

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20240921001

http://www.yyxxjz.cn/

王文文, 田永军, 刘利军, 尹卓, 陈冰清, 张文超, 叶振江. 基于耳石微结构探究内外因子对黄海鲢早期生长的影响. 渔业科学进展, 2025, 46(4): 19–32

WANG W W, TIAN Y J, LIU L J, YIN Z, CHEN B Q, ZHANG W C, YE Z J. Exploring the effects of internal and external factors on the early growth of anchovy (*Engraulis japonicus*) in the Yellow Sea based on otolith microstructure. Progress in Fishery Sciences, 2025, 46(4): 19–32

基于耳石微结构探究内外因子对 黄海鲢早期生长的影响*

王文文 田永军^① 刘利军 尹卓 陈冰清 张文超 叶振江

(中国海洋大学深远海与极地渔业研究中心 山东 青岛 266003)

摘要 鲢(*Engraulis japonicus*)是黄海最重要的小型中上层鱼类,其群体的有效补充与早期生长状态呈现高度的关联性。本研究基于2016—2018三年间采集的样品,通过耳石微结构分析追溯其孵化日期,并运用混合效应模型、梯度森林模型、广义加性模型和滑动窗口等统计方法,探究了内外因子对鲢早期生长的影响。结果表明,日龄和母系效应与鲢早期生长之间存在显著正相关性。海表温度、混合层深度、海表盐度是影响黄海鲢早期生长的关键环境因子。其中,海表温度对鲢早期生长的影响表现出时间滞后性,且该滞后效应随鲢日龄的增加而变化:对于小于15日龄的鲢,滞后效应为1 d;而对于15~40日龄的鲢,滞后效应为2 d。进一步的预测分析表明,鲢早期生长会随着海表温度的升高而增长。本研究揭示了内外因子对鲢早期生长的影响,对黄海鲢资源的可持续利用具有重要意义。

关键词 鲢; 耳石微结构; 黄海; 内外因子

中图分类号 S931.1 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2025)04-0019-14

在海洋生态系统中,小型中上层鱼类起到将初级生产者的能量传递给高营养级捕食者的承上启下的作用,其补充机制是渔业资源研究和管理的关键问题(崔培东等, 2024)。特别是鲢(*Engraulis japonicus*),作为黄海生态系统中的小型中上层鱼类,其早期生长阶段对环境变化极为敏感,这一“关键期”的存活率和生长状况在很大程度上决定了后期群体的有效补充(Hjort, 1914)。鱼类早期生活史理论中,“越大越好”假说提出体型较大的仔鱼获取食物和躲避捕食者的能力更强(Takasuka et al, 2007a),“母系效应”假说进一步提出,卵黄囊体积较大的仔鱼,在外源性摄食

之前,卵黄囊能提供更多的能量,从而更好度过摄食能力低的早期生长阶段,提高存活率(Kajiwara et al, 2022)。因此,鱼类的早期生长在一定程度上受到其亲代尤其是母系的影响。除此之外,小型中上层鱼类主要营浮游生活并以浮游生物为食(Han et al, 2023),群体结构简单,海洋环境的微小变化会对其早期生长产生显著影响,并且环境的影响越早,对群体补充造成的长期影响就越强(Lindström, 1999)。因此,环境因子对早期生长的影响研究是阐释鱼类资源补充机制的重要基础,对于理解渔业资源的动态变化具有重要意义。

* 国家自然科学基金(41930534)资助。王文文, Email: 2476677367@qq.com

① 通信作者: 田永军, 教授, Email: yjtian@ouc.edu.cn

收稿日期: 2024-09-21, 收修改稿日期: 2024-10-19

鲉类作为小型中上层鱼类的典型代表, 占全球渔业产量的 30% 以上 (Smith *et al*, 2011)。在世界各地从温带到热带的沿岸地区分布广泛。鲉作为西北太平洋最具商业价值的中上层鱼种之一 (Itoh *et al*, 2009), 也是我国渤、黄、东海域的主要商业鱼种, 并且历史上作为黄海单鱼种生物量最大的鱼类之一, 是黄海海洋生态系统的重要组成部分 (Han *et al*, 2023)。鲉作为重要饵料鱼种, 是鲈 (*Scomber japonicus*)、蓝点马鲛 (*Scomberomorus niphonius*) 等黄海多种经济鱼类的主要食物来源, 其鱼卵、仔鱼也是许多鲭科 (Scombridae) 类仔鱼的重要开口饵料 (Hsieh *et al*, 2009)。其生存率和死亡率也在一定程度上决定了蓝点马鲛等高营养级捕食者的生长、死亡和群体的有效补充, 甚至整个生态系统的平衡。

黄海是西北太平洋的边缘海, 受黄海暖流、黄海沿岸流以及黄海冷水团的影响, 形成了一个水文条件复杂、营养盐丰富的生态系统, 成为鲉、蓝点马鲛等多种重要经济鱼类的高产区 (单秀娟等, 2014)。黄海有很强的潮汐流, 潮汐混合对垂直环流产生巨大的影响, 形成锋面, 其中较深水层的冷水沿锋面上升产生上升流, 这一过程将深水层的营养物质与浅层水域进行混合 (Lü *et al*, 2010), 为各类生物的生长和存活提供了优越的环境基础。黄海因其独特的地理环境成为众多鱼类的产卵场和索饵场, 也成为鲉重要的产卵场和育幼场 (万瑞景等, 2000)。鲉作为黄海的关键种, 有研究表明, 鲉的早期生长与锋面上升流系统有着直接或间接的联系 (Takahashi *et al*, 2012)。进行鲉早期生活史的研究对探究黄海的海洋学特征有重要的意义。

为了更好地探究鲉仔鱼的早期生长模式及其对环境的响应机制, 本研究基于 2016—2018 三年的连续采样调查数据, 并结合耳石微结构分析, 采用混合效应模型分析影响鲉早期生长的内在因子, 利用梯度森林模型 (gradient forest) 及广义加性模型 (generalized additive models, GAM) 探究鲉早期生长与环境因子的关系, 最后利用滑动窗口结合混合效应模型探究环境因子对鲉早期生长的滞后效应, 并对生长进行预测。该研究将几种模型综合应用于鲉早期生长的研究, 可为鲉早期生长提供科学依据, 从影响关键生活史阶段的内外因子角度为黄海鲉资源保护和科学管理提供科技支撑。

1 材料与方法

1.1 调查海域和样本信息

本研究所得样品来自 2016—2018 年黄海中南部

海域进行的断面调查。采用专项仔稚鱼网进行水平拖网采样。2016 年调查海域为 32°00'00"~35°30'00" N, 119°32'00"~122°39'24" E; 2017 年调查海域为 33°30'00"~36°51'00" N, 119°24'00"~122°7'30" E; 2018 年调查海域为 33°42'00"~35°15'00" N, 115°35'00"~120°53'00" E (图 1)。样品挑拣后保存于 95% 的酒精。2016—2018 年随机选取 751 尾鲉仔鱼样品, 在解剖镜下测量体长, 读数精确到 0.1 mm。

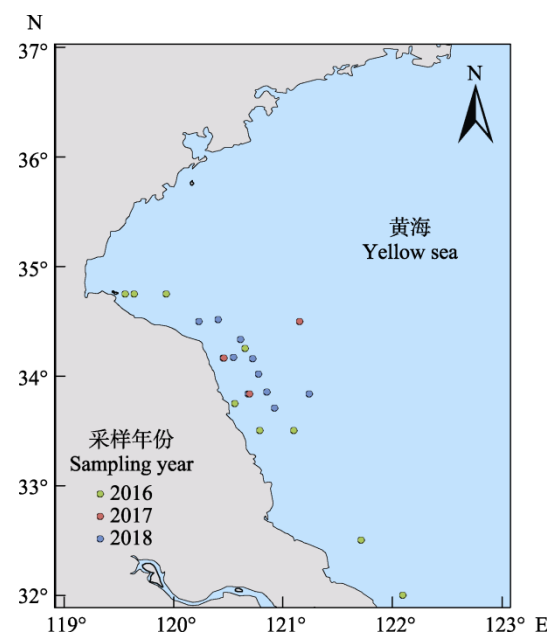


图 1 2016—2018 年鲉仔鱼采样区域

Fig.1 Sampling area of *E. japonicus* larvae in 2016–2018

1.2 耳石微结构分析

将选取的鲉仔鱼样品在解剖镜下取出两侧矢耳石, 清洗掉耳石周围的组织。由于两侧耳石是对称的 (Wang *et al*, 1999), 随机取出一侧的矢耳石置于载玻片上, 用 uv 胶固定并用紫外线灯照射 10 s 左右。在奥林巴斯显微镜 (BX53F) 下放大 400 倍观察, 并拍照保存 (图 2)。

