

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2020.20006

基于线性混合模型的蓝点马鲛叉长和体重关系的月间及性别差异

瞿俊跃¹, 方舟^{1, 2, 3, 4, 5}, 陈新军^{1, 2, 3, 4, 5}

1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;
2. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306;
3. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;
4. 农业农村部大洋渔业开发重点实验室, 上海 201306;
5. 农业农村部大洋渔业资源环境科学观测实验站, 上海 201306

摘要: 为了研究蓝点马鲛(*Scomberomorus niphonius*)生活史特征的异质性, 根据2018年10月至2019年3月在东海外海渔场的拖网调查采样数据, 对其叉长和体重关系的月间及性别差异进行了研究。依据收集的367尾蓝点马鲛样本, 求得其叉长和体重关系($W=aL^b$), 其中条件因子 a 的估计均值为 3.022×10^{-5} , 异速生长参数 b 的估计均值为2.794。本研究构建了广义线性模型和9个线性混合模型, 用于研究蓝点马鲛的叉长和体重关系($W=aL^b$)在时间及性别上的差异。贝叶斯信息准则(BIC)值和均方根误差值均表明, 最复杂的线性混合模型(即月份和性别对两个参数 a 和 b 均存在随机效应)的拟合效果最优。根据最优模型和广义线性模型的差异性分析结果, 蓝点马鲛叉长和体重关系的月间及性别间差异显著($P < 0.01$)。在最优模型中, b 值在10月和11月(索饵期)较高, 而在12月和1月(越冬期)较低, a 值则与此相反; b 值在雄性较高, 而在雌性较低, a 值则与此相反。本研究表明, 月份和性别对蓝点马鲛叉长和体重关系具有显著的影响, 线性混合模型能把月份和性别的异质性通过随机效应在单个模型中更准确、快速地体现, 从而进一步证实了此模型在数据来源异质性研究中的优势。

关键词: 蓝点马鲛; 叉长-体重关系; 线性混合模型; 性别差异

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2020)08-0953-08

蓝点马鲛(*Scomberomorus niphonius*)隶属鲈形目(Perciformes)、鲭科(Scombridae)、马鲛属, 是中国沿岸重要经济鱼种之一^[1-3], 也是中国少数维持高产的大型渔获种类之一^[4]。蓝点马鲛在海洋生态系统中占有重要的地位, 既是被捕食者, 又是重要消费者, 是海洋食物链中的重要环节之一^[5]。20世纪80—90年代, 国内外学者曾对蓝点马鲛的年龄与生长^[6-9]、摄食生态^[10-14]、繁殖习性^[15-17]等基础生物学特性开展了研究, 发现在不同季节及不同海域, 蓝点马鲛叉长与体重的关系有所差异, 并建立了简单的叉长和体重线性回归模型(length-weight relationships model, LWR)^[18]。

了解鱼的体长和体重关系对于鱼类种群的资源评估至关重要^[19]。已有研究表明, 鱼类的生长受到季节和环境等外在因素的影响, 因而在体长和体重关系式参数中存在一定的异质性^[20]。如庄之栋等^[21]研究了北太平洋鲈(*Scomber japonicus*)的生物学特性, 孟宽宽等^[22]研究了矛尾虾虎鱼(*Chaemrichthys stigmatias*)生物学特性, 均发现体长和体重存在显著的月变化。线性混合模型是目前较为成熟的模型, 已被广泛应用于多个领域。在针对参数异质性研究中, 线性混合模型(linear mixed model, LMM)以其同时包含固定效应和随机效应, 并能研究多样性数据的优点, 应用最为

收稿日期: 2020-01-06; 修订日期: 2020-02-17.

基金项目: 国家重点研发计划项目(2019YFD0901404); 国家自然科学基金面上项目(NSFC41876141); 农业农村部外海渔业开发重点实验室开放课题(LOF 2018-02).

