



渤海莱州湾硬骨鱼类早期资源群落结构及演变

卞晓东^{1,2}, 万瑞景¹, 金显仕^{1,2*}, 单秀娟^{1,2}

(1. 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 农业农村部海洋渔业可持续发展重点实验室, 山东省渔业资源与生态环境重点实验室, 山东 青岛 266071;

2. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室, 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266200)

摘要: 莱州湾作为黄渤海众多渔业生物关键栖息地, 其鱼类早期发生量和补充量直接影响渤海乃至黄海渔业资源动态及其可持续性。实验基于历史调查资料并结合补充调查, 构建莱州湾鱼卵、仔鱼调查数据集, 通过数理统计和时间序列分析阐述近 40 年来莱州湾鱼类早期资源(浮性鱼卵、仔稚鱼)群聚特性和演替过程。结果显示, 莱州湾鱼类早期资源结构处在持续更替过程中, 不同时期早期资源的种类组成、资源丰度、优势种类和物种多样性水平等呈明显季节更替。鱼卵和仔稚鱼种类数和资源丰度均在 2010s (2010—2019, 以下同此表示) 初期跌至历史低值, 近年来均又呈现一定程度回升。鱼卵和仔稚鱼种类数由 1980s 的 44 种, 1990s 前期的 34 种、后期的 40 种, 2000s 的 35 种, 逐次下降至 2010s 前期的 24 种, 2010s 中后期开始逐步回升至 38 种。当前鱼卵种数仅为 1980s 的 60% 左右, 资源丰度不足彼时三分之一; 仔稚鱼种数为 1980s 的四分之三左右, 资源丰度约为彼时的 90%。生命周期短、性成熟早、处于食物链低端的中上层和底层小型鱼类为莱州湾鱼类早期资源的主体成分。长期变化, 相同季节优势种种类更替现象明显, 且近年来呈明显加快趋势; 鱼卵仔稚鱼物种多样性水平呈年际和年代际剧烈波动; 栖息类型、适温类型产卵亲体种数均呈先降后升变动趋势, 全年综合陆架浅水中上层鱼类所占比例升高, 中底层和底层鱼类所占比例降低。研究表明, 与 20 世纪 80 年代相比, 莱州湾鱼类早期资源已发生结构性改变, 这些变化均由一系列复杂并不断变化的环境条件与鱼类早期资源每个物种数量动态相互作用驱动, 是捕捞和环境双重压力下导致鱼类群落内生态位错位交替和结构性渔业资源衰退的具体体现。

关键词: 硬骨鱼类; 鱼类早期资源; 补充量; 物种多样性; 长期变化; 时间序列分析; 莱州湾

中图分类号: S 931

文献标志码: A

海湾以其独特的海洋水文条件为初级生产力高的海洋鱼类提供重要产卵和育幼场^[1-3]。海湾生态系统的稳定性和生境适宜性将决定其内部各生

活史类型渔业生物早期补充成功率, 进而影响种群动态^[1]。因此, 海湾生态系统在塑造渔业生物的时空分布格局, 影响种群结构和动态以及维持

收稿日期: 2021-05-24 修回日期: 2021-09-14

资助项目: 国家重点研发计划(2018YFD0900903); 国家自然科学基金(41506168); 农业农村部财政项目(125C0505); 山东省泰山学者专项(ts200749070); 黄渤海渔业资源与生态创新团队(2020TD01)

第一作者: 卞晓东(照片), 从事海洋鱼类早期生活史及其生态学研究, E-mail: bianxd@ysfri.ac.cn

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



沿岸生境物种多样性方面发挥着重要作用^[2-3], 可以被认为是近岸生境的“生态廊道”。莱州湾地处渤海南岸, 暖温带北缘, 季风气候区, 在陆上气候、黄河冲淡水和黄海冷水团次级水团-渤海水团交互影响下, 使温、盐等季节变化显著; 同时该海域受渤海逆时针环流、往复流性质的潮流及M₂潮汐余流占主要地位的余流影响, 形成错综复杂的海洋生态环境^[4]。它为各种海洋鱼类及其他海洋生物提供了良好的生存条件, 孕育了丰富的生物资源, 是黄渤海渔业生物主要产卵场、育幼场和渤海多种渔业的传统渔场^[5]。莱州湾渔业资源种群早期发生量和补充量直接影响到渤海, 乃至黄海渔业资源动态及其可持续性^[6]。

近40年来, 随着围垦滩涂、港口和河口建闸、海岸工程、海上采油平台建设等人类活动增加, 使莱州湾近岸生境破碎化; 陆源性污染对莱州湾海域环境影响加剧^[7]; 黄河径流量锐减或断流、全球变化背景下海表温度上升, 使莱州湾温盐度变化总体呈上升态势, 温盐度场结构变化导致了莱州湾环流变化^[8], 给鱼类产卵场生态环境带来严重负面影响, 大部分经济鱼类产卵场发生变迁, 甚至衰退。特别是该水域酷渔滥捕海洋生物资源^[9], 破坏了生物资源的自我更新机制, 导致生物群落内多重生态位交替失调和渔业资源衰退^[10-11], 这严重影响了整个黄渤海渔业生态系统健康和渔业资源可持续利用。渔业种群的变动主要由补充量变化驱动, 过度捕捞和早期补充不足是渔业资源衰退的两个重要原因^[12]。莱州湾产卵场功能是渔业资源养护和修复及生态系统水平渔业管理中需兼顾的重要生态基础。获取高质量、长周期的鱼卵仔稚鱼调查数据, 系统掌握莱州湾硬骨鱼类早期补充特征及其长期演替过程, 可帮助阐释莱州湾产卵场生态功能稳定机制。其可作为莱州湾渔业资源养护管理措施制订和实施效果评价的科学依据, 同时也是定量评估气候变化和捕捞、污染、海水养殖、大型海岸工程等人类活动对黄渤海渔业资源补充量影响的必要环节。为此, 基于历史调查资料并结合补充调查, 开展近40年来莱州湾鱼类早期资源集群特性和演替过程研究。

1 材料与方法

1.1 数据来源

1982—2019年, 中国水产科学研究院黄海水

产研究所于莱州湾海域先后开展过多航次鱼卵仔稚鱼调查, 取得了长期观测资料^[12-15]。本研究选取20世纪80年代以来各年代(含年内各季节和鱼类主要产卵期)53个航次数据, 研究各调查时期鱼类早期资源种类组成、资源丰度、优势种类和物种多样性水平。各调查时期采样站位及时间详见表1和图1。

鱼卵、仔稚鱼样品采集用网口内径80 cm、长270 cm、36 GG(孔径0.505 mm)筛绢制成的大型浮游生物网, 采用水平拖网, 每站表层拖网10 min, 拖曳速度2 n mile/h。标本用含5%甲醛溶液的海水固定。实验室内从大型浮游生物网采集样品中挑出鱼卵和仔稚鱼。样品全样本分析, 体视显微镜下经形态学鉴定并反复核实, 确认至每一物种单元, 并按种类及其发育阶段分别记录个体数。发育阶段包括卵(分裂期、原肠期、胚胎期、孵化期、死卵)和仔稚幼鱼(前期仔鱼、后期仔鱼、稚鱼和幼鱼)。

1.2 鱼卵仔稚鱼生态密度和种类数

本研究所用生态密度为个体数生态密度(ecological density of number, EDN)。不同调查时期鱼卵生态密度取黄渤海硬骨鱼类主要产卵季节(5、6和8月)数据来计算; 仔稚鱼生态密度则取周年调查(5、6、8、10、12—3月)各月数据来计算。在数据整理过程中, 由于水平拖网速度难以严格控制, 为便于同质比较和数据质量控制, 样品定量分析时以每站每网实际捕获鱼卵、仔稚鱼(粒、尾, 个/网)作为指标, 进行比较^[12-14]。因不同时期各月份调查站位和数量不同, 以1982—1983年调查结果作为本底(效应值为1), 采用R中的广义线性模型(generalized linear model, GLM), 考虑捕捞努力量的空间分布(渔区, zone)和数据尺度特征(调查时间, month), 分别对不同调查时期(year)鱼卵或仔稚鱼生态密度(cpue)进行标准化, 表达式为 $Glmmodle < -\ln(\ln_cpue \sim \text{factor}(\text{year}) + \text{factor}(\text{zone}) + \text{factor}(\text{month}))$, 以构建资源丰度指数(abundance index, AI)指示不同调查时期鱼卵、仔稚鱼生态密度^[16]。鱼卵或仔稚鱼种数为考察期出现鱼卵或仔稚鱼物种数。

1.3 鱼卵仔稚鱼优势种类和重要种类

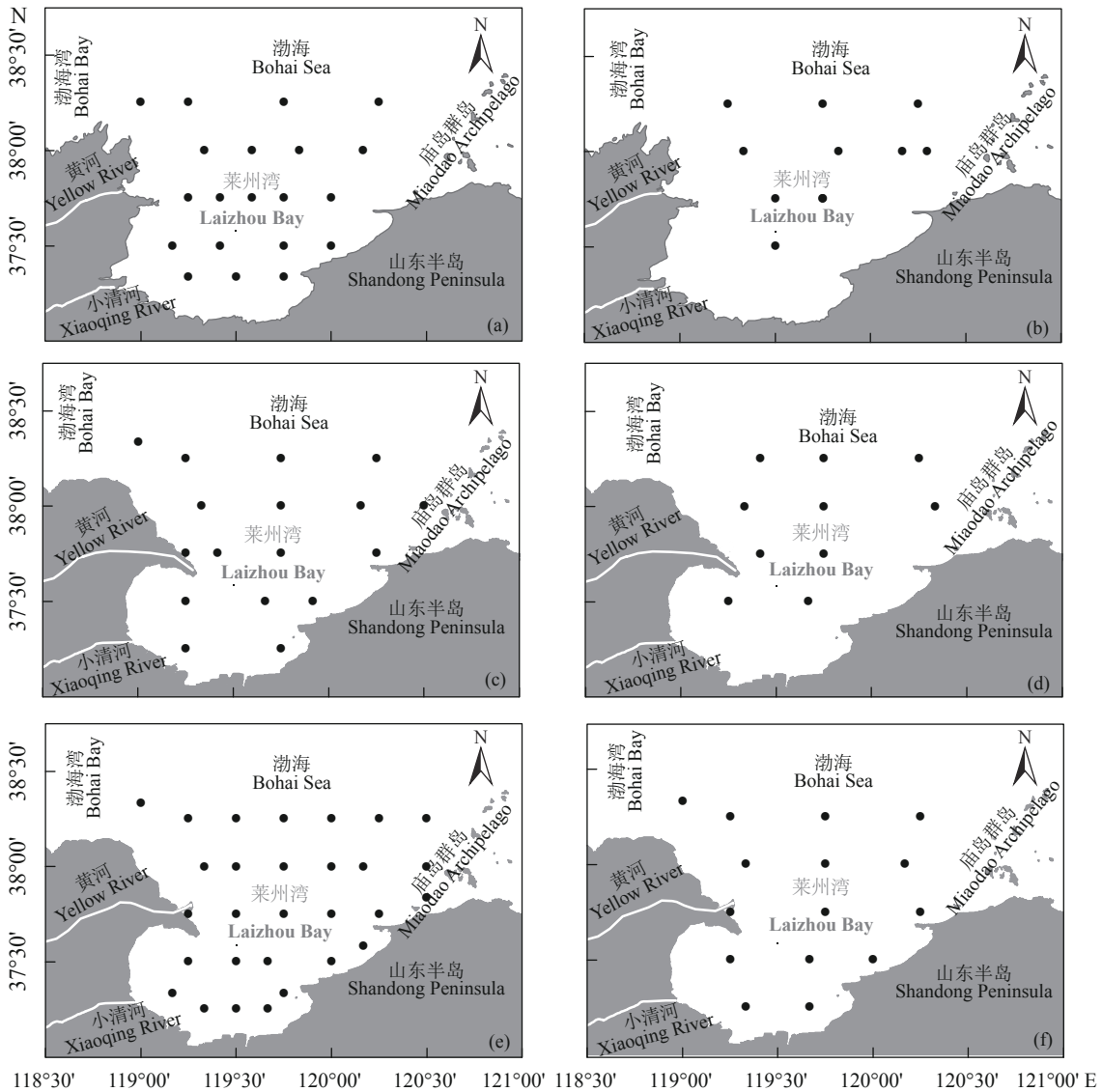
运用Pinkas相对重要性指数[index of relative importance, IRI, 公式(1)]^[17]对每航次调查出现鱼卵和仔稚鱼种类组成分别进行分析, 以确定鱼卵

表 1 各调查时期莱州湾鱼卵仔稚鱼调查时间和站位数

Tab. 1 Survey time and number of sampling stations during different survey periods in the Laizhou Bay

年份 year	调查站数 number of sampling stations / 调查时间 survey time (month-date)				
	春季 spring	春-夏季 spring-summer	夏季 summer	秋季 autumn	冬季 winter
1982—1983	20/05-06—05-19	21/06-07—06-17	20/08-05—08-27	20/10-07—10-25	11/01-28—02-05
1992—1993	15/05-25—06-07	15/05-25—06-07	13/08-08—08-18	17/10-07—10-21	10/02-15—02-21
1998—1999	17/05-25—06-04	17/05-25—06-04	15/08-05—08-13	18/10-08—10-16	14/02-01—02-07
2006—2008	29/05-28—06-01	29/06-14—06-19	21/08-22—08-24	15/10-24—10-27	—
2011—2012	17/05-06—06-11	18/06-09—06-12	18/08-01—08-05	18/10-19—10-23	18/03-21—03-27
2013—2014	17/05-17—05-26	19/06-18—06-26	14/08-10—08-20	16/10-13—10-31	16/02-23—03-05
2014—2015	16/05-17—05-26	16/06-15—06-24	22/08-13—08-22	15/10-09—10-24	19/01-09—01-20
2015—2016	25/05-17—05-30	23/06-13—06-25	27/08-05—08-17	—	14/01-09—01-28
2016—2017	26/05-16—05-26	26/06-18—06-28	27/08-02—08-12	24/10-13—10-26	21/12-15—12-24
2017—2018	21/05-22—05-30	22/06-10—06-19	22/08-10—08-18	22/10-13—10-26	21/03-21—03-29
2018—2019	27/05-24—05-31	22/06.14—06.23	23/08-02—08-11	22/10-19—10-28	28/03-29—04-02

注：“—”空值
Notes: “—” means no data



(图 1 Fig. 1)

