



利用时空物种分布模型研究海州湾大泷六线鱼的时空分布

赵伟^{1,2}, 任一平^{1,2,3}, 徐宾铎^{1,2}, 薛莹^{1,2}, 张崇良^{1,2*}

(1. 中国海洋大学水产学院, 山东 青岛 266003;

2. 中国海洋大学, 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;

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

摘要: 为了解海州湾大泷六线鱼时空分布特征及其影响因素, 根据 2013—2019 年秋季在海州湾开展的底拖网渔业资源调查和环境观测数据, 构建了时空物种分布模型 (spatio-temporal species distribution models), 分析其分布与环境因子的关系, 通过残差分析比较其与广义加性模型的残差独立性和异质性, 运用交叉验证检验模型预测性能, 最终结合 delta 方法对其分布进行预测并计算栖息地适宜性指数 (habitat suitability index, HSI) 和资源分布重心。时空模型的偏差解释率为 65.50%, 模型分析表明, 影响大泷六线鱼资源分布最主要的环境因子为水深 (22.11%), 其次为底层水温 (12.98%), 底层盐度 (0.09%) 的影响较小, 水深与其分布存在正向相关性, 底层水温与其分布存在负向相关性, 底层盐度与其分布存在弱正向线性关系。时空模型的残差独立性和异质性较 GAM 更强, 其交叉验证回归线斜率为 0.90 ± 0.38 。模型预测结果表明, 大泷六线鱼主要分布在 34.5°N 以北, 120.0°E 以东的海域, 其栖息地适宜性指数的高值区域呈现逐年收缩的趋势, 资源分布重心呈现向东北海域转移的趋势, 这可能是气候变迁以及捕捞压力共同作用的结果。本研究解析了大泷六线鱼在海州湾的时空分布, 对于深入了解大泷六线鱼的分布动态和科学的渔业管理具有重要意义。
关键词: 大泷六线鱼; 时空物种分布模型; 环境因子; 高斯马尔科夫随机场; 时空自相关; 海州湾

中图分类号: S 931

文献标志码: A

大泷六线鱼 (*Hexagrammos otakii*) 隶属于鲷形目 (Scorpaeniformes) 六线鱼科 (Hexagrammiidae) 六线鱼属 (*Hexagrammos*), 属近海冷温性底层鱼类^[1]。体呈纺锤形, 体长稍大于体高, 背边缘和腹边缘为浅弧线形, 常栖息在近岸水质清澈处, 海湾深水处 (10~20 m) 也有分布^[2], 主要以底栖动物为食^[3], 雄鱼和雌鱼的首次性成熟年龄分别为 1 龄和 2 龄, 繁殖时间为 10 月上旬—12 月^[4]。大泷六线鱼是我国重要的经济鱼类, 常被底拖网和张网捕获, 也是休闲渔业的主要渔获对象。海州湾濒

临黄海, 为开敞海湾, 位于江苏省与山东省交界沿岸^[5]。大泷六线鱼为该海域物种丰富度较高的鱼类类群^[6], 对该海域物质循环和能量流动起着至关重要的作用。因此了解大泷六线鱼分布的时空变动规律可以为管理和保护其渔业资源和进一步了解海州湾生态系统提供科学依据。国内学者针对大泷六线鱼的研究主要侧重于形态学、渔业生物学、遗传学、摄食生态和资源开发利用等方面^[3-4, 6-9], 利用模型方法对大泷六线鱼时空分布规律及其与环境因子关系的研究相对较少^[10]。

收稿日期: 2020-11-30 修回日期: 2021-04-20

资助项目: 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); 国家重点研发计划 (2018YFD0900904); 国家自然科学基金 (31772852)

第一作者: 赵伟 (照片), 从事鱼类空间分布研究, E-mail: zhaowei9346@stu.ouc.edu.cn

通信作者: 张崇良, 从事渔业资源评估研究, E-mail: zhangclg@ouc.edu.cn



识别物种的分布模式以及理解影响其分布的潜在过程是空间生态学的两个目标^[11], 而这些过程往往无法直接测量, 因此需要统计学模型来充分利用现有数据和相关理论分析这些过程的净效应^[12]。渔业资源调查数据常常表现出空间自相关特征: 站位的资源分布不是相互独立的, 空间位置上邻近站位的资源密度相近。同样, 种群动态过程的年际变化会造成残差时间自相关。传统的统计模型难以处理这种时空结构, 从而造成高残差时空自相关性, 对物种分布模型的结果造成以下负面影响: 违背了残差独立性假说, 低估标准差导致一类错误, 甚至对参数产生错误估计, 影响模型的可靠性^[13-14]。为解决该问题, 时空分布模型作为一类物种分布模型得到了广泛的应用, 如 Thorson 等^[15]开发了地统计 delta-GLMM 框架来估计相对资源量指数, Cavieres 等^[16]应用贝叶斯时空模型估计了智利黄铠甲虾 (*Cervimunida johni*) 的相对资源指数, Cosandey-Godin 等^[17]应用贝叶斯时空模型估计了加拿大北极海域副渔获率。

本研究根据 2013—2019 年秋季海州湾及其邻近海域的调查数据, 应用层次时空模型 (hierarchical spatio-temporal model) 研究大泷六线鱼秋季的时空分布模式, 分析其资源的时空分布与环境因子的关系, 预测其空间分布, 旨在为大泷六线鱼资源保护和可持续利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 数据来源

本研究数据来源于 2013—2019 年秋季在海州湾及其邻近海域进行的底拖网调查。调查站位设计采用分层随机取样^[18], 根据水深和纬度等因素的差异将调查海域分为 A~E 共 5 个区域 (图 1, 数字为各站位点), 其中 A 区位于 35°N 以北, 20 m 等深线以内的近岸水域; B 区位于 35°N 以南, 20 m 等深线以内水域; C 区位于 34°40'N 以南, 120°20'E 以东, 20 m 等深线以内水域; D 区位于 34°40'~35°40'N, 119°40'~121°E, 20~30 m 等深线之间水域; E 区位于 30 m 等深线之外水域。每个航次在各区域内随机选取 18 个站位, 其中 A 区 2 个、B 区 4 个、C 区 2 个、D 区 7 个、E 区 3 个。

调查所采用的单拖渔船的功率为 220 kW, 拖速为 2~3 kn, 每站拖网时间约 1 h, 使用 CTD 同

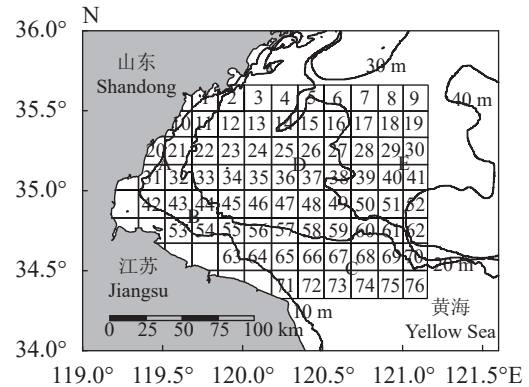


图 1 海州湾及其邻近海域调查站位图

Fig. 1 Map of bottom trawl survey areas in Haizhou Bay and adjacent waters

步采集各站位的理化环境数据。调查网具网口宽度为 25 m, 网口高度约为 6 m, 囊网网目尺寸为 17 mm。渔获样品带回实验室处理并统计渔获量。进行拖网时间 (1 h) 以及拖速 (2 kn) 的标准化处理。样品的采集和分析均按照最新的《海洋调查规范》^[19] 进行。

