Positive-GAMM 中, 小黄鱼摄食疣背宽额虾的比例随着水深的增加呈不断上升的趋势(图 5d)。离岸距离对小黄鱼摄食疣背宽额虾的概率影响较小, 呈缓慢上升趋势(图 5a)。此外, 小黄鱼摄食疣背宽额虾的比例随着体长的增加先增加后降低, 在 80 mm 左右达到最大值(图 5c)。

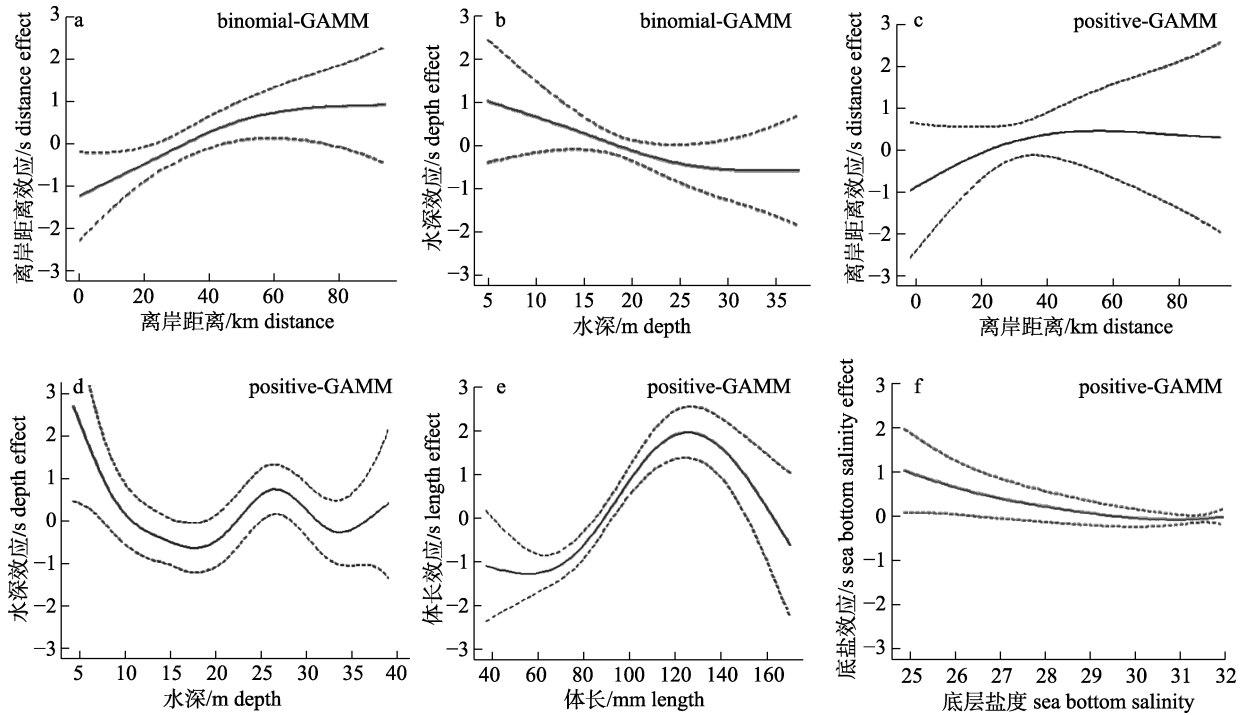


图 4 基于 Hurdle-GAMMs 模型分析连续协变量对小黄鱼摄食细螯虾的影响

Fig. 4 Effects of continuous covariates on consumption of *Leptochela gracilis* by *Larimichthys polyactis* based on Hurdle generalized additive mixed-effects models (Hurdle-GAMMs)

