

doi: 10.7541/2022.2021.0321

瓯江口凤鲚鱼卵、仔稚鱼的时空分布及其与环境因子关系

孙浩奇^{1,2} 蒋日进² 陈峰² 芮银^{1,2} 李霞芳^{1,2} 李振华² 印瑞² 周永东²

(1. 浙江海洋大学海洋与渔业研究所, 舟山 316021; 2. 浙江省海洋水产研究所农业农村部重点渔场渔业资源科学观测实验站, 浙江省海洋渔业资源可持续利用技术研究重点实验室, 舟山 316021)

摘要: 为了解凤鲚(*Coilia mystus*)早期群体在瓯江口的时空分布及其影响因素, 研究根据瓯江口渔业资源调查数据, 利用两阶段广义加性模型(Two-stage GAM)分析影响凤鲚鱼卵仔稚鱼分布的环境因子。采用交叉验证评价模型的预测性能, 对2020年5—7月的凤鲚鱼卵、仔稚鱼出现率及资源量进行预测。结果表明: 5—7月是瓯江口凤鲚的主要繁殖期, 鱼卵主要分布在瓯江上游七都岛附近低盐水域, 仔稚鱼在瓯江水域均有分布, 瓯江下游灵昆岛近岸水域仔稚鱼的相对资源丰度高于瓯江上游。GAM模型分析表温、表盐是影响凤鲚早期群体分布的主要环境因子, 表盐对鱼卵的分布具有极显著影响($P < 0.01$), 适宜表盐在1以下, 适宜表温在24—26℃; 仔稚鱼对水温、盐度的适宜度宽于鱼卵, 表温对仔稚鱼的分布具有显著影响($P < 0.05$), 适宜表温为22—27℃, 适宜表盐为5—13。交叉验证分析认为模型对鱼卵的预测性能(AUC均值0.83)优于仔稚鱼(AUC均值0.71)。2020年预测结果显示, 凤鲚鱼卵的适宜栖息环境较窄, 主要集中在江心屿上游及灵昆岛下游附近水域, 仔稚鱼主要栖息在江心屿至灵昆岛水域。瓯江口作为凤鲚的主要栖息场所之一, 掌握凤鲚早期群体在瓯江口的分布特征及与环境因子间的关系, 能够为其产卵场栖息地的保护和资源养护管理提供科学依据。

关键词: 鱼卵; 仔稚鱼; 两阶段广义可加模型; 时空分布; 环境因子; 凤鲚

中图分类号: S931 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2022)07-0963-11



凤鲚(*Coilia mystus*)隶属鲱形目(Clupeiformes), 鲱科(Engraulidae), 鲱属(*Coilia*)^[1], 在我国东南沿海均有分布, 根据形态特征差异可大致分为长江型、闽江型和珠江型三种生态类群^[2]。凤鲚作为一种短距离溯河洄游性鱼类^[3], 一般在近海分散生活, 繁殖期时成熟的凤鲚个体集群洄游至河口进行产卵, 繁殖活动结束后亲体重新回到近海生活^[4]。瓯江入海河口(以下简称“瓯江口”)是凤鲚主要栖息场所之一, 位于浙江南部近岸, 是瓯江径流和台湾暖流等多水团共同影响下的咸淡水交汇区^[5]。瓯江口水域多紊流, 潮流较为复杂, 其径流带来丰富的营养盐和饵料生物, 给鱼类提供了多元化的栖息地类型^[6]。鱼卵仔稚鱼等对于栖息环境的变化较为敏感, 外部环境的微小变化就可能对早期群体的生存和延续产生较大的影响。凤鲚作为瓯江口海域主要优势种, 其数量变化在一定程度上反映出洄游性鱼类群

落结构对环境适应的波动性^[7]。

基于统计回归分析的广义加性模型(Generalized Additive Model, GAM)是一种分析渔业资源数量分布与环境因子间关系的模型方法^[8,9]。在实际的资源调查中, 早期群体资源丰度等数据可能存在大量0值, 资源分布方式不均匀, 很难服从某一特定的数据分布方式, 若采用常规GAM模型拟合早期群体丰度变化与环境因子间关系, 可能导致模型拟合结果与实际情况误差较大^[10]。两阶段广义加性模型(Two-stage GAM)通过分阶段处理0值数据, 可以较好地看出丰度变化与环境之间的关系^[11], 其在生物群体与环境关系的研究中已得到相关应用^[12], 但在鱼卵仔稚鱼等早期群体中的研究较少。本研究根据2015年、2018年和2019年的5—8月在瓯江口及其邻近海域进行的凤鲚资源和环境调查数据, 分析凤鲚早期群体的资源分布, 应用Two-stage GAM模

收稿日期: 2021-04-16; **修订日期:** 2021-11-26

基金项目: 浙江省公益性技术应用研究项目(LGN20C190012); 国家重点研发计划(2020YFD0900805)资助 [Supported by the Public Welfare Technology Application Research Project of Zhejiang Province (LGN20C190012); the National Key R & D Program of China (2020YFD0900805)]

作者简介: 孙浩奇(1997—), 男, 硕士; 主要从事渔业资源养护与利用研究。E-mail: 467085999@qq.com

通信作者: 蒋日进(1977—), 男, 高级工程师; 主要从事海洋生物生态学研究。E-mail: jiangridge@163.com

型解析凤鲚鱼卵、仔稚鱼与环境因子之间的关系,探讨非生物因子对凤鲚早期发育阶段生境选择的影响^[13],为探明瓯江口凤鲚产卵场和育幼场提供基础资料^[14],同时基于2020年5—7月的环境数据进行模型预测,以期合理预测瓯江口凤鲚资源的时空变动提供科学参考依据。

1 材料与方法

1.1 调查区域与采样方法

凤鲚鱼卵和仔稚鱼资源和环境数据来源于2015年、2018年、2019年5至8月在瓯江口内进行的产卵场选划项目。共设置11个站位,每月的大潮汛和小潮汛之间,在灵昆岛至桥下镇之间水域(27°53'N—28°51'N、120°35'E—120°58'E)调查采集凤鲚的鱼卵和仔稚鱼(图1),使用浅水I型浮游生物网(网口直径0.5 m,网目尺寸0.505 mm)进行水平拖网采样。调查船租用群众双拖渔船,单机功率为56 kW,调查拖速为2 kn/h,每站拖网时间10 min。每一个调查站位的水深、水温和水盐等环境数据通过多功能水质仪同步测定。依据《海洋调查规范第六部分-海洋生物调查》采集、保存样品,在实验室根据形态特征和分子鉴定技术对凤鲚鱼卵和仔稚鱼进行种类鉴定^[15]。根据各个站位凤鲚鱼卵和凤鲚仔稚鱼的数量及滤水量,计算每个站位凤鲚鱼卵和仔稚鱼的丰度(ind./m³)。