1.2 分析方法

模型框架 实验采用的模型假设物种分布的时空异质性来自多个层次, 包括栖息地环境因子的时空异质性、空间自相关性和时间自相关性。

$$\ln(Y_i + 1) = \alpha + f_1(\text{SBS}) + f_2(\text{SBT}) + f_3(\text{depth}) + \omega_s + \xi_i + \varepsilon \quad (1)$$

$$\varepsilon \sim N(0, \sigma_m^2) \quad (2)$$

式中, Y_i 为渔获量 (kg/h), α 为截距项, $f_1(\text{SBS})$ 、 $f_2(\text{SBT})$ 和 $f_3(\text{depth})$ 分别表示通过一阶随机游走 (first order random walk, RW1) 模型对底盐、底温、和深度拟合的平滑函数, ε 为误差项, 服从均值为 0, 方差为 σ_m^2 的正态分布。 ω_s 为空间效应, 服从均值为 0 的多元正态分布,

$$\omega_s \sim \text{MVN}(0, \sigma_s^2 R) \quad (3)$$

$$R(S_i, S_j) = \frac{2^{1-\nu}}{\Gamma(\nu)} (\kappa \|S_i - S_j\|)^\nu K_\nu(\kappa \|S_i - S_j\|) \quad (4)$$

协方差矩阵 Σ 为 $\sigma_s^2 R$ 的高斯随机场。其中相关性矩阵 R 通过 Matern 函数进行参数化, $\|S_i - S_j\|$ 为点 i 和点 j 之间的欧氏距离, MNV 为多元正态分布 (multivariate normal distribution), ν 为平滑参数 (决定函数平滑度, 通常取定值 1^[15]),

κ 为标度参数, 取正值, 控制相关系数随着距离增加衰退的速度, $\Gamma(\nu)$ 为 Gamma 函数, K_ν 为 Bessel 函数。

$$\xi_t = \rho_1 \xi_{t-1} + \rho_2 \xi_{t-2} + \varepsilon_t, \varepsilon_t \sim N(0, \sigma_\varepsilon^2) \quad (5)$$

ξ_t 为时间效应, 服从自回归 (autoregressive, AR) 过程^[20], 时间效应反映的是亲体和补充量的关系, 根据大泷六线鱼的繁殖特点^[4], 本研究采用二阶自相关过程, 其中 ρ_1 和 ρ_2 分别为一、二阶自相关系数, ε_t 为过程误差, 服从均值为 0, 方差为 σ_ε^2 的正态分布。

本研究使用随机偏微分方程 (stochastic partial differential equation, SPDE^[21]) 方法, 利用高斯马尔科夫随机场来近似高斯随机场, 利用三个稀疏矩阵 M_1 、 M_2 和 M_3 来求得协方差矩阵的逆矩阵 Q , 简化多元正态分布概率密度的计算, 从而增加运算效率, 具体的细节可参考 David 的文献^[22]。模型构建在 R(version 4.0.2) 中, 通过 R-INLA^[23] (version 20.03.17) 程序包进行。

模型比较 构建时空模型和 GAM, 对比两种模型的残差独立性和异质性, 通过 F 检验评估 GAM 各项的显著性, 其中 GAM 的表达式:

$$\ln(Y + 1) = \beta + s(\text{SBT}) + s(\text{SBS}) + s(\text{depth}) + \varepsilon, \text{family} = \text{Gaussian} \quad (6)$$

通过残差 QQ 图和空间自相关图对模型进行诊断, 其中, 残差 QQ 图是将正态标准化的残差和顺序统计值在平面坐标系中绘制得到的, 其中横坐标为理论残差值, 纵坐标为实际残差, 点据与 1 : 1 的直线偏差越小说明残差的实际值与理论值越接近, 模型的拟合效果越好^[24]; 空间自相关通过全局莫兰指数^[25], 按照临近关系设置不同权重重点数对指数进行计算, 计算公式:

$$\text{Global Moran's I} = \frac{n}{s} \frac{\sum_{i=1}^n w_{ij} (x_i - \bar{x})(x_j - \bar{x})}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2} \quad (7)$$

$$s = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij}$$

式中, x_i 为 i 站位的残差, \bar{x} 为残差的算术平均值, n 为站位数, w 为空间权重矩阵 (当两个站点定义为相邻时, 权重为 1, 反之为 0)。

分布预测 采用 delta 方法预测大泷六线鱼的资源分布, 预测的结果来自两个子模型^[26]:

$$Z_i \sim \text{Bernoulli}(\pi_i) \quad (8)$$

$$\lambda_i \sim \text{Normal}(\mu_i) \quad (9)$$

$$\hat{Y}_i = Z_i \lambda_i \quad (10)$$

式中, Z_i 为二项式模型预测的渔获率, λ_i 为正态模型预测的对数转化后的非零渔获量, 两部分相乘得到最终预测渔获量。

采用交叉验证方法对模型的预测性能进行检验, 从总体数据中选取 80% 作为训练集, 其余 20% 作为验证集, 分析模型预测值和真实值之间的线性关系, 该过程重复 300 次。

通过海洋环流模型 FVCOM^[27] (finite-volume community ocean model) 和克里金插值获得预测用环境数据, 分辨率为 $0.05^\circ \times 0.05^\circ$, 经度范围为 $119.20^\circ \sim 121.30^\circ \text{E}$, 纬度范围为 $34.00^\circ \sim 36.00^\circ \text{N}$, 共 1 321 个网格点。

模型预测结果经过如下计算, 得到不同年份所对应的资源分布重心的经纬度:

$$\overline{\text{lon}}_t = \frac{\sum_{i=1}^n \text{lon}_{i,t} \cdot \hat{Y}_{i,t}}{\sum_{i=1}^n \hat{Y}_{i,t}};$$

$$\overline{\text{lat}}_t = \frac{\sum_{i=1}^n \text{lat}_{i,t} \cdot \hat{Y}_{i,t}}{\sum_{i=1}^n \hat{Y}_{i,t}} \quad (11)$$

式中, $\overline{\text{lon}}_t$ 和 $\overline{\text{lat}}_t$ 分别为 t 年所对应的资源分布重心的经纬度, $\hat{Y}_{i,t}$ 为模型预测的第 t 年第 i 个网格点的资源量。

通过标准化, 得到栖息地适宜性指数, 计算公式:

$$\text{HSI}_{t,i} = \frac{\hat{Y}_{i,t} - \hat{Y}_{t,\min}}{\hat{Y}_{t,\max} - \hat{Y}_{t,\min}} \quad (12)$$