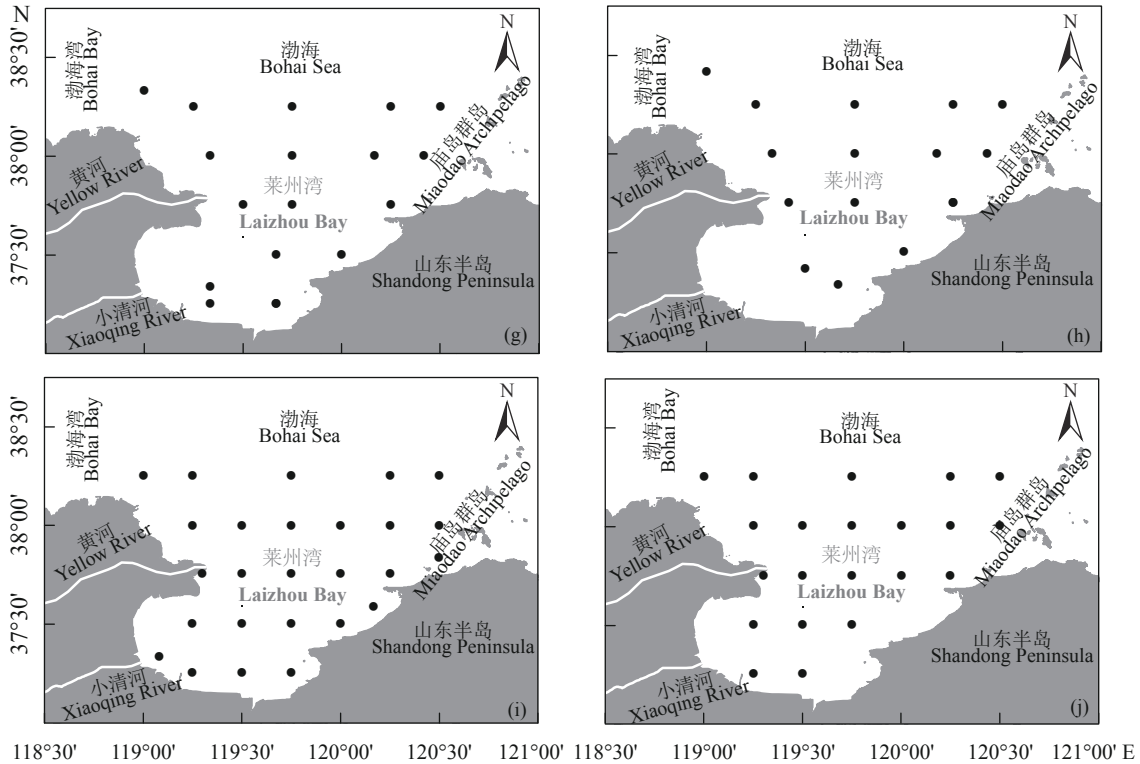


图 1 各调查时期莱州湾鱼卵、仔稚鱼采样区域和调查站位图

(a) 1982年5—6、8、10月；(b) 1983年1—2月；(c) 1992年8、10月，1993年5—6月，1998年5—6、8、10月；(d) 1993、1999年2月；(e) 2008年5—6月；(f) 2007年8月，2006年10月；(g) 2011、2013、2014年5—6、8、10月；(h) 2012年3月，2014年2月，2015年1月；(i) 2015—2018年5、6、8、10月；(j) 2016年1、12月，2017、2019年3月

Fig. 1 Survey area and sampling stations in the Laizhou Bay in different survey periods

(a) May, June, August and October in 1982; (b) January-February in 1983; (c) August, October in 1992, May-June in 1993, May-June, August and October in 1998; (d) February in 1993 and 1999; (e) May, June in 2008; (f) August in 2007, October in 2006; (g) May, June, August and October in 2011, 2013, 2014; (h) March in 2012, February in 2014 and January in 2015; (i) May, June, August and October in 2015 to 2018; (j) January and December in 2016, March in 2017 and 2019

或仔稚鱼优势种类 (dominant species)、重要种类 (important species) 和主要种类 (main species) 的成分。

$$IRI = (N\% + W\%) \cdot F\% \quad (1)$$

$$IRI = N\% \cdot F\% \quad (2)$$

公式(1)中, $N\%$ 为每航次调查过程中某种鱼卵或仔稚鱼个体数量占鱼卵或仔稚鱼总量的比例; $W\%$ 为每航次调查过程中某种鱼卵或仔稚鱼生物量比例。由于鱼卵和仔稚幼鱼个体都很小, 因此不考虑生物量, 只考虑个体数量这一因素, IRI [18] 的计算公式可以简化为公式(2)。取 IRI 值大于 1 000 的种类定义为鱼卵或仔稚鱼优势种; 鱼卵重要种类 IRI 值为 500~1 000, 仔稚鱼重要种类 IRI 值为 350~1 000。

1.4 鱼卵仔稚鱼物种多样性水平及其种类更替

采用 α 多样性测度方法, 即香农-威纳指数

[Shannon-Wiener index, H' , 公式(3)] 和 Pielou 均匀度指数 [Pielou's evenness, J , 公式(4)] 研究莱州湾不同调查时期各季节鱼卵和仔稚鱼物种多样性; 采用 β 多样性测度方法, 即 Jaccard 群落种类组成相似性指数 [coefficient of community, CC , 公式(5)] [19] 和基于鱼类早期资源种类相似程度的层次聚类方法比较各年间鱼类早期资源 (鱼卵仔稚鱼种数合并计数) 种类相似程度。

公式(3)和(4)中, S 为不同调查时期各季节鱼类早期资源中出现的鱼卵或仔稚鱼种类数, P_i 为群落中第 i 种鱼卵或仔稚鱼所占鱼卵或仔稚鱼总量的个体比例。公式(5)中, S_s 为两个比较年份间鱼类早期资源共有种类数, S_j 和 S_k 分别为两个比较年份各自拥有的种数。当 CC 为 0~0.25 时, 群落之间极不相似; 当 CC 为 0.25~0.50 时, 群落之间中等不相似; 当 CC 为 0.50~0.75 时; 群落之间中等相似; 当 CC 为 0.75~1.00 时, 群落之间极

相似^[12, 19]。

$$H' = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i \quad (3)$$

$$J = H' / \ln S; \quad (4)$$

$$CC = S_s / (S_j + S_k - S_s) \quad (5)$$

1.5 产卵亲体适温类型和栖息类型分析

根据鱼类区系分类有关文献索引^[20]将莱州湾产卵亲体的适温类型划分为暖温种 (warm temperate species, WT)、暖水种 (warm water species, WW) 和冷温种 (cold temperate species, CT)。根据刘静等^[21]鱼类栖息类型划分将莱州湾产卵亲体划分为大陆架浅水底层鱼类 (continental shelf demersal fish, CD)、大陆架浅水中底层鱼类 (continental shelf benthopelagic fish, CBD)、大陆架浅水中上层鱼类 (continental shelf pelagic-neritic fish, CPN)、大陆架岩礁性鱼类 (continental shelf reef-associated fish, CRA)、大陆架大洋洄游性中上层鱼类 (oceanic pelagic fish, OEP) 和大洋深水底层鱼类 (oceanic bathydemersal fish, OMP)。

2 结果

2.1 莱州湾鱼卵种类数和生态密度季节变化和年代际变化

近 40 年来, 莱州湾主要产卵季节 (5、6 和 8 月) 鱼卵种数由 1980s 的 31 种、1990s 的 23 种、2000s 的 18 种, 逐次下降至 2010s 前期的 16 种 (不

足 1980s 的二分之一)。2010s 中期 (2015—2016 年) 始, 鱼卵种数逐步回升, 至 2017—2018 年达 29 种, 2018—2019 年为 25 种 (图 2-a)。季节变化, 各调查时期春季 (5 月) 和春夏季 (6 月) 采集浮性卵种数最多, 夏季 (8 月) 次之, 秋季 (10 月) 种类较少, 冬季 (12—3 月) 均未采集到浮性卵 (图 3-a)。长期变化, 春季和春夏季采集鱼卵种数年代际波动明显, 呈先降后升趋势。春季鱼卵种数由 1980s 的 14 种和 1990s 初期的 21 种, 逐次下降至 2010s 初期的 6 种 (不足 1980s 的二分之一); 此后, 鱼卵种数出现回升, 至 2016—2017 年恢复至 1980s 水平, 达 16 种 (图 3-a)。春夏季, 鱼卵种数由 1980s 的 26 种, 逐次下降至 1990s 初期的 21 种、1990s 后期的 16 种和 2000s 的历史低值 11 种 (不足 1980s 的二分之一); 2010s 前期鱼卵种数维持在较低水平, 自 2010s 中后期始鱼卵种数逐步增多, 2018—2019 年达 18 种 (图 3-a)。夏季和秋季出现鱼卵种数相对稳定, 夏季出现种数为 6~9 种, 秋季为 1~2 种 (图 3-a)。

1980s 鱼卵 AI 值为 1, 至 1990s 初期跃升至 1.82; 此后, 鱼卵 AI 急剧下跌, 至 1990s 后期为 0.41 (不足 1980s 的二分之一), 2000s 则跌至历史低值 0.05 (仅为 1980s 年的二十分之一)。进入 2010s, 鱼卵 AI 处在低水平区间 (0.06~0.30), 近年来鱼卵 AI 值略有回升, 至 2018—2019 年为 0.30 (不足 1980s 的三分之一) (图 2-a)。季节变化, 鱼卵平均资源密度 (AEDN, 个/网) 在升温期 (春、春夏季) 较高; 夏季 AEDN 急剧下降, 至秋季整个调查海区仅有

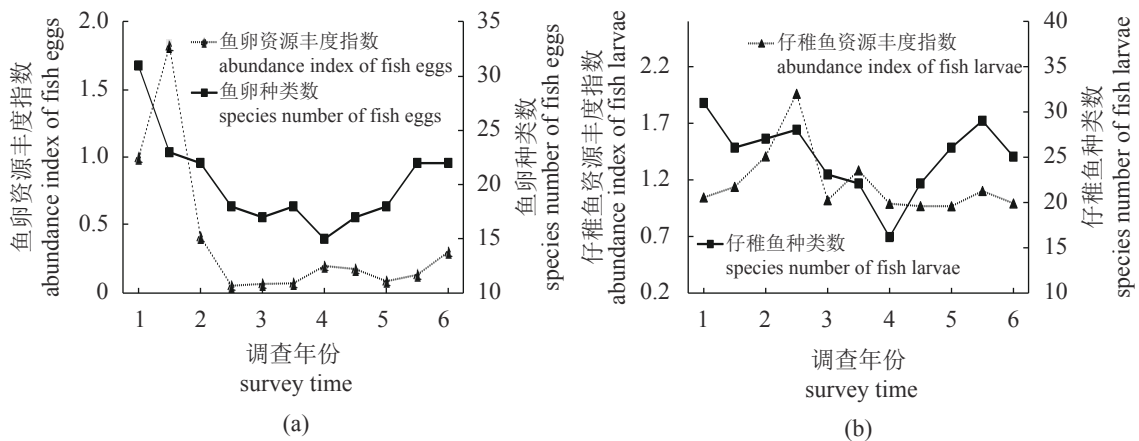


图 2 莱州湾各调查时期 (年份) 鱼卵 (a) 和仔稚鱼 (b) 资源丰度指数和种类数

1. 1982—1983, 2. 1998—1999, 3. 2011—2012, 4. 2014—2015, 5. 2016—2017, 6. 2018—2019, 图 3、5 同

Fig. 2 Abundance index and species number of fish eggs (a) and fish larvae (b) across different survey periods (year) since the 1980s in the Laizhou Bay

1. 1982—1983, 2. 1998—1999, 3. 2011—2012, 4. 2014—2015, 5. 2016—2017, 6. 2018—2019, the same as Fig. 3 and 5

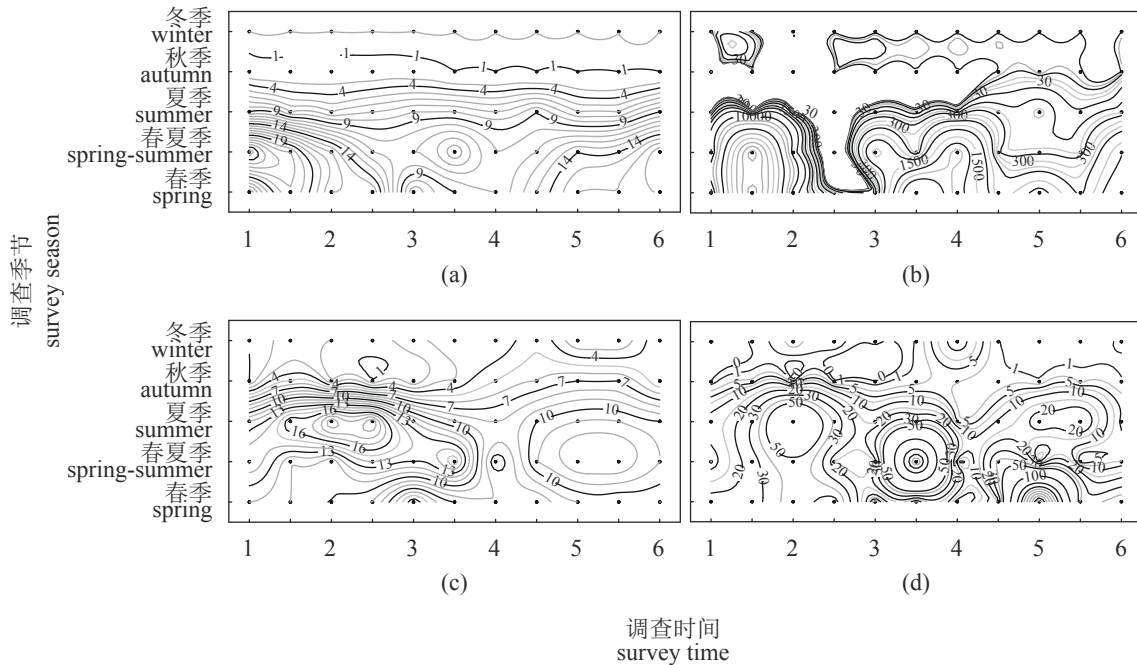


图3 莱州湾各调查时期不同季节鱼卵、仔稚鱼种类数和生态密度概况

(a) 鱼卵种类; (b) 鱼卵生态密度; (c) 仔稚鱼种类; (d) 仔稚鱼生态密度

Fig. 3 Number of species and ecological density to fish eggs and larvae profiles in the survey seasons across different survey periods in the Laizhou Bay