1.2 初始影响因子的筛选

产卵场环境对于鱼类早期群体分布具有显著影响^[16],根据凤鲚产卵孵化等相关研究,在构建

GAM模型的初始解释变量中,选取水深(Depth, DEP)、表层水温(Surface water temperature, ST)、表层水盐(Surface water salinity, SS)、底层水温(Bottom water temperature, BT)和底层水盐(Bottom water salinity, BS)5个环境变量,经度(Lat)和纬度(Lon)2个空间变量以及月份(Month)作为时间变量加入模型进行建模。预测变量的多重共线性会对模型参数回归的准确性产生干扰,本研究通过Pearson相关分析和方差膨胀因子对环境变量及空间变量进行共线性诊断。Pearson相关性阈值设定为0.7,方差膨胀系数(VIF)阈值设定为4,认为相关性和方差膨胀因子高于阈值的变量存在严重的多重共线性^[17];通过pearson相关性分析找出存在多重共线性的变量,去除其中VIF值最大的变量,重复此步骤至所有预测变量的VIF值和Pearson相关性值均小于阈值。

1.3 数据处理与分析

栖息地环境对生物的分布有十分显著的影响。为进一步了解瓯江口凤鲚产卵场和育幼场的分布,本研究利用两阶段广义加性模型(Two-stage GAM)分别对凤鲚鱼卵、仔稚鱼的分布与环境因子的关系进行分析。模型构建包含两部分:第一部分,基于二项分布构建GAM1模型,使用logistic链接函数模拟凤鲚鱼卵、仔稚鱼出现的概率 P 与环境因子的关系;第二部分,基于高斯分布构建GAM2模型,使用identical链接函数模拟凤鲚鱼卵、仔稚鱼出现情况下其丰度与环境因子的关系,使用对数函数对丰度进行标准化处理^[11]。



图1 瓯江口凤鲚鱼卵仔稚鱼采样位点

Fig. 1 Sampling stations of *Coilia mystus* eggs and larvae in the Oujiang Estuary

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

$$\text{GAM2} : \ln(1+Y) = \alpha + \sum_{i=1}^n S_i(x_i) + \varepsilon \quad (2)$$

式中, P 为凤鲚鱼卵、仔稚鱼出现概率, Y 为凤鲚鱼卵、仔稚鱼资源丰度, α 为函数的截距, x_i 为解释变量, $S_i(x_i)$ 为各解释变量的单变量样条平滑函数, ε 表示残差。

根据赤池信息准则(Akaike Information Criterion, AIC)和解释率筛选最优模型组合。在模型拟合过程中, 采用逐步回归法依次将解释变量加入至模型中, 至模型的 AIC 值最小且不再变化, 选择解释率最高的模型作为最终模型^[18]。一般认为 AIC 值越低, 偏差解释率越高, 模型拟合效果越好。

$$AIC \text{ 计算公式: } AIC = 2k - 2\ln L \quad (3)$$

式中, k 是参数个数, L 是似然函数。

1.4 模型验证与预测

采用五折交叉验证分别对GAM1和GAM2的模型预测性能和准确性进行评价^[19]。将总数据集随机等分为5个子数据集, 每次随机选择4个子数据集作为训练集, 剩余的1个子数据集作为验证集用于模型预测准确性评估, 重复计算100次, 对各模型的准确性评估取平均效应。

GAM1模型的预测性能评价采用受试者工作特征曲下面积(The area under the receiver operating characteristic curve, AUC)。AUC作为灵敏度和特异度在不同阈值下的综合指标, 不受二项分布类模型预测所需阈值的影响, 其阈值独立性不需要设定阈值就能对模型作出判断, 可以较好地反映GAM1模型的预测准确性。AUC变化范围为(0, 1), 一般认为, AUC值为0.5—0.7时模型价值较低; 0.7—0.9时模型预测力较好; >0.9时预测力极好; <0.5模型拟合差于随机模型。根据模型预测力, AUC均值大于0.7的模型可以用于后续的GAM2模型的构建和分析^[20]。

通过GAM1计算各站点点的出现概率, 在0—0.9设定出现概率的阈值(从0开始以0.1间隔递增), 当出现概率低于阈值时其相对资源密度为0, 出现概率等于或高于阈值时采用GAM2计算其相对资源丰度, 对于出现概率阈值的选择及GAM2模型的预测性能评价采用回归分析法, 即通过构建验证集的模型预测值(y)与实际观测值(y_0)间的线性关系来描述二者的近似程度:

$$y = a \times y_0 + b \quad (4)$$

a 和 b 的均值反映预测性能, 式中, 斜率 $a=1$ 时模

型预测无系统偏差, 截距 $b=0$ 时预测值与实际观测值具有相似的空间特征。同时计算决定系数(R^2)作为回归方程的拟合优度^[21]。

根据2020年5—7月各站点环境调查数据, 以 $0.05^\circ \times 0.05^\circ$ 网格大小对研究水域进行划分, 获得每个网格中心点的坐标, 采用普通克里金插值法计算网格中心点的环境数据。基于Two-stage GAM对2020年5—7月的相对资源密度分布进行预测, 分析不同月份凤鲚鱼卵、仔稚鱼的预测结果与实际调查站位的时空分布。

利用Excel2016进行数据整理计算, R 4.0.3软件和ArcGIS10.2中进行模型构建和绘图, 其中GAM模型利用R4.0.3中gam软件包完成。

2 结果

2.1 GAM模型构建

Pearson相关性分析和VIF检验结果显示, 底温、底盐、纬度与其他解释变量间存在多重共线性问题。逐步舍去超过阈值的解释变量后, 最终选择水深、表温、表盐、经度作为解释变量, 用于鱼卵和仔稚鱼模型的建立和分析(表1)。在构建GAM模型过程中, 以时间变量月份作为分类因子, 筛选后的水深等解释变量作为影响因子进行建模。依据 AIC 最小原则, 构建凤鲚鱼卵、仔稚鱼的Two-stage GAM最优模型, 结果如下:

凤鲚鱼卵最优模型 e.GAM1: $P = \text{month} + s(\text{ST}) + s(\text{SS}) + \varepsilon$

$$\text{e.GAM2: } \ln(1+Y) = s(\text{ST}) + s(\text{SS}) + \varepsilon$$

凤鲚仔稚鱼最优模型 l.GAM1: $P = \text{month} + s(\text{ST}) + s(\text{SS}) + \varepsilon$

$$\text{l.GAM2: } \ln(1+Y) = s(\text{ST}) + s(\text{SS}) + \varepsilon$$

式中, P 为凤鲚鱼卵或仔稚鱼出现的概率, Y 为凤鲚鱼卵或仔稚鱼的相对资源量, Month 为月份, ST 为表层水温, SS 为表层水盐, ε 为相应的GAM模型截距。

e.GAM1模型最佳预测变量组合为 $\text{Month} + \text{ST} + \text{SS}$, 模型累积偏差解释率为39.84%, 表盐对鱼卵的出现概率具有极显著影响($P < 0.01$), 其贡献率最高, 为16.90%; 表温贡献率为12.26%, 月份贡献率为10.68%。e.GAM2模型结果显示: 影响鱼卵相对资源密度的变量为表温和表盐, 模型累积偏差解释率为54.1%, 表盐对鱼卵资源密度具有显著影响($P < 0.05$), 其对模型的贡献率(28.22%)高于表温(25.88%)。

l.GAM1模型最佳预测变量组合为 $\text{Month} + \text{ST} + \text{SS}$, 模型累积偏差解释率为23.21%, 表温对仔稚鱼的出现概率具有极显著影响($P < 0.01$), 贡献率为9.31%, 月份具有显著影响($P < 0.05$), 贡献率为5.43%, 表盐贡献率为8.74%。l.GAM2模型结果显示: 影响