式中, $\text{HSI}_{t,i}$ 为第 t 年第 i 个网格点的栖息地适宜性指数, $\hat{Y}_{i,t}$ 为模型预测的第 t 年第 i 个网格点的资源量, $\hat{Y}_{t,\max}$ 和 $\hat{Y}_{t,\min}$ 分别为第 t 年预测资源量中的最高值和最低值。

2 结果

2.1 大泷六线鱼渔获率的时空分布

海州湾秋季大泷六线鱼资源分布的年际变化明显, 2014 年相对渔获量最低, 为 0.141 kg/h; 2018 年相对渔获量最高, 为 1.048 kg/h, 其变化趋势呈现出在 0.2 kg/h 上下波动 (表 1)。

从调查数据来看, 大泷六线鱼在海州湾中部和东北部海域均有分布, 其空间分布呈现一定的格局, 主要分布在 120.0°N 以北, 34.5°E 以东的海域, 且近岸分布较远岸少 (图 2)。

表 1 海州湾秋季大泷六线鱼相对渔获量的年际变化

Tab. 1 Interannual variations of relative catch rate of

<i>H. otakii</i> in Haizhou Bay		
年份 year	均值 mean	范围 range
2013	0.245	0.094~1.833
2014	0.141	0.087~0.750
2015	0.265	0.070~3.844
2016	0.302	0.036~1.776
2017	0.153	0.086~0.992
2018	1.048	0.082~6.179
2019	0.165	0.040~1.580

注: 范围的最小值指出现大泷六线鱼的最低相对渔获量。
Notes: the minimum value indicates the minimum relative catch rate for stations where *H. otakii* is present.

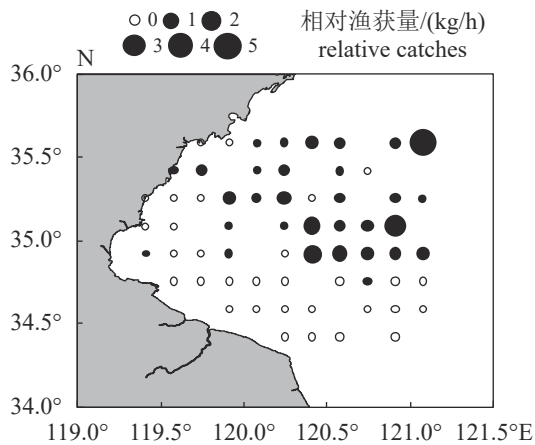


图 2 海州湾秋季大泷六线鱼相对渔获量的空间分布

Fig. 2 Spatial distribution of relative catches of *H. otakii* in Haizhou Bay

2.2 模型比较

时空模型拟合结果表明(表 2), 时间效应和空间效应的加入, 偏差解释率分别上升了 6.14% 和 24.19%, DIC 下降了 3.07 和 8.75, 说明模型的

表 2 时空模型各因子重要性

Tab. 2 Importance of influential factors estimated by spatio-temporal model

模型 model	结构 structure	DIC	ΔDIC	偏差解释率/% dev explained	项 term	重要性/% importance
M1	$\alpha + f(\cdot)$	79.49	—	35.17	$f(\text{depth})$	22.11
					$f(\text{SBT})$	12.98
					$f(\text{SBS})$	0.09
M2	$\alpha + f(\cdot) + \xi_t$	76.42	-3.07	41.31	ξ_t	6.14
M3	$\alpha + f(\cdot) + \omega_s + \xi_t$	67.67	-8.75	65.50	ω_s	24.19

注: DIC 为偏差信息准则, ΔDIC 为偏差信息准则的变化量, $f(\cdot) = f_1(\text{SBS}) + f_2(\text{SBT}) + f_3(\text{depth})$, —, 无变化。

Notes: DIC is the deviation information criterion, and ΔDIC is the variation of the deviation information criterion,

$f(\cdot) = f_1(\text{SBS}) + f_2(\text{SBT}) + f_3(\text{depth})$, —, unchanged.

有效性在加入时空项后上升。模型分析得到各环境因子的重要性, 其重要性排序: 水深 (22.11%) > 底温 (12.98%) > 底盐 (0.09%)。

GAM 结果表明, 各环境因子的重要性排序为: 水深 (31.80%) > 底温 (9.20%) > 底盐 (0.20%), 其中水深和底温对大泷六线鱼分布的影响显著 ($P < 0.05$), 盐度对其分布影响不显著 ($P = 0.430$) (表 3)。

模型残差诊断图表明, 时空模型较 GAM 残差独立性更强, 更符合正态分布 (图 3-a, b)。两种模型的残差空间自相关均随临近点数增加而逐渐趋近于 0, 其中时空模型的残差空间异质性和随机性更强 (图 3-c, d)。

2.3 环境因子对大泷六线鱼分布的影响

时空模型和 GAM 分析大泷六线鱼分布与各环境因子间的关系, 两种模型的结果相近, 仅在部分细节处存在差异, 大泷六线鱼相对资源量随着水深的增加而增加, 在 10~25 m 不明显, 在 25~38 m 相对资源量随水深增加趋势明显, 38 m 左右达到最大值之后保持平稳 (图 4-a, b)。其相对资源量随着底层水温的增加单调降低, GAM 结果显示, 17.5~21.0 °C, 下降趋势较时空模型更为陡峭 (图 4-c, d), 在 20~25 °C 的下降趋势均较平缓。底层盐度对于大泷六线鱼相对资源量的影响明显小于水深和底层温度, 在盐度 26~32, 资源量与底层盐度存在很弱的正相关性 (图 4-e, f)。

2.4 时空因子对大泷六线鱼分布的影响

大泷六线鱼分布的空间异质性较高, 空间效应的高值区域位于海州湾东北部海域, 其变程 (两点相关性下降至 0.1 的距离) 为 30.32 km, 方差 σ_s^2 为 0.02 (图 5, 表 4)。空间效应的标准差在有取样信息覆盖的位置时值较低, 增加取样站点所覆盖

表 3 GAM 各因子重要性

Tab. 3 Importance of influential factors estimated by GAM

加入的因子 added factor	自由度 degree of freedom	P值 P value	AIC	ΔAIC	累计偏差解释率/% accumulation of dev explanation	重要性/% importance
水深 depth	4.562	<0.001	78.58	-37.85	31.80	31.80
底温 sea bottom temperature	2.966	0.006	67.91	-10.67	41.00	9.20
底盐 sea bottom salinity	1	0.430	69.20	1.29	41.20	0.20

注: AIC为赤池信息准则, ΔAIC为赤池信息准则的变化量。

Notes: AIC is Akaike information criterion, ΔAIC is the change of Akaike information criterion.