(a) number of egg species; (b) ecological density of fish eggs; (c) number of larvae species; (d) ecological density of fish larvae

零星鱼卵分布(图3-b)。长期变化,春季鱼卵AEDN由1980s的2233.15个/网跃升至1990s初期历史高值87285个/网;1990s后期下跌至6633.94个/网,2000s下跌至385.17个/网,至2010s初期跌至历史低值54.35个/网(不足1980s的二十分之一);自2010s中后期始,鱼卵AEDN呈现波动上行趋势,至2018—2019年达1473.61个/网(图3-b)。春夏季鱼卵AEDN波动趋势类似春季,1980s为3920.95个/网,1990s初跃升至87285个/网;至1990s后期快速下降至6633.94个/网,2000s下跌至历史低值49.59个/网(不足1980s的七十分之一);2010s前期为274.75~2853.31个/网区间,2010s中后期为146~983.14个/网低水平区间(图3-b)。长期变化,夏季鱼卵AEDN在1982—2014年为23.57~94.89个/网区间;自2010s中后期始,上破该区间达历史高值177.15个/网。长期变化,秋季鱼卵AEDN各调查时期密度均较低,由1980s的9个/网降至2000s的6.40个/网,至2010s AEDN为0.44~1.90个/网低水平区间(图3-b)。

2.2 莱州湾仔稚鱼种类数、生态密度季节变化和年代际变化

近40年来,莱州湾周年调查仔稚鱼种数由

1980s的31种、1990s的26种,逐次下降至2010s前期的16种(仅为1980s的二分之一);2010s中后期仔稚鱼种数回升,2018—2019年升至25种(图2-b)。季节变化,各调查时期仔稚鱼种数在升温季呈上升趋势,并在春夏季至年内达到高值;夏季仔稚鱼种数下降,秋季出现种数年内最低,冬季仍有一定种类仔稚鱼(图3-c)。长期变化,春和春夏季仔稚鱼种数均呈先降后升变动趋势。春季出现仔稚鱼种数由1980s的12种,逐次下降至2010s前期的3种;2010s中后期为7~9种区间(图3-c)。春夏季出现仔稚鱼种数1980s—2010s初期为11~16种,2014—2015年降至历史低值6种;2010s中后期稳定为11~13种(图3-c)。夏季出现仔稚鱼种数由1980s年的12种,逐次上升至2000s的20种;进入2010s仔稚鱼种数为8~12种(图3-c)。秋季出现仔稚鱼种数较低,1980s仅1种;1990s前期为5种,1990s中后期降为2种;至2010s初期仅1种,2010s中后期始仔稚鱼种数逐年递增,并在2017—2018年至历史高值7种(图3-c)。冬季出现仔稚鱼种数也较低,长期变化呈明显上升趋势。1980s仅出现1种,1990s前期3种,此后仔稚鱼种数在2~5种区间波动,2018—2019年达

历史高值 5 种 (图 3-c)。

仔稚鱼 AI 呈先升后降的趋势。1980s 仔稚鱼 AI 为 1, 至 1990s 后期升至 1.35, 2000s 达历史高值 1.89; 进入 2010s 后仔稚鱼 AI 稳定在 0.92~1.23 区间 (图 2-b)。季节变化, 仔稚鱼 AEDN 在各调查时期升温季节和夏季较高, 至秋冬季仅有零星仔稚鱼分布 (图 3-d)。长期变化, 相同季节仔稚鱼 AEDN 均呈剧烈年际和年代际波动 (图 3-d)。春季 AEDN 由 1980s 的 23.90 个/网逐渐增至 2000s 的 56.03 个/网; 此后在 2010s 初期降至历史低值 0.29 个/网, 2010s 中期始仔稚鱼密度出现回升, 2016—2017 年至历史高值 319.50 个/网 (图 3-d)。春夏季 AEDN 波动最为剧烈。1980s 为 6.86 个/网; 至 1990s 后期为 46.35 个/网; 自 2000s 后期至 2010s 初期维持在 14.11~14.45 个/网, 2013—2014 年达历史高值 227.50 个/网, 2010s 中后期在 4.38~43.35 个/网区间 (图 3-d)。夏季 AEDN 呈先升后降变动趋势, 由 1980s 的 12.55 个/网, 增至 1990s 后期的 99.44 个/网; 此后, AEDN 波动下行, 2000s 中期为 39.14 个/网, 2014—2015 年至历史低值 4.23 个/网 (图 3-d)。秋季 AEDN 较低, 变动趋势类似夏季。1980s 为 0.05 个/网, 1990s 初期至历史高值 3.59 个/网; 此后进入波动下行区间, 至 2010s 初期至历史低值 0.06 个/网; 此后波动上行, 2010s 后期为 1.14 个/网 (图 3-d)。冬季 AEDN, 1980s 为 0.09 个/网; 1990s 中后期为 4.64 个/网; 2000s 后期至 2010s 初期维持在 0.28~2.50 个/网; 2014—2015 年至历史高值 13.42 个/网, 2010s 中后期为 0.57~1.36 个/网 (图 3-d)。

2.3 鱼卵、仔稚鱼优势种类和重要种类季节变化和年代际变化

季节变化, 年内鱼卵在增温期春和春夏季优势和重要种类为暖温性 CPN、CD、CBD 和 CRA 鱼类; 夏季更替为暖温性和暖水性 CD 和 CBD 鱼类为主; 在降温期秋季主要为 CRA 鱼类; 冬季未采集过浮性鱼卵 (表 2)。年代际变化, 春季和春夏季优势和重要种类, 1980s 为暖温性小型 CPN 鱼类青鳞小沙丁鱼 (*Sardinella zunasi*)、斑鰾 (*Konosirus punctatus*)、鲢 (*Engraulis japonicus*) 和暖温性小型 CD 鱼类绯鳊 (*Callionymus beniteguri*); 1990s 前期为鲢, 1990s 后期为鲢、斑鰾、暖水性 CRA 鱼类鲮 (*Platycephalus indicus*) 和暖温性 CBD 鱼类黄姑鱼 (*Nibea albiflora*); 2000s 为鲢、暖水性

CPN 鱼类赤鼻棱鲷 (*Thryssa kammalensis*)、和 CBD 鱼类白姑鱼 (*Pennahia argentata*); 2010s 初期为斑鰾、鲢和绯鳊, 2010s 中期为鲢, 2010s 后期鲮、暖水性 CBD 鱼类叫姑鱼 (*Johnius grypotus*) 和暖温性 CD 鱼类短吻红舌鲷 (*Cynoglossus joyneri*) 等优势度均显著上升与鲢共同成为优势或重要种类; 2017 年来, 暖温性 CPN 鱼类蓝点马鲛 (*Scomberomorus niphonius*) 优势度显著提升, 与斑鰾和鲢共同组成优势或重要种类 (表 2)。夏季优势和重要种类, 1980s 为短吻红舌鲷和少鳞鳊 (*Sillago japonica*); 1990s 初期为短吻红舌鲷, 1990s 后期为短吻红舌鲷和暖水性 CBD 鱼类小带鱼 (*Eupleurogrammus muticus*); 2000s 中后期至 2010s 初期短吻红舌鲷为单一优势种类; 近年来更替为以短吻红舌鲷和少鳞鳊为优势或重要种类 (表 2)。秋季 1980s 优势和重要种类为暖温性 CRA 鱼类花鲈 (*Lateolabrax maculatus*); 1990s 前期为鲢和花鲈, 1990s 后期为花鲈和暖温性 CD 鱼类半滑舌鲷 (*C. semilaevis*); 2000s 中后期为花鲈 1 种; 2010s 初更替为鲢, 此后花鲈又成为单一优势或重要种类 (表 2)。

季节变化, 年内仔稚鱼在春季和春夏季优势和重要种类以暖温性 CPN 鱼类和 CD 鱼类为主; 夏季更替为以暖水性和暖温性的 CPN 鱼类和 CD 鱼类为主; 秋季主要为暖温性的 CRA 鱼类, 部分时期暖水性 CPN 或 OEP 鱼类优势度上升成为优势或重要种类; 冬季以冷温性的 CD 鱼类为主, 部分年份暖温性 CRA 鱼类优势度上升成为优势或重要种类 (表 3)。年代际变化, 春季和春夏季优势和重要种类 1980s 以暖温性 CPN 鱼类为主, 如鲛 (*Liza haematocheilus*)、鲢和沙氏下鱈鱼 (*Hyporhamphus sajori*); 自 1990s 初期始至 2010s 中期, 除暖温性 CPN 鱼类外, 暖温性 CD 鱼类仔稚鱼优势度相继上升成为优势或重要种类, 如 1990s 的少鳞鳊和舒氏海龙 (*Syngnathus schlegelii*), 2000s 的矛尾复虾虎鱼 (*Acanthogobius hasta*), 2010s 的矛尾虾虎鱼 (*Chaeturichthys stigmatias*)、纹缟虾虎鱼 (*Tridentiger trionocephalus*) 和黑鲷 (*Acanthopagrus schlegelii*) 等; 2010s 中后期更替为鲛、斑鰾和鲢等。夏季优势和重要种类, 1980s 为暖水性 CPN 鱼类白氏银汉鱼 (*Hypoatherina valenciennei*); 1990s 为暖水性 CD 鱼类少鳞鳊和 CPN 鱼类赤鼻棱鲷、暖温性 CD 鱼类油鲚 (*Sphyaena pinguis*);

表 2 1980s 以来莱州湾各调查时期鱼卵优势种类 (IRI >1 000) 和重要 (IRI >500) 种类及其亲体适温和栖息类型

Tab. 2 Dominant (IRI >1 000) and important (IRI >500) species of fish eggs with temperature adaptation (TA) and habitat types (HT) to the spawning stock in the Laizhou Bay since the 1980s

月份 month	年份 year	鱼卵优势重要种 dominant and important species	<i>N</i>	<i>F</i>	IRI	适温类型 temperature adaptation	栖息类型 habitat types	
5月 May	1982—1983	鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.54	0.70	3 777.49	WT	CPN	
		青鳞小沙丁鱼 <i>Sardinella zunasi</i>	0.11	0.65	725.78	WT	CPN	
		斑鲦 <i>Konosirus punctatus</i>	0.11	0.60	637.57	WT	CPN	
		绯鲷 <i>Callionymus beniteguri</i>	0.07	0.75	556.17	WT	CD	
	1992—1993	鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.96	1.00	9 606.46	WT	CPN	
	1998—1999	鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.45	0.76	3 423.77	WT	CPN	
		斑鲦 <i>Konosirus punctatus</i>	0.17	0.47	805.55	WT	CPN	
		鲷 <i>Platycephalus indicus</i>	0.09	0.82	722.12	WW	CRA	
	2006—2008	鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.66	0.62	4 073.75	WT	CPN	
	2011—2012	斑鲦 <i>Konosirus punctatus</i>	0.11	0.60	637.57	WT	CPN	
		绯鲷 <i>Callionymus beniteguri</i>	0.07	0.75	556.17	WT	CD	
		鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.97	0.41	3 975.84	WT	CPN	
	2014—2015	鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.93	0.88	8 175.46	WT	CPN	
	2015—2016	鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.50	0.77	3 857.58	WT	CPN	
		鲷 <i>Platycephalus indicus</i>	0.26	0.62	1 584.68	WW	CRA	
		鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.87	0.62	5 374.05	WT	CPN	
	2016—2017	鲷 <i>Platycephalus indicus</i>	0.09	0.69	603.32	WW	CRA	
		2017—2018	鲷 <i>Platycephalus indicus</i>	0.25	0.77	1 896.79	WW	CRA
		蓝点马鲛 <i>Scomberomorus niphonius</i>	0.18	0.82	1 455.25	WT	CPN	
	2018—2019	鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.36	0.23	807.76	WT	CPN	
鳀 <i>Engraulis japonicus</i>		0.72	0.57	4 133.27	WT	CPN		
蓝点马鲛 <i>Scomberomorus niphonius</i>		0.07	0.46	328.68*	WT	CPN		
6月 June	1982—1983	鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.85	0.52	4 433.73	WT	CPN	
		1992—1993	鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.96	1.00	9 606.46	WT	CPN
		1998—1999	鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.45	0.76	3 423.77	WT	CPN
			斑鲦 <i>Konosirus punctatus</i>	0.17	0.47	805.55	WT	CPN
	鲷 <i>Platycephalus indicus</i>		0.09	0.82	722.12	WW	CRA	
	2006—2008	黄姑鱼 <i>Nibea albiflora</i>	0.16	0.41	656.66	WT	CBD	
		赤鼻棱鳀 <i>Thryssa kammalensis</i>	0.41	0.25	1 036.86	WW	CPN	
		白姑鱼 <i>Pennahia argentata</i>	0.28	0.38	1 049.76	WW	CBD	
	2011—2012	鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.89	0.44	3 968.11	WT	CPN	
	2013—2014	鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.95	0.38	3 554.65	WT	CPN	
	2014—2015	鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.98	0.56	5 501.54	WT	CPN	
	2015—2016	鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.58	0.43	2 539.47	WT	CPN	
	2016—2017	叫姑鱼 <i>Johnius grypotus</i>	0.21	0.54	1 115.63	WW	CBD	
		短吻红舌鲷 <i>Cynoglossus joyneri</i>	0.12	0.54	649.32	WT	CD	
	2017—2018	叫姑鱼 <i>Johnius grypotus</i>	0.21	0.50	1 063.20	WW	CBD	
		鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.22	0.41	903.01	WT	CPN	
		鲷 <i>Platycephalus indicus</i>	0.18	0.50	893.52	WW	CRA	
	2018—2019	短吻红舌鲷 <i>Cynoglossus joyneri</i>	0.15	0.50	734.74	WT	CD	
		鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.70	0.36	2 554.99	WT	CPN	