作者简介: 瞿俊跃(1996-), 男, 硕士研究生, 主要从事近海渔业资源研究. E-mail: 953707708@qq.com

通信作者: 方舟(1988-), 男, 讲师, 研究方向为渔业资源生物学. E-mail: zfang@shou.edu.cn

广泛,且随机效应随着一个或多个分组变量的变化而变化,可以解释随机变量的潜在影响^[23]。衷思剑等^[24]及 Ma 等^[25]分别使用线性混合模型对黄鮟鱇(*Lophius litulon*)和小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)的体长和体重关系进行研究,发现体长和体重关系在不同季节及不同的采样海域存在着显著差异。近年来过度捕捞、气候事件、意外灾害等频发^[26],使中国近海生态环境发生重大变化。在这样的大背景下,蓝点马鲛的生长情况也可能发生改变。因此,本研究利用 2018 年 10 月至 2019 年 3 月在东海外海采集的蓝点马鲛样本的生物学数据,对蓝点马鲛索饵和越冬个体的生长特征进行研究,使用线性混合模型分析模型参数与时间及生物参数之间可能存在的关系,以期为该资源的评估管理及保护提供数据支撑和参考依据。

1 材料与方法

1.1 数据来源

2018 年 10 月至 2019 年 3 月调查组委托浙岭渔 23712 与浙岭渔 23713 双拖作业渔船,在东海外海渔场进行底拖网作业,采用随机挑选的方法对每月捕获的蓝点马鲛进行取样,且每次采样数量超过 30 尾,6 个月共计获得 367 尾蓝点马鲛样本。采样区域如图 1 所示,样本通过冷链运回实验室,区分性别后,对个体的叉长(fork length)和体重(body weight)进行测量。叉长用直尺测量,精确至 1 mm;体重采用电子天平测量,精确至 1 g。

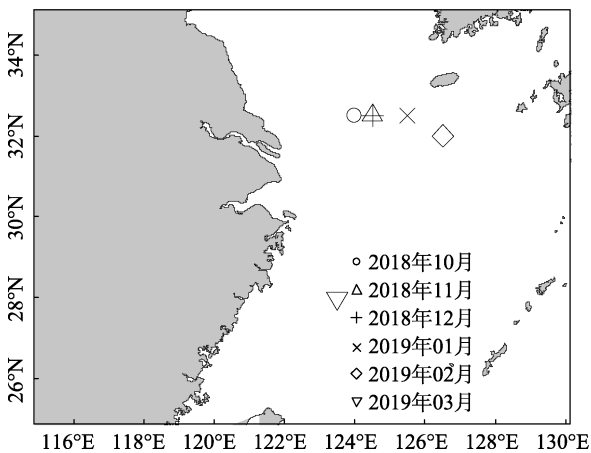


图 1 蓝点马鲛作业区域
Fig. 1 Fishing area of *Scomberomorus niphonius*

1.2 数据分析

按照性别分别计算不同月份蓝点马鲛叉长和体重的平均值和标准差,对不同月份的叉长及体重数据进行 KS-检验(Kolmogorov-Smirnov test),均符合正态分布,采用 t 检验^[27]检验不同性别各不同月份叉长和体重的差异。

采用频率分布法研究叉长和体重的组成,组间距分别为 20 mm 和 100 g。绘制频率分布图,确定优势叉长组和体重组,计算优势组的比率。

利用单因子方差分析(ANOVA)^[28]和多重比较(LSD 法)^[29]对不同月份蓝点马鲛叉长的差异进行检验,并对不同性别蓝点马鲛叉长的差异进行检验,以分析不同因子对蓝点马鲛生长的影响。

利用线性混合模型^[30],建立叉长-体重关系:

$$W=aL^b$$

式中, W 为体重(g); L 为叉长(mm); a 是条件因子, b 是异速生长参数(代表鱼体长方向、体高方向和体宽方向 3 个线度的生长速度)^[31]。

本研究使用叉长和体重关系模型(length-weight relationship model, LWR)及其衍生出的 9 个线性混合模型(linear mixed model, LMM)来描述蓝点马鲛的叉长和体重关系(表 2),其中 9 个 LMM 模型考虑了不同月份、不同性别的随机效应,以探讨时间及生物学特征对蓝点马鲛生长的影响。使用 F 检验评估各因子对其叉长体重关系影响的显著性^[32]。采用贝叶斯信息准则(Bayesian Information Criterion, BIC)来比较模型拟合程度,同时利用均方根误差(root mean square error, RMSE)来判断最佳模型。均方根误差越小,则预测值与真实值的差异越小,即拟合优度越优。