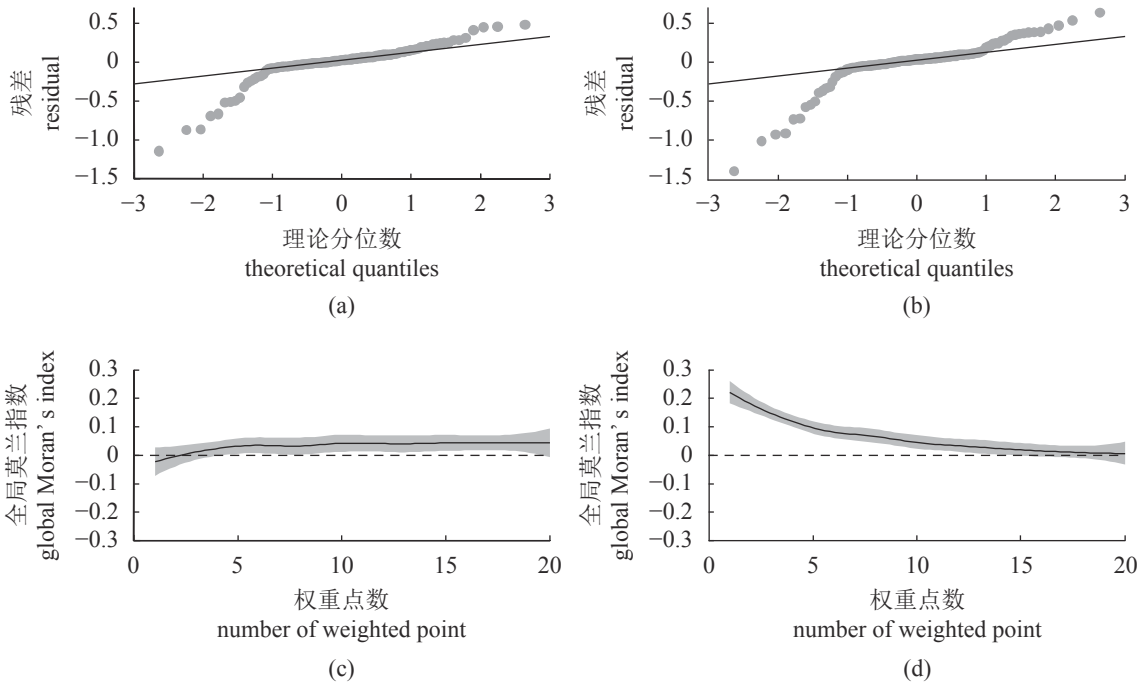


图 3 时空模型 (a, c) 和广义加性模型 (b, d) 残差诊断图

(a) (b) QQ 图, (c) (d) 莫兰相关图。

Fig. 3 Comparison of model residual diagnostic plots between spatial-temporal model (a, c) and GAM (b, d)

(a) (b) the QQ plots, (c) (d) the Moran's index correlograms.

的海域面积能够有效减少其不确定性。

时间效应 ξ_t 对海州湾大泷六线鱼秋季资源分布的影响显示, 2013—2015 年变化较小, 其后呈现波动性的变化趋势(图 6)。一阶自相关系数 ρ_1 的估值为-0.118, 二阶自相关系数 ρ_2 的估值为 0.342, 过程误差 ε_t 的方差 σ^2 为 0.014(表 4), 相邻年份大泷六线鱼的资源量存在弱负相关, 与间隔年份存在一定的正相关。

2.5 分布预测

采用 delta 方法构建模型并交叉验证检验模型的预测性能, 结果显示, 真值和预测值的线性回归斜率均值为 0.90, 标准差为 0.38, 截距项均值为 0.03, 标准差为 0.06, 模型表现出较优的预测性能, 可以用于大泷六线鱼分布的预测(图 7)。

将 delta 模型的预测结果经过计算, 得到不同年份大泷六线鱼的资源分布重心, 并按年份进行标准化, 得到栖息地适宜性指数的分布图(图 8), 结果显示, 大泷六线鱼秋季在海州湾的分布主要集中于东北部海域, 34.5°N 以南鲜有分布, 与调查的实际观测结果一致。2013 年起, 高栖息地适宜性指数区域呈现逐年收缩的趋势, 除 2019 年, 其资源分布重心的位置逐渐向东北部深水区转移(图 9)。