· 续表 2 ·

月份 month	年份 year	鱼卵优势重要种 dominant and important species	<i>N</i>	<i>F</i>	IRI	适温类型 temperature adaptation	栖息类型 habitat types
8月 August	1982—1983	短吻红舌鲷 <i>Cynoglossus joyneri</i>	0.30	0.60	1 820.85	WT	CD
		少鳞鳕 <i>Sillago japonica</i>	0.54	0.55	2 943.24	WW	CD
	1992—1993	短吻红舌鲷 <i>Cynoglossus joyneri</i>	0.74	0.46	3 396.45	WT	CD
	1998—1999	小带鱼 <i>Eupleurogrammus muticus</i>	0.36	0.56	1 977.62	WW	CBD
		短吻红舌鲷 <i>Cynoglossus joyneri</i>	0.42	0.28	1 174.21	WT	CD
	2006—2008	短吻红舌鲷 <i>Cynoglossus joyneri</i>	0.89	0.52	4 597.74	WT	CD
	2011—2012	短吻红舌鲷 <i>Cynoglossus joyneri</i>	0.61	0.21	1 285.15	WT	CD
	2013—2014	短吻红舌鲷 <i>Cynoglossus joyneri</i>	0.96	0.29	2 753.25	WT	CD
	2014—2015	少鳞鳕 <i>Sillago japonica</i>	0.51	0.57	2 855.69	WW	CD
		短吻红舌鲷 <i>Cynoglossus joyneri</i>	0.44	0.61	2 692.78	WT	CD
	2015—2016	短吻红舌鲷 <i>Cynoglossus joyneri</i>	0.72	0.74	5 302.73	WT	CD
		少鳞鳕 <i>Sillago japonica</i>	0.24	0.52	1 233.64	WW	CD
	2016—2017	青鳞小沙丁鱼 <i>Sardinella zunasi</i>	0.71	0.11	786.35	WT	CPN
		少鳞鳕 <i>Sillago japonica</i>	0.21	0.33	689.94	WW	CD
	2017—2018	短吻红舌鲷 <i>Cynoglossus joyneri</i>	0.92	0.50	4 618.14	WT	CD
	2018—2019	短吻红舌鲷 <i>Cynoglossus joyneri</i>	0.60	0.52	3 134.05	WT	CD
		少鳞鳕 <i>Sillago japonica</i>	0.17	0.35	608.39	WW	CD
	10月 October	1982—1983	花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>	0.98	0.20	1 966.67	WT
1992—1993		鲉 <i>Engraulis japonicus</i>	0.81	0.29	2 511.45	WT	CPN
		花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>	0.19	0.47	836.21	WT	CRA
1998—1999		花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>	0.60	0.39	2 333.33	WT	CRA
		半滑舌鲷 <i>Cynoglossus semilaievis</i>	0.40	0.22	888.89	WT	CD
2006—2008		花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>	0.99	0.69	6 815.73	WT	CRA
2011—2012		鲉 <i>Engraulis japonicus</i>	0.88	0.06	486.08*	WT	CPN
2013—2014		花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>	1.00	0.06	625.00	WT	CRA
2014—2015		花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>	1.00	0.20	2 000.00	WT	CRA
2016—2017		花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>	1.00	0.04	416.67*	WT	CPN
2017—2018		花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>	1.00	0.50	5 000.00	WT	CRA
2018—2019		花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>	1.00	0.23	2 272.73	WT	CRA

注: “*”代表IRI值均未超过500, 取最大值。WT. 暖温种, WW. 暖水种, CT. 冷温种, CD. 大陆架浅水底层鱼类, CBD. 大陆架浅水中中层鱼类, CPN. 大陆架浅水中上层鱼类, CRA. 大陆架岩礁性鱼类, OEP. 大陆架大洋洄游性中上层鱼类, OMP. 大洋深水底层鱼类, 下同

Notes: “*” means no IRI value exceeds 500, the maximum value would be used. WT. warm temperate species, WW. warm water species, CT. cold temperate species. CD. continental shelf demersal fish, CBD. continental shelf benthopelagic fish, CPN. continental shelf pelagic-neritic fish, CRA. continental shelf reef-associated fish, OEP. oceanic pelagic fish, OMP. oceanic bathydemersal fish, the same below

2000s 为暖温性 CD 鱼类中华栉孔虾虎鱼 (*Ctenoprypauchen chinensis*); 2010s 前期为白氏银汉鱼和沙氏下鱈鱼; 2010s 中后期少鳞鳕优势度上升, 与白氏银汉鱼或沙氏下鱈鱼共同组成优势种类 (表 3)。秋季各调查时期优势和重要种类, 1980s 为暖水性 OEP 鱼类尖嘴扁颌针鱼 (*Strongylura anastomella*); 1990s 前期为花鲈、1990s 后期为白氏银汉鱼和赤鼻棱鲉; 2000s 花鲈成为唯一优势种类; 进入 2010s, 鲉、赤鼻棱鲉与暖水性 OEP 鱼类中颌棱鲉 (*T. mystax*) 等交替成为优势或重要种类 (表 3)。冬季 1980s 优势种类为花鲈; 1990s 冷温性 CT 鱼类大

泷六线鱼 (*Hexagrammos otakii*) 和玉筋鱼 (*Ammodytes personatus*) 交替与花鲈组成优势或重要种类 (表 3); 进入 2010s, 除前期暖温性 CD 鱼类大银鱼 (*Protosalanx hyalocranius*) 和冷温性 CD 鱼类方氏云鲷 (*Enedrias fangi*) 共同组成重要种类外, 其余各调查时期优势和重要种类均为大泷六线鱼和方氏云鲷 (表 3)。

2.4 鱼卵物种多样性水平季节变化和年代际变化

多轮周年调查显示, 鱼卵 *H'* 季节变化明显

表 3 1980s 以来莱州湾各调查时期仔稚鱼优势种类 (IRI>1 000) 和重要 (IRI>350) 种类及其亲体适温和栖息类型

Tab. 3 Dominant (IRI>1 000) and important (IRI>350) species of fish larvae with temperature adaptation (TA) and habitat types (HT) to the spawning stock in the Laizhou Bay since the 1980s

月份 month	年份 year	仔稚鱼优势重要种 dominant and important species	<i>N</i>	<i>F</i>	IRI	适温类型 TA	栖息类型 HT
5月 May	1982—1983	鲰 <i>Liza haematocheilus</i>	0.73	0.15	1 101.46	WT	CPN
	1992—1993	舒氏海龙 <i>Syngnathus schlegeli</i>	0.17	0.51	896.59	WT	CD
		少鳞鳎 <i>Sillago japonica</i>	0.16	0.56	920.55	WW	CD
	1998—1999	鲰 <i>Liza haematocheilus</i>	0.53	0.35	1 863.24	WT	CPN
		斑鲷 <i>Konosirus punctatus</i>	0.36	0.29	1 052.55	WT	CPN
	2006—2008	鲰 <i>Liza haematocheilus</i>	0.27	0.48	1 281.90	WT	CPN
		矛尾复虾虎鱼 <i>Acanthogobius hasta</i>	0.24	0.34	839.88	WT	CD
	2011—2012	纹缟虾虎鱼 <i>Tridentiger trionocephalus</i>	0.60	0.18	1 058.82	WT	CD
	2013—2014	矛尾复虾虎鱼 <i>Chaeturichthys stigmatias</i>	0.81	0.18	1 430.02	WT	CD
	2014—2015	鲰 <i>Liza haematocheilus</i>	0.24	0.19	450	WT	CPN
		黑鲷 <i>Acanthopagrus schlegelii</i>	0.18	0.25	450	WT	CD
	2015—2016	鲰 <i>Liza haematocheilus</i>	0.39	0.27	1 040.84	WT	CPN
		斑鲷 <i>Konosirus punctatus</i>	0.53	0.15	816.81	WT	CPN
	2016—2017	鲰 <i>Liza haematocheilus</i>	0.98	0.54	5 290.63	WT	CPN
	2017—2018	鲰 <i>Liza haematocheilus</i>	0.87	0.55	4 738.76	WT	CPN
	2018—2019	斑鲷 <i>Konosirus punctatus</i>	0.69	0.18	1 223.95	WT	CPN
		鲰 <i>Liza haematocheilus</i>	0.23	0.43	994.41	WT	CPN
	6月 June	1982—1983	沙氏下鱚鱼 <i>Hyporhamphus sajori</i>	0.31	0.43	1 332.92	WT
鲰 <i>Liza haematocheilus</i>			0.12	0.57	691.14	WT	CPN
鳀 <i>Engraulis japonicus</i>			0.28	0.19	530.70	WT	CPN
1992—1993		舒氏海龙 <i>Syngnathus schlegeli</i>	0.17	0.51	896.59	WT	CD
		少鳞鳎 <i>Sillago japonica</i>	0.16	0.56	920.55	WW	CD
1998—1999		鲰 <i>Liza haematocheilus</i>	0.53	0.35	1 863.24	WT	CPN
		斑鲷 <i>Konosirus punctatus</i>	0.36	0.29	1 052.55	WT	CPN
2006—2008		矛尾复虾虎鱼 <i>Acanthogobius hasta</i>	0.28	0.24	668.05	WT	CD
2011—2012		鲰 <i>Liza haematocheilus</i>	0.53	0.61	3 223.97	WT	CPN
		斑鲷 <i>Konosirus punctatus</i>	0.39	0.17	656.17	WT	CPN
2013—2014		矛尾复虾虎鱼 <i>Chaeturichthys stigmatias</i>	0.50	0.25	1 243.82	WT	CD
		矛尾复虾虎鱼 <i>Acanthogobius hasta</i>	0.19	0.25	471.15	WT	CD
		鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.17	0.19	314.22*	WT	CPN
2014—2015		鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.71	0.25	1 785.71	WT	CPN
		沙氏下鱚鱼 <i>Hyporhamphus sajori</i>	0.14	0.25	357.14	WT	CPN
2015—2016		鲰 <i>Liza haematocheilus</i>	0.47	0.78	3 657.93	WT	CPN
		青鳞小沙丁鱼 <i>Sardinella zunasi</i>	0.32	0.22	695.56	WT	CPN
2016—2017		鲰 <i>Liza haematocheilus</i>	0.62	0.31	1 917.81	WT	CPN
		鳀 <i>Engraulis japonicus</i>	0.26	0.23	600.63	WT	CPN
2017—2018		鲰 <i>Liza haematocheilus</i>	0.20	0.32	626.72	WT	CPN
		矛尾复虾虎鱼 <i>Chaeturichthys stigmatias</i>	0.15	0.32	482.09	WT	CD
2018—2019		青鳞小沙丁鱼 <i>Sardinella zunasi</i>	0.49	0.18	886.08	WT	CPN
		斑鲷 <i>Konosirus punctatus</i>	0.29	0.18	529.34	WT	CPN

· 续表 3 ·

月份 month	年份 year	仔稚鱼优势重要种 dominant and important species	N	F	IRI	适温类型 TA	栖息类型 HT	
8月 August	1982—1983	白氏银汉鱼 <i>Hypoatherina valenciennei</i>	0.22	0.15	322.71*	WW	CPN	
	1992—1993	少鳞鳕 <i>Sillago japonica</i>	0.34	0.23	795.34	WW	CD	
		油鲚 <i>Sphyraena pinguis</i>	0.21	0.23	482.02	WT	CPN	
	1998—1999	少鳞鳕 <i>Sillago japonica</i>	0.66	0.44	2 954.69	WW	CD	
		赤鼻棱鲷 <i>Thryssa kammalensis</i>	0.10	0.39	380.20	WW	CPN	
	2006—2008	中华栉孔虾虎鱼 <i>Ctenotrypauchen chinensis</i>	0.76	0.43	3 265.31	WT	CD	
	2011—2012	白氏银汉鱼 <i>Hypoatherina valenciennei</i>	0.81	0.26	2 128.80	WW	CPN	
	2013—2014	白氏银汉鱼 <i>Hypoatherina valenciennei</i>	0.80	0.79	6 318.68	WW	CPN	
		沙氏下鱚鱼 <i>Hyporhamphus sajori</i>	0.16	0.79	1 267.28	WT	CPN	
	2014—2015	沙氏下鱚鱼 <i>Hyporhamphus sajori</i>	0.69	0.61	4 188.87	WT	CPN	
	2015—2016	沙氏下鱚鱼 <i>Hyporhamphus sajori</i>	0.35	0.44	1 552.51	WT	CPN	
		少鳞鳕 <i>Sillago japonica</i>	0.31	0.11	346.27*	WW	CD	
	2016—2017	少鳞鳕 <i>Sillago japonica</i>	0.64	0.41	2 607.87	WW	CD	
		沙氏下鱚鱼 <i>Hyporhamphus sajori</i>	0.14	0.52	708.08	WT	CPN	
			白氏银汉鱼 <i>Hypoatherina valenciennei</i>	0.07	0.44	309.78*	WW	CPN
	2017—2018	青鳞小沙丁鱼 <i>Sardinella zunasi</i>	0.77	0.23	1 752.58	WT	CPN	
	2018—2019	沙氏下鱚鱼 <i>Hyporhamphus sajori</i>	0.73	0.52	3 822.64	WT	CPN	
	10月 October	1982—1983	尖嘴扁颌针鱼 <i>Ablennes anastomella</i>	0.05	1	500	WW	OEP
1992—1993		花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>	0.51	0.18	896.82	WT	CRA	
1998—1999		白氏银汉鱼 <i>Hypoatherina valenciennei</i>	0.67	0.17	1 111.11	WW	CPN	
		赤鼻棱鲷 <i>Thryssa kammalensis</i>	0.33	0.11	370.37	WW	CPN	
2006—2008		花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>	0.99	0.69	6 815.73	WT	CRA	
2011—2012		中颌棱鲷 <i>Thryssa mystax</i>	1.00	0.05	555.6	WW	OEP	
2013—2014		鲷 <i>Engraulis japonicus</i>	0.87	0.13	1 085.53	WT	CPN	
2014—2015		大银鱼 <i>Protosalanx hyalocranius</i>	0.72	0.93	6 751.77	WT	CD	
		鲷 <i>Engraulis japonicus</i>	0.13	0.80	1 021.28	WT	CPN	
2016—2017		赤鼻棱鲷 <i>Thryssa kammalensis</i>	0.73	0.04	303.03*	WW	CPN	
2017—2018		鲷 <i>Engraulis japonicus</i>	0.76	0.18	1 388	WT	CPN	
2018—2019		大银鱼 <i>Protosalanx hyalocranius</i>	0.72	0.23	1 636.36	WT	CD	
2月 February		1982—1983	花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>	1	0.5	5 000	WT	CRA
		1992—1993	大泷六线鱼 <i>Hexagrammos otakii</i>	0.5	0.1	500	CT	CD
			花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>	0.5	0.1	500	WT	CRA
		1998—1999	花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>	0.17	0.43	725.27	WT	CRA
			玉筋鱼 <i>Ammodytes personatus</i>	0.83	1.00	8 307.69	CT	CD
		2011—2012	大银鱼 <i>Protosalanx hyalocranius</i>	0.33	0.17	555.56	WT	CD
	方氏云鲷 <i>Enedrias fangi</i>		0.47	0.11	518.52	CT	CD	
	2013—2014	大泷六线鱼 <i>Hexagrammos otakii</i>	0.42	0.25	1 052.63	CT	CD	
		方氏云鲷 <i>Enedrias fangi</i>	0.53	0.19	986.84	CT	CD	
	2014—2015	方氏云鲷 <i>Enedrias fangi</i>	0.68	0.47	3 232.20	CT	CD	
		大泷六线鱼 <i>Hexagrammos otakii</i>	0.31	0.16	495.36	CT	CD	
	2015—2016	方氏云鲷 <i>Enedrias fangi</i>	0.47	0.21	1 000.00	CT	CD	
	2016—2017	大泷六线鱼 <i>Hexagrammos otakii</i>	0.40	0.14	571.43	CT	CD	
		方氏云鲷 <i>Enedrias fangi</i>	0.60	0.19	1 142.86	CT	CD	
	2017—2018	大泷六线鱼 <i>Hexagrammos otakii</i>	0.56	0.52	2 910.05	CT	CD	
		方氏云鲷 <i>Enedrias fangi</i>	0.44	0.38	1 693.12	CT	CD	
	2018—2019	大泷六线鱼 <i>Hexagrammos otakii</i>	0.45	0.14	639.10	CT	CD	