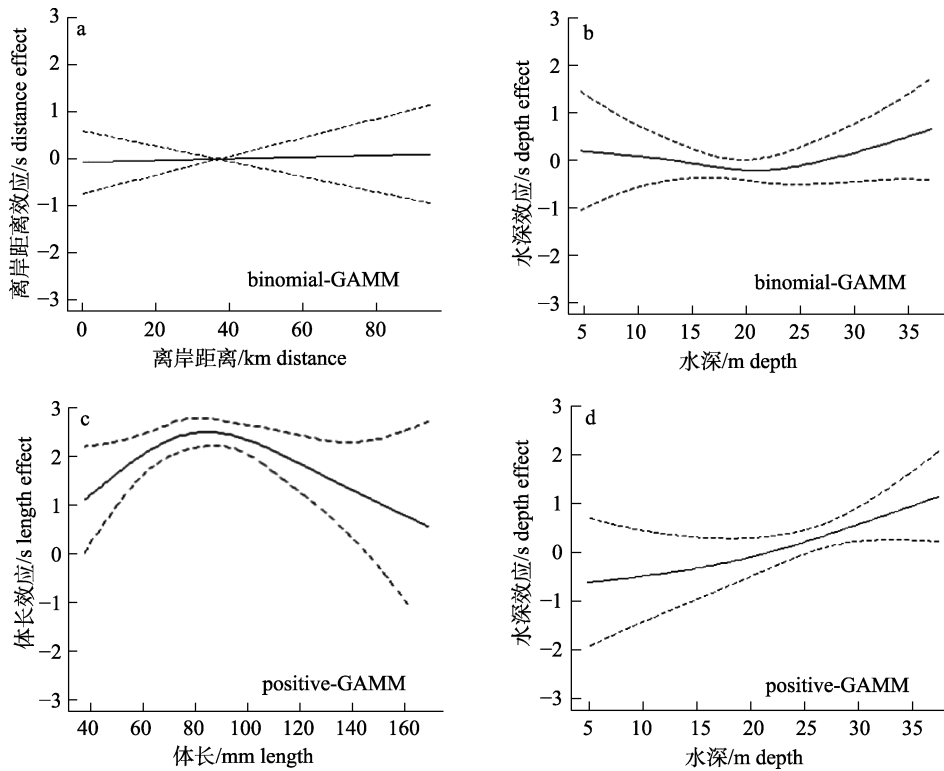


图 5 基于 Hurdle-GAMMs 模型分析连续协变量对小黄鱼摄食疣背宽额虾的影响

Fig. 5 Effects of continuous covariates on consumption of *Latreutes planirostris* by *Larimichthys polyactis* based on Hurdle generalized additive mixed-effects models (Hurdle-GAMMs)

2.3.4 小黄鱼摄食强度的影响因子 体长、离岸距离、水深对海州湾小黄鱼摄食强度的影响如图 6 所示。小黄鱼摄食强度随体长的增加先增加后降低, 在 100~120 mm 时达到最大值(图 6a, 6d)。而

水深对小黄鱼摄食强度的影响呈先降低后平缓的趋势(图 6b, 6e), 在水深 15~25 m 处发生转变。此外, 离岸距离小于 60 km, 小黄鱼摄食强度随离岸距离的增加而降低, 大于 60 km 时逐渐增加(图 6c)。