将保存的耳石照片导入 ImageJ 软件中, 确定耳石核心, 测定耳石最大半径和耳石日增量, 读数精确到 0.1 μm 。距离耳石核心最近有一圈深黑色的轮纹, 称为孵化轮, 将其看作形成的第 1 条轮纹。鲉仔鱼第 1 次开口摄食时形成第 1 条轮纹, 即孵化后的第 4 天, 因此, 通常耳石日轮数量加上 3 即为鲉仔鱼的日龄 (Age), 采用逆推法得到孵化日期。为减少主观原因导致的读数误差, 间隔 1 个月重复读数。最终筛选出 469 个鲉耳石样本进行分析 (图 1、表 1)。

1.3 环境变量

根据采样区域的地理环境结合之前的相关研究,

表 1 2016—2018 年鲈仔鱼采样信息

Tab.1 Sampling information of *E. japonicus* larvae in 2016–2018

采样年份 Sample Year	采样月份 Sample Month	体长测量数 Number of length measurement	日龄鉴定数 Number of daily age measurement
2016	7	154	112
	8	315	140
	10	38	25
2017	6	120	93
2018	7	83	73
	8	41	26
总计 Total		751	469

选择海表温度(sea surface temperature, SST)、混合层深度(mixed layer depth, MLD)、北向流速(northward sea water velocity, V)、东向流速(eastward sea water velocity, U)、海平面高度(sea surface height, SSH)、海表盐度(sea surface salinity, SSS)、叶绿素 a 浓度(concentration of chlorophyll a , CHL)作为探究影响鲈早期生长的环境因子。环境数据下载于哥白尼 <https://data.marine.copernicus.eu/products>, 提取的环境因子空间范围为 $33.5^{\circ}\sim 34.75^{\circ}\text{N}$ 、 $119.5^{\circ}\sim 121.1^{\circ}\text{E}$, 即本研究中鲈样本较为集中的区域。其中, SST 空间分辨率为 0.05° ; MLD、 U 、 V 、SSH 和 SSS 的空间分辨率均为 0.083° ; CHL 空间分辨率为 4 km 。

1.4 数据处理及分析

根据采样日期和日龄, 采用逆推法得到孵化日期。为了减少耳石增量的测量误差, 对 469 个样本进行耳石增量读数之后, 从 5 日龄开始, 每 3 个耳石增量数计算一个耳石增量(increment)平均值。母系效应作为影响鲈生长的内在因子, 耳石核心到卵黄囊被完全吸收时的轮纹之间的距离(absorption check, AC)(Høie *et al.*, 1999)是量化内在因子对鲈生长影响的重要因子, 因此, 本研究使用 AC 作为母系效应的指标。

应用混合效应模型探究内在因子与早期生长的关系(Morrongiello *et al.*, 2015)。表 2 详细记录了混合效应模型用到的参数。为了满足正态分布, 将 Increment、Age、AC 和捕获日龄(age at capture, AAC)进行对数转化。为了确定最优的模型结构, 需进行逐步构建。首先, 将 Age、AC 和 AAC 作为固定内在效应因素包含在基础模型中, 以此探究 Age、AC、AAC 与鲈早期生长之间的关系; 其次, 将特定编号(FishID)、采样年份(Sample.Year)作为随机效应变量, 其中, FishID 是所有样品的随机抽取, 作为随机截距可以有效消除

个体差异性, Sample.Year 是所有年份的随机抽取, 作为随机截距可以描述年际间差异与增量之间的自相关性; 将 Age 作为 FishID 和 Sample.Year 两个随机截距的随机斜率, 探讨是否能提高模型的性能。通过使用最大似然估计误差(REML), 根据 Akaike 的小样本量修正信息准则(AICc), AICc 值越小模型最优, 并结合 R^2 (R_m^2 方差解释为固定和随机效应方差解释率, R_c^2 为固定效应方差解释率)确定最优模型。

表 2 混合效应模型参数描述

Tab.2 Parameter description of the mixed-effects model

参数 Parameter	描述 Description
固定效应 Fixed effects	
Age	耳石增量形成时的日龄
AC	卵黄囊被完全吸收时的轮纹到耳石核心的距离(μm), 即代表母系效应
AAC	捕获时的日龄
随机效应 Random effects	
FishID	每条仔鱼的编号
Sample.Year	采样年份
Age	作为 FishID 和 Sample.Year 的随机斜率

为探究影响鲈早期生长的固定内在效应, 在最优随机效应模型的基础之上, 采用最大似然法(ML)拟合由 Age、AAC、AC 组合的 7 个模型, 使用 REML 重新分析最佳模型以产生无偏参数估计(Schwarz, 2009), 确定最优的固定内在效应模型。

将同一日期的耳石日增量宽度求平均值即可得到生长数据, 应用梯度森林模型选取重要性前三的环境因子在 GAM 中探究其对鲈生长的影响。对于各孵化群体, 选择将梯度森林模型选取的前三个环境因子作为预测变量, 平均耳石日增量宽度作为响应变量, 应用 GAM 进一步分析, 探究环境因子与鲈早期生长之间的关系(牛明香等, 2020)。为了避免预测因子之间因高度相关导致模型不稳定, 通常使用单个环境变量建模。利用 AICc 值反映模型拟合的优势度, AICc 值越小, 模型越优, 通过观察 P 值评估各因子的显著性, P 值越小, 表明结果越显著, 从而为模型的选择和因子的重要性提供统计学依据。

通过梯度森林模型和 GAM 双重选择后, 将鲈仔鱼分为小于 15 日龄和 15~40 日龄两个年龄区间, 利用滑动窗口(Van De Pol *et al.*, 2016)探究对鲈仔鱼不同年龄阶段产生滞后效应的环境因子及时间窗口。在分析中使用了相对时间窗口, 为避免候选环境因子出

现的偶然性(假阳性),进行500次的随机化试验(Smoliński, 2019)。使用 $P_{\Delta AICc}$ 值将环境变量对模型的支持度进行量化。将产生滞后效应的环境因子作为外在固定效应因素,加入最佳固定内在效应模型进行分析,预测环境因子对早期生长的影响。

混合效应模型(Morrongiello *et al*, 2015)采用R语言中的lme4包完成;梯度森林模型(Ellis *et al*, 2012)采用R语言中的“gradientForest”和“extendedForest”包完成;GAM (Hastie *et al*, 1986)采用R语言中的“mgcv”包完成;滑动窗口(Van De Pol *et al*, 2016)采用R语言中的“climwin”包完成。

2 结果

2.1 孵化月份及生长模式

2016—2018 三个采样年份的鳀样品孵化日期集中在5—7月和9—10月(图2)。由于5月和9月孵化群体样本数较少,并且孵化日期集中在月末,最终分为6月、7月和10月3个孵化群体。总体来看,6月和7月孵化的鳀较多(图3)。累积耳石日增量宽度和体长呈显著正相关($R^2=0.88$)(图4)。平均耳石日增量

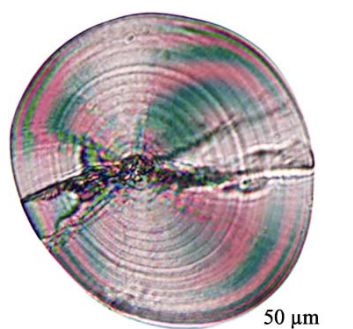


图2 奥林巴斯显微镜(BX53F)下的鳀仔鱼耳石微结构
Fig.2 Otolith microstructure of *E. japonicus* larvae under Olympus microscope (BX53F)

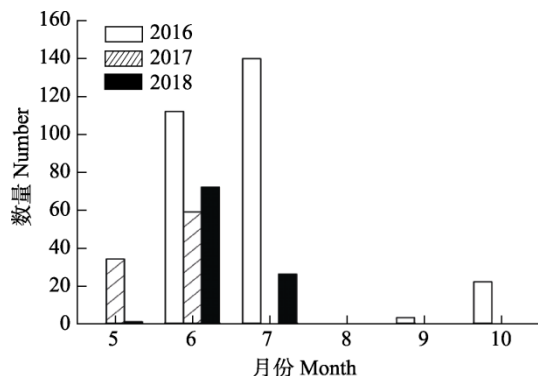


图3 各月份孵化的鳀仔鱼数量

Fig.3 Number of *E. japonicus* larvae hatching in each month

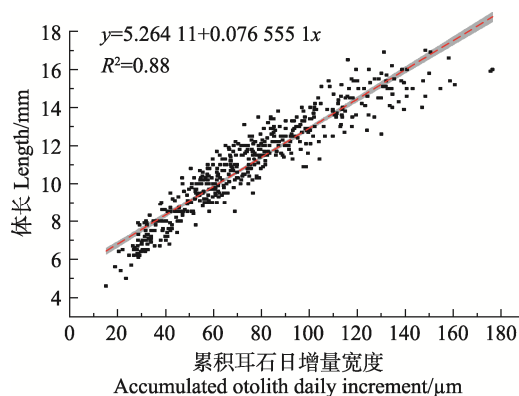


图4 鳀体长和累积耳石日增量的关系

Fig.4 Relationship between *E. japonicus* length and accumulated otolith daily increment