所有模型的构建过程均采用 R 软件的“lme4”程序包来完成^[33]。数据分析采用 Excel 2019 和 SPSS24.0 软件进行。

2 结果与分析

2.1 叉长和体重组成

KS-检验(Kolmogorov-Smirnov test)结果可知,东海外海蓝点马鲛叉长符合正态分布($P>0.05$)。样本叉长范围为 366~780 mm,平均叉长为 456.33 mm,优势叉长组为 420~500 mm,占总数 72.75%。单

因素方差分析(one-way ANOVA)检验, 各月份间蓝点马鲛叉长均有显著性差异($P < 0.01$), 其中, 3 月的叉长平均值最高, 为 473.56 mm; 其次为 11 月和 12 月, 分别为 467.52 mm 和 464.24 mm; 1 月最低, 为 439.94 mm (图 2)。经 t 检验, 雌性与雄性蓝点马鲛均有显著差异($P < 0.01$), 雌性个体叉长范围为 368~584 mm, 优势组为 420~480 mm, 占总数 63.96%, 平均叉长为 445.93 mm; 雄性个体叉长范围为 366~780 mm, 优势组为 420~500 mm, 占总数 72.33%, 平均叉长为 464.55 mm (图 3)。

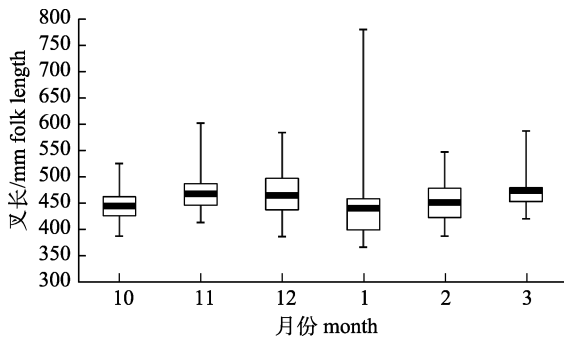


图 2 蓝点马鲛不同月份叉长分布图

Fig. 2 Distribution of fork length of *Scomberomorus niphonius* in different months

KS-检验(Kolmogorov-Smirnov test)结果表明, 东海外海蓝点马鲛体重符合正态分布($P > 0.05$)。其体重范围为 407~3366 g, 平均体重为 759.85 g, 优势体重组为 500~900 g, 占总数 75.48%。单因素方差分析(one-way ANOVA)检验, 各月份间蓝点马鲛体重均值有显著性差异($P < 0.01$), 其中, 12 月

体重平均值最高, 为 897.02 g; 其次是 11 月, 为 833.49 g; 2 月最低, 为 667.21 g (图 4)。经 t 检验, 雌性与雄性蓝点马鲛体重均有显著差异($P < 0.01$), 雌性个体体重范围为 407~1789 g, 优势组为 500~800 g, 占总数 68.33%, 平均体重为 701.12 g; 雄性个体体重范围为 423~3366 g, 优势组为 600~900 g, 占总数 60.19%, 平均体重为 806.32 g (图 5)。

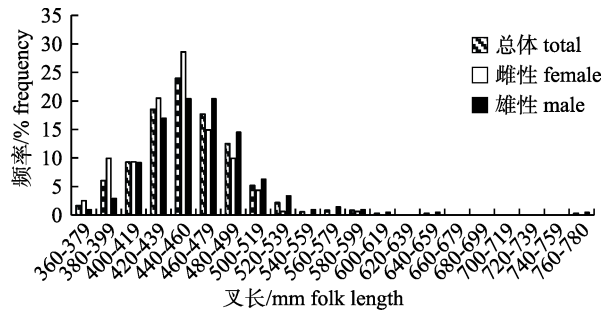


图 3 不同性别蓝点马鲛叉长分布图

Fig. 3 Distribution of fork length of *Scomberomorus niphonius* of different sexes