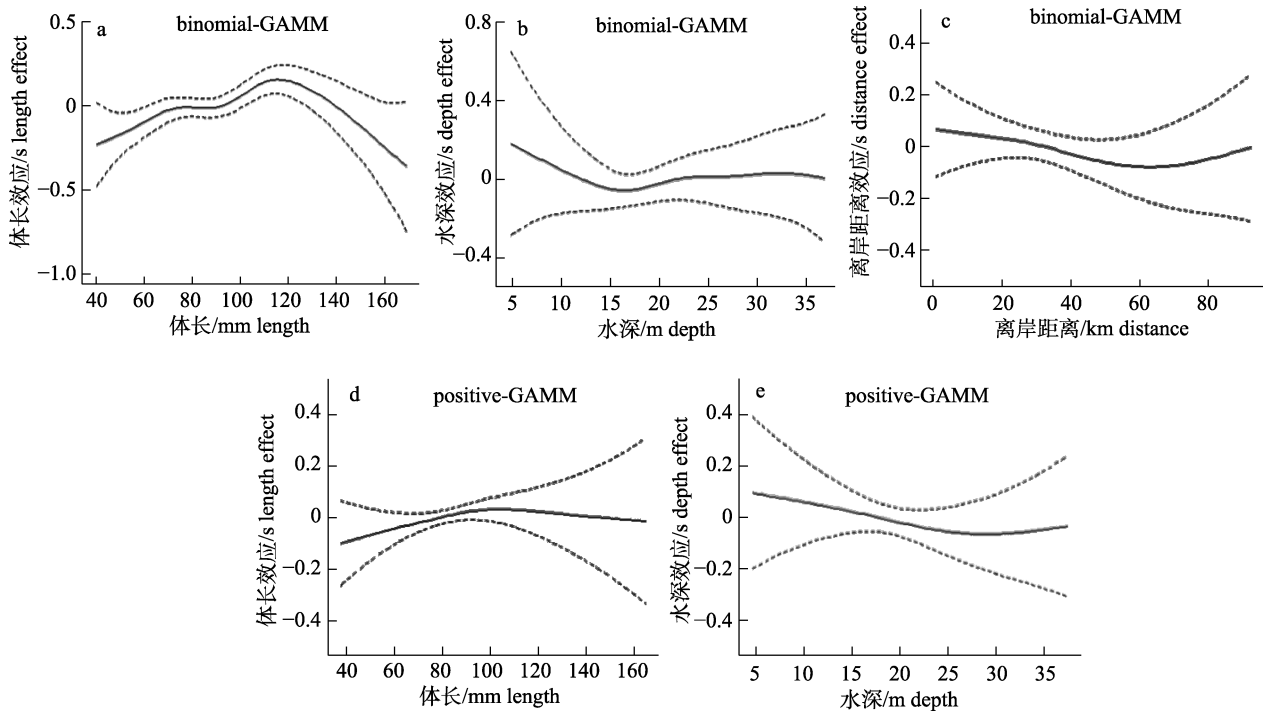


图 6 基于 Hurdle-GAMMs 模型分析连续协变量对小黄鱼胃饱满指数的影响
 Fig. 6 Effects of continuous covariates on stomach fullness indexes of *Larimichthys polyactis* based on Hurdle generalized additive mixed-effects models (Hurdle-GAMMs)

2.4 小黄鱼摄食的年际变化

小黄鱼摄食 3 种关键饵料生物的观测值和预测值如图 7 所示。结果表明, 近年来小黄鱼对鳀的摄食逐年递增; 对细螯虾的摄食先增加后降低,

在 2014 年达到最大值; 对疣背宽额虾的摄食呈先降低后缓慢增加的趋势, 在 2013 年达到最低值。总体上, 小黄鱼对这 3 种关键饵料生物的摄食与饵料生物资源量的年际变动趋势相一致。

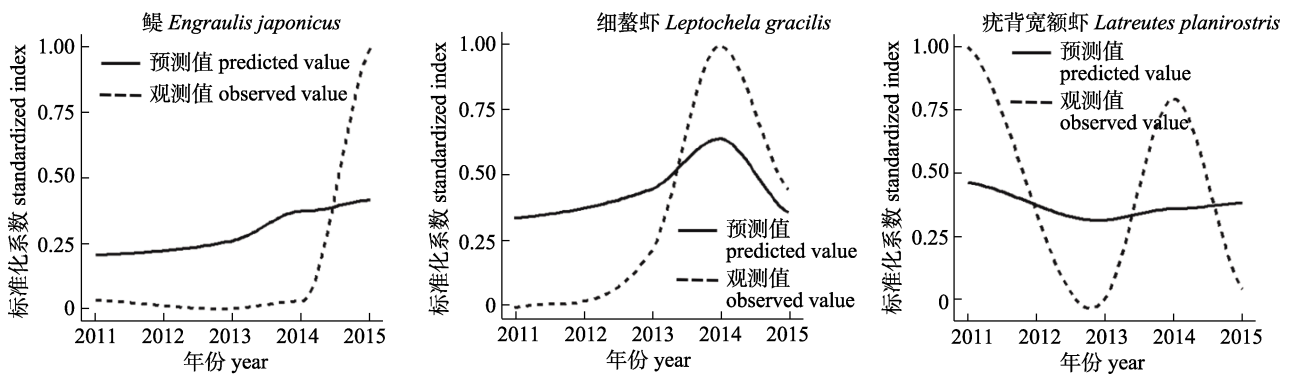


图 7 基于 Hurdle-GAMMs 模型分析小黄鱼摄食 3 种关键饵料生物的年际变化
 Fig. 7 Annual variations of three key prey species consumed by *Larimichthys polyactis* predicted by the Hurdle generalized additive mixed-effects models (Hurdle-GAMMs)