随着时间的变化而改变,2017年耳石增量宽度呈现稳定增长,2016年和2018年耳石增量宽度波动较大。仅2016年采集到10月份的样品,其增量比6月大,但比7月份耳石增量的最大值小(图5)。

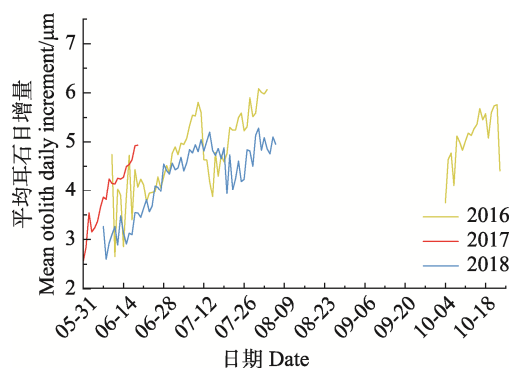


图5 鳀仔鱼的平均耳石日增量宽度

Fig.5 Mean otolith daily increment width of *E. japonicus* larvae

2.2 内在因子生长模式分析

根据AICc值和 R^2 值筛选出的最优随机效应模型以FishID和Sample.Year作为随机截距, Age作为随机斜率。在此基础上,将Age、AAC和AC共同作为内在固定效应因素时,AICc值最小(表3、表4)。方差分析结果显示,鳀生长与各内在因子之间显著相关(表5、表6)。鳀耳石日增量与年龄呈正相关,随着年龄的增加,增长趋势逐渐趋于平缓;与母系效应呈线性正相关(图6)。

2.3 环境因子的筛选

3个孵化群体梯度森林模型显示,对耳石增量宽度影响最大的前3个环境因子均为SST、MLD和SSS(图7)。对于6月孵化群体,SST在24℃左右时,对

表 3 鲈仔鱼生长的随机效应模型选择结果

Tab.3 Model selection result for random effects of *E. japonicus* larvae daily growth

随机效应结构 Random effect structures	赤池 信息准则 $\Delta AICc$	赤池信息准则 校正权重 $AICc$ weight	自由度 df	固定效应的 方差解释率 R_m^2	随机效应+固定效应 的方差解释率 R_c^2
Age FishID + Age Sample.Year	0.00	1	11	0.27	0.79
Age FishID + 1 Sample.Year	26.77	0	9	0.29	0.79
Age FishID	165.07	0	8	0.31	0.79
1 FishID	277.67	0	6	0.30	0.72

表 4 比较内在生长预测因子的固定效应模型优化阶段的结果

Tab.4 Results of the fixed-effect models optimization stage for models comparing the effect of intrinsic growth predictors

内在效应结构 Intrinsic effect structures	赤池信息准则 $\Delta AICc$	赤池信息准则校正权重 $AICc$ weight	自由度 df
Age+AAc+AC	0.00	0.99	11
AC+AAc	9.37	0.01	10
Age+AAc	10.71	0	10
AAc	20.06	0	9
Age+AC	96.60	0	10
Age	97.45	0	9
AC	106.17	0	9

表 5 描述鲈仔鱼生长变异来源的最优随机模型的方差及相关性

Tab.5 Optimal random model variance and correlation statistic (Corr)of growth variance in *E. japonicus* larvae

随机效应 Random terms	方差(标准偏差)Variance (SD)	相关性 Corr
FishID	0.017(0.129)	
Age FishID	0.009(0.100)	-0.04
Sample.Year	0.013(0.114)	
Age Sample.Year	0.003(0.050)	0.8
Residual	0.013(0.114)	

表 6 描述鲈仔鱼生长变异来源的固定效应模型的方差分量及测试统计量

Tab.6 Fixed effect model variance components and test statistics describing sources of growth variance in *E. japonicus* larvae

固定效应 Fixed terms	方差(标准偏差)Variance (SD)	t 值 t value	P 值 P value
Intercept	1.496(0.054)	27.574	
Age	0.279(0.025)	11.305	-13.282***
AC	0.163(0.045)	3.641	2.715×10 ⁻⁴ ***
AAc	-0.274(0.026)	-10.703	-13.282***

注: ***表示 $P < 0.001$, 即结果在 99.9%置信水平上显著。
Note: *** denotes statistical significance at $P < 0.001$ (99.9% confidence level).

日生长速度有较强影响;SSS 在 23.0 和 24.5 左右时,对日生长速度影响较大;MLD 在 11.05 m 时,对日生长速度影响较大。对于 7 月孵化群体,MLD 在 11.10 m 时,对日生长速度有较大影响;随着 SST 的逐渐升高,对日生长速度的重要性逐渐增加,在 28.0 ℃左右呈现稍平缓的趋势;SSS 在 21.5 和 22.0 左右时,对日生长速度影响较大。对于 10 月孵化群体,SSS 在 20.5 左右时,对日生长速度有较大影响;SST 在

21.0 ℃左右,对日生长速度有较大影响;MLD 在 12.50 m 时对日生长速度有较大影响(图 8)。

2.4 环境因子与耳石日增量宽度的关系

GAM 分析得出的前三个环境因子对耳石日增量的影响结果与梯度森林模型结果相一致,耳石日增量宽度与环境因子之间均显著相关($P < 0.01$)。不同孵化群体环境因子重要程度不同,6 月孵化群体最重要的

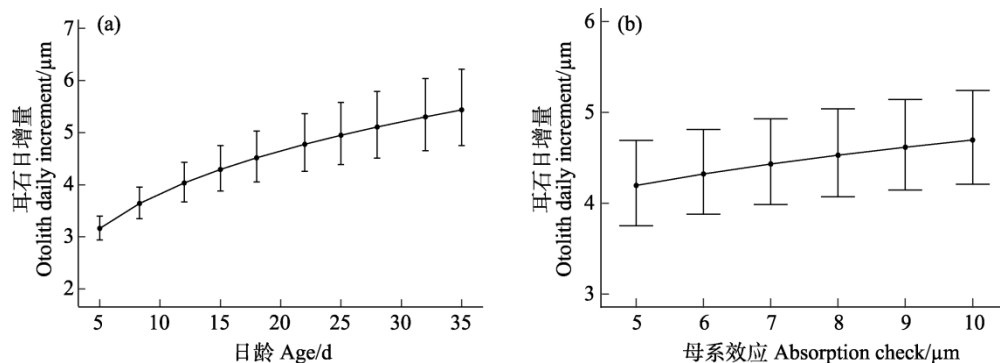


图6 内在因子对鲷仔鱼耳石日增量的影响

Fig.6 Effect of intrinsic factors on the otolith daily increment for *E. japonicus* larvae

a: 日龄; b: 母系效应。

a: Age; b: Absorption check.

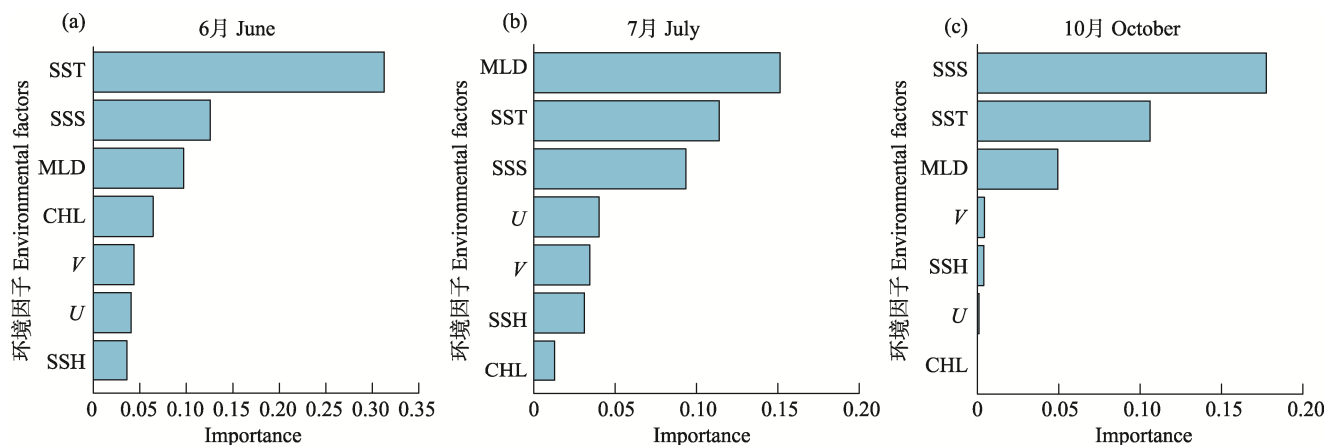


图7 环境因子在鲷仔鱼6月(a)、7月(b)和10月(c)三个孵化群体早期生长中的相对重要性

Fig.7 Weighted importance of environmental factors in the early growth of the three spawned cohorts of *E. japonicus* larvae in June(a), July(b) and October(c)

SST、SSS、MLD、V、U、SSH、CHL 分别代表海表温度、海表盐度、混合层深度、北向流速、东向流速、海平面高度、叶绿素 *a* 浓度。

The factors include SST (Sea surface temperature), SSS (Sea surface salinity), MLD (Mixed layer depth), V (Northward current velocity), U (Eastward current velocity), SSH (Sea surface height), and CHL (Concentration of chlorophyll *a*).