(Kruskal-Wallis 单因素方差分析, $H_{(4, n=55)}=35.12, P<0.001$; 各季均值比较, $\chi^2=20.81, df=4, P<0.01$)。表现为 H' 增温期春和春夏季较高, 夏季次之, 降温期秋季较低, 冬季未采集浮性鱼卵(图 4-a)。春季鱼卵 H' 均值最高 0.95 ± 0.63 ($n=11$)、春夏季 0.91 ± 0.61 ($n=11$) 次之、夏季为 0.83 ± 0.35 ($n=11$) 再次、秋季最低 0.15 ± 0.24 ($n=11$)。年代际变化, 春季鱼卵 H' 年间剧烈波动, 在 $0.11\sim 1.74$ 区间, 2016—2017 年最低, 2017—2018 年最高(图 5-a)。 H' 高值点在 1982—1983、1998—1999、2015—2016 和 2017—2018 年; 低值点在 1992—1993、2013—2014 和 2016—2017 年。1998 至 2013 年 H' 逐年下降, 由 1998—1999 年的 1.59 下降至 2013—2014 年的 0.19。春夏季鱼卵 H' 年间剧烈波动, 为 $0.13\sim 2.00$, 2014—2015 年最低, 2017—2018 年最高(图 5-a)。 H' 高值点在 1998—1999 和 2017—2018 年; 低值点在 1992—1993 和 2014—2015 年。1998 至 2014 年 H' 逐年下降, 由 1998—1999 年的 1.59 下降至 2014—2015 年的 0.13; 2015—2018 年 H' 波动上升, 由 2014—2015 年的 0.13 升至 2017—2018 年的 2.00。夏季鱼卵 H' 年间剧烈波动, 为 $0.19\sim 1.20$, 2013—2014 年最低, 2018—2019 年最高(图 5-a)。 H' 低值点在 2006—2008、2013—2014 和 2017—2018 年。其余调查年份 H' 值在 0.75 以上。秋季鱼卵 H' 呈先升后降变动趋势, 在 $0\sim 0.67$ 区间(图 5-a)。1982—1999 年, H' 处上升期, 由 1982—1983 年的 0.12

升至 1998—1999 年历史高值 0.67; 此后 H' 呈下降趋势, 2013—2014 年降至历史低值 0。

鱼卵 J 值季节变化同样显著 (Kruskal-Wallis 单因素方差分析, $H_{(4, n=55)}=35.12, P<0.001$; 各季均值比较 $\chi^2=22.26, df=4, P<0.01$)。表现为春季 J 值较高, 夏季最高 ($0.41\pm 0.16, n=11$), 秋季 J 值较低 ($0.21\pm 0.34, n=11$) (图 4-b)。年代际变化, 春季鱼卵 J 年间剧烈波动, 为 $0.05\sim 0.60$, 2016—2017 年最低, 2017—2018 年最高(图 5-b)。 J 高值点在 1982—1983、1998—1999、2015—2016 和 2017—2018 年; 低值点在 1992—1993、2013—2014 和 2016—2017 年。春夏季鱼卵 J 年间剧烈波动, 为 $0.06\sim 0.76$, 2014—2015 年最低, 2017—2018 年最高(图 5-b)。 J 高值点在 1998—1999 年、2006—2008 年和 2017—2018 年; 低值点在 1992—1993 和 2014—2015 年。鱼卵 J 在 1998 至 2014 年间逐年下降, 由 1998—1999 年的 0.57 降至 2014—2015 年的 0.06; 2015—2018 年呈波动上升趋势, 由 2014—2015 年的 0.06 升至 2017—2018 年的 0.76。夏季鱼卵 J 年间剧烈波动, 为 $0.14\sim 0.64$, 2013—2014 年最低, 1998—1999 年最高(图 5-b)。 J 低值点在 2006—2008、2013—2014 和 2017—2018 年。秋季鱼卵 J 呈先升后降变动趋势, 为 $0\sim 0.97$, 1998—1999 年最高, 为 0.97(图 5-b)。1982—1999 年 J 处上升期, 由 1982—1983 年的 0.12 上升至

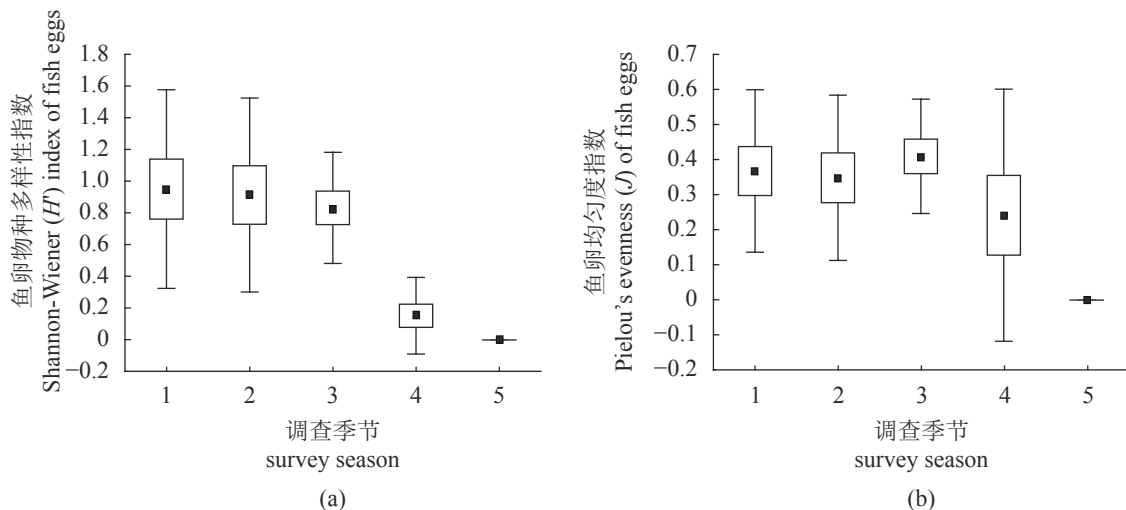


图 4 莱州湾鱼卵香农-威纳指数 (H') (a) 和 Pielou 均匀度指数 (J) (b) 季节变化特征箱型图

■. 平均值, □. 平均值±SE, ▮. 平均值±SD; 数据来源自表 1 中所列自 1980s 以来 11 个周期鱼卵仔稚鱼调查, $n=11$ 。1. 5 月 (春季), 2. 6 月 (春夏季), 3. 8 月 (夏季), 4. 10 月 (秋季), 5. 12—次年 3 月 (冬季), 图 6 同

Fig. 4 Box plot of Shannon-Wiener Index (H') (a) and Pielou's evenness (J) (b) to fish eggs in different seasons

■. mean, □. mean±SE, ▮. mean±SD based on 11 cycles fish eggs surveys carried out in the Laizhou Bay since the 1980s listed in Tab.1, $n=11$, the same as Fig.6

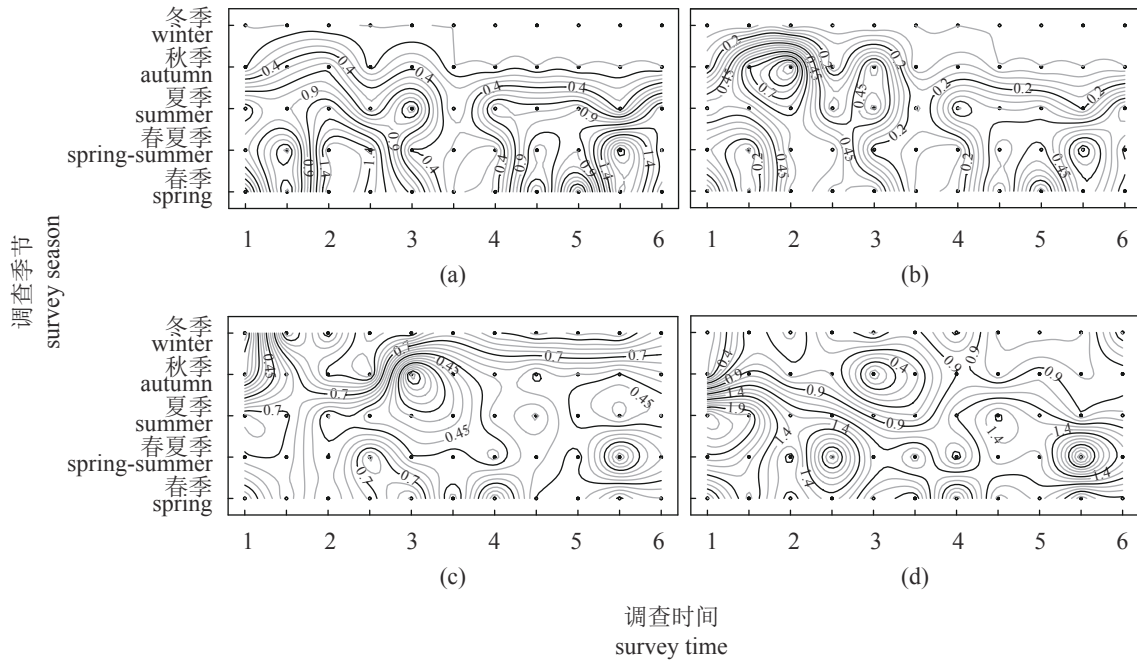


图5 莱州湾各调查时期不同季节鱼卵和仔稚鱼香农-威纳指数 (H') 和 Pielou 均匀度指数 (J)

(a) 鱼卵和 (c) 仔稚鱼香农-威纳指数; (b) 鱼卵和 (d) 仔稚鱼 Pielou 均匀度指数

Fig. 5 Shannon-Wiener (H') and Pielou's evenness (J) to fish eggs and larvae profiles in the survey seasons across different survey periods in the Laizhou Bay

(a) eggs and (c) larvae: Shannon-Wiener Index; (b) eggs and (d) larvae: Pielou's evenness

1998—1999 年历史高值 0.97; 此后 J 值呈下降趋势, 自 2013—2014 年后, 鱼卵 J 值均降至 0。

2.5 仔稚鱼物种多样性水平季节变化和年代际变化

仔稚鱼 H' 季节变化显著 (Kruskal-Wallis 单因素方差分析, $H_{(4, n=55)}=25.8$, $P<0.001$; 各季均值比较, $\chi^2=22.99$, $df=4$, $P<0.01$)。表现为 H' 冬、春至春夏季升高, 春夏季年内峰值, 夏季下降, 至秋季达年内谷值 (图 6-a)。冬季仔稚鱼 H' 为 $0.77\pm 0.37(n=11)$, 春季上升至 $1.12\pm 0.38(n=11)$, 春夏季达年内高值 $1.52\pm 0.45(n=11)$, 夏季为 $1.31\pm 0.49(n=11)$ 次之, 秋季最低 $0.64\pm 0.33(n=11)$ (图 6-a)。年代际变化, 春季仔稚鱼 H' 年间剧烈波动, 为 $0.61\sim 1.89$, 2014—2015 年最高, 2017—2018 年最低。 H' 呈波动下降趋势 (图 5-c), 高值点在 1992—1993 和 2014—2015 年; 低值点在 2013—2014 和 2017—2018 年。春夏季 H' 年间剧烈波动, 为 $0.82\sim 2.34$, 呈先降后升趋势 (图 5-c)。1982 至 2014 年 H' 呈下降趋势, 高值点 1982—1983 和 2006—2008 年, 低值点在 2014—2015 年; 2014 至 2018 年呈上升趋势, 高值点在 2017—2018 年。夏季仔稚鱼 H' 呈先降后升变动趋势, 为 $0.70\sim 2.31$ (图 5-c)。1982

至 2013 年间 H' 呈下降趋势, 高值点在 1982—1983, H' 低值点在 2013—2014; 2014—2018 年呈波动上升趋势, 高值点在 2015—2016, 低值点在 2013—2014。秋季 H' 呈上升趋势, 在 $0\sim 0.97$ 区间 (图 5-c)。1982—1983、2011—2012 年 H' 较低; 1992 至 2008 年间呈下降趋势, H' 高值点 1992—1993, 低值点在 1998—1999; 2013 至 2018 年呈上升趋势, 低值点在 2013—2014, 高值点在 2016—2017。冬季 H' 呈明显上升趋势, 由 1982—1983 年的 0 升至 2018—2019 年的 1.32 (图 5-c)。 H' 历史高值点在 2018—2019 年。

仔稚鱼 J 季节变化明显 (Kruskal-Wallis 单因素方差分析, $H_{(4, n=55)}=14.08$, $P<0.001$; 各季均值比较, $\chi^2=9.08$, $df=4$, $P<0.05$)。表现为 J 值冬季最高, 为 $0.82\pm 0.29(n=11)$, 春夏季为 $0.61\pm 0.15(n=11)$ 次之, 春季为 $0.55\pm 0.20(n=11)$, 秋季为 $0.52\pm 0.29(n=11)$, 夏季最低, 为 $0.51\pm 0.15(n=11)$ (图 6-b)。年代际变化, 春季仔稚鱼 J 呈先升后降的变动趋势, 1982—2012 年呈上升趋势, J 由 1982—1983 年 0.39 升至 2011—2012 年的 0.86; 此后 2014—2019 年呈下降趋势, 由 2014—2015 年 0.91 降至 2017—2018 年的 0.27 (图 5-d)。春夏季仔稚鱼 J 为 $0.42\sim 0.91$, 总体呈先降后升的变动趋势。1982—