3 讨论

3.1 时空物种分布模型

McGill 将控制物种空间分布的因素划为 3 类: 一是由环境和理化因素所决定的平均效应, 各影

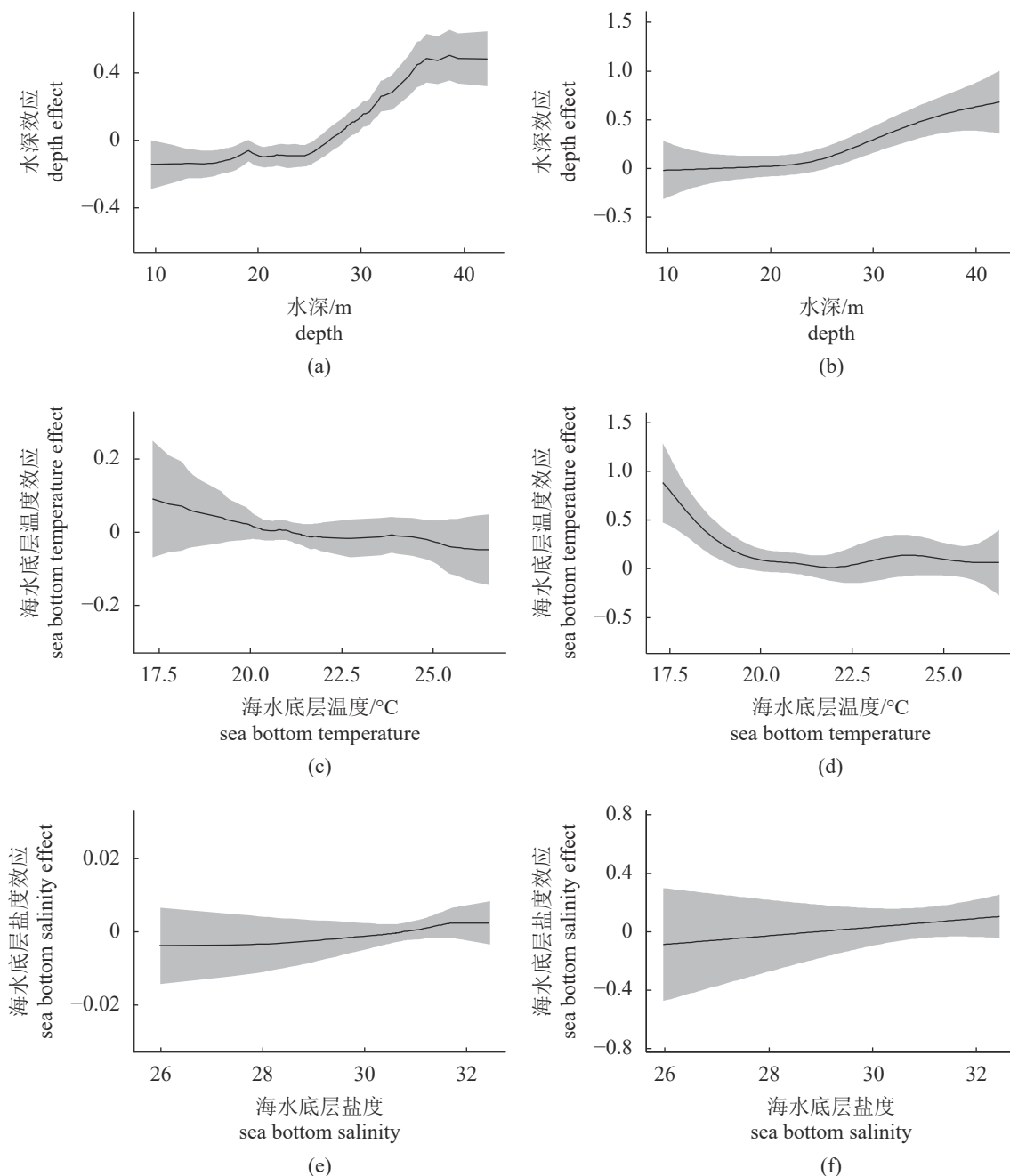


图4 环境因子对海州湾大泷六线鱼相对资源量的影响

(a)、(c)和(e)为时空模型结果；(b)、(d)和(f)为GAM结果，实线表示模型拟合的关系曲线，阴影部分表示95%的置信区间。

Fig. 4 Effects of environmental factors on relative abundance of *H. otakii* in Haizhou Bay

(a), (c) and (e) are the results of spatial-temporal model; (b), (d) and (f) are the results of GAM; the solid black line represents the curve for the fitting relationship between response and predictor, and shaded areas indicate 95% confidence intervals.

响因素之间相互独立，被称为一阶效应；二是空间异质性，和所处的位置有关，具有空间自相关性，被称为二阶效应；三是噪声或者测量误差，独立同分布且空间独立，被称为零阶效应^[28]。本研究为进一步捕捉种群年际动态变化，模型中引入了时间效应。

空间效应的加入对模型解释度的提高作用明显，随机场的趋势面在海州湾的中部和东北部海域存在高值，对应调查实际观测值高值所在的区域，说明该区域的集中分布不能完全被模型中环境变量解释，还存在潜在的生物过程如集群性 (schooling)、密度制约的个体移动 (density-depend-

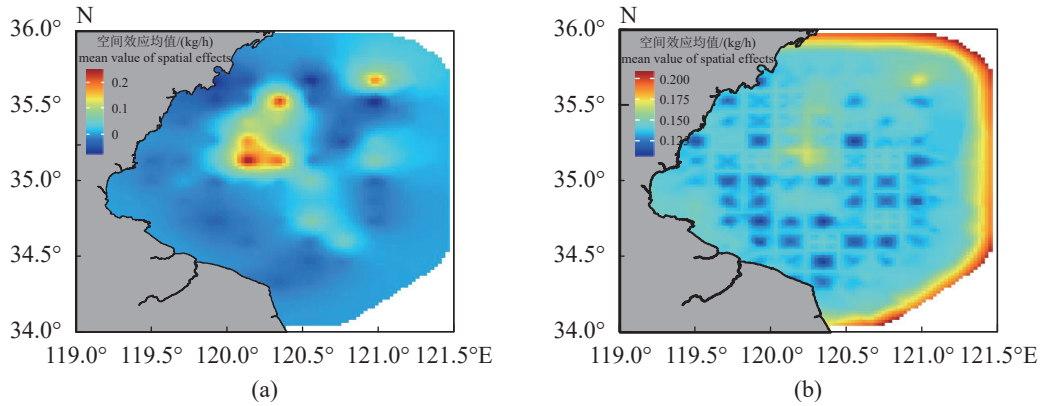


图 5 空间效应均值 (a) 和标准差 (b)

Fig. 5 Mean (a) and standard deviation (b) of spatial effects

表 4 时空模型参数估计及其置信区间

Tab. 4 Estimated parameter values and confidence interval from spatio-temporal model

类型 type	参数 parameter	估计值 estimated values	置信区间 confidence interval	
			5%	95%
时间 time	σ_t^2	0.014	0.001	0.036
	ρ_1	-0.118	-0.646	0.376
	ρ_2	0.342	0.134	0.588
空间 space	σ_s^2	0.021	0.013	0.041
	范围/km	30.324	1.493	80.301
其他 others	σ_m^2	0.078	0.058	0.104
	α	0.084	0.003	0.164

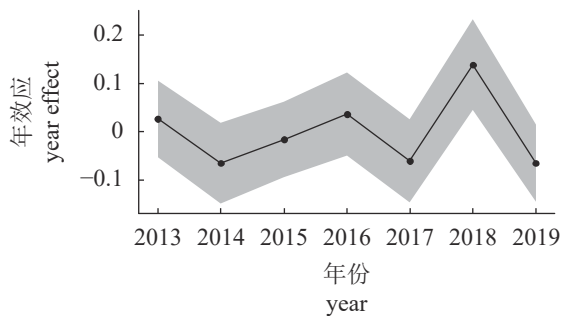


图 6 时间效应对海州湾大龙六线鱼相对资源量的影响
实线表示模型拟合的时间随机效应, 阴影部分表示 95% 的置信区间。

Fig. 6 Temporal effects on relative abundance of *H. otakii* in Haizhou Bay

The solid black line represents the fitting temporal random effect, and shaded areas indicate 95% confidence intervals.

ent movement of individuals) 和溢出效应 (spill-over effect), 或者其他未被纳入模型中的变量如饵料生物

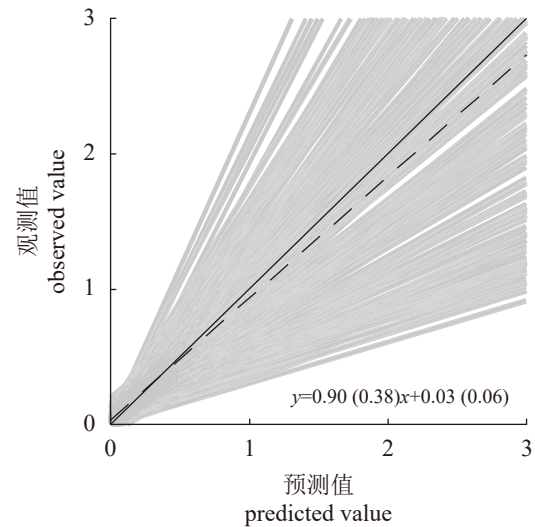


图 7 时空模型交叉验证结果

灰色线为 300 次交叉验证的回归线, 虚线为平均效应, 实线为无偏估计, 括号内数字为标准差。

Fig. 7 Result of cross validation test for spatio-temporal model

The gray lines are linear regression lines of cross validations, the dashed line is the mean of cross validation results, and the solid line is the unbiased estimate; values in parentheses are standard deviations.