环境因子是 SST，其方差解释率为 57.4%；7 月孵化群体最重要的环境因子是 MLD，方差解释率较低 (34.6%)；10 月孵化群体最重要的环境因子是 SSS，方差解释率是 72.0% (表 7)。

由 3 个孵化群体 GAM 拟合结果可知，对于环境因子 SST，在 24.0 °C 之前耳石日增量呈上升趋势，24.0~26.0 °C 温度区间内耳石日增量呈下降趋势 (6 月)；26.0~28.0 °C 区间耳石日增量宽度随 SST 升高迅速上升，28.0~29.0 °C 区间耳石日增量宽度随 SST 升高迅速下降 (7 月)；耳石增量宽度与 SST 呈负相关 (10 月)。MLD 与耳石日增量之间由整体负相关 (6 月、7 月) 变成完全负相关 (10 月) 关系。环境因子 SSS 与耳石日增量的关系由完全负相关 (6 月) 逐渐变成整体负相关 (10 月) (图 9)。

2.5 SST 滞后效应及生长预测

滑动窗口分析揭示了 SST 对鲷早期生长具有滞后效应，并确定了其最优时间窗口 (表 8、图 10)。通过比较 AICc 值，发现纳入 SST 后模型的拟合度得到提升 (图 10)。ΔAICc 的比较进一步揭示了 SST 对生长影响的最佳时间窗口，其中，SST 信号在该窗口内最为显著 (图 10 中红色区域)。进行 500 次随机化测验得到的 $P_{\Delta AICc} < 0$ ，表明 SST 不太可能是假阳性。对于不同日龄的鲷仔鱼，SST 对耳石日增量的滞后时间不同：小于 15 日龄的鲷仔鱼，滞后时间为 1 d；15~40 日龄的鲷仔鱼，滞后时间为 2 d。在这 2 个年龄阶段，耳石日增量宽度均随着 SST 的升高而增长，且在相同

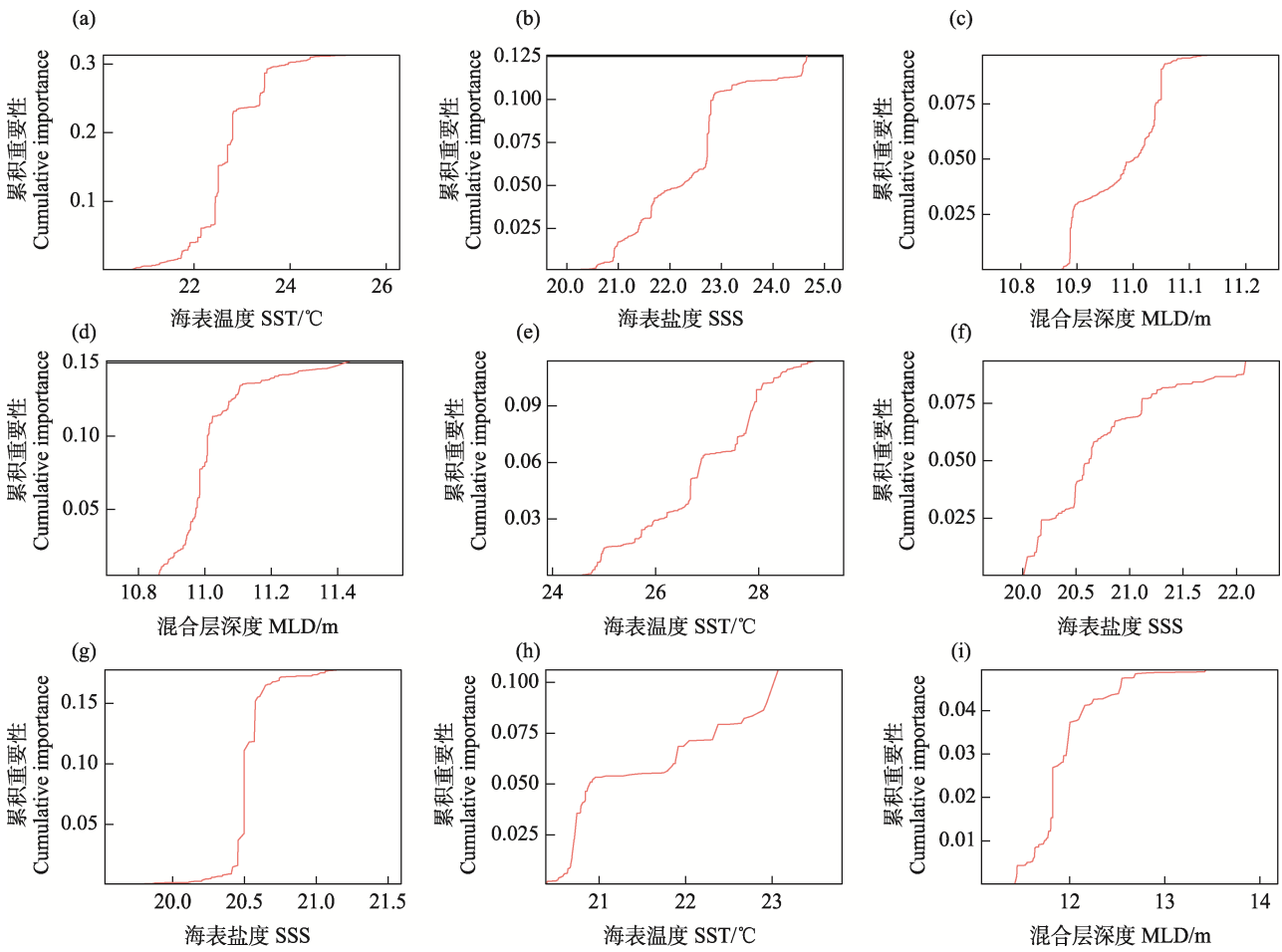


图 8 环境因子对鲢仔鱼 6 月(a~c)、7 月(d~f)和 10 月(g~i)三个孵化群体早期生长累积重要性
Fig.8 Cumulative importance of environmental factors in the early growth of the three spawned cohorts of *E. japonicus* larvae in June (a~c), July (d~f) and October (g~i)

表 7 基于 GAM 筛选的环境因子对鲢仔鱼三个孵化群体早期生长的影响

Tab.7 Significance of environmental factors in the early growth of the three spawned cohorts of *E. japonicus* larvae based on the GAM

孵化月份 Hatching month	环境因子 Environment factors	偏差解释率 Deviance explained/%	赤池信息准则 AIC	P 值 P value
6 月 June	SST	0.574	162.134	< 0.001
	SSS	0.284	221.597	< 0.001
	MLD	0.213	233.632	< 0.001
7 月 July	MLD	0.346	76.839	< 0.001
	SST	0.321	76.889	< 0.001
	SSS	0.296	79.746	0.002
10 月 October	SSS	0.720	38.564	< 0.001
	SST	0.458	47.901	0.005
	MLD	0.392	50.769	0.022

的温度区间内, 5~40 日龄的鲢仔鱼耳石日增量宽度大于 15 日龄以下的鲢仔鱼(图 11)。

3 讨论

3.1 黄海鲢孵化及生长模式

鲢的产卵期从 5 月持续到 10 月, 其中 6 月和 7 月

为产卵高峰期, 且 6 月高于 7 月。以往调查表明, 黄海鲢产卵期从 5 月持续到 10 月, 5 月中旬至 6 月下旬为产卵盛期, 8 月中旬至 10 月上旬为产卵末期, 仅约 20%的个体继续产卵(中国水产科学研究院黄海水产研究所等, 1990), 本研究与之前的研究结果基本吻合。6 月之后产卵数逐渐减少, 但由于采样月份不连续, 之后的研究需要收集更多的样品以进一步确定鲢