仔稚鱼相对资源密度的变量为表温和表盐,模型的累积偏差解释率为33.3%,其中表温对于模型的贡献率最大,为28.12%,表盐贡献率仅为5.20%。

2.2 影响因子效应分析

温州瓯江口凤鲚鱼卵、仔稚鱼在不同月份其分布有一定差异。根据5—8月各站位平均相对资源密度结果显示(图2),凤鲚鱼卵基本分布在江心屿至七都岛附近等低盐淡水区水域,其中高丰度区主要集中于七都岛上游。研究结果显示凤鲚主要在瓯江口上游产卵,产卵时间主要集中在5—7月,7月瓯江水域出现凤鲚鱼卵的概率有明显下降(图3a),8月仅部分水域出现鱼卵,考虑到实际调查中仅2015年8月采集到两次凤鲚,当年的凤鲚资源量较其他年份明显偏高,同时2018年、2019年8月均未采集到凤鲚鱼卵,推测瓯江口及附近水域的凤鲚产卵期至8月结束。

凤鲚仔稚鱼5—8月在瓯江流域均有分布(图2),7月仔稚鱼出现频率最高(图3b)。仔稚鱼主要集中分布于江心屿与灵昆岛之间水域,资源重心在七都岛北部低盐区水域;7月与5月、6月相比,低盐区仔稚鱼相对资源量较小,七都岛及灵昆岛附近水域资源量高于瓯江其他水域;8月凤鲚仔稚鱼则围绕灵昆岛高盐区海域作密集分布,即瓯江入海口附近,在瓯江中上游低盐区及七都岛高低盐交汇区相对资源量较低,灵昆岛北部水域仔稚鱼相对资源量高于南部。

凤鲚作为中上层短距离洄游性鱼类,表温盐度

表1 模型拟合结果及各因子参数

Tab. 1 Fitting and parameters of each factor of models

模型 Model	组合变量 Combined variable	AIC	累积偏差 解释率 Accumulation of deviance explanation (%)	贡献率 Importance (%)	P值 P value
e.GAM1	Month	117.84	39.84	10.68	0.20
	ST			12.26	0.21
	SS			16.90	<0.01**
e.GAM2	ST	89.70	54.1	28.22	0.81
	SS			25.88	0.02*
l.GAM1	Month	143.24	23.21	5.43	0.02*
	ST			9.31	<0.01**
	SS			8.47	0.34
l.GAM2	ST	344.92	33.30	28.12	0.78
	SS			5.20	0.25

注: *表示显著相关($P<0.05$), **表示极显著相关($P<0.01$)

Note: *denotes correlation is significant at 0.05 level ($P<0.05$), ** denotes correlation is extremely significant at 0.01 level ($P<0.01$)

等水环境因子是影响凤鲚产卵繁殖及仔稚鱼的生长、分布最重要的环境因素(图4)。

凤鲚鱼卵主要出现在表温20—32℃, 26℃时凤鲚鱼卵出现概率最高(图4a), 而鱼卵的丰度在20—25℃间呈现先降后升的趋势, 在23℃以后鱼卵随表温升高而增加(图4b)。仔稚鱼的出现概率随表温呈先升后降的趋势, 表温22℃左右出现率最大(图4c); 丰度随表温波动变化, 高峰区为24—27℃。综合来看, 鱼卵适宜表温为24—26℃, 仔稚鱼适宜表温为22—27℃(图4d)。

瓯江凤鲚鱼卵和仔稚鱼的资源变动随盐度变化趋势明显, 鱼卵主要集中分布于低盐淡水区, 在低盐区的出现概率最高(图4e), 其丰度随盐度升高而显著降低(图4f), 出现概率和丰度的高峰区集中在表盐0—1左右, 鱼卵的盐度适宜性在1以下。仔稚鱼自低盐淡水区至入海口咸淡水交汇水域均有分布, 表盐为7时仔稚鱼出现概率最高(图4g), 资源丰度峰值在表层盐度10左右, 凤鲚仔稚鱼的出现概率和丰度随表盐升高而升高(图4h), 仔稚鱼的盐度适宜性为5—13。

2.3 模型预测性能

交叉验证的结果显示(表2), 用于分析鱼卵、仔稚鱼出现概率的GAM1模型的AUC均值大于0.7, 模型预测性能较好, 其中分析鱼卵出现概率的e.GAM1模型(AUC均值0.83)优于仔稚鱼的l.GAM1模型(AUC均值0.71), 两者均可用于后续的GAM2模型分析。根据对GAM2模型的交叉验证线性回归结果, e.GAM2模型的线性回归斜率均值为1.09, 截距均值为0.38, 决定系数(R^2)均值为0.24; l.GAM2模型的线性回归斜率 a 均值为0.54, 截距 b 均值为0.72, 决定系数(R^2)均值为0.15。从整体情况来看, Two-stage GAM模型对于鱼卵的拟合效果和预测性能方面均优于仔稚鱼。

基于GAM1得到的凤鲚鱼卵、仔稚鱼的出现概率, 设定不同的出现概率阈值, 对于等于或高于阈值的站位点的相对资源密度预测值采用GAM2计算, 低于阈值的站位点的相对资源密度定义为0作为其预测值, 各站位相对资源密度的预测值与实际值进行线性回归拟合, 以选择适宜的出现概率阈值进行相对资源密度预测。不同出现概率的阈值下凤鲚鱼卵、仔稚鱼线性回归的决定系数结果显示(图5): 凤鲚鱼卵出现概率的阈值设定为0.4时, 模型的拟合性能优于其他阈值, 其线性回归决定系数 R^2 为0.541, 线性回归的斜率 a 为0.754, 截距 b 为0.231; 仔稚鱼出现概率阈值设定为0.6时预测值与实际值的线性回归决定系数 R^2 最大, 为0.214,