项能够有效的包含这些未被观测到的过程。从对模型残差的分析来看, 时空模型较传统 GAM 的残差异质性和随机性更强, 更服从回归模型的前提假设。

海州湾大龙六线鱼秋季资源呈现出明显的年际波动变化, 时间效应反映的是亲体和补充量的关系。补充量的定义为, 在本研究中, 幼鱼长到一定规格, 进入渔场与渔具相遇, 有可能被大量捕捞或渔业在某种程度上被捕捞的那些个体。相关研究表明, 大龙六线鱼雌鱼的性成熟年龄为

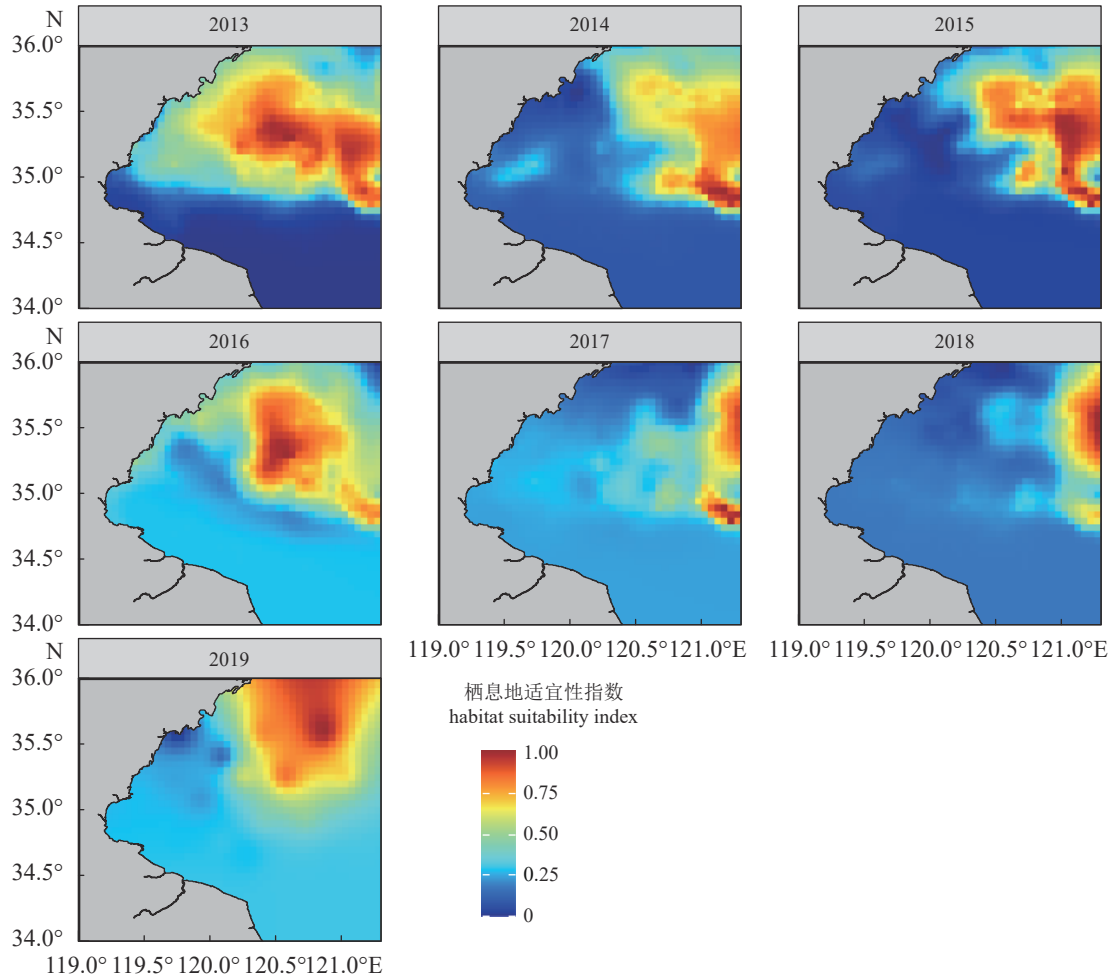


图 8 不同年份大泷六线鱼栖息地适宜性指数的空间分布

Fig. 8 Spatial distribution of HSI of *H. otakii* by years

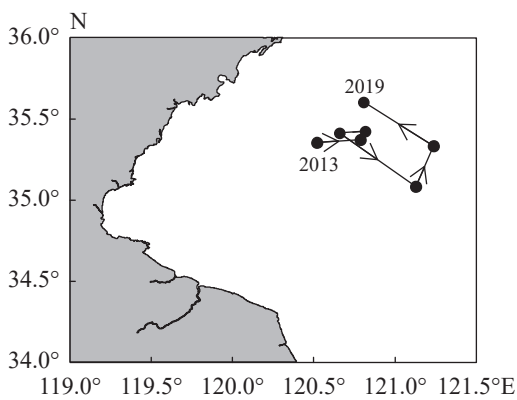


图 9 模型估计的大泷六线鱼资源分布重心变化

Fig. 9 Model-based estimation of distribution shift of *H. otakii*

2 龄, 雄鱼性成熟年龄为 1 龄, ρ_1 和 ρ_2 的估值分别为-0.12 和 0.34, 推测大泷六线鱼的资源存在一定的密度制约, 成鱼和幼鱼存在一定的资源竞争或

同类残食现象^[9], 即亲体密度有关的因子对补充量的增长具有一定的抑制作用。同时与补充时期的成熟雌鱼数量存在正相关性。但统计模型仅能从影响大泷六线鱼资源量的诸多因素中分离出种群动态的影响, 并对提出的假设进行验证, 而不能反映其背后的机制。种群动态是一个十分复杂的过程, 影响该过程的各种因素和随机性还需要进一步研究。

3.2 大泷六线鱼分布与环境因子的关系

两种模型分析结果均表明, 对秋季大泷六线鱼分布影响最显著的环境因子为水深, 其次为底温, 盐度对其分布的影响较小。这与 Liu 等^[29]利用 GAM 对该海域大泷六线鱼进行分析所得到的结果较为一致, 在 100 次交叉验证中, 被识别为显著影响因子的次数: 水深 (59 次)>温度 (50 次)>盐度 (43 次)。邢磊等^[10]利用 GAM 对该海域大泷

六线鱼的分布和环境因子的关系进行了分析, 发现底层水温对其网获质量的影响极显著, 水深和盐度对其影响不显著, 在水深是否对其分布存在显著影响方面, 与本研究的结论存在分歧, 其原因可能为本研究关注秋季产卵期分布的影响因素, 而该学者的研究是根据 1 年内多个航次开展, 将季节作为固定效应, 相关研究表明, 不同季节鱼类分布和环境因子的关系不同^[30], 这可能是造成结论存在一定差异的原因。

相关研究表明, 大泷六线鱼适宜的水深范围为 50 m 以内^[31]。水深可以直接影响温度、压强等因素, 进而对鱼类的的生活习性和分布情况造成影响, 模型结果显示其适宜水深为 38~40 m, 秋季为大泷六线鱼的繁殖季节, 相关研究认为, 大泷六线鱼从 10 月下旬开始繁殖, 一直持续到 12 月^[4], 繁殖区域多为近岸岩礁区。一方面原因是本研究秋季站位调查时间为 9 月下旬和 10 月上旬, 此时大泷六线鱼还未洄游至近岸水域进行产卵; 同时上述海域位于黄海冷水团边缘地区, 受其影响较大, 底层水温较低; 此外, 秋季大泷六线鱼的主要饵料生物, 如虾类、方氏云鳎(*Enedrias fangi*)等多分布于深水区^[3, 32], 这些都可能是导致大泷六线鱼集中分布于深水区的原因。