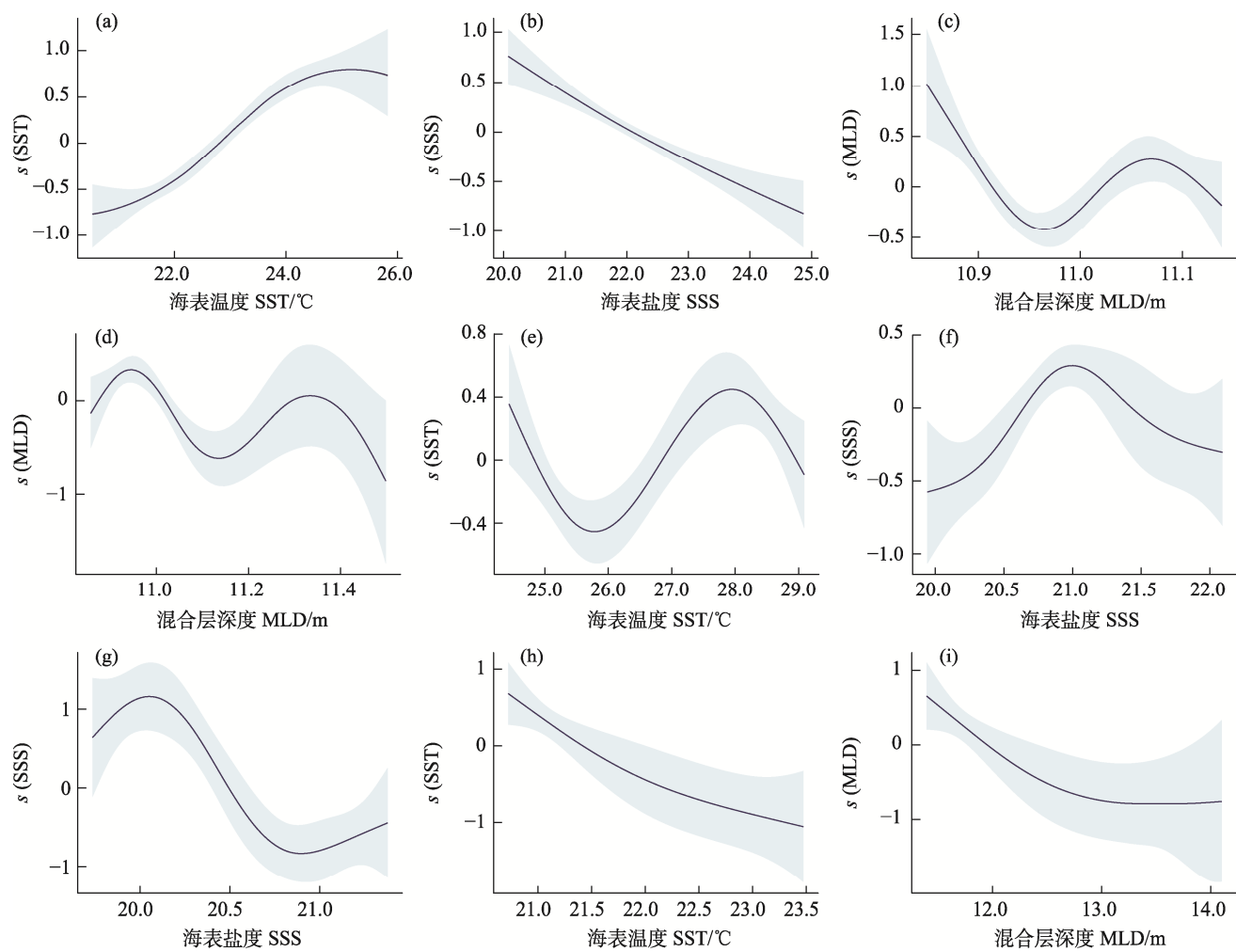


图 9 基于 GAM 拟合鳀仔鱼 6 月(a~c)、7 月(d~f)和 10 月(g~i)三个孵化群体早期生长对环境因子的响应
Fig. 9 Fitting of the early growth in response to environmental factors of the three spawned cohorts of *E. japonicus* larvae based on GAM in June(a~c), July(d~f) and October(g~i)

灰色阴影区域表示各环境因子(SST、SSS、MLD)间非线性关系的 95%置信区间，反映平滑函数估计的统计不确定性。
The gray shaded areas represent the 95% confidence intervals of the smoothed functions, indicating statistical uncertainty in the nonlinear relationships between variables (SST, SSS, MLD).

表 8 预测 SST 对鳀仔鱼耳石日增量的影响

Tab.8 Predicted effects of SST on the otolith daily increment of *E. japonicus* larvae

日龄范围 Range of age	环境变量 Environmental variables	最佳窗口 Optimal window/d	预测效应 Predicted effect	t 值 t value
<15	SST	0~1	0.016	4.199
15~40	SST	0~2	0.028	4.660

产卵高峰期。

通常用生长速率和生长模式来研究环境变化对鱼类早期生长的影响(Chen *et al*, 2003)。有研究表明，温度和食物供应 2 个外在因素是调节鱼类早期生长和发育最重要驱动因素(Takasuka *et al*, 2006)。本研究探究了不同发育日期鳀仔鱼的生长变化趋势，不同年份之间呈现一定差异，这种差异性很可能源于调查海域生态环境条件的异质性，这些条件对鳀的生长具有直接影响。尽管存在差异，不同年份的生长变化趋势总体保持一致，表明鳀生长对环境的敏感性具有一致性。2016 年和 2018 年，鳀在 7 月出现一个生长峰值，随后呈下降又上升的趋势，10 月之后，耳石增长率仍然呈增大的趋势(图 5)。月份间的生长模式差异表明，受外界环境因子的调节可能使不同月份的鳀生长

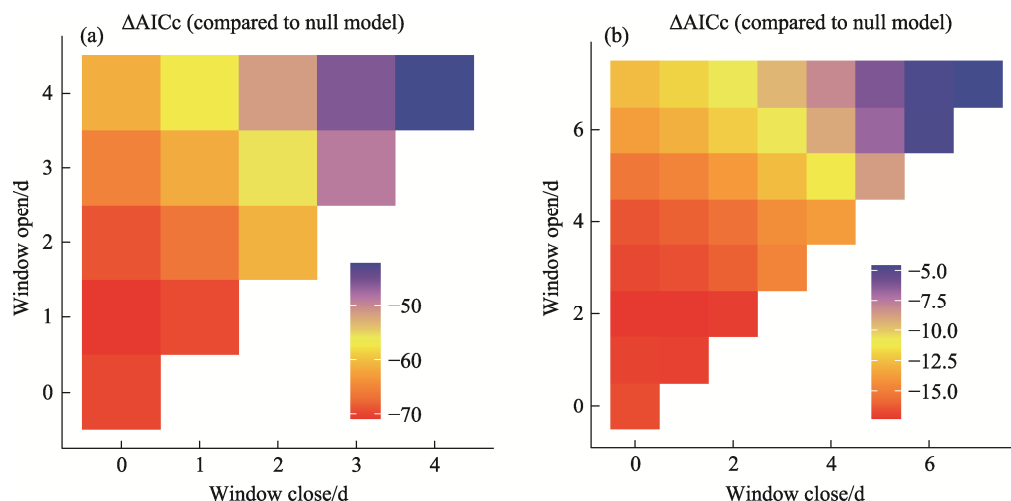


图 10 SST 对鲈仔鱼生长影响的最佳时间窗口

Fig.10 Optimal window for the effect of SST on *E. japonicus* larvae growth

(a) <15 日龄; (b) 15~40 日龄。ΔAICc (用梯度表示) 为最佳模型的 ΔAICc 值与对照模型的 ΔAICc 值进行比较。

(a) <15 days; (b) 15~40 days. ΔAICc (indicated by the gradient) is the value of ΔAICc for the best model compared to the value of the control model.

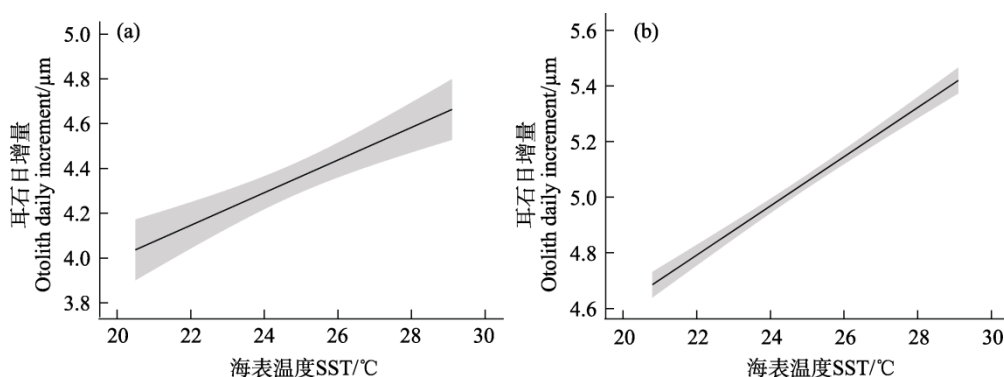


图 11 预测 SST 与耳石日增量的关系

Fig.11 Predicted the relationship between SST and otolith daily increment of *E. japonicus* larvae

(a) <15 d; (b) 15~40 d. 灰色区域为 95%置信区间。

(a) <15 days; (b) 15~40 days. The gray dotted line represents the 95% confidence interval.