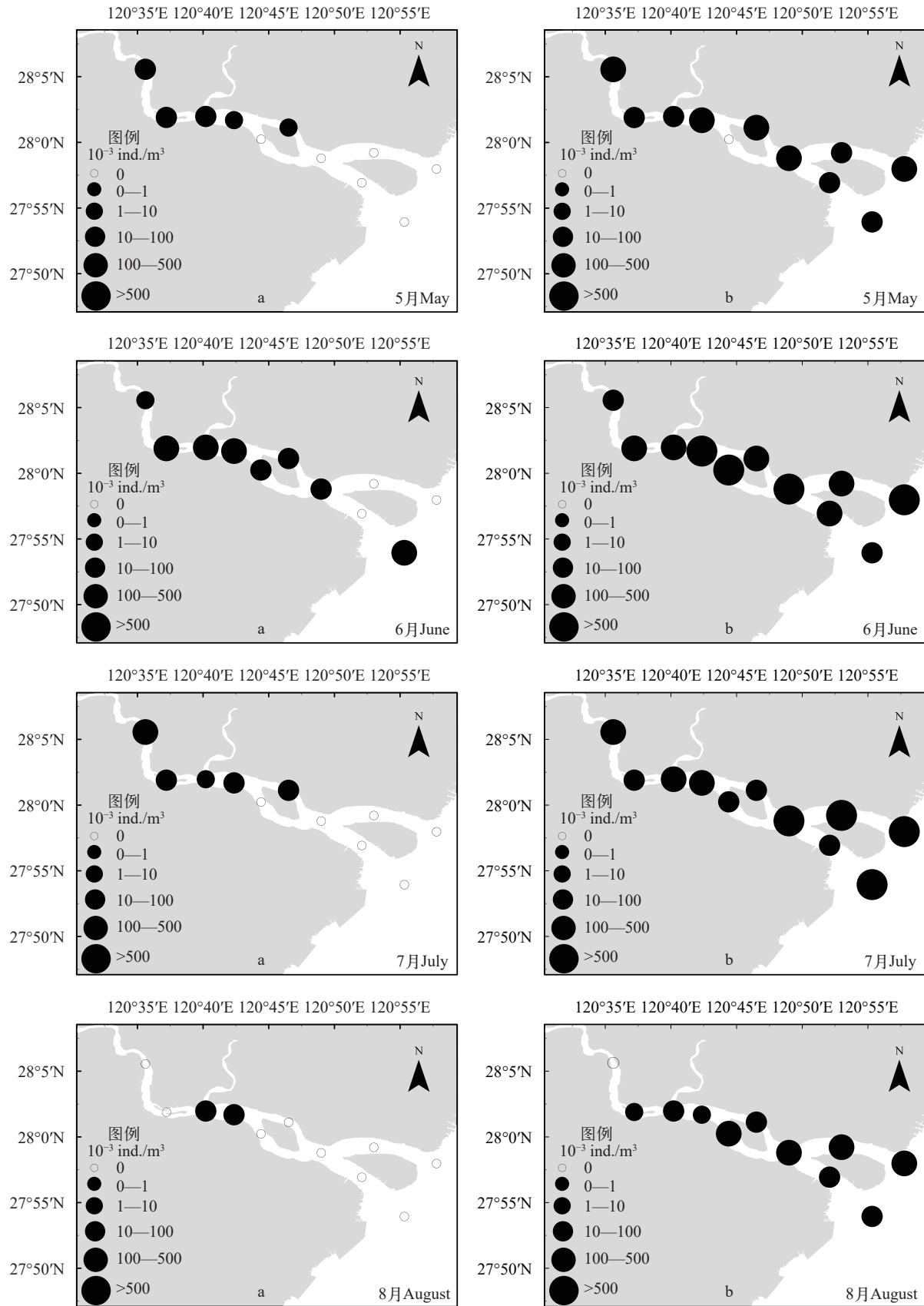


图2 凤鲚鱼卵、仔稚鱼5—8月平均资源密度分布(a. 鱼卵; b. 仔稚鱼)

Fig. 2 Distribution of average resource density of eggs and larvae of *Coilia mystus* from May to August (a. eggs; b. larvae)

其斜率 a 为0.368, 截距 b 为0.95。因此本文中的凤鲚鱼卵出现概率的阈值为0.4, 仔稚鱼出现概率的阈值为0.6。

2.4 空间分布预测

基于Two-stage GAM对2020年5—7月瓯江口凤鲚鱼卵和仔稚鱼的相对资源密度的预测结果显示(图6): 2020年6月凤鲚鱼卵和仔稚鱼的适宜栖息水域明显宽于5月和7月, 凤鲚鱼卵预测的相对资源密度高值区集中在灵昆岛东部附近水域以及江心屿上游, 6月份所采集到的凤鲚鱼卵基本位于江心屿附近水域。实际调查中鱼卵出现站位较多的月份(5月), 多位于模型所预测的相对资源密度高值区的上游水域。7月的资源调查未采集到鱼卵, 模型所预测的7月高值区也基本位于江心屿上游水域。模型预测的仔稚鱼相对资源密度高值区则集中在七度岛附近水域, 6月仔稚鱼的相对资源密度高值区最广, 在设立的11个调查站位中均采集到凤鲚仔稚鱼; 除未采集到凤鲚仔稚鱼的5月外, 6月和7月的仔稚鱼相对资源密度较高站位基本位于预测的高值区内。

3 讨论

3.1 鱼卵仔稚鱼的时空分布

在长江口凤鲚早期群体的相关研究中^[13, 22], 认为长江口凤鲚繁殖期从4月开始至10月结束。瓯江口不同月份凤鲚鱼卵和仔稚鱼丰度和时空分布差别明显(图2), 仔稚鱼相较鱼卵的峰值出现时间具有一定的滞后性。与长江口凤鲚相比, 瓯江口凤鲚繁殖期较短, 瓯江口凤鲚的繁殖盛期基本集中在5—7月。凤鲚繁殖群体从4月开始进行洄游性产卵繁殖, 在5—7月进入繁殖盛期, 至8月大部分凤鲚基本结束繁殖并进入近海索饵。凤鲚鱼卵主要分布在瓯江上游淡水区至七都岛附近咸淡水交汇区, 6月鱼卵相对资源量最高, 集中分布在江心屿附近。凤鲚仔稚鱼则随着月份变化从淡水区向灵昆岛附近

海域聚集。本研究认为造成这种分布的原因主要有三点: 第一, 凤鲚洄游至淡水区进行繁殖产卵, 鱼卵适应的盐度生态位宽度较窄, 一般鱼卵孵化成仔稚鱼所需时间较短, 而仔稚鱼相较鱼卵对不同水环境的适应力更强, 使得仔稚鱼较鱼卵分布水域更广泛^[23]; 第二, 凤鲚卵为浮性卵, 鱼卵、仔稚鱼基本随水流作用进行移动, 其分布主要受河口径流量影响, 同时产卵季节径流量的变化对河口洄游性鱼类的繁殖产生一定的影响。入海河口径流量的改变会使包括水温、水盐、溶解氧、浊度在内的环境因子发生改变, 从而影响产卵群体溯河洄游的数量, 使瓯江水域的凤鲚鱼卵、仔稚鱼的数量及分布出现一定程度的波动^[24], 这也是造成凤鲚鱼卵和仔稚鱼年度空间分布差异的主要原因之一; 第三, 瓯江口具有丰富的营养盐和浮游生物, 加上该海域独特的地理位置形成了相对平静的海洋环境, 为鱼卵、仔稚鱼提供了适宜孵化、生长和索饵的生境^[25], 使凤鲚仔稚鱼7—8月数量最高且主要聚集在瓯江口灵昆岛附近海域。

3.2 产卵场适宜性的关键影响因子

鱼类不同发育阶段对环境的适应性不同, 栖息环境的改变和空间生物动态变化是影响其时空分布的主要因素^[26]。研究结果显示, 表温、表盐对于凤鲚鱼卵、仔稚鱼的出现概率或丰度变化具有显著影响($P < 0.05$), 不同月份下水温、水盐等水环境的变化使凤鲚早期群体出现明显的时空变动。