3 讨论

营养动力学是渔业生产的三大驱动要素之一^[29], 不仅对捕食者有直接影响(如生存、生长、死亡等), 而且还会对其他物种及环境产生重要的潜在生态效应(如行为、分布以及生境利用等)^[16]。这些效应相互作用以维持海洋生态系统可持续发展, 并保证渔业资源可持续利用。此外, 本研究中 Hurdle-GAMMs 模型的解释率与其他相关研究的结果相近, 共同反映了食物组成数据中固有的较大变异性^[16,30-31]。因此, 了解鱼类的摄食习性及其影响因素对于理论研究和生态环境保护都具有重要意义^[32-34]。

本研究发现, 海州湾小黄鱼的食物组成是以虾类和鱼类为主。与 2011—2013 年海州湾的小黄鱼食物组成^[35]相比, 虽然主要饵料类别没有变化, 但其优势饵料种类发生了变动, 2011—2013 年海州湾小黄鱼的优势饵料生物为细螯虾、赤鼻棱鳀 (*Thryssa kammalensis*) 和中国毛虾 (*Acetes chinensis*), 而本研究中小黄鱼的优势饵料为鳀 (IRI%=20.58%)、细螯虾 (IRI%=18.56%)、糠虾 (IRI%=14.76%)。这可能与海州湾优势饵料生物组成的变化有关^[36]。

有研究表明, 小黄鱼的摄食习性受各种生物与非生物因子的影响^[5-11,37]。本研究发现, 体长、离岸距离、水深是影响海州湾小黄鱼摄食的主要因素。其中水深对小黄鱼摄食各饵料生物的概率与比例的影响趋势相近, 随水深的增加, 小黄鱼对鳀的摄食先增加后减少, 而对细螯虾和疣背宽额虾的摄食则呈先减少后增加的趋势。这种食物组成的变化均发生于水深 20~25 m, 这是因为水深可以通过影响水温、盐度、光照和溶氧量等间接影响鱼类及其饵料的生存^[38], 使小黄鱼通过改变摄食食物的比例来维持自身的生长发育^[7]。此外, 本研究发现, 离岸距离对小黄鱼摄食鳀和细螯虾有显著影响, 且呈相反趋势。这种空间尺度上摄食习性的变化, 一方面与环境中优势饵料生物的空间分布相关^[39-40], 另一方面也受到海洋生态系统中种间关系的影响^[5,7,41]。

大量研究表明, 捕食者的体长是影响其摄食

的重要因素, 并强调体长在构建营养相互关系中的重要性^[42-46]。本研究中, 基于小黄鱼体长的 Hurdle-GAMMs 模型表明, 不同个体大小的小黄鱼之间具有较大摄食差异性, 随着体长的增加, 小黄鱼对鳀的摄食先减少后增加, 当体长在 80~100 mm 时达到最低值, 而对细螯虾和疣背宽额虾的摄食则相反, 且分别在 80~100 mm 和 120~140 mm 范围内时达到最大值, 这与魏秀锦等^[46]的描述一致。原因可能是随着体长的增加, 小黄鱼的口裂、牙齿、鳃耙等摄食器官逐步发育, 摄食饵料生物的种类和比例也随体长增加发生明显的转变^[7,47]。

本研究中小黄鱼的摄食强度随着水深和离岸距离的增加而降低, 这可能是因为近岸海域受地表径流、海流水团等的影响, 营养盐丰富, 饵料供给充足, 有利于小黄鱼索饵^[48], 且海州湾秋季小黄鱼主要分布于深水区^[10,49], 加剧了小黄鱼种内竞争程度, 使摄食强度降低。此外, 有研究表明, 个体较小的小黄鱼由于生长速率较高, 对能量的消耗较快, 为了维持自身的生长发育, 对摄食的频率和生物量要求较高, 因此摄食强度增加, 但随着体长的进一步增加, 摄食强度下降^[6,46,50]。这与本研究中摄食强度随体长的变化趋势一致。