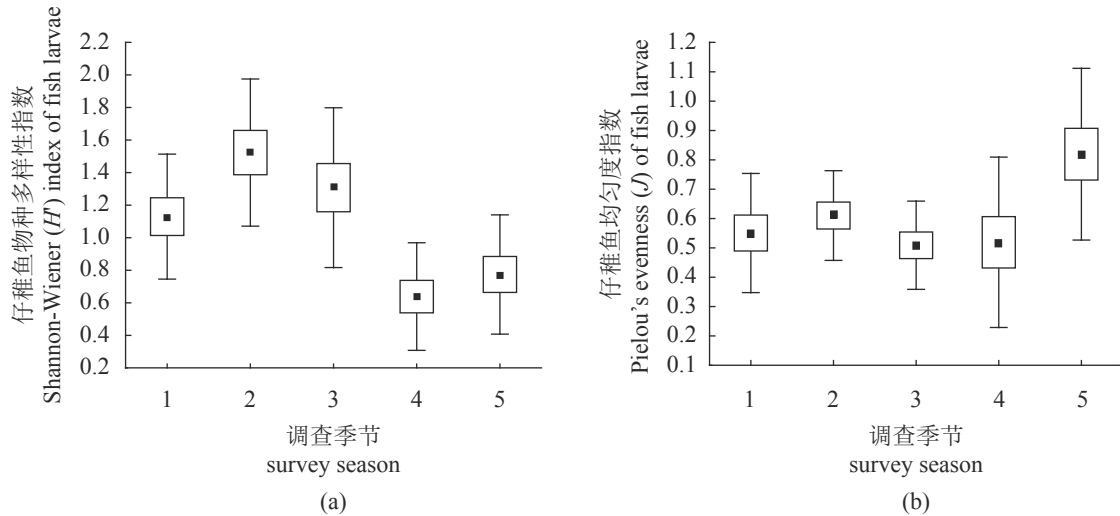


图6 莱州湾仔稚鱼 (a) 香农-威纳指数 (H') (b) Pielou 均匀度指数 (J) 季节变化特征箱型图

Fig. 6 Box plot of the (a) Shannon-Wiener Index (H') and (b) Pielou's evenness (J) to fish larvae in different seasons

2014年呈下降趋势, 高值点在1982—1983和2006—2008年, 低值点在2014—2015年; 2014—2018年呈上升趋势, 高值点在2017—2018年(图5-d)。夏季 J 值为0.35~0.77。1982—2013年呈下降趋势, 高值点在1982—1983年, 低值点在2013—2014年; 2014—2018年呈波动上升变动趋势, 高值点在2015—2016年, 低值点在2017—2018年(图5-d)。秋季仔稚鱼 J 变动呈先升后降的变动趋势, 1982—2008年呈上升趋势, 低值点在1982—1983年, 高值点在2006—2008年; 2011—2012年至历史低值0; 此后, 2013—2019年为0.41~0.59(图5-d)。冬季仔稚鱼 J 呈明显上升趋势, 由1982—1983年的0上升至2017—2018年的0.99, 历史高值点在2017—2018年(图5-d)。

2.6 近40年来莱州湾鱼类早期资源种类更替

莱州湾各调查时期鱼类早期资源种类更替现象明显。1982—1983年与1992—1993年、2015—2016年鱼类早期资源物种组成CC值位于0.50~0.75, 群落间物种组成中等相似; 而与1998—1999、2006—2008、2011—2015年和2016—2018年各年CC为0.25~0.50, 群落间物种组成中等不相似(表4)。1992—1993年与1982—1983年和2015—2016年CC值位于0.50~0.75, 群落间物种组成中等相似; 与其余年份CC值位于0.25~0.50, 群落间物种组成中等不相似(表4)。1998—1999年与2011—2012年、2014—2015年和2017—2018年CC值位于0.50~0.75, 中等相似; 与其余调查年份CC值位于0.25~0.50, 中等不相似(表4)。

2006—2008与2011—2012年CC值位于0.50~0.75, 中等相似; 而与其余调查年份CC值位于0.25~0.50, 中等不相似。2011—2012年与1982—1983、1992—1993年CC值位于0.25~0.50, 中等不相似; 而与其余调查年份CC值位于0.50~0.75, 中等相似(表4)。2013—2014年与1982—2008年各年间CC值位于0.25~0.50, 中等不相似; 而与其余调查年份CC值位于0.50~0.75, 中等相似(表4)。2014—2015年与1982—1983年、1992—1993年、2006—2008年CC值位于0.25~0.50, 中等不相似(表4)。2015—2016年与1998—1999年、2007—2008年CC值位于0.25~0.50, 中等不相似, 而与其余年份CC值位于0.50~0.75, 中等相似(表4)。2016—2017年与1982—2008年间各调查年份CC值位于0.25~0.50, 中等不相似; 而与其余调查年份CC值位于0.50~0.75, 中等相似(表4)。2017—2018年与1982—1983年、1992—1993年CC值位于0.25~0.50, 中等不相似; 而与其余年份CC值位于0.50~0.75, 中等相似。2018—2019年与1982—1999年间各年份CC值位于0.25~0.50, 群落间物种组成中等不相似, 而与其余年份CC值位于0.50~0.75, 群落间物种组成中等相似(表4)。群落间物种组成年间相似性程度排序为2015—2016年、1982—1983年、1992—1993年、2013—2014年、2011—2012年、2017—2018年、1998—1999年、2006—2008年、2016—2017年、2014—2015年和2018—2019年(图7)。

2.7 产卵亲体栖息和适温类型种数年代际变化

近40年来, 不同调查时期莱州湾鱼类亲体

表 4 不同调查时期莱州湾鱼类早期资源物种组成年间 β 相似性指数矩阵

Tab. 4 Matrix of the β similarity index (CC) of species composition to the ichthyoplankton community in the Laizhou Bay between different survey periods

年份 year	1982—1983	1992—1993	1998—1999	2006—2008	2011—2012	2013—2014	2014—2015	2015—2016	2016—2017	2017—2018	2018—2019
1982—1983		0.50	0.42	0.44	0.41	0.41	0.39	0.69	0.47	0.41	0.40
1992—1993	0.50		0.48	0.42	0.47	0.43	0.38	0.62	0.42	0.41	0.40
1998—1999	0.42	0.48		0.42	0.57	0.47	0.56	0.38	0.40	0.53	0.43
2006—2008	0.44	0.42	0.42		0.53	0.47	0.49	0.43	0.45	0.50	0.56
2011—2012	0.41	0.47	0.57	0.53		0.68	0.60	0.53	0.57	0.76	0.55
2013—2014	0.41	0.43	0.47	0.47	0.68		0.60	0.53	0.76	0.68	0.55
2014—2015	0.39	0.38	0.56	0.49	0.60	0.60		0.61	0.43	0.52	0.58
2015—2016	0.69	0.62	0.38	0.43	0.53	0.53	0.61		0.50	0.52	0.63
2016—2017	0.47	0.42	0.40	0.45	0.57	0.76	0.43	0.50		0.57	0.56
2017—2018	0.41	0.41	0.53	0.50	0.76	0.68	0.52	0.52	0.57		0.61
2018—2019	0.40	0.40	0.43	0.56	0.55	0.55	0.58	0.63	0.56	0.61	

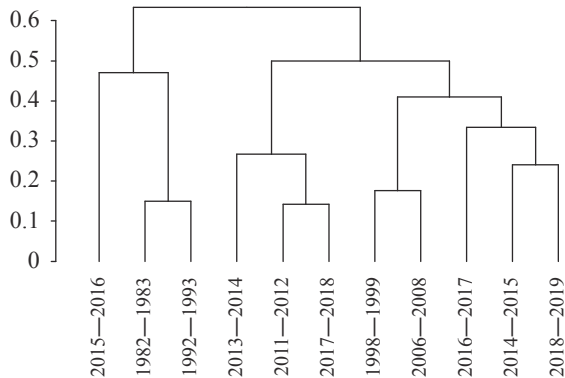


图 7 莱州湾鱼类早期资源物种组成年间 β 相似度层次聚类图

Fig. 7 Simple hierarchical cluster dendrogram of the β similarity index (CC) of species composition to the ichthyoplankton community in the Laizhou Bay since the 1980s

各栖息类型种数均以 CD 种数最高, 其次为 CPN、CBD、CRA 鱼类, OEP 和 OMP 种数年间波动较大(图 8)。长期变化, CD 和 CBD 鱼类种数及其种数百分比均呈先降后升的变动趋势。1982—2015 年 CD 和 CBD 鱼类种数由 1982—1983 年的 28 种降至 2014—2015 年的 14 种, 种数百分比也由 1982—1983 年最高的 73.68%, 降至 2014—2015 年的 58.33%。此后, CD 和 CBD 种数又逐步回调, 至 2018—2019 年升至 21 种, 种数百分比为 60.53%(图 8)。年代际变化, CPN 鱼类种数保持相对稳定, 呈微弱的先升后降而后又逐步上升的趋势, 除 2014—2015、2015—2016 年 CPN 种

数低于 10 种外, 其余各调查年份种数均在 10 种以上, 1998—1999 年种数最高为 13 种。CPN 鱼类种数百分比也呈周期性波动。1982—2008 年呈先升后降的变动趋势, 1982—1993 年 CPN 鱼类种数百分比呈上升趋势, 由 1982—1983 年的 26.31% 升至 1992—1993 年峰值 37.50%; 1993—2008 年 CPN 鱼类种数百分比呈下降趋势, 2006—2008 年为 28.57%。2008—2019 年 CPN 鱼类种数百分比

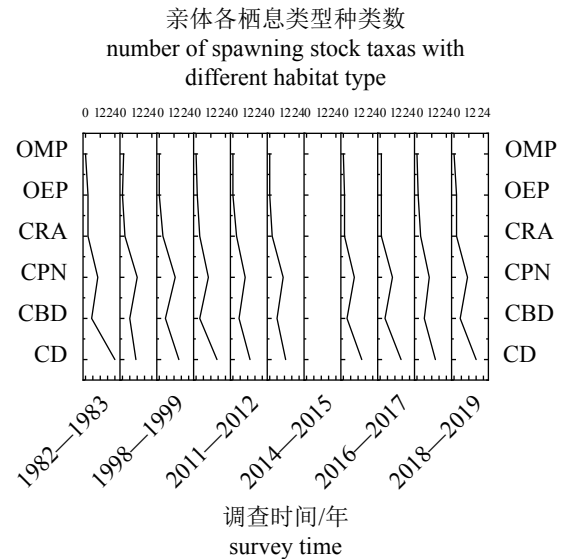


图 8 1980s 以来莱州湾不同调查时期亲体各栖息类型年间种数比较

Fig. 8 Comparison of the number of taxa in different habitat types of the spawning stock in the Laizhou Bay between different survey periods since the 1980s

也呈先升后降的变动趋势，2008—2014年 CPN 鱼类种数百分比呈上升趋势，由 2006—2008 年的 28.57% 上升至 2013—2014 年的 34.38%；2014—2019 年 CPN 鱼类种数百分比呈下降趋势，由 2014—2015 年的 33% 下降至 2018—2019 年的 28.94% (图 8)。年代际变化，CRA 鱼类种数为 2~3 种，基本保持稳定 (2015—2016、2016—2017 年除外，仅 1 种)；OEP(尖嘴扁颌针鱼) 和 OMP 种类 [黄鲛鲷(*Lophius litulon*)] 年间波动较大 (图 8)。

不同调查时期莱州湾鱼类亲体适温类型以 WT 鱼类最高，WW 鱼类种数次之，CT 鱼类种数最低，没有出现冷水性鱼类 (图 9)。年代际变化，不同调查时期各适温类型鱼类年间种数百分比波动不大。WT 鱼类种数百分比在各调查时期均超过 50%，其中 2015—2016 年 WT 鱼类占总种数百分比的 65.51%；2011—2012 年 WT 鱼类占总种数百分比最低，为 53.13%；在 1982—1983 年、1992—1993 年和 2017—2018 年，WT 鱼类占比有明显的增高趋势 (图 9)。WW 鱼类种数百分比在 2016—2017 年最低，为 20.59%。进入 2010s，CT 鱼类占总种数百分比呈上升趋势，由 1982—1983 年的 11.63%，上升至 2016—2017 年的 17.65%，近年来又呈现下降趋势 (图 9)。

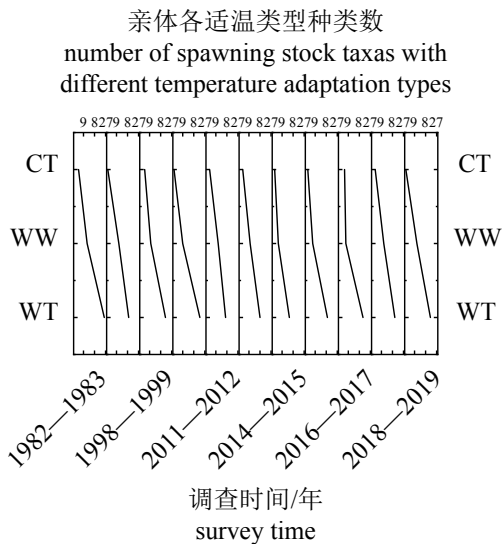


图 9 1980s 以来莱州湾不同调查时期产卵亲体适温类型年间种数比较

Fig. 9 Comparison of the number of taxa in different temperature adaptation type of the spawning stock in the Laizhou Bay between different survey periods since the 1980s