水温、盐度对鱼类的存活、新陈代谢及洄游分布等有不同程度的影响^[27]。研究结果显示, 表温对于凤鲚鱼卵、仔稚鱼的出现率和丰度均有影响。鱼类的生长发育具有适温范围, 当水温达到一定程度时刺激鱼类亲体性腺发育成熟并产卵^[28], 在适温范围内, 水温升高可以缩减鱼卵孵化所需时间^[29], 而水温过高不利于卵孵化和仔稚鱼的生长发育, 造成鱼类早期群体死亡率上升, 致使资源量降低。凤鲚仔稚鱼相较鱼卵对表层水温的适宜性更

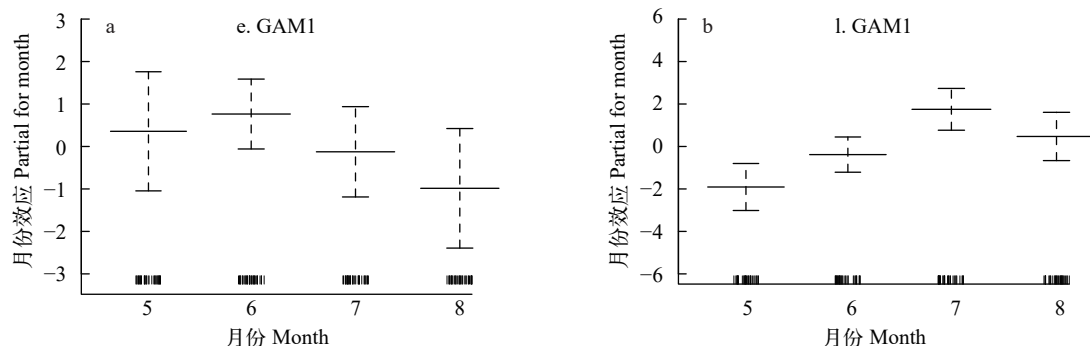


图3 月份对凤鲚鱼卵仔稚鱼出现概率的影响(a. 鱼卵; b. 仔稚鱼)

Fig. 3 Effects of spatiotemporal factors on the eggs and larvae distribution of *Coilia mystus* (a. eggs; b. larvae)

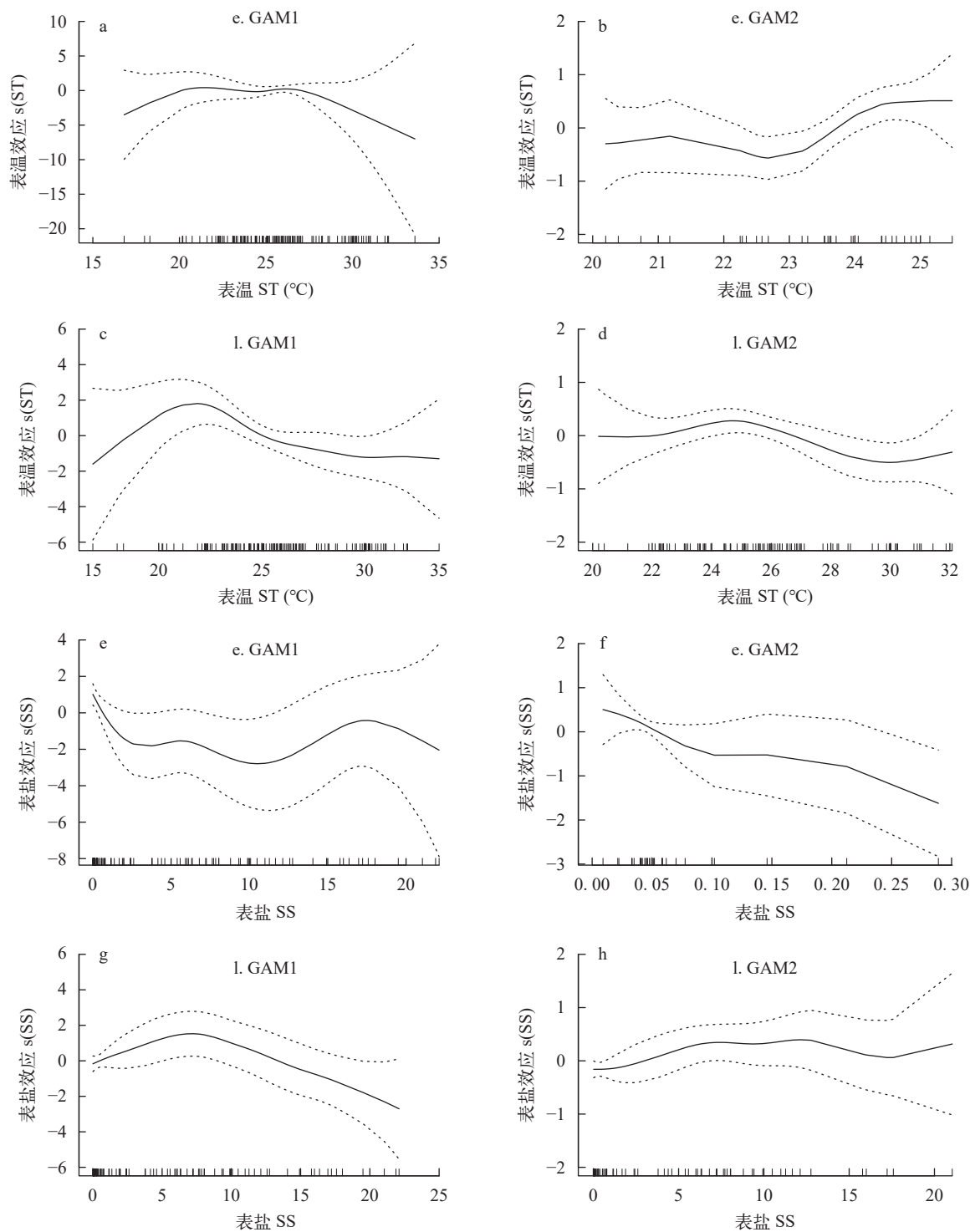


图4 环境因子对凤鲚鱼卵仔稚鱼分布的影响(a、b、e、f. 鱼卵; c、d、g、h. 仔稚鱼)

Fig. 4 Effects of environmental factors on the eggs and larvae distribution of *Coilia mystus* (a, b, e, f. eggs; c, d, g, h. larvae)

表2 回归分析统计结果

Tab. 2 Results of regression analysis

模型 Model	gam1的AUC值 AUC value of gam1	决定系数 R^2 Coefficient of determination R^2	斜率 a Slope a	截距 b Intercept b
e. gam2	0.83 (0.59—0.99)	0.24 (0.05—0.94)	1.09 (-3.68—3.92)	0.38(-0.92—2.97)
l. gam2	0.71 (0.41—0.94)	0.15 (0.01—0.48)	0.54 (-2.72—3.15)	0.7(-0.71—3.05)

注: 表中数据为结果平均值(结果范围值)

Note: The data in the table are the average values of the results (results range values)