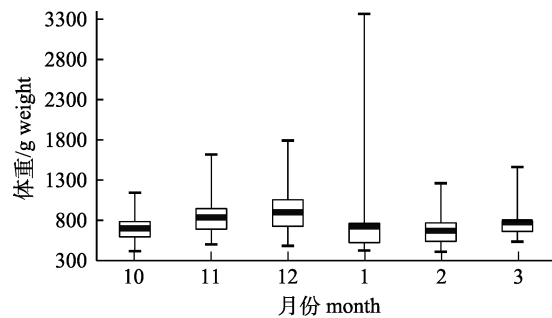


图 4 蓝点马鲛不同月份体重分布图

Fig. 4 Distribution of weight of *Scomberomorus niphonius* in different months

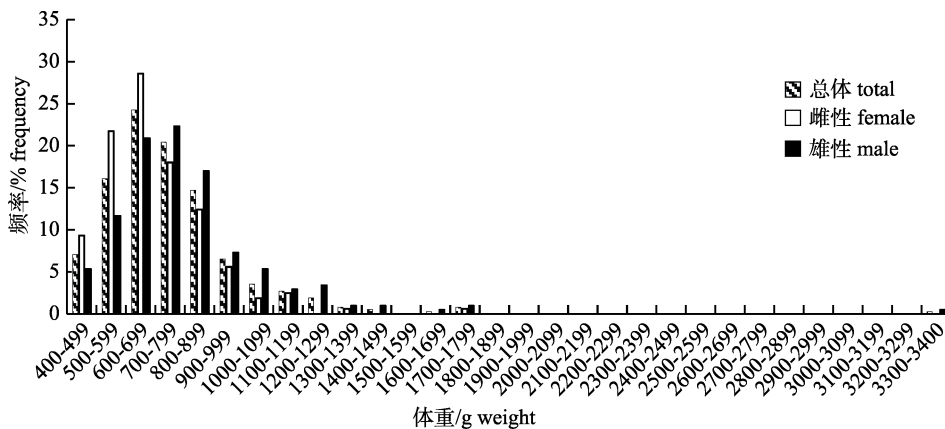


图 5 不同性别蓝点马鲛体重分布图

Fig. 5 Distribution of weight of *Scomberomorus niphonius* of different sexes

2.2 叉长和体重参数分析

由于不同月份东海外海蓝点马鲛叉长和体重均存在显著性差异,且雌、雄个体的叉长和体重均存在显著性差异,本研究对不同性别和不同月份蓝点马鲛叉长和体重关系分别进行讨论(图 6,表 1)。

不同性别蓝点马鲛叉长和体重关系式如下:

$$W_{\text{雌性}} = 5 \times 10^{-5} L^{2.6872} (R^2=0.7585, n=161, P<0.01)$$

$$W_{\text{雄性}} = 2 \times 10^{-5} L^{2.8305} (R^2=0.8458, n=206, P<0.01)$$

叉长和体重关系模型的结果显示,东海外海蓝点马鲛叉长和体重关系具有明显的时间差异。从不同性别来看,雌性的 a 值比雄性大,雄性 a 值<总体 a 值<雌性 a 值;而 b 值则与之相反,雌性 b 值<总体 b 值<雄性 b 值。从不同月份来看, a 值在 1 月最大,11 月和 2 月次之,10 月最小; b 值

月份分布由高到低依次为 10 月>3 月>11 月>2 月>12 月=1 月(表 2)。 a 值和 b 值的性别差异范围分别为 0.0000409 和 0.22893,而 a 值和 b 值的月份差异范围分别为 0.0000521 和 0.26950,说明时间差异比性别差异大。