3 讨论

3.1 近 40 年来莱州湾鱼类早期资源种类组成及丰度动态

作为渔业的早期补充资源，莱州湾鱼卵和仔稚鱼种类数和资源丰度均在 2010s 初期跌至历史低值，近年来出现回升迹象。鱼卵仔稚鱼种类数由 1980s 的 44 种，1990s 前期的 34 种、后期的 40 种，2000s 的 35 种，逐次下降至 2010s 前期的 24 种 (仅为 1980s 的 54.5%)；2010s 中后期开始呈现一定程度的恢复，最近上升至 38 种左右。大多数种类于年内增温期 (春末-夏初) 繁殖。增温期产卵种类及发生量以中上层鱼类为主，常见种类有鲛、斑鲛、鲉、赤鼻棱鲉、青鳞小沙丁鱼、黄鲫 (*Setipinna tenuifilis*)、蓝点马鲛、沙氏下鱈鱼和尖嘴扁颌针鱼；还有部分底层鱼类如鲮、绯鲮、黑鲷、褐牙鲈 (*Paralichthys olivaceus*)、黄姑鱼、叫姑鱼、白姑鱼和小黄鱼 (*Larimichthys polyactis*) 等。此后，随着夏季到来水温不断上升至全年最高^[22]，主要渔业种群产卵活动结束，产卵种类数下降，产卵种类及发生量变为以底层鱼类为主，如带鱼 (*Trichiurus japonicus*)、小带鱼、少鳞鳢、短吻红舌鳎和美肩鳃鲷 (*Omobranchus elongatus*) 等。此外，还有部分中上层鱼类如白氏银汉鱼、真燕鲷 (*Cheilopogon agoo*)、鲉、中颌棱鲉、赤鼻棱鲉和青鳞小沙丁鱼等。在降温季节，产卵繁殖鱼类种数进一步减少，半滑舌鳎和花鲈等产浮性卵，大泷六线鱼等产黏性卵。冬季产卵繁殖鱼类均为产黏性卵具阶段性浮游幼体鱼类，如玉筋鱼、方氏云鳎和细纹狮子鱼 (*Liparis tanakae*) 等。此外，虾虎鱼类幼体也是莱州水域 4—8 月常见类群。常见虾虎鱼仔稚鱼有矛尾虾虎鱼、六丝钝尾虾虎鱼 (*Amblychaeturichthys hexanema*)、矛尾复虾虎鱼、纹缟虾虎鱼、竿虾虎鱼 (*Luciogobius guttatus*)、黄鳍刺虾虎鱼 (*A. flavimanus*)、中华栉孔虾虎鱼、带虾虎鱼 (*Eutaeniichthys gilli*)、普氏细刺虾虎鱼 (*A. pflaumii*) 和大颌裸身虾虎鱼 (*Gymnogobius macrognathos*) 等。年代际变化，不同调查时期各相同调查季节 (冬季除外) 鱼卵种类数和资源丰度指数均呈先降后升的变动趋势。当前莱州湾出现浮性鱼卵种数仅为 20 世纪 80 年代 60% 左右，资源丰度不足彼时的三分之一。浮性鱼卵种数历史低值出现在 2010s 前期，不足 1980s 的一半。资源丰度历史低值出现在 2000s 中后期，仅为 1980s 年

的二十分之一。各调查季节(冬季除外)仔稚鱼种类数呈先降后升的变动趋势,资源丰度却呈先升后降的变动趋势;冬季仔稚鱼种类数和资源丰度指数均呈上升趋势。当前仔稚鱼种数为 20 世纪 80 年代的四分之三左右,资源丰度为 1980s 的 90%。仔稚鱼种数历史低值出现在 2010s 前期,种数约为 1980s 的一半。资源丰度历史高值出现在 2000s,约为 1980s 的 1.9 倍。

3.2 近 40 年来莱州湾鱼类早期资源优势种动态

莱州湾鱼类早期资源中优势种和重要种数量动态对莱州湾产卵场功能具有控制作用。莱州湾鱼类早期资源优势种和重要种成分季节更替显著。年代际变化在不同季节表现出不同规律。在增温季节,鱼卵优势和重要种类更替现象明显。1980s 主要为暖温性小型 CPN 鱼类,小型 CD、CBD 鱼类和 CRA 鱼类;1990s、2000s 和 2010s 初期演替为暖温性小型 CPN 鱼类;自 2010s 中后期开始,暖温性 CPN 鱼类蓝点马鲛、暖温性小型 CD 和 CBD 鱼类优势度均显著提高,成为优势或重要种类,资源呈现恢复性增长。在表层水温最高,水温分布相对均匀、空间温差小的夏季^[22]优势和重要种类变为暖温性和暖水性的 CD 和 CBD 鱼类,各调查时期优势和重要种类更替不明显。在降温季节,优势和重要种类主要为暖温性 CRA 鱼类,各调查时期优势种变动也不大。冬季各调查时期均没有采集过浮性鱼卵。年代际变化,各调查季节仔稚鱼优势种和重要种变化幅度超过鱼卵。增温季节,仔稚鱼优势和重要种 1980s 以暖温性 CPN 鱼类为主;自 1990s 年代开始至 2010s 中期,暖温性 CD 鱼类仔稚鱼优势度相继上升,其与暖温性 CPN 鱼类共同组成优势或重要种类;自 2015 年起,又恢复至以暖温性 CPN 鱼类为主。夏季优势和重要种类,1980s、1990s 为暖水性或暖温性 CPN 鱼类和 CD 鱼类;2000s 更替为暖温性 CD 鱼类;2010s 初期,更替为暖温性或暖水性 CPN 鱼类,自 2015 年起暖水性 CD 鱼类优势度上升,与暖温性或暖水性 CPN 鱼类共同组成优势种类。秋季,各调查时期优势和重要种类更替现象最为显著,1980s 为暖水性的 OEP 鱼类;1990s 初期更替为暖温性的 CRA 鱼类,1990s 后期为暖水性 CPN 鱼类;2000s 暖温性的 CRA 鱼类为唯一优势种类;进入 2010s 后,优势种也一直处于不断更替过程中,主要为暖水性的 OEP 和 CPN 鱼类

或暖温性的 CPN 和 CD 鱼类。特别在强厄尔尼诺事件发生年份,如 1982—1983 年、1998—1999 年和 2016—2017 年^[23-24],即便在降温季节(秋季),暖水性 OEP 和 CRA 鱼类一直驻留在莱州湾生态系统中,并成为优势种类。冬季莱州湾表层水温最低,在强厄尔尼诺事件发生年份优势种类中出现暖温性 CRA 或 CD 鱼类,如 1980s 初期、1990s 初期和后期,其余各调查时期优势和重要种类均为冷温性的 CD 鱼类。

3.3 近 40 年来莱州湾鱼类早期资源物种多样性动态

物种多样性是表征生态系统结构和功能的重要因素^[25],其与生态系统生产和稳定性密切相关^[26]。物种多样性可通过 α 和 β 多样性指数来反映^[19]。其中, α 多样性主要关注相对均匀的局域生境中的物种数目,也可称为局域生境内物种丰富度; β 多样性指数则指沿环境梯度变化,不同生境群落之间物种组成的异质性^[27]。现代莱州湾为一个年轻温带海湾,短暂发育史使其难以产生高丰度物种多样性,且该水域水文学特征也不利于高生物多样性的发展^[4]。物种多样性(α 多样性)指数改变主要是由物种均匀度和丰富度改变^[28]。莱州湾生态系统中产卵亲体迁入(入侵)或迁出(损失)是鱼卵和仔稚鱼 H' 季节变化和长期变化的主要驱动因素^[25]。莱州湾水域 WT 鱼类占据主导地位,多数种类于年内增温季节(春末-夏初)繁殖^[6,9-11]。WT、WW 和 CT 三种区系成分和 CD、CBD、CPN、CRA、OEP 和 OMP 六类不同栖息类型的鱼类,交替利用莱州湾作为产卵场和育幼场,形成鱼类早期资源与特定环境相互适应与作用的动态格局^[10]。由此,莱州湾鱼卵 H' 在增温季节春和春夏季较高,夏季次之,降温季节秋季较低;仔稚鱼 H' 也呈冬、春至春夏季升高,夏季下降,秋季跌至年内低值。同时由于生殖洄游鱼种季节分布时序相对不稳定,导致相同季节鱼卵和仔稚鱼 H' 年际和年代际剧烈波动。

人类活动如捕捞^[29]、污染和栖息地损害^[30]等可直接影响莱州湾鱼类早期资源物种多样性;而全球气候变化和海洋生物地球化学扰动等则可间接影响其物种多样性^[30-31]。莱州湾作为黄渤海典型沿岸海域渔业区,其是对鱼类幼体具高度损害性能定置网的作业渔场,同时也是各种渔船渔具捕捞产卵群体主要渔场之一^[32]。自 1980s 以来,莱

州湾渔业资源就一直处于过度开发状态^[5-6, 9-11, 32-33], 由捕捞主导莱州湾海域特定营养级海洋生物资源的持续开发利用 (top-down 下行控制因素), 改变了产卵群体结构, 优势种已由生命周期长、营养级和经济价值高的种类 (小黄鱼等) 更替为生命周期短、营养级低的中上层小型鱼类 (如赤鼻棱鲷、鲷等) 和底层小型鱼类 (矛尾虾虎鱼等), 且近年来逐渐呈现出向无脊椎动物 [口虾蛄 (*Oratosquilla oratoria*) 等] 演替的趋势^[5, 34] (补充型捕捞过度); 同时莱州湾沿岸定置渔具渔业和拖网渔业对幼鱼损害 (生长型捕捞过度) 也造成鱼类早期资源种类、丰度和均匀度发生变化, 从而导致莱州湾鱼类早期补充资源物种多样性 (α 和 β 多样性) 变动。鱼类早期资源对环境变化响应敏感, 早期生活史关键栖息地小规模环境变化将会对资源补充产生重要影响^[35]。外海水和黄河径流两种势力相互消长, 构成了莱州湾产卵、育幼场海洋水文基本特征^[36-37], 同时也塑造了莱州湾鱼类早期补充资源时空分布格局。全球变化背景下, 自 1960s 以来渤海年均海表温 (SST) 呈显著波动上升趋势, 且比开阔大洋变暖速率更快^[23, 38-39], 其中 1982—1997 年渤海处在升温期 (warming period), 年均 SST 呈现明显上升趋势, 升温速率每百年为 0.8~2 °C, 两倍于全球平均速率; 1998—2013 年尽管处于升温间歇期 (warming hiatus period), 但全年极高温日数 (HD) 和极高温日均 SST (SST_{90p}) 均呈现上升趋势^[38-39]。受气候因素时空变异和人类活动影响, 海区内鱼类赖以产卵繁殖的黄河年入海径流量自 1980s—2002 年一直呈现负增长, 2002 年后入海径流量呈现一定程度的回升, 但自 1978 年以来, 入海径流量显著线性降低的趋势仍未改变^[40-41], 成为莱州湾盐度升高的主导因素^[42]。莱州湾温、盐度场变化深刻影响了生态系统内渔业生物早期补充过程各个关键环节^[43], 特别是对食物链低端中上层或底层小型鱼类早期补充影响尤为显著 (bottom-up 上行控制因素), 并通过食物链级联效应影响高营养级鱼类补充, 从而影响莱州湾鱼类早期补充资源物种多样性。

生态系统稳定性历来是一个富有争议的研究课题^[44]。通常局域生境变化和其他偶然因素会造成群落物种暂时迁入和迁出, 从而导致一定程度的物种更替, 适度物种更替并不会打破群落的动态平衡态势^[44], 持续极端扰动则会造成群落的不可逆转变, 表现为群落物种组成的颠覆性更替,

即“位相转变”, 从而影响生态系统的稳定性和功能^[45]。年代际变化中, 莱州湾鱼类早期资源物种组成变化 (β 多样性) 显著, 相较 1980s, 鱼类早期资源物种组成变化已不是鱼种的简单相互替代, 似乎经历了鱼种组成的颠覆性更替 (更替率高达 60%), 且近年来鱼种更替速率呈明显加快趋势 (相邻年份鱼种更替率均在 25% 以上)。鱼类早期补充群体物种组成的快速更替, 表明新的鱼类早期资源群落的快速形成, 进而推动了莱州湾向新型生态系统的演化, 并影响莱州湾产卵场稳定性和功能^[44]。

3.4 小结

莱州湾作为众多渔业生物的关键栖息地, 是黄渤海渔业资源补充的重要源头。莱州湾海域全年各季均有鱼类繁殖, 各调查时期莱州湾鱼类早期资源的种类组成、资源丰度、优势种类和物种多样性水平等随环境温、盐度变化呈现明显的季节更替节律。莱州湾鱼类早期资源结构一直处在持续更替过程中, 与 20 世纪 80 年代相比, 莱州湾鱼类早期资源已发生结构性改变, 鱼卵、仔稚鱼种类数和资源丰度均在 2010s 初期跌至历史低值, 近年来均又呈现一定程度的回升。这些变化均由一系列复杂不断变化的环境条件与鱼类早期资源每个物种数量动态相互作用驱动。莱州湾渔业种群早期资源动态特征的时序变化是生态环境和人类活动的综合反映。

对各航次海上调查期间帮助采样的黄海水产研究所资源室各位科研人员谨致谢忱, 同时感谢农业农村部黄渤海渔业资源环境科学观测实验站对本项研究给予的资助!

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] Álvarez I, Catalán I A, Jordi A, *et al.* Interaction between spawning habitat and coastally steered circulation regulate larval fish retention in a large shallow temperate bay[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2015, 167: 377-389.
- [2] Archambault P, Bourget E. Influence of shoreline configuration on spatial variation of meroplanktonic larvae, recruitment and diversity of benthic subtidal communit-