相关研究表明, 大泷六线鱼适宜的水温范围为 8~23 °C^[31]。水温是影响鱼类生存、生长和分布最重要的环境因子之一, 本研究的模型结果表明, 随着底层水温的增加, 渔获量单调降低, 在 17.5~21.0 °C 其趋势更为陡峭, 21.0~25.5 °C 下降趋势较为平缓, 大泷六线鱼作为冷温性鱼类^[2], 较低的水温能够满足其正常机体代谢的需要, 促进其性腺的发育, 故其多分布于海州湾低温水域。

3.3 大泷六线鱼分布重心变化

基于模型方法预测物种分布较基于设计的方法(如扫海面积法等)能够有效地避免取样站位空间分布的随机性, 而 delta 方法则可以有效地减少零值过多对模型预测性能的影响, 交叉验证结果表明, delta 时空物种分布模型对大泷六线鱼的空间分布预测具有相对较高的准确度。预测结果表明, 大泷六线鱼的分布范围较为稳定, 主要分布在 34.5°N 以北, 120.0°E 以东的海域, 且近岸分布较远岸少。同时, 适宜大泷六线鱼分布的生境呈逐年减少的趋势, 并且其资源分布重心存在一定的年际变动, 这可能受气候变迁和捕捞压力的

年际变化的影响, 气候变迁通过影响栖息地水温, 从而改变适宜栖息地的分布, 进而改变鱼类分布范围。而捕捞可通过降低种群的丰度, 改变其年龄结构, 导致分布范围收缩或移位^[33-34]。

3.4 展望

本研究根据 2013—2019 年秋季在海州湾开展的底拖网渔业调查数据, 分析了该海域大泷六线鱼秋季资源的时空分布, 并构建了时空物种分布模型, 量化了不同因素对其分布的影响, 结合 delta 方法构建模型, 预测了大泷六线鱼的时空分布。但模型中考虑的因素较少, 饵料生物以及其他竞争物种的分布也会对研究鱼类的分布产生较大影响, 同时在构建随机场时未考虑各向异性。在下一步的研究中, 应当进一步收集相关的数据, 调整模型结构, 从而为进一步了解大泷六线鱼的空间分布规律提供技术方法, 并为其渔业资源管理提供科学指导。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] 寿振黄. 中国经济动物志-兽类 [M]. 北京: 科学出版社, 1962: 1-174.
Shou Z H. Economy animal record in China [M]. Beijing: Science Press, 1962 (in Chinese).
- [2] 陈大刚. 黄渤海渔业生态学 [M]. 北京: 海洋出版社, 1991.
Chen D G. Fishery ecology in the Yellow Sea and Bohai Sea [M]. Beijing: China Ocean Press, 1991 (in Chinese).
- [3] 许莉莉, 薛莹, 徐宾铎, 等. 海州湾大泷六线鱼摄食生态研究 [J]. 中国水产科学, 2018, 25(3): 608-620.
Xu L L, Xue Y, Xu B D, et al. Feeding ecology of *Hexagrammos otakii* in Haizhou Bay [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2018, 25(3): 608-620 (in Chinese).
- [4] 温海深, 王连顺, 牟幸江, 等. 大泷六线鱼精巢发育的周年变化研究 [J]. 中国海洋大学学报, 2007, 37(4): 581-585.
Wen H S, Wang L X, Mou X J, et al. Study on the annual variation of testis development of *Hexagrammos otakii* Jordan and Starks [J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2007, 37(4): 581-585 (in Chinese).
- [5] 王文海. 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: 1-105.