宽^[13], 鱼卵和仔稚鱼的最适表温在25℃左右, 表温在23—27℃时最适宜凤鲚进行产卵繁殖, 也有利于

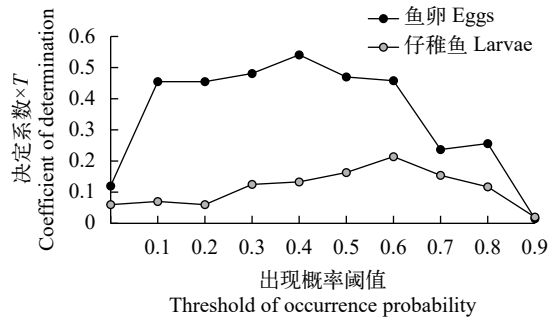


图5 出现概率的阈值选择结果

Fig. 5 Threshold selection result of probability of occurrence

鱼卵孵化和仔稚鱼生长发育, 这与胡丽娟等^[13]对长江口凤鲚仔稚鱼的适宜水温研究结果一致。2015年8水温(平均26.49℃)处于凤鲚鱼卵的适宜性水温范围内, 较其他年份(2018年的31.36℃、2019年的30.04℃)更适宜卵的生存和孵化, 这可能是当年8月仍采集到鱼卵的一个主要原因。

河口地区的盐度梯度变化十分复杂, 鱼类早期发育阶段对于盐度的适应范围较窄^[30], 盐度影响鱼类的生命活动主要体现在调节体内渗透压平衡、改变肠道酶活性等方式, 盐度过高或过低会使鱼卵孵化率降低, 仔稚鱼畸形率升高。本研究中盐度对于鱼卵的分布具有显著影响, 凤鲚卵作为浮性卵, 可以避免在低盐度水环境下卵沉积底堆积成块, 出现

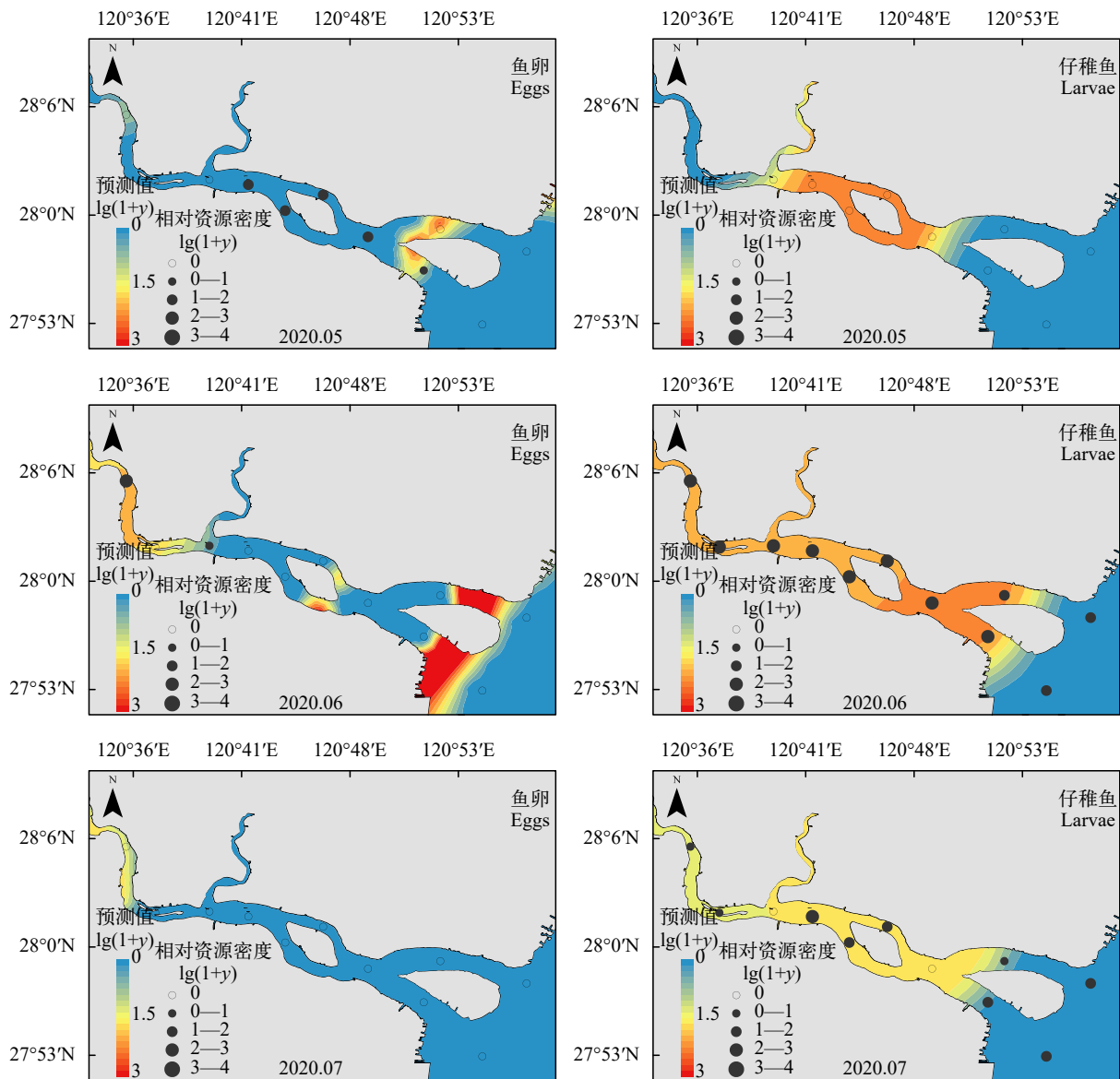


图6 2020年5—7月凤鲚鱼卵、仔稚鱼相对资源密度的预测值与实际值叠加图

Fig. 6 Overlapping maps of prediction and observations of relative resource density of eggs and larvae of *Coilia mystus* from May to July 2020

胚胎氧气供应不足等问题。瓯江口凤鲚鱼卵主要分布在瓯江上游淡水区, 说明瓯江口凤鲚群体主要洄游至低盐水域产卵并完成鱼卵孵化过程。与长江口凤鲚的产卵场盐度生态位宽度相比^[13], 瓯江口海域凤鲚产卵和孵化的适宜盐度范围更窄, 造成这种差异的原因可能是由于瓯江口相比长江口的径流量小, 瓯江口凤鲚洄游至最适繁殖的低盐水域距离和时间较短。与鱼卵相比, 凤鲚仔稚鱼对于盐度的适应范围广, 鱼类早期发育阶段对盐度变化适应能力较弱, 仔稚鱼的体液渗透压在低盐环境容易得到平衡^[31], 利于凤鲚早期补充群体的摄食生长。低盐环境适宜凤鲚产卵, 对于鱼卵孵化和仔稚鱼的生长有一定的积极作用。