- ies[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1999, 238(2): 161-184.
- [3] Bradbury I R, Laurel B J, Robichaud D, *et al.* Discrete spatial dynamics in a marine broadcast spawner: re-evaluating scales of connectivity and habitat associations in Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) in coastal Newfoundland[J]. *Fisheries Research*, 2008, 91(2-3): 299-309.
- [4] Chen D G, Shen W Q, Liu Q, *et al.* The geographical characteristics and fish species diversity in the Laizhou Bay and Yellow River estuary[J]. *Journal of fishery sciences of China*, 2000, 7(3): 46-52.
- [5] Jin X S, Shan X J, Li X S, *et al.* Long-term changes in the fishery ecosystem structure of Laizhou Bay, China[J]. *Science China Earth Sciences*, 2013, 56(3): 366-374.
- [6] 邓景耀, 金显仕. 莱州湾及黄河口水域渔业生物多样性及其保护研究[J]. *动物学研究*, 2000, 21(1): 76-82.
- Deng J Y, Jin X S. Study on fishery biodiversity and its conservation in Laizhou Bay and Yellow River estuary[J]. *Zoological Research*, 2000, 21(1): 76-82 (in Chinese).
- [7] 崔毅, 马绍赛, 李云平, 等. 莱州湾污染及其对渔业资源的影响[J]. *海洋水产研究*, 2003, 24(1): 35-41.
- Cui Y, Ma S S, Li Y P, *et al.* Pollution situation in the Laizhou Bay and its effects on fishery resources[J]. *Marine Fisheries Research*, 2003, 24(1): 35-41 (in Chinese).
- [8] 张洪亮, 杨建强, 崔文林. 莱州湾盐度变化现状及其对海洋环境与生态的影响[J]. *海洋环境科学*, 2006, 25(S1): 11-14.
- Zhang H L, Yang J Q, Cui W L. Status of salinity changes and the effect on marine environments and ecosystem in Laizhou Bay[J]. *Marine Environmental Science*, 2006, 25(S1): 11-14 (in Chinese).
- [9] 金显仕, 邓景耀. 莱州湾春季渔业资源及生物多样性的年间变化[J]. *海洋水产研究*, 1999, 20(1): 6-12.
- Jin X S, Deng J Y. Yearly variations of fishery resources and biodiversity in the Laizhou Bay[J]. *Marine Fisheries Research*, 1999, 20(1): 6-12 (in Chinese).
- [10] 朱鑫华, 缪锋, 刘栋, 等. 黄河口及邻近海域鱼类群落时空格局与优势种特征研究[J]. *海洋科学集刊*, 2001(43): 141-151.
- Zhu X H, Miao F, Liu D, *et al.* Spatiotemporal pattern and dominant component of fish community in the Yellow River estuary and its adjacent waters[J]. *Studia Marina Sinica*, 2001(43): 141-151 (in Chinese).
- [11] 朱鑫华, 唐启升. 渤海鱼类群落优势种结构及其种间更替[J]. *海洋科学集刊*, 2002(44): 159-168.
- Zhu X H, Tang Q S. Structuring dominant components within fish community in Bohai Sea system[J]. *Studia Marina Sinica*, 2002(44): 159-168 (in Chinese).
- [12] 卞晓东, 万瑞景, 金显仕, 等. 近30年渤海鱼类种群早期补充群体群聚特性和结构更替[J]. *渔业科学进展*, 2018, 39(2): 1-15.
- Bian X D, Wan R J, Jin X S, *et al.* Ichthyoplankton succession and assemblage structure in the Bohai Sea during the past 30 years since the 1980s[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2018, 39(2): 1-15 (in Chinese).
- [13] 姜言伟, 万瑞景, 陈瑞盛. 渤海硬骨鱼类鱼卵、仔稚鱼调查研究[J]. *海洋水产研究*, 1988, 9: 121-149.
- Jiang Y W, Wan R J, Chen R S. Investigation of eggs and larvae of osteichthyes in the Bohai Sea[J]. *Marine Fisheries Research*, 1988, 9: 121-149 (in Chinese).
- [14] 万瑞景, 姜言伟. 渤海硬骨鱼类鱼卵和仔稚鱼分布及其动态变化[J]. *中国水产科学*, 1998, 5(1): 43-50.
- Wan R J, Jiang Y W. The distribution and variation of eggs and larvae of osteichthyes in the Bohai Sea[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 1998, 5(1): 43-50 (in Chinese).
- [15] 程济生. 黄渤海近岸水域生态环境与生物群落 [M]. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2004: 343-350.
- Cheng J S. Ecological environment and biotic community in the coastal waters of the Yellow Sea and Bohai Sea[M]. Qingdao: China Ocean University Press, 2004: 343-350 (in Chinese).
- [16] 官文江. R 语言在海洋渔业中的应用 [M]. 北京: 海洋出版社, 2015: 224-229.
- Guan W J. Application of R program in marine fisheries[M]. Beijing: China Ocean Press, 2015: 224-229 (in Chinese).
- [17] Pinkas L, Oliphant M S, Iverson I L K. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters[J]. *California Department of Fish and Game, Fish Bulletin*, 1971, 152: 1-105.
- [18] 卞晓东, 张秀梅, 高天翔, 等. 2007年春、夏季黄河口海域鱼卵、仔稚鱼种类组成与数量分布[J]. *中国水产科学*, 2010, 17(4): 815-827.
- Bian X D, Zhang X M, Gao T X, *et al.* Category composition and distributional patterns of ichthyoplankton in

- the Yellow River estuary during spring and summer 2007[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2010, 17(4): 815-827 (in Chinese).
- [19] Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity[J]. *Taxon*, 1972, 21(2-3): 213-251.
- [20] 田明诚, 孙宝龄, 杨纪明. 渤海鱼类区系分析[J]. *海洋科学集刊*, 1993, 34: 157-167.
Tian M C, Sun B L, Yang J M. Analysis of the fish fauna of the Bohai Sea[J]. *Studia Marina Sinica*, 1993, 34: 157-167 (in Chinese).
- [21] 刘静, 宁平. 黄海鱼类组成、区系特征及历史变迁[J]. *生物多样性*, 2011, 19(6): 764-769.
Liu J, Ning P. Species composition and faunal characteristics of fishes in the Yellow Sea[J]. *Biodiversity Science*, 2011, 19(6): 764-769 (in Chinese).
- [22] 赵杨, 张学庆, 卞晓东. 基于地理加权回归的渤海沙氏下鱚鱼仔稚鱼栖息地指数[J]. *应用生态学报*, 2018, 29(1): 293-299.
Zhao Y, Zhang X Q, Bian X D. Habitat suitability index of larval Japanese halfbeak (*Hyporhamphus sajori*) in Bohai Sea based on geographically weighted regression[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(1): 293-299 (in Chinese).
- [23] Wu R H, Li C Y, Lin J M. Enhanced winter warming in the Eastern China Coastal Waters and its relationship with ENSO[J]. *Atmospheric Science Letters*, 2017, 18(1): 11-18.
- [24] Tang Y M, Zhang R H, Liu T, *et al.* Progress in ENSO prediction and predictability study[J]. *National Science Review*, 2018, 5(6): 826-839.
- [25] Pandolfi J M, Lovelock C E. Novelty trumps loss in global biodiversity[J]. *Science*, 2014, 344(6181): 266-267.
- [26] Bui A O V, Ouellet P, Castonguay M, *et al.* Ichthyoplankton community structure in the northwest Gulf of St. Lawrence (Canada): past and present[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2010, 412: 189-205.
- [27] Dornelas M, Gotelli N J, McGill B, *et al.* Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss[J]. *Science*, 2014, 344(6181): 296-299.
- [28] Bianchi G, Gislason H, Graham K, *et al.* Impact of fishing on size composition and diversity of demersal fish communities[J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2000, 57(3): 558-571.
- [29] Hsieh C H, Reiss C, Watson W, *et al.* A comparison of long-term trends and variability in populations of larvae of exploited and unexploited fishes in the Southern California region: a community approach[J]. *Progress in Oceanography*, 2005, 67(1-2): 160-185.
- [30] Worm B, Barbier E B, Beaumont N, *et al.* Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services[J]. *Science*, 2006, 314(5800): 787-790.
- [31] Sommer B, Harrison P L, Beger M, *et al.* Trait-mediated environmental filtering drives assembly at biogeographic transition zones[J]. *Ecology*, 2014, 95(4): 1000-1009.
- [32] 农业部水产局, 农业部黄海区渔业指挥部. 黄渤海区渔业资源调查与区划 [M]. 北京: 海洋出版社, 1990: 141-162.
Fisheries Bureau of the Ministry of Agriculture, Fisheries Bureau and Yellow Sea Fisheries Headquarters in the Ministry of Agriculture. Investigation and regionalization of fishery resources in the Yellow Sea and Bohai Sea[M]. Beijing: China Ocean Press, 1990: 141-162 (in Chinese).
- [33] 杨涛, 单秀娟, 金显仕, 等. 莱州湾鱼类群落的关键种[J]. *水产学报*, 2016, 40(10): 1613-1623.
Yang T, Shan X J, Jin X S, *et al.* Keystone species of fish community in the Laizhou Bay[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2016, 40(10): 1613-1623 (in Chinese).
- [34] 张波, 吴强, 金显仕. 1959—2011年莱州湾渔业资源群落食物网结构的变化[J]. *中国水产科学*, 2015, 22(2): 278-287.
Zhang B, Wu Q, Jin X S. Interannual variation in the food web of commercially harvested species in Laizhou Bay from 1959 to 2011[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2015, 22(2): 278-287 (in Chinese).
- [35] Houde E D. Patterns and consequences of selective processes in teleost early life histories[M]//Chambers R C, Trippel E A. Early life history and recruitment in fish populations. Dordrecht: Springer, 1997: 172-196.
- [36] 李泽刚. 黄河口附近海区水文要素基本的特征[J]. *黄渤海海洋*, 2000, 18(3): 20-28.
Li Z G. Basic features of hydrologic elements in the sea area near the Yellow River Estuary[J]. *Journal of Oceanography of Huanghai & Bohai Seas*, 2000, 18(3): 20-28 (in Chinese).
- [37] Wu Z Y, Zhao D N, Syvitski J P M, *et al.* Anthropo-

- genic impacts on the decreasing sediment loads of nine major rivers in China, 1954–2015[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 739: 139653.
- [38] Li Y, Ren G Y, Wang Q Y, *et al.* More extreme marine heatwaves in the China Seas during the global warming hiatus[J]. *Environmental Research Letters*, 2019, 14(10): 104010.
- [39] Li Y, Wang Q Y, Li Q Q, *et al.* An asymmetric variation of hot and cold SST extremes in the China Seas during the recent warming hiatus period[J]. *Scientific Reports*, 2021, 11(1): 2014.
- [40] Fan H, Huang H J. Response of coastal marine environment to river fluxes into the sea: a case study of the Huanghe (Yellow) River mouth and adjacent waters[J]. *Marine Environmental Research*, 2008, 65(5): 378-387.
- [41] Ren H R, Li G S, Cui L L, *et al.* Multi-scale variability of water discharge and sediment load into the Bohai Sea from 1950 to 2011[J]. *Journal of Geographical Sciences*, 2015, 25(1): 85-100.
- [42] 吴德星, 万修全, 鲍献文, 等. 渤海1958年和2000年夏季温盐场及环流结构的比较[J]. *科学通报*, 2004, 49(4): 363-369.
- Wu D X, Wan X Q, Bao X W, *et al.* Comparison of summer thermohaline field and circulation structure of the Bohai Sea between 1958 and 2000[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2004, 49(4): 363-369 (in Chinese).
- [43] 金昱仕, 窦硕增, 单秀娟, 等. 我国近海渔业资源可持续产出基础研究的热点问题[J]. *渔业科学进展*, 2015, 36(1): 124-131.
- Jin X S, Dou S Z, Shan X J, *et al.* Hot spots of frontiers in the research of sustainable yield of Chinese inshore fishery[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2015, 36(1): 124-131 (in Chinese).
- [44] Dornelas M, Madin J S. Novel communities are a risky business[J]. *Science*, 2020, 370(6513): 164-165.
- [45] Scheffer M, Carpenter S, Foley J A, *et al.* Catastrophic shifts in ecosystems[J]. *Nature*, 2001, 413(6856): 591-596.

Early life resources assemblage structure and succession to the marine Osteichthyes in the Laizhou Bay of Bohai Sea

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

(1. Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Key Laboratory for Fishery Resources and Eco-environment, Shandong Province, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China;

2. Marine Fisheries Science and Food Production Processes Functional Laboratory, Qingdao Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266200, China)

Abstract: Habitats distributed in the Laizhou Bay were critical for the accomplishment of the life cycles of fish and productive fisheries, in the Bohai Sea or even in the Yellow Sea. Based on a pooled analysis of the historical data available for almost 40 years, and combined with the field survey of current fish habitat conditions, a long-term data set of early life resources surveys to marine Osteichthyes, carried out in the Laizhou Bay was built. Mathematical statistics and time series analysis were used to interpret the recruitment characteristics and long-term trends in early life resources assemblage structure, biodiversity, and synchrony. The analysis showed that the early life resources assemblage structure in the Laizhou Bay changed continuously. The seasonal differences in community composition, abundance index, predominant taxa, and species diversity to eggs and larvae fish assemblage were evident. The abundance index and taxa number of egg and larval fish assemblages declined to an all-time low around the early 2010s, after which it showed signs of recovery recently. The taxa number of egg and larval fish decreased from 44 in the 1980s, 34 in the early 1990s, 40 in the late 1990s, and 35 in the 2000s to 24 in the early

2010s; from the middle and late 2010s, it showed a certain degree of recovery, and recently increased to 38 species. The recent number of the pelagic eggs taxa is only sixty percent of that in the 1980s, and with its abundance less one-third of the 1980s. The number of the pelagic eggs taxa had fell to an all-time low around the early 2010s, with taxa number less than half of the 1980s; while, the abundance of the pelagic eggs fell to an all-time low around the late 2000s, with its abundance only one-twentieth of the 1980s. The number of larvae fish taxa decreased first and then increased in each season (except in winter), while the abundance of fish larvae first increased and then decreased, however, both showed an upward trend in winter. The recent number of the larvae fish taxa is only three-fourths of that in the 1980s, and with its abundance less than ninety percent of the 1980s. The number of the larvae fish taxa fell to an all-time low around the early 2010s, with the number of taxa only half of the 1980s; while, larvae fish abundance reached a historical peak around the late 2000s, with its abundance about 1.9 times as much in the 1980s. Small pelagic and benthopelagic taxa with short life span, rapid maturation, strong coupling to lower trophic levels, were the main components by relative abundance detected in the eggs and fish larvae collected across different survey periods. The dominant taxa substitution was obvious, otherwise, the substitution rate was significantly accelerated in recent years. A significant amount of interannual and decadal variability remained in the species biodiversity index during the same survey season. Habitat and temperature adaptation studies of the spawning stock showed that the number of taxa with different habitat types and different temperature adaptation types took on a tendency of first decreasing and then increasing, profiling in the survey seasons across different survey times; annual percentage of the continental shelf pelagic-neritic fish taxa increased, combined with the continental shelf demersal and benthopelagic taxa decreased. Compared with the survey result in the 1980s, the taxonomic composition and abundance of the egg and larval fish assemblage changed considerably. These variations were determined by a complex array of continuously changing conditions interacting with the demographic variables of each species, which was the concrete embodiment of high turnover in fish community structure and decline of fishery resources under long-term effects of overfishing and environmental change. Systematically summarizing long term trends in early life resources assemblage structure, biodiversity, and synchrony in the Laizhou Bay, and looking at how communities have changed in the past can help us understand the mechanism of spawning habitats stability, which could provide scientific evidence on laying down certain measures for the conservation and management of fishery resources in the Laizhou Bay, and the following impact assessment. Such as fishing, pollution, mariculture, and large-scale coastal engineering projects on the relative effects of climate and anthropogenic-induced factors on marine fish populations.

Key words: Osteichthyes; early life resources; recruitment abundance; species diversity; long-term variation; time-series analyses; Laizhou Bay

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

Funding projects: National Key Research and Development Plan (2018YFD0900903); National Natural Science Foundation of China (41506168); Special Financial Fund of Spawning Ground Survey in the Bohai Sea and the Yellow Sea of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs (125C0505); Special Fund of the Taishan Scholar Project (ts200749070); Innovation Team of Fishery Resources and Ecology in the Yellow Sea and Bohai Sea (2020TD01)