Hurdle-GAMMs 模型中小黄鱼对关键饵料生物的摄食预测结果与海州湾生态系统中各关键饵料生物实际资源量的年际变化趋势较为一致, 表明关键饵料生物的数量波动是决定鱼类摄食习性的重要因素之一^[40]。此外, 2015 年海州湾鳀的资源量显著增加, 而细螯虾和疣背宽额虾的资源量却大幅下降, 由于细螯虾和疣背宽额虾同时也是鳀的主要饵料生物^[51], 因此小黄鱼和鳀之间在一定程度上存在食物竞争, 这可能也是导致小黄鱼对细螯虾和疣背宽额虾摄食减少的原因之一。

4 展望

广义加性混合效应模型为胃含物数据的统计分析提供了一种有效且灵活的方法。该模型的优点有以下几个方面: (1)可以有效处理胃含物数据中过多的零值; (2)适用于渔业调查中常见的分层

随机抽样的采样设计方法; (3) 纳入各种分类和连续的解释变量; (4) 考虑协变量对生物的非线性影响; (5) 保持鱼类个体水平的摄食信息, 避免根据基于平均值的分析方法来汇集数据(例如, 不需要将捕食者汇集到体长类别中)。然而, 与其他统计模型一样, GAMM 模型的收敛在很大程度上取决于有足够的样本量。在某些情况下, 协变量效应的拟合优度和精度较低, 但这在很大程度上归因于在生态数据收集过程中存在的变异性^[16]。

鱼类的摄食生态是高度复杂且不断变化的^[17], 充分理解捕食者与饵料生物间的相互作用, 有助于阐明鱼类营养关系和各种影响因素以及生态系统的结构与功能, 对实施基于生态系统的渔业管理具有一定的推动作用。在今后的营养动力学研究中, 还应充分考虑更长时间和更广泛空间范围内的营养动态关系, 并结合饵料生物的生态学信息以提高分析的精度, 以期为鱼类营养动力学的深入研究提供科学依据, 并为海洋鱼类资源保护和可持续利用提供理论依据。

参考文献:

- [1] Meng Q W, Miao X Z, Yu T J, et al. Ichthyology[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 1989: 1-298. [孟庆闻, 缪学祖, 俞泰济, 等. 鱼类学[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1989: 1-298.]
- [2] Zheng Y J, Chen X Z, Cheng J H, et al. Biological Resources and Environment of Continental Shelf of the East China Sea[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 2003. [郑元甲, 陈雪忠, 程家骅, 等. 东海大陆架生物资源与环境[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2003.]
- [3] 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.
- [4] 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.
- [5] 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.]
- [6] Guo B, Zhang B, Jin X S. Diet composition and ontogenetic variation in feeding habits of juvenile small yellow croaker *Pseudosciaena polyactis* Bleeker in the Yellow Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(2): 289-297. [郭斌, 张波, 金显仕. 黄海海州湾小黄鱼幼鱼的食性及其随体长的变化[J]. 中国水产科学, 2010, 17(2): 289-297.]
- [7] Xue Y, Jin X S, Zhang B, et al. Feeding habits of three sciaenid fishes in the southern Yellow Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 2005, 29(2): 178-187. [薛莹, 金显仕, 张波, 等. 南黄海三种石首鱼类的食性[J]. 水产学报, 2005, 29(2): 178-187.]
- [8] 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.]
- [9] Yin J, Wang J, Zhang C L, et al. Spatial and temporal distribution characteristics of *Larimichthys polyactis* eggs in Haizhou Bay and adjacent regions based on two-stage GAM[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2019, 26(6): 1164-1174. [尹洁, 王晶, 张崇良, 等. 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[J]. 中国水产科学, 2019, 26(6): 1164-1174.]
- [10] 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]. Haiyang Xuebao, 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.]
- [11] 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.]
- [12] Li Y Z, Sun M, Ren Y P, et al. Impact of pre-closure fishing effort on marine protected area performance in social-ecological dimensions: Implications for developing marine conservation plans[J]. Science of the Total Environment, 2020, 729: 138936.
- [13] Li Y Z, Sun M, Zhang C L, et al. Evaluating fisheries conservation strategies in the socio-ecological system: A grid-based dynamic model to link spatial conservation prioritization tools with tactical fisheries management[J]. PLoS One, 2020, 15(4): e0230946.