呈现差异(Peel *et al*, 2008)。

3.2 内在因子影响下的鲈生长

仔鱼生长与内在因素紧密相关(Bakun, 1996)。本研究中, 日龄和母系效应与耳石日增量呈正相关, 可知鲈早期生长会受到内在因子的影响。“越大越好”假说提出较大的个体死亡率低, 捕食能力强且易于躲避捕食者(Takasuka *et al*, 2007a), 日龄与早期生长的正相关支持了该假说。有报告提出, 早期产生的影响有传递性, 亲代产生的卵子, 特别是卵子的成熟度及其密度对受精的限制(Wan *et al*, 2012), 均会影响鲈鱼卵的质量, 进而影响后代生长; “银勺效应”也提出卵子期间的有利条件对鱼类后期生长

产生积极影响(Jonsson *et al*, 2014)。卵子的质量通常与母系特征密切相关。基于这种相关性, “母系效应”假说提出与自身条件一般的首次产卵者相比, 重复产卵者和生理状态较优的雌性所孵化的卵子体积通常更大(Hamatsu *et al*, 2007)。较大的卵在鱼类早期生长阶段提供更多的营养和能量, 从而促进其生长(Riveiro *et al*, 2004)。本研究中卵黄囊的状况与鲈生长之间的关系证明了“母系效应”假说, 并且早已在其他鱼种中得到证明, 例如, 黄线狭鳕(*Gadus chalcogrammus*) (Kajiwara *et al*, 2022)、欧洲沙丁鱼(*Sardina pilchardus*) (Riveiro *et al*, 2004)、黄盖鲷(*Pseudopleuronectes yokohamae*) (Higashitani *et al*, 2007)等等。而近年来, 黄海鲈的卵呈现体积减小和

自然死亡率显著升高的趋势(Wan *et al.*, 2012), 这是雌性鳀在长期的捕捞压力下的一种适应性反应。在长期的捕捞压力下, 鳀产卵群体表现出了年龄降低和体长缩短的趋势, 影响了其性腺发育(李显森等, 2006), 导致鳀卵尺寸的减小, 即使繁殖力有所增加(曾玲等, 2005), 也不利于鳀的早期生长。因此, 母系效应作为早期生活史性状变异的重要来源, 应持续关注其影响机制, 以提高鳀资源的可持续利用性。

3.3 外在因子影响下的鳀生长

带鱼(*Trichiurus lepturus*)和中国枪乌贼(*Uroteuthis chinensis*)等鱼种都曾利用梯度森林模型和GAM探究环境因子对生长的影响。研究显示, 不同月份的环境因子对带鱼生长的影响程度存在差异, 其中海底温度(sea bottom temperature, SBT)、MLD 和 SSS 被识别为前三个关键环境因子(时政通等, 2023); 在探讨中国枪乌贼冬季产卵群体生长的研究中, SST、水深 25 m 的温度(T_{25})和 SSS 是解释生长变化的最佳变量(刘佳翔等, 2022); 本研究利用梯度森林模型确定了影响鳀仔鱼生长的前三个环境因子是 SST、MLD 和 SSS (图 7)。这表明不同鱼种的早期生长受环境因子的影响存在一定的差异, 但温度和盐度在不同程度上均对生长产生了显著影响。已有研究表明, 鱼类生长受到复杂环境因素的共同影响, 其中温度和食物获取能力被认为是调节鱼类生长和发育的最重要的驱动因素(Blaxter, 1991)。

SST 作为重要的环境因子, 不仅可以直接影响鱼类的发育、繁殖和性成熟, 还会通过影响饵料的分布和生长间接影响捕食者的存活率(Ljunggren *et al.*, 2010)。研究表明, SST 对鳀仔鱼生长的影响存在地域性差异: Takasuka 等(2007b)发现, 在日本以南太平洋海域, 鳀鱼的最适生长温度约为 22 °C; Yasue 等(2009)在 Kii 海峡的研究发现, 在 29 °C 之前, SST 与鳀鱼生长速率正相关, 最适水温超过 27 °C; 而 Wang 等(1999)在中国台湾淡水河口的研究指出, 在 18~28 °C 的温度范围内, 生长速率与 SST 正相关。本研究针对 6 月孵化的鳀群体, 发现 24 °C 左右为最佳生长温度, 略高于此前认为的 22 °C(Yu *et al.*, 2020)。这一差异可能源于食物供应等环境因素的协同作用。7 月, 最适生长温度上升至 28 °C, 与 Yasue 等(2009)的研究结果一致。在此温度下, 食物充足促进了生长, 而超过 28 °C 时, 高温导致代谢率过高, 环境中溶氧量降低和生物之间的捕食竞争导致食物可得性降低, 进而抑制生长。10 月 SST 与鳀仔鱼生长呈负相关关系, 可能与 SST 降低有关, 低温减缓生长速度, 而

且在有限的时间内, 食物供应的影响可能会更加显著(Takasuka *et al.*, 2006), 在两个因素的双重影响下, 鳀的生长速率下降。

MLD 会受到温度和盐度调控(Kara *et al.*, 2003), 对海洋初级生产力具有显著影响。在北太平洋的大部分地区, MLD 呈季节性变化: 夏季, MLD 变浅, 光照增加, 促进浮游植物生长, 为鳀提供丰富的食物资源; 而秋季, MLD 加深, 冬季达到最深, 光照减少且表层水温下降, 影响浮游生物的分布和丰度, 从而间接影响鳀的繁殖成功率(Kara *et al.*, 2003)。本研究中, 7 月 MLD 是影响最显著的环境因子。夏季 MLD 的浅化和沿岸径流的增强促进了营养盐的输入, 显著提升了浮游生物的数量, 为鳀鱼提供了充足的食物来源(Sun *et al.*, 2020)。然而, 随着夏季温度的不断升高, 鳀仔鱼代谢消耗的能量甚至超过了维持生长所需的能量, 使生长产生了停滞(Houde, 1989)。也有研究表明, 5.7~40 mm 幼鱼的生长速度与食物供应有关, 而与水温无关(Zenitani *et al.*, 2009)。因此, 在食物供应成为限制因素的条件下, MLD 对鳀早期生长的影响可能超过了 SST。在评估鳀生长策略时, 需要综合考虑温度和食物供应的联合效应。

SSS 的变化可以促使鱼类调节渗透压, 从而间接影响鱼类的生长(Thomas *et al.*, 2021)。本研究中, SSS 是 10 月孵化群体影响最显著的环境因子, 与鳀仔鱼生长呈负相关。这一现象可能归因于 10 月 SST 的相对稳定和较低的变幅, 导致 SST 对生长的影响相对减弱, 而 SSS 的微小变动对鳀生长的影响被放大。随着 SSS 的不断提高, 鳀需要消耗更多的能量来调节渗透压, 对生长产生了负面影响, 揭示了 SSS 在调节鳀鱼早期生长中的关键作用。

比较不同海区可知, 在不同空间尺度上, 鳀生长的调节机制是不同的。本研究表明, 同一研究区域, 不同孵化月份鳀生长的调节机制亦有所差别。环境因子以复杂的方式影响着鳀的早期生长。

3.4 SST 的滞后效应

日本学者研究环境因子对鳀仔鱼生长的影响, 考虑到其早期生长阶段的浮游特性及环境因子的时空变异性, 通常采用捕获前几天平均日增长率探究环境因子对其生长的影响, 反映了捕获前环境变异性对生长的效应(Oozeki *et al.*, 2004)。将捕获时的环境参数作为评估个体近期生长阶段环境条件的代理, 用以解析外部环境对增长率的影响(Takasuka *et al.*, 2006)。然而, 生长速率与 SST 之间的关系并非线性, 导致鳀生长对 SST 变化的响应存在滞后。这种非线性反应可能