对比分析瓯江口与长江口凤鲚仔稚鱼的资源变化可以看出, 两个不同水域凤鲚洄游繁殖时间主要集中在5—7月, 对于水温、水盐的适宜范围大致相同。早期研究将我国近海洄游性凤鲚分为珠江型、闽江型和长江型3个生态型, 温州瓯江口凤鲚应隶属于长江型凤鲚^[6]。而凤鲚作为短距离河口洄游性鱼类, 基本在既定的区域进行繁殖发育, 由于地理位置的不同及所处水域环境变化, 不同水域的群体在外部环境的长期影响下生态位宽度发生改变^[32], 使得位于瓯江口及近海的凤鲚群体与其他河口群体之间形态差异逐渐增大, 瓯江口凤鲚可能已发生明显的地理分化^[33]。

在本研究中鱼卵非零值丰度数据较少, 与模型的标准分布类型契合度不高, 采用Two-stage GAM模型对于分析鱼卵时空分布与环境变量之间关系效果优于仔稚鱼模型, 在解决零值数据较多引起的模型拟合能力不足等方面有较好的效果。一般认为鱼类资源出现概率与密度的关系是相辅相成的, 高丰度区代表更高的发现率, 鱼卵和仔稚鱼的高频率出现和高丰度区在一定程度上可以代表产卵群体及凤鲚早期群体所需的适宜环境条件。基于二项分布的GAM1模型可以表达鱼卵、仔稚鱼的出现概率, 从已知数据预测整体分布特点, 推断凤鲚产卵场和育幼场的理论分布区, 基于高斯分布的GAM2模型用于解释环境变量对于丰度变化的影响, 可以更好地表达鱼卵、仔稚鱼的丰度变化与不同环境因子间的关系, 在一定程度上反映出鱼卵、仔稚鱼生长发育的生境适宜性需求。模型的整体解释率不高, 一方面可能是选取的自变量覆盖范围不足, 另一方面缺乏对生物分布机制性的解释, 在以后的研究中应结合生理学和地理水文动力等因素做进一步分析, 了解鱼卵、仔稚鱼的存活条件, 以期准确解析凤鲚资源的补充过程和种群的动态变化。

参考文献:

- [1] Zhuang P, Zhang T, Li S F, *et al.* Fishes of the Yangtze Estuary, 2nd Edition [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2018: 124-127. [庄平, 张涛, 李圣法, 等. 长江口鱼类(第2版) [M]. 北京: 中国农业出版社, 2018: 124-127.]
- [2] Yang Q L. Phylogenetic analysis of genus *Coilia* in China and molecular phylogeography of *C. nasus* and *C. mystus* [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2012: 34-36. [杨巧莉. 中国鲚属鱼类进化关系及刀鲚、凤鲚的分子系统地理学研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2012: 34-36.]
- [3] Yang J, Arai T, Liu H, *et al.* Reconstructing habitat use of *Coilia mystus* and *Coilia ectenes* of the Yangtze River estuary, and of *Coilia ectenes* of Taihu Lake, based on otolith strontium and calcium [J]. *Journal of Fish Biology*, 2006, 69(4): 1120-1135.
- [4] Guan W B, Chen H H, He W H. Reproductive characteristics and condition status of *Coilia mystus* (Linnaeus) in the Changjiang River estuary [J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2011, 32(5): 1-9. [管卫兵, 陈辉辉, 何文辉. 长江口凤鲚生殖群体的动态特征 [J]. *渔业科学进展*, 2011, 32(5): 1-9.]
- [5] Huang L M, Zhang H J, Zhang Y Z, *et al.* Research and progress of relationship between fish and aquatic environmental factors in estuarine waters [J]. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2013(1): 61-68. [黄良敏, 张会军, 张雅芝, 等. 入海河口鱼类生物与水环境关系的研究现状与进展 [J]. *海洋湖沼通报*, 2013(1): 61-68.]
- [6] Wang W H, Xia D X, Gao X C. Editorial Board of China Bay Survey, Survey of China Bays. Vol. 4 [M]. Beijing: Ocean Press, 1993: 354-420. [王文海, 夏东兴, 高兴辰. 中国海湾志(第四分册) [M]. 北京: 海洋出版社, 1993: 354-420.]
- [7] Li J, Kang B. Dominant species drive seasonal dynamics of the fish community in the Min estuary, China [J]. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 2020, 49(1): 34-48.
- [8] Hastie T J, Tibshirani R J. Generalized additive models for medical research [J]. *Statistical Methods in Medical Research*, 1995, 4(3): 187-196.
- [9] Xue Y, Chen L P. Statistical Modeling and R Software [M]. Beijing: Tsinghua University Press, 2007: 237-296. [薛毅, 陈立萍. 统计建模与R软件 [M]. 北京: 清华大学出版社, 2007: 237-296.]
- [10] Barry S C, Welsh A H. Generalized additive modelling and zero inflated count data [J]. *Ecological Modelling*, 2002, 157(2-3): 179-188.
- [11] 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.
- [12] 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.]
- [13] Hu L J, Song C, Geng Z, *et al.* Temporal and spatial distribution of *Coilia mystus* larvae and juveniles in the Yangtze Estuary during primary breeding season [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2021, **28**(9): 1152-1161. [胡丽娟, 宋超, 耿智, 等. 长江口凤鲚仔稚鱼主要繁殖季节的时空分布特征 [J]. 中国水产科学, 2021, **28**(9): 1152-1161.]
- [14] 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.
- [15] General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration of the People's Republic of China. Specifications for Oceanographic Survey Part 6: Marine Biological Survey (GB/T 12763.6) [S]. Beijing: China Standards Press, 2008: 1-15. [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. (GB/T 12763.6), 海洋调查规范. 第6部分: 海洋生物调查 [S]. 北京: 中国标准出版社, 2008: 1-15.]
- [16] Wu L H, Tang W Q, Zhang Y. Research on the differences of anadromous migratory distance between *Coilia mystus* and *Coilia nasus* based on the transfer process of body lipid [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2017, **41**(2): 212-220. [吴利红, 唐文乔, 张亚. 从体内脂肪的转移过程探讨凤鲚和刀鲚溯河产卵洄游距离的差异性 [J]. 水产学报, 2017, **41**(2): 212-220.]
- [17] Liu Z L, Yang L L, Yuan X W, *et al.* Overwintering distribution and its environmental determinants of small yellow croaker based on ensemble habitat suitability modeling [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, **31**(6): 2076-2086. [刘尊雷, 杨林林, 袁兴伟, 等. 基于集成模型的小黄鱼越冬群体适宜生境及其环境影响因素 [J]. 应用生态学报, 2020, **31**(6): 2076-2086.]
- [18] Fournier A, Barbet-Massin M, Rome Q, *et al.* Predicting species distribution combining multi-scale drivers [J]. *Global Ecology and Conservation*, 2017(12): 215-226.
- [19] Youngman B D. Generalized additive models for exceedances of high thresholds with an application to return level estimation for U. S. wind gusts [J]. *Journal of the American Statistical Association*, 2019, **114**(528): 1865-1879.
- [20] Clarke K R, Warwick R M. Changes in Marine Communities: an Approach to Statistical Analysis and Interpretation. 2nd Ed [M]. Plymouth: PRIMER-E, 2001: 15-25.
- [21] Chambers J M, Hastie T J. Statistical models in S [J]. *New York: Chapman & Hall*, 1992: 317-321.
- [22] Liu Y, Yang X W, Ren P, *et al.* Community characteristics of larvae and juvenile fish in Hukou section of the Yangtze River in spring and summer [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2019, **43**(1): 142-154. [刘熠, 杨习文, 任鹏, 等. 长江湖口段春夏季仔稚鱼群落结构研究 [J]. 水生生物学报, 2019, **43**(1): 142-154.]
- [23] Zhang Z X, Mammola S, Xian W W, *et al.* Modelling the potential impacts of climate change on the distribution of ichthyoplankton in the Yangtze Estuary, China [J]. *Diversity and Distributions*, 2020, **26**(1): 126-137.
- [24] Hou C C, Zhu J R. Study on the quantitative relationship of the location of the tidal current limit and the river discharge in the Changjiang Estuary [J]. *Journal of East China Normal University (Natural Science)*, 2013(5): 18-26. [侯成程, 朱建荣. 长江河口潮流界与径流量定量关系研究 [J]. 华东师范大学学报(自然科学版), 2013(5): 18-26.]
- [25] Wang J J, Liu Y, Xiao Y Y, *et al.* Population characteristics of fish eggs and larvae and their relationship with environmental factors in Daya Bay [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2019, **26**(1): 14-25. [王九江, 刘永, 肖雅元, 等. 大亚湾鱼卵、仔稚鱼种群特征与环境因子的相关关系 [J]. 中国水产科学, 2019, **26**(1): 14-25.]
- [26] Yatsu A, Watanabe T, Ishida M, *et al.* Environmental effects on recruitment and productivity of Japanese sardine *Sardinops melanostictus* and chub mackerel *Scomber japonicus* with recommendations for management [J]. *Fisheries Oceanography*, 2005, **14**(4): 263-278.
- [27] Yu H Q, Yu H, Shin-ichi I, *et al.* Potential environmental drivers of Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) recruitment in the Yellow Sea [J]. *Journal of Marine Systems*, 2020(212): 103431.
- [28] Yang J, Geng L W, Wang Y, *et al.* Embryonic and larval-juvenile developmental characteristics of *Pseudaspis leptocephalus* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2021, **45**(3): 643-651. [杨建, 耿龙武, 王雨, 等. 拟赤梢鱼的胚胎发育和仔稚鱼生长特性观察拟赤梢鱼的胚胎发育和仔稚鱼生长特性观察 [J]. 水生生物学报, 2021, **45**(3): 643-651.]
- [29] Liu Y C, Liu H P, Liu S Y, *et al.* Effect of temperature on embryonic development and growth traits of *Oxygymnocypris stewartii* larvae and juvenile [J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2018, **53**(6): 910-923. [刘艳超, 刘海平, 刘书蕴, 等. 温度对尖裸鲤胚胎发育及其仔稚鱼生长性状的影响 [J]. 动物学杂志, 2018, **53**(6): 910-923.]
- [30] Lowe M R, Devries D R, Wright R A, *et al.* Coastal largemouth bass (*Micropterus salmoides*) movement in response to changing salinity [J]. *Journal Canadian Des Sciences Halieutiques et Aquatiques*, 2009, **66**(12): 2174-2188.
- [31] Zhang T, Wang H H, Bi X J, *et al.* Sagittal otolith growth and development at different development stages in lar-