- [14] Editorial Board of China Bay Survey. Survey of China Bays, Vol. 4, Southern Shandong Peninsula and Jiangsu Bay[M]. Beijing: China Ocean Press, 1993. [中国海湾志编纂委员会. 中国海湾志(第四分册)(山东半岛南部和江苏省海湾)[M]. 北京: 海洋出版社, 1993.]
- [15] Yang D F, Miao Z Q. Marine Bay Ecology (I)[M]. Beijing: China Ocean Press, 2010. [杨东方, 苗振清. 海湾生态学(上册)[M]. 北京: 海洋出版社, 2010.]
- [16] Buchheister A, Latour R J. Dynamic trophic linkages in a large estuarine system—support for supply-driven dietary changes using delta generalized additive mixed models[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2016, 73(1): 5-17.
- [17] Young J W, Hunt B P V, Cook T R, et al. The trophodynamics of marine top predators: Current knowledge, recent advances and challenges[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2015, 113: 170-187.
- [18] Zuur A, Ieno E N, Walker N, et al. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R[M]. New York: Springer, 2009.
- [19] 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.
- [20] 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.
- [21] Zhang X Z, Wang J, Xu B D, et al. Spatio-temporal variations of functional diversity of fish communities in Haizhou Bay[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(9): 3233-3244. [张晓妆, 王晶, 徐宾铎, 等. 海州湾鱼类群落功能多样性的时空变化[J]. 应用生态学报, 2019, 30(9): 3233-3244.]
- [22] 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: 6-17. [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: 6-17.]
- [23] Zheng X C, Dai X J, Zhu J F, et al. Analysis on stomach content of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the eastern-central Pacific Ocean[J]. South China Fisheries Science, 2015, 11(1): 75-80. [郑晓春, 戴小杰, 朱江峰, 等. 太平洋中东部海域大眼金枪鱼胃含物分析[J]. 南方水产科学, 2015, 11(1): 75-80.]
- [24] Hyslop E J. Stomach contents analysis—a review of methods and their application[J]. Journal of Fish Biology, 1980, 17(4): 411-429.
- [25] Cortés E. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: Application to elasmobranch fishes[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1997, 54(3): 726-738.
- [26] Millar R B, Anderson M J. Remedies for pseudoreplication[J]. Fisheries Research, 2004, 70(2-3): 397-407.
- [27] Kimura D K, Somerton D A. Review of statistical aspects of survey sampling for marine Fisheries[J]. Reviews in Fisheries Science, 2006, 14(3): 245-283.
- [28] Su W, Xue Y, Ren Y P. Temporal and spatial variation in taxonomic diversity of fish in Haizhou Bay: The effect of environmental factors[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2013, 20(3): 624-634. [苏巍, 薛莹, 任一平. 海州湾海域鱼类分类多样性的时空变化及其与环境因子的关系[J]. 中国水产科学, 2013, 20(3): 624-634.]
- [29] Pauly D, Christensen V, Walters C. Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries[J]. ICES Journal of Marine Science, 2000, 57(3): 697-706.
- [30] Gaichas S K, Bundy A, Miller T J, et al. What drives marine fisheries production?[J]. Marine Ecology Progress Series, 2012, 459: 159-163.
- [31] Stefánsson G, Pálsson Ó K. Statistical evaluation and modeling of the stomach contents of Icelandic cod (*Gadus morhua*)[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1997, 54(1): 169-181.
- [32] Santos M B, German I, Correia D, et al. Long-term variation in common dolphin diet in relation to prey abundance[J]. Marine Ecology Progress Series, 2013, 481: 249-268.
- [33] Link J S. Ecological considerations in fisheries management: When does it matter?[J]. Fisheries, 2002, 27(4): 10-17.
- [34] Hunsicker M E, Ciannelli L, Bailey K M, et al. Functional responses and scaling in predator-prey interactions of marine fishes: Contemporary issues and emerging concepts[J]. Ecology Letters, 2011, 14(12): 1288-1299.
- [35] Wei X J, Zhang B, Shan X J, et al. Trophic levels and feeding habits of silver pomfret *Pampus argenteus* in the Bohai Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2019, 26(5): 904-913. [魏秀锦, 张波, 单秀娟, 等. 渤海银鲷的营养级及摄食习性[J]. 中国水产科学, 2019, 26(5): 904-913.]
- [36] Song Y H, Xue Y, Xu B D, et al. Composition of food and