- Wang W H. Bays in the South Shandong Peninsula and Jiangsu Province[M]. Beijing: China Ocean Press, 1993: 1-105 (in Chinese).
- [6] 孙远远, 咎肖肖, 徐宾铎, 等. 海州湾及邻近海域大泷六线鱼的生长、死亡和最适开捕体长研究[J]. 中国海洋大学学报, 2014, 44(9): 46-52.
- Sun Y Y, Zan X X, Xu B D, *et al.* Growth, mortality and optimum catchable size of *Hexagrammos otakii* in Haizhou Bay and its adjacent waters[J]. Periodical of Ocean University of China, 2014, 44(9): 46-52 (in Chinese).
- [7] 王佳琦, 刘淑德, 唐衍力, 等. 山东俚岛人工鱼礁区大泷六线鱼生长、死亡及资源评价[J]. 中国海洋大学学报, 2018, 48(11): 51-59.
- Wang J Q, Liu S D, Tang Y L, *et al.* Growth, mortality and resource evaluation of *Hexagrammos otakii* inhabiting the artificial reef area of Lidao, Shandong Province[J]. Periodical of Ocean University of China, 2018, 48(11): 51-59 (in Chinese).
- [8] 王伟, 高伟峰, 张赛赛, 等. 大泷六线鱼6个野生群体遗传多样性的12S rRNA基因分析[J]. 水产学杂志, 2017, 30(5): 7-12.
- Wang W, Gao W F, Zhang S S, *et al.* Genetic diversity analysis of six wild populations of fat greenling *Hexagrammos otakii* by mitochondrial DNA 12S rRNA partial sequence[J]. Chinese Journal of Fisheries, 2017, 30(5): 7-12 (in Chinese).
- [9] 纪东平, 卞晓东, 宋娜, 等. 荣成俚岛大泷六线鱼摄食生态研究[J]. 水产学报, 2014, 38(9): 1399-1409.
- Ji D P, Bian X D, Song N, *et al.* Feeding ecology of *Hexagrammos otakii* in Lidao Rongcheng[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(9): 1399-1409 (in Chinese).
- [10] 邢磊, 徐宾铎, 张崇良, 等. 环境因子对海州湾及邻近海域大泷六线鱼分布影响的分析[J]. 中国海洋大学学报, 2015, 45(6): 45-50.
- Xing L, Xu B D, Zhang C L, *et al.* Environmental influence on the distribution of *Hexagrammos otakii* inhabiting Haizhou Bay and its adjacent waters[J]. Periodical of Ocean University of China, 2015, 45(6): 45-50 (in Chinese).
- [11] Guisan A, Thuiller W. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models[J]. Ecology Letters, 2005, 8(9): 993-1009.
- [12] Thorson J T, Minto C. Mixed effects: a unifying framework for statistical modelling in fisheries biology[J]. ICES Journal of Marine Science, 2015, 72(5): 1245-1256.
- [13] Gaspard G, Kim D, Chun Y W. Residual spatial autocorrelation in macroecological and biogeographical modeling: a review[J]. Journal of Ecology and Environment, 2019, 43(1): 19.
- [14] Thorson J T, Maunder M N, Punt E. The development of spatio-temporal models of fishery catch-per-unit-effort data to derive indices of relative abundance[J]. Fisheries Research, 2020, 230: 105611.
- [15] Thorson J T, Shelton A O, Ward E J, *et al.* Geostatistical delta-generalized linear mixed models improve precision for estimated abundance indices for West Coast groundfishes[J]. ICES Journal of Marine Science, 2015, 72(5): 1297-1310.
- [16] Cavieres J, Nicolis O. Using a spatio-temporal Bayesian approach to estimate the relative abundance index of yellow squat lobster (*Cervimunida johni*) off Chile[J]. Fisheries Research, 2018, 208: 97-104.
- [17] Cosandey-Godin A, Krainski E T, Worm B, *et al.* Applying Bayesian spatiotemporal models to fisheries bycatch in the Canadian Arctic[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2015, 72(2): 186-197.
- [18] Jordaan A, Chen Y, Townsend D W, *et al.* Identification of ecological structure and species relationships along an oceanographic gradient in the gulf of maine using multivariate analysis with bootstrapping[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2010, 67(4): 701-719.
- [19] 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 12763.6-2007 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: 6-17.
- General Administration of Quality Supervision, Standardization Administration of the People's Republic of China. GB/T 12763.6-2007 Specifications for oceanographic survey-Part 6: marine biological survey[S]. Beijing: China Standards Press, 2008: 6-17 (in Chinese).
- [20] Fogarty, Michael J. Time series models of the maine lobster fishery: the effect of temperature[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1988, 45(7): 1145-1153.
- [21] Lindgren F, Rue H, Lindström J. An explicit link
中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- between Gaussian fields and Gaussian Markov random fields: the stochastic partial differential equation approach[J]. *Journal of the Royal Statistical Society: Statistical Methodology Series B*, 2011, 73(4): 423-498.
- [22] Miller D L, Glennie R, Seaton A E. Understanding the stochastic partial differential equation approach to smoothing[J]. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*, 2020, 25(1): 1-16.
- [23] Martins T G, Simpson D, Lindgren F, *et al.* Bayesian computing with INLA: new features[J]. *Computational Statistics & Data Analysis*, 2013, 67: 68-83.
- [24] Healy M . Graphical methods for data analysis[J]. *Journal of the Royal Statistical Society: Series A (General)*, 1984, 147.
- [25] Mathur M. Spatial autocorrelation analysis in plant population: an overview[J]. *Journal of Applied and Natural Science*, 2015, 7(1): 501-513.
- [26] Maunder M N, Punt A E. Standardizing catch and effort data: a review of recent approaches[J]. *Fisheries Research*, 2004, 70(2-3): 141-159.
- [27] Chen C S, Beardsley R C, Cowles G. An unstructured grid, finite-volume coastal ocean model (FVCOM) system[J]. *Oceanography*, 2006, 19(1): 78-89.
- [28] Magurran A E, McGill B J. Biological diversity: frontiers in measurement and assessment[M]. Oxford: Oxford University Press, 2011: 152-171.
- [29] Liu X X, Wang J, Zhang Y L, *et al.* Comparison between two GAMs in quantifying the spatial distribution of *Hexagrammos otakii* in Haizhou Bay, China[J]. *Fisheries Research*, 2019, 218: 209-217.
- [30] 李迎冬, 张崇良, 纪毓鹏, 等. 山东半岛南部海域小黄鱼时空分布及其与环境因子的关系[J]. *中国水产科学*, 2021, 28(4): 442-450.
- Li Y D, Zhang C L, Ji Y P, *et al.* Spatio-temporal distribution of *Larimichthys polyactis* in southern waters off the Shandong Peninsula and its relationship with environmental factors[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2021, 28(4): 442-450 (in Chinese).
- [31] 姜志强, 吴立新, 郝拉娣, 等. 海水养殖鱼类生物学及养殖[M]. 北京: 海洋出版社, 2005.
- Jiang Z Q, Wu L X, Hao L D, *et al.* Biology and culture of mariculture fish [M]. Beijing: China Ocean Press. 2005 (in Chinese).
- [32] 李敏, 李增光, 徐宾铎, 等. 时空和环境因子对海州湾方氏云鲷资源丰度分布的影响[J]. *中国水产科学*, 2015, 22(4): 812-819.
- Li M, Li Z G, Xu B D, *et al.* Effects of spatiotemporal and environmental factors on the distribution and abundance of *Pholis fangi* in Haizhou Bay using a generalized additive model[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2015, 22(4): 812-819 (in Chinese).
- [33] 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.
- [34] Bell R J, Richardson D E, Hare J A, *et al.* Disentangling the effects of climate, abundance, and size on the distribution of marine fish: an example based on four stocks from the Northeast US shelf[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2015, 72(5): 1311-1322.

Modeling distribution of *Hexagrammos otakii* in Haizhou Bay based on spatio-temporal species distribution models

ZHAO Wei^{1,2}, REN Yiping^{1,2,3}, XU Binduo^{1,2}, XUE Ying^{1,2}, ZHANG Chongliang^{1,2*}

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

2. Field Observation and Research Station of Haizhou Bay Fishery Ecosystem, Ministry of Education, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;

3. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266237, China)

Abstract: To understand the spatio-temporal distribution characteristics of *Hexagrammos otakii* in Haizhou Bay and its influencing factors, a spatio-temporal species distribution model was constructed based on the bottom trawl fishery resource surveys and environmental observation data conducted in Haizhou Bay from autumn 2013–2019 and used to analyze the relationship between its distribution and environmental factors. The residual independence and heterogeneity of the model were compared with those of the generalized additive model (GAM) by residual analysis, and the prediction performance of the model was tested by cross-validation, and finally the distribution was predicted and the habitat suitability index (HSI) and the center of gravity of resource distribution were calculated by the delta method. The deviation explanation rate of the spatio-temporal model was 65.50%, and model analysis showed that the most important environmental factor influencing the distribution of *H. otakii* was water depth (22.11%), followed by bottom water temperature (12.98%), while bottom salinity (0.09%) had less influence. There was a positive correlation between water depth and its distribution, a negative correlation between bottom water temperature and its distribution, and a weak positive linear relationship between bottom salinity and its distribution. The residual independence and heterogeneity of the spatio-temporal model was stronger than that of GAM, with a cross-validation regression line slope of 0.90 ± 0.38 . The model predictions showed that *H. otakii* mainly distributed in the sea area north of 34.5°N and east of 120.0°E . its high HSI value area tended to shrink year by year, and the center of gravity of resource distribution was shifting to the northeastern sea area, which might be the result of the combined effect of climate change and fishing pressure. This study analyzes the spatio-temporal distribution of *H. otakii* in Haizhou Bay, which is important for understanding the distribution dynamics of *H. otakii* and scientific fisheries management.

Key words: *Hexagrammos otakii*; spatio-temporal species distribution model; environmental factors; Gauss Markov random field; spatio-temporal autocorrelation; Haizhou Bay

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

Funding projects: Marine S & T Fund of Shandong Province for Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao)(2018SDKJ0501-2); National Key R & D Program of China (2018YFD0900904); National Natural Science Foundation of China (31772852)