- val and juvenile *Coilia mystus* in the Yangtze estuary [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2017, **24**(6): 1315-1322. [张涛, 王焕焕, 毕学娟, 等. 长江口凤鲚仔稚鱼不同发育阶段矢耳石生长 [J]. *中国水产科学*, 2017, **24**(6): 1315-1322.]
- [32] Jin F P, Li G H, Leng Y, *et al.* Genetic Diversity analysis of four *Schizothorax lissolabius* tsao populations in the middle and upper reaches of the Lancang River [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2021, **45**(1): 60-68. [金方彭, 李
- 光华, 冷云, 等. 澜沧江中上游光唇裂腹鱼四个地理群体遗传多样性分析 [J]. *水生生物学报*, 2021, **45**(1): 60-68.]
- [33] Yang Q, Zhao F, Song C, *et al.* Habitat history reconstruction of *Coilia mystus* from the Yangtze River Estuary and its adjacent sea area [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2019, **26**(6): 1175-1184. [杨琴, 赵峰, 宋超, 等. 长江口及邻近海域凤鲚生境履历重建 [J]. *中国水产科学*, 2019, **26**(6): 1175-1184.]

SPATIOTEMPORAL DISTRIBUTION OF EGGS AND LARVAE OF *COILIA MYSTUS* AND ITS RELATIONSHIP WITH ENVIRONMENTAL FACTORS ALONG OUJIANG ESTUARY

SUN Hao-Qi^{1,2}, JIANG Ri-Jin², CHEN Feng², RUI Yin^{1,2}, LI Xia-Fang^{1,2},
LI Zhen-Hua², YIN Rui² and ZHOU Yong-Dong²

(1. Marine and Fishery Institute, Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316021, China; 2. Key Laboratory of Sustainable Utilization of Technology Research for Fisheries Resources of Zhejiang Province, Scientific Observation and Experimental Station of Fishery Resources of Key Fishing Grounds, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Zhejiang Marine Fisheries Research Institute, Zhoushan 316021, China)

Abstract: In order to understand the temporal and spatial distribution of *Coilia mystus* early population in Oujiang Estuary and its influencing factors, this study used the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) and linear regression to evaluate the predictive performance of the model. Based on the survey data of fishery resources in Oujiang Estuary, a Two-stage generalized additive model (Two-stage GAM) was used to analyze the environmental factors affecting the distribution of *Coilia mystus* eggs and larvae. The results showed that the main breeding period of *Coilia mystus* in the Oujiang Estuary was from May to July, and that temperature and salinity of surface water were the main environmental factors affecting the early population of *Coilia mystus*. Surface water salinity has an extremely significant effect on the distribution of eggs ($P < 0.01$) with the suitable surface water salinity below 1. The suitable surface water temperature of eggs ranged from 24°C to 26°C, and it has a significant effect on the distribution of larvae ($P < 0.05$). The suitable surface water temperature of larvae ranged from 22°C to 27°C, and the suitable surface water salinity of larvae ranged from 5 to 13. The results of cross validation showed that the prediction performance of the model for eggs was better than that of larvae. The forecast results showed that the suitable habitat for *Coilia mystus* eggs was relatively narrow, mainly concentrated in the waters near the upper reaches of Jiangxinyu and the lower reaches of Lingkun Island. *Coilia mystus* larvae mainly inhabited in the waters of Jiangxinyu to Lingkun Island. Oujiang Estuary is one of the main habitats of *Coilia mystus* in China, grasping the distribution characteristics of early colony of *Coilia mystus* in Oujiang Estuary and its relationship with environmental factors is significantly important. The results provide a scientific basis for the selection and planning of spawning ground protection area and resources management.

Key words: Eggs; Larvae; Two-stage GAM; Spatiotemporal distribution; Environmental factors; *Coilia mystus*