- niche overlap of three Sciaenidae species in Haizhou Bay[J]. Journal of Fisheries of China, 2020, 44(12): 2017-2027. [宋业晖, 薛莹, 徐宾铎, 等. 海州湾 3 种石首鱼的食物组成和生态位重叠[J]. 水产学报, 2020, 44(12): 2017-2027.]
- [36] Zhao M M, Xu Z L. Abundance and distribution of shrimps in different seasons in the southern Haizhou Bay of Jiangsu Province[J]. Marine Science Bulletin, 2012, 31(1): 38-44. [赵蒙蒙, 徐兆礼. 海州湾南部海域不同季节虾类数量及其分布特征[J]. 海洋通报, 2012, 31(1): 38-44.]
- [37] Yin M C. Fish Ecology[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1995. [殷名称. 鱼类生态学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.]
- [38] Chen X J. Fishery Resources and Fishing Grounds[M]. 2nd Edition. Beijing: China Ocean Press, 2014. [陈新军. 渔业资源与渔场学[M]. 2 版. 北京: 海洋出版社, 2014.]
- [39] Zhang B. Diet composition and ontogenetic variation in feeding habits of *Cleithenes herzensteini* in central Yellow Sea[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(8): 1849-1854. [张波. 黄海中部高眼鲱的摄食及随体长的变化[J]. 应用生态学报, 2007, 18(8): 1849-1854.]
- [40] Zhang Y L, Xu B D, Zhang C L, et al. Spatial heterogeneity in the feeding habits and feeding ground distribution of *Johnius belangerii* in Haizhou Bay during spring[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2020, 27(3): 315-326. [张云雷, 徐宾铎, 张崇良, 等. 海州湾春季皮氏叫姑鱼摄食习性的空间异质性及其索饵场分布[J]. 中国水产科学, 2020, 27(3): 315-326.]
- [41] Han D Y, Xue Y, Ji Y P, et al. Trophic and spatial niche of five gobiid fishes in Jiaozhou Bay[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2013, 20(1): 148-156. [韩东燕, 薛莹, 纪毓鹏, 等. 胶州湾 5 种虾虎鱼类的营养和空间生态位[J]. 中国水产科学, 2013, 20(1): 148-156.]
- [42] Li Z L, Zhang W X, He X B, et al. Feeding ecology and feeding competition between *Decapterus maruadsi* and *Trachurus japonicus* in autumn in the Beibu Gulf, South China Sea[J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2019, 39(3): 79-86. [李忠炉, 张文旋, 何雄波, 等. 南海北部湾秋季蓝圆鲹与竹筴鱼的摄食生态及食物竞争[J]. 广东海洋大学学报, 2019, 39(3): 79-86.]
- [43] Juanes F. What determines prey size selectivity in piscivorous fishes?[M]//Theory and Application in Fish Feeding Ecology. Columbia: University of South Carolina Press, 1994: 79-102.
- [44] Scharf F S, Juanes F, Rountree R A. Predator size-prey size relationships of marine fish predators: Interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth[J]. Marine Ecology Progress Series, 2000, 208: 229-248.
- [45] Kerr S R, Dickie L M. The Biomass Spectrum: A Predator-Prey Theory of Aquatic Production[M]. Columbia: Columbia University Press, 2001.
- [46] Wei X J, Zhang B, Shan X J, et al. Feeding habits of small yellow croaker *Larimichthys polyactis* in the Bohai Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(6): 1289-1298. [魏秀锦, 张波, 单秀娟, 等. 渤海小黄鱼摄食习性[J]. 中国水产科学, 2018, 25(6): 1289-1298.]
- [47] Wuenschel M J, Able K W, Vassilides J M, et al. Habitat and diet overlap of 4 piscivorous fishes: Variation on the inner continental shelf off New Jersey[J]. Fishery Bulletin, 2013, 111(4): 352-369.
- [48] Gong Z, Tai J A, Zhang D S. Impacts of land pollution sources on Haizhou Bay environment[J]. Journal of Hohai University (Natural Sciences), 2002, 30(4): 5-8. [龚政, 邵佳爱, 张东生. 陆源污染物对海州湾环境影响研究[J]. 河海大学学报(自然科学版), 2002, 30(4): 5-8.]
- [49] Zou Y Y, Xue Y, Ma Q Y, et al. Spatial distribution of *Larimichthys polyactis* in Haizhou Bay based on habitat suitability index[J]. Periodical of Ocean University of China, 2016, 46(8): 54-63. [邹易阳, 薛莹, 麻秋云, 等. 应用栖息地适宜性指数研究海州湾小黄鱼的空间分布特征[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2016, 46(8): 54-63.]
- [50] Hong H X, Qin Y Q, Chen L F, et al. Preliminary study on feeding habit of small yellow croaker in southern Yellow Sea and northern East China Sea[C]//Series of Marine Fishery Resources of China. Beijing: Agriculture Press, 1962: 45-57. [洪惠馨, 秦忆芹, 陈莲芳, 等. 黄海南部、东海北部小黄鱼摄食习性的初步研究[C]//海洋渔业资源论文选集. 北京: 农业出版社, 1962: 45-57.]
- [51] Zuo T, Shi Y Q, Peng L, et al. Prey size selectivity in relation to the body size of Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) in the southern part of the Yellow Sea[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2017, 24(4): 824-830. [左涛, 时永强, 彭亮, 等. 黄海南部不同体长鰺对食物粒级的选择[J]. 中国水产科学, 2017, 24(4): 824-830.]