源于鲈对温度变化的复杂生理适应。有研究表明, 环境因子对耳石生长的滞后效应约为 1 周(Moksness *et al.*, 1993)。本研究指出, SST 是唯一表现出滞后效应的环境因子, 且不同年龄阶段的滞后时间窗口各异: 15 日龄之前的仔鱼, SST 对生长有 1 d 的滞后效应; 40 日龄之前的仔鱼, SST 对生长有 2 d 的滞后效应。本研究中, SST 对鲈早期生长的滞后时间相对较短, 可能是因为之前的研究, 鲈的日龄达到 90, 而本研究中最大日龄为 40。早期仔鱼对环境变化的高度敏感性导致 SST 对 40 日龄仔鱼的滞后效应略长于 15 日龄的仔鱼。这表明随着鲈日龄的增加, 其生理状态可能对环境变化的响应时间有所延长。本研究预测表明, 随着 SST 的升高, 鲈仔鱼的生长速率也不断加快。而在现实条件中, 正如 GAM 分析可知, 受到各种因素的协同影响, SST 与生长之间的关系往往变得复杂。因此, 未来的研究要从能量平衡的角度出发, 以全面阐明鲈的生长机理。这一方法论的转变对于准确预测环境变化对鲈早期生长的影响亦至关重要。

参 考 文 献

- BAKUN A. Patterns in the Ocean. Ocean processes and marine population dynamics. California Sea Grant College System, University of California, San Diego, 1996, 323
- BLAXTER J H S. The effect of temperature on larval fishes. Netherlands Journal of Zoology, 1991, 42(2/3): 336–357
- CHEN C S, CHIU T S. Early life history traits of Japanese anchovy in the northeastern waters of Taiwan, with reference to larval transport. Zoological Studies, 2003, 42(2): 248–257
- CUI P D, BIAN X D, ZHANG Y X, *et al.* Distribution patterns and influencing factors of *Engraulis japonicus* spawning grounds in offshore waters of the Liaoning Province in the north Yellow Sea. Progress in Fishery Sciences, 2024, 45(3): 31–45 [崔培东, 卞晓东, 张雨轩, 等. 黄海北部辽宁近岸海域鲈产卵场分布特征及其影响因素. 渔业科学进展, 2024, 45(3): 31–45]
- ELLIS N, SMITH S J, PITCHER C R. Gradient forests: Calculating importance gradients on physical predictors. Ecology, 2012, 93(1): 156–168
- HAMATSU T, YABUKI K. Density effects on length at maturity of walleye pollock *Theragra chalcogramma* off the Pacific coast of northern Japan in the 1990s. Fisheries Science, 2007, 73(1): 87–97
- HAN Q P, SHAN X J, GORFINE H, *et al.* Recruitment of *Engraulis japonicus* and its environmental drivers: An EDM analysis. Progress in Oceanography, 2023, 219: 103143
- HASTIE T, TIBSHIRANI R. Generalized additive models. Statistical Science, 1986, 1(3): 297–310
- HIGASHITANI T, TAKATSU T, NAKAYA M, *et al.* Maternal effects and larval survival of marbled sole *Pseudopleuronectes yokohamae*. Journal of Sea Research, 2007, 58(1): 78–89
- HJORT J. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe: Viewed in the light of biological research. Journal du Conseil-Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer, 1914, 19: 1–228
- HØIE H, FOLKVORD A, JOHANNESSEN A. Maternal, paternal and temperature effects on otolith size of young herring (*Clupea harengus* L.) larvae. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1999, 234(2): 167–184
- HOUDE E. Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: Temperature and implied latitudinal effects. Fishery Bulletin, 1989, 87: 471–95
- HSIEH C H, CHEN C S, CHIU T S, *et al.* Time series analyses reveal transient relationships between abundance of larval anchovy and environmental variables in the coastal waters southwest of Taiwan. Fisheries Oceanography, 2009, 18(2): 102–117
- ITOH S, YASUDA I, NISHIKAWA H, *et al.* Transport and environmental temperature variability of eggs and larvae of the Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) and Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) in the western North Pacific estimated via numerical particle-tracking experiments. Fisheries Oceanography, 2009, 18(2): 118–133
- JONSSON B, JONSSON N. Early environment influences later performance in fishes. Journal of Fish Biology, 2014, 85(2): 151–188
- KAJIWARA K, NAKAYA M, SUZUKI K, *et al.* Effect of egg size on the growth rate and survival of wild walleye pollock *Gadus chalcogrammus* larvae. Fisheries Oceanography, 2022, 31(3): 238–254
- KARA A B, ROCHFORD P A, HURLBURT H E. Mixed layer depth variability over the global ocean. Journal of Geophysical Research: Oceans, 2003, 108(C3): 3079
- LI X S, ZHAO X Y, LI F, *et al.* Structure and its variation of the anchovy (*Engraulis japonicus*) spawning stock in the southern waters to Shandong Peninsula. Marine Fisheries Research, 2006, 27(1): 46–53 [李显森, 赵宪勇, 李凡, 等. 山东半岛南部产卵场鲈鱼生殖群体结构及其变化. 海洋水产研究, 2006, 27(1): 46–53]
- LINDSTRÖM J. Early development and fitness in birds and mammals. Trends in Ecology & Evolution, 1999, 14(9): 343–348
- LIU J X, LI N, JIN Y, *et al.* Relationship between statolith daily increment of *Uroteuthis chinensis* and environmental factors in the Northern South China Sea. Journal of Shanghai Ocean University, 2022, 31(5): 103143

- 1199–1207 [刘佳翔, 李楠, 金岳, 等. 南海北部中国枪乌贼耳石日增量与环境因子关系. 上海海洋大学学报, 2022, 31(5): 1199–1207]
- LJUNGGREN L, SANDSTRÖM A, BERGSTRÖM U, *et al.* Recruitment failure of coastal predatory fish in the Baltic Sea coincident with an offshore ecosystem regime shift. *ICES Journal of Marine Science*, 2010, 67(8): 1587–1595
- LÜ X G, QIAO F L, XIA C S, *et al.* Upwelling and surface cold patches in the Yellow Sea in summer: Effects of tidal mixing on the vertical circulation. *Continental Shelf Research*, 2010, 30(6): 620–632
- MOKSNESS E, RUKAN K, YSTANES L, *et al.* Comparison of somatic and otolith growth in North Sea herring (*Clupea harengus* L.) larvae; evaluation of growth dynamics in mesocosms. 1st International Symposium on Fish Otoliths - Research and Application, 1993
- MORRONGIELLO J R, THRESHER R E. A statistical framework to explore ontogenetic growth variation among individuals and populations: A marine fish example. *Ecological Monographs*, 2015, 85(1): 93–115
- NIU M X, WANG J, WU Q, *et al.* The relationship of stock density distribution of wintering anchovy (*Engraulis japonicus*) and environmental factors based on remote sensing in central and southern Yellow Sea. *Progress in Fishery Sciences*, 2020, 41(1): 11–20 [牛明香, 王俊, 吴强, 等. 基于遥感的黄海中南部越冬鰵资源密度分布与环境因子的关系研究. 渔业科学进展, 2020, 41(1): 11–20]
- OOZEKI Y, WATANABE Y, KITAGAWA D. Environmental factors affecting larval growth of Pacific saury, *Cololabis saira*, in the northwestern Pacific Ocean. *Fisheries Oceanography*, 2004, 13: 44–53
- PECL G T, JACKSON G D. The potential impacts of climate change on inshore squid: Biology, ecology and fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2008, 18(4): 373–385
- RIVEIRO I, GUISANDE C, MANEIRO I, *et al.* Parental effects in the European sardine *Sardina pilchardus*. *Marine Ecology Progress Series*, 2004, 274: 225–234
- SCHWARZ C J. Mixed effects models and extensions in ecology with R by ZUUR A F, IENO E N, WALKER N J, SAVELIEV A A, and SMITH G M. *Biometrics*, 2009, 65(3): 992–993
- SHAN X J, CHEN Y L, DAI F Q, *et al.* Variations in fish community structure and diversity in the sections of the central and southern Yellow Sea. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(2): 377–89 [单秀娟, 陈云龙, 戴芳群, 等. 黄海中南部不同断面鱼类群落结构及其多样性. 生态学报, 2014, 34(2): 377–89]
- SHI Z T, CHEN Q, LI J C, *et al.* Early growth of largehead hairtail (*Trichiurus japonicus*) in relation to environmental variables in Bohai Sea based on otolith microstructure. *Periodical of Ocean University of China*, 2023, 53(6): 65–73 [时政通, 陈琪, 李建超, 等. 基于耳石微结构的渤海带鱼早期生长与环境的关系分析. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2023, 53(6): 65–73]
- SMITH A D M, BROWN C J, BULMAN C M, *et al.* Impacts of fishing low-trophic level species on marine ecosystems. *Science*, 2011, 333(6046): 1147–1150
- SMOLIŃSKI S. Incorporation of optimal environmental signals in the prediction of fish recruitment using random forest algorithms. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2019, 76(1): 15–27
- SUN P, CHEN Q, FU C H, *et al.* Daily growth of young-of-the-year largehead hairtail (*Trichiurus japonicus*) in relation to environmental variables in the East China Sea. *Journal of Marine Systems*, 2020, 201: 103243
- TAKAHASHI M, CHECKLEY D M, LITZ M N C, *et al.* Responses in growth rate of larval northern anchovy (*Engraulis mordax*) to anomalous upwelling in the northern California Current. *Fisheries Oceanography*, 2012, 21(6): 393–404
- TAKASUKA A, AOKI I, OOZEKI Y. Predator-specific growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus*. *Marine Ecology Progress Series*, 2007a, 350: 99–107
- TAKASUKA A, AOKI I. Environmental determinants of growth rates for larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in different waters. *Fisheries Oceanography*, 2006, 15(2): 139–149
- TAKASUKA A, OOZEKI Y, AOKI I. Optimal growth temperature hypothesis: Why do anchovy flourish and sardine collapse or vice versa under the same ocean regime? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2007b, 64(5): 768–776
- THOMAS D, REKHA M U, ANGEL J R J, *et al.* Effects of salinity amendments on the embryonic and larval development of a tropical brackishwater ornamental silver moony fish, *Monodactylus argenteus* (Linnaeus, 1758). *Aquaculture*, 2021, 544: 737073
- VAN DE POL M, BAILEY L D, MCLEAN N, *et al.* Identifying the best climatic predictors in ecology and evolution. *Methods in Ecology and Evolution*, 2016, 7(10): 1246–1257
- WAN R J, JIANG Y W. The species and biological characteristics of the eggs and larvae of Osteichthyes in the Bohai Sea and Yellow Sea. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 2000, 9(4): 290–297 [万瑞景, 姜言伟. 渤、黄海硬骨鱼类鱼卵与仔稚鱼种类组成及其生物学特征. 上海水产大学学报, 2000, 9(4): 290–297]
- WAN R, BIAN X. Size variability and natural mortality dynamics of anchovy *Engraulis japonicus* eggs under high fishing pressure. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, 465: 243–251
- WANG Y T, TZENG W N. Differences in growth rates among cohorts of *Encrasicholina punctifer* and *Engraulis japonicus* larvae in the coastal waters off Tanshui River