Effects of environmental factors on the feeding ecology of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) in Haizhou Bay based on Hurdle-GAMMs

SONG Yehui^{1,3}, XU Congjun^{1,3}, REN Yiping^{1,2,3}, XU Binduo^{1,3}, JI Yupeng^{1,3}, ZHANG Chongliang^{1,3}, XUE Ying^{1,3}

1. Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;
2. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266237, China;
3. Field Observation and Research Station of Haizhou Bay Fishery Ecosystem, Ministry of Education, Qingdao 266003, China

Abstract: Owing to overfishing, climate change, and environmental pollution, the biological and ecological characteristics of the small yellow croaker, *Larimichthys polyactis* in Haizhou Bay have greatly changed. In this context, the study of the trophic dynamics of the small yellow croaker in Haizhou Bay was conducted to provide a scientific basis for the sustainable use of the small yellow croakers. Bottom trawl surveys in Haizhou Bay and adjacent waters and the stomach content analysis of caught fish was conducted during the autumns of 2011 and 2013–2016. Based on the data collected, Hurdle-GAMMs (Hurdle-Generalized Additive Mixed Models) of the small yellow croaker in the Haizhou Bay ecosystem were built. The model combines the Hurdle model, Generalized Additive Mixed model, and mixed effect model, which can avoid the residual heterogeneity, non-independence, and sample grouping problems of GAM, and can be applied to the trophic dynamics of fish. The major prey species and key environmental factors were selected to examine the trophic dynamics of small yellow croakers. The results showed that predator length, distance from shore, and depth of water were the most important environmental factors for feeding in small yellow croakers. When the body lengths of small yellow croakers were between 80–100 mm and 120–140 mm, their feeding habits changed significantly. In addition, in areas 40–60 km offshore and at depths of 15–25 m, the food composition of small yellow croakers also changed significantly. The spatial variations of feeding in small yellow croakers were closely related to the distribution of prey species, and the variation in their feeding habits were also affected by multiple other factors. These were related to the spatial distribution of key prey species in the environment and interspecies relationships. In addition, the mouth crack, teeth, gill rake, and other feeding organs of small yellow croakers developed gradually with increases in body length. Therefore, the composition of key prey species will also change with increases in body length. In addition, the availability of prey could also affect the distribution of small yellow croakers and alleviate the interspecific competition in the Haizhou Bay ecosystem. The effects of various factors were also correlated with the feeding intensity in the small yellow croaker. Hurdle-GAMMs were proven to be an effective method for exploring the trophic dynamics of species and will provide theoretical support for the conservation and sustainable development of marine fisheries resources.

Key words: *Larimichthys polyactis*; feeding ecology; generalized additive mixed models; Haizhou Bay; prey species

Corresponding author: XUE Ying. E-mail: xueying@ouc.edu.cn