- Estuary, Taiwan, as indicated by otolith microstructure analysis. *Journal of Fish Biology*, 1999, 54(5): 1002–1016
- YASUE N, TAKASUKA A. Seasonal variability in growth of larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* driven by fluctuations in sea temperature in the Kii Channel, Japan. *Journal of Fish Biology*, 2009, 74(10): 2250–2268
- YU H Q, YU H M, ITO S I, *et al.* Potential environmental drivers of Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) recruitment in the Yellow Sea. *Journal of Marine Systems*, 2020, 212: 103431
- ZENG L, LI X S, ZHAO X Y, *et al.* Fecundity and its variations of anchovy *Engraulis japonicus* in the central and southern Yellow Sea. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2005, 12(5): 569–574 [曾玲, 李显森, 赵宪勇, 等. 黄海中南部鲱鱼的生殖力及其变化. 中国水产科学, 2005, 12(5): 569–574]
- ZENITANI H, KONO N, TSUKAMOTO Y, *et al.* Effects of temperature, food availability, and body size on daily growth rate of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* larvae in Hiuchi-Nada. *Fisheries Science*, 2009, 75(5): 1177–1188
- Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Norwegian Institute of Marine Research. Anchovy and other fish resources in the Yellow Sea and East China Sea November 1984–April 1989. *Marine Fisheries Research*, 1990(11): 1–141 [中国水产科学研究院黄海水产研究所, 挪威海洋研究所. 黄、东海鲱鱼及其他经济鱼类资源声学评估的调查研究——“北斗”号 1984 年 11 月至 1989 年 1 月调查研究报告. 海洋水产研究, 1990(11): 1–141]

(编辑 马璀璨)

Exploring the Effects of Internal and External Factors on the Early Growth of Anchovy (*Engraulis japonicus*) in the Yellow Sea Based on Otolith Microstructure

WANG Wenwen, TIAN Yongjun^①, LIU Lijun, YIN Zhuo, CHEN Bingqing,
ZHANG Wenchao, YE Zhenjiang

(Deep Sea and Polar Fisheries Research Center, Ocean University of China, Qingdao 266003, China)

Abstract The abundant and widely distributed resources of small pelagic fish in marine ecosystems constitute significant targets for commercial fisheries. The Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) is a prominent representative of small pelagic fish and is considered one of the most commercially valuable species in the northwestern Pacific region. This species is crucial in the Yellow Sea marine ecosystem, serving as a vital food source for various marine predators and contributing to the area's overall biological diversity. However, the sustainability of anchovy populations is increasingly threatened by factors such as overfishing and climate change, which have led to notable inter-annual fluctuations in the catch quantities. Consequently, focusing on effectively recruitment of anchovy populations is essential for maintaining ecological balance, particularly during their early growth stages, which are critical for survival and long-term population stability. This study investigated the marine environment of the Yellow Sea and the complex internal mechanisms that affect the early growth of anchovies. By analyzing samples collected from 2016 to 2018, we used otolith microstructural analysis, a method that allows for precise tracing of hatching dates and the evaluation of growth patterns over time. Furthermore, we employed mixed-effects models to explore the relationships between intrinsic factors, specifically age and maternal effects, and the early growth of anchovies. The distance measured from the otolith core to the annulus, representing complete absorption of the yolk sac, served as an indicator of growth status during the yolk sac stage, providing a quantifiable measure of the maternal effect on the early growth of anchovy larvae. To assess

^① Corresponding author: TIAN Yongjun, Email: yjtian@ouc.edu.cn

the influence of environmental factors on early growth, we applied a combination of gradient forest models and generalized additive models (GAM). The selected environmental factors included sea surface temperature (SST), mixed layer depth (MLD), northward sea water velocity (V), eastward sea water velocity (U), sea surface height (SSH), sea surface salinity (SSS), and chlorophyll- a concentration (CHL). This analysis identified the three most significant environmental factors influencing early growth. By classifying anchovy larvae into two distinct age groups (< 15 days and 15–40 days old), we used sliding windows to examine the lagged effects of environmental factors on different age stages. A relative time window was integrated into our analysis, and to mitigate the impact of random occurrences among candidate environmental factors, we conducted 500 randomization trials. The environmental factors that showed lagged effects were incorporated as fixed external effects into the best fixed internal effects model for further analysis, which aimed to predict their impact on early growth. Our study indicated a close relationship between larval growth and intrinsic factors. Specifically, the daily increment of anchovy otoliths was positively correlated with age, revealing a gradual flattening of growth trends as age increased. This supports the "bigger is better" hypothesis, suggesting that larger individuals tend to have lower mortality rates, enhanced predation capabilities, and improved predator evasion. Moreover, the results showed a linear positive correlation with maternal effects, underscoring the notable influence that mothers have during the initial growth phase of anchovies. The "maternal effect" hypothesis posits that, compared to first-time spawners under average conditions, repeat spawners and physiologically superior females produce larger eggs, which provide more nutrition and energy during the early growth stages, thereby promoting growth. Despite quantifying the influence of intrinsic factors on early growth, the underlying mechanisms behind these effects remain unclear and warrant further exploration. The study identified SST, MLD, and SSS as the three most critical environmental factors affecting early growth. However, their relative importance varied by month, indicating different regulatory mechanisms for anchovies hatching in the same area during different times of the year. This study found that the lag effect of environmental factors on otolith growth was approximately one week. Among the three environmental factors analyzed, SST was the only factor exhibiting a lag effect, which varied with the age of the anchovy. For larval fish younger than 15 days, SST had a one-day lag effect on growth; for those younger than 40 days, the lag effect extended to two days. The relatively short lag time of SST on early growth in this study may be attributed to a previous study where anchovies reached an age of 90 days, whereas the maximum age in this study was 40 days. The high sensitivity of early larval fish to environmental changes resulted in a slightly longer lag effect of SST on 40-day-old anchovies compared to those that are 15 days old. This indicates that as the age of the anchovy increases, its physiological state may prolong the response time to environmental changes. Further predictive analysis suggests that the early growth of anchovies increases with increasing sea surface temperatures. Additionally, within the same temperature range, otolith increment widths for anchovy larvae aged 5–40 days were greater than those for larvae younger than 15 days. However, as indicated by the Generalized Additive Model (GAM) analysis, the relationship between SST and growth often becomes complex due to the synergistic influence of various factors. Therefore, future research should adopt an energy balance perspective to comprehensively elucidate the growth mechanisms of anchovies. This study integrates several models in the investigation of early growth in anchovies, providing a scientific basis for early growth and laying a foundation for the conservation and scientific management of anchovy resources in the Yellow Sea from the perspective of internal and external factors affecting early life history stages.

Key words Anchovy; Otolith microstructure; Yellow Sea; Internal and external factors