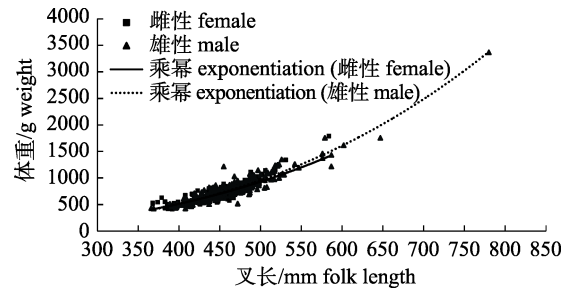


图 6 不同性别蓝点马鲛叉长与体重关系
Fig. 6 The relationship between fork length and weight of *Scomberomorus niphonius* of different sexes

表 1 不同月份蓝点马鲛叉长与体重关系

Tab. 1 The relationship between fork length and weight of *Scomberomorus niphonius* in different months

月份 month	叉长和体重关系 fork length-weight relationship	样本数量/尾 number/ind	判定系数 R^2 coefficient of determination	P
10 月 Oct.	$W_{10\text{月}}=4 \times 10^{-6} L^{3.1054}$	65	0.9071	0.001
11 月 Nov.	$W_{11\text{月}}=2 \times 10^{-5} L^{2.8937}$	69	0.7497	0.001
12 月 Dec.	$W_{12\text{月}}=7 \times 10^{-6} L^{2.5406}$	49	0.9400	0.001
1 月 Jan.	$W_{1\text{月}}=0.0001 L^{2.5406}$	62	0.8724	0.001
2 月 Feb.	$W_{2\text{月}}=2 \times 10^{-5} L^{2.8402}$	68	0.8420	0.001
3 月 Mar.	$W_{3\text{月}}=1 \times 10^{-5} L^{2.9133}$	54	0.8937	0.001

2.3 模型选择

本研究建立了 1 个广义线性模型(generalized linear model, GLM)和 9 个线性混合模型(linear mixed model, LMM)来描述叉长和体重关系(表 2),其中 9 个 LMM 模型分别讨论了不同月份影响下条件因子 a 与异速生长参数 b 的随机效应和不同性别影响下条件因子 a 与生长指数 b 的随机效应。结果表明,基于性别差异的随机效应建立的线性混合模型具有更好的拟合效果, RMSE 值为 0.085,小于基于月份差异的随机效应的模型(RMSE=0.178);而 BIC 值则与之相反。综合研究发现,性别和月份差异的随机效应模型均优于一般的 LWR 模型,证明蓝点马鲛存在着月份和性别上的随机效应。

3 讨论

蓝点马鲛属于是暖温性中上层洄游性经济鱼类,生长迅速,年龄最高可达到 11 龄^[16]。本研究中发现,各月份间蓝点马鲛叉长均有显著性差异,其中 3 月叉长平均值最高,1 月最低。叉长呈现出先增长后降低,再增长的趋势。相较于 20 世纪 80 年代末期^[6],平均叉长为 466~598 mm;20 世纪 90 年代^[16],平均叉长为 574 mm;21 世纪初期(2006—2008 年)^[34],平均叉长为 582 mm,及 2016—2017 年的 554 mm^[15],本研究中仅为 456.33 mm,这也可以说明东海外海蓝点马鲛个体小型化现象明显。比照黄渤海^[15]与象山港^[35]蓝点马鲛叉长与年龄关系,2018 年 10 月至 2019 年 3 月调查获得

表 2 蓝点马鲛叉长和体重关系模型的拟合效果指标
Tab. 2 Fitting effect index of fork length-weight relationship models of *Scomberomorus niphonius*

模型缩写 model abbreviation	模型 model	对数转化 log-transformed	贝叶斯信 息推测值 BIC	均方根 误差 RMSE
WLR	$W=a \times L^b$	$\ln W = \ln a + b \times \ln L$	-519.70	0.342
S.I	$W=a \times \exp(\text{ReS.I}) \times L^b$	$\ln W = (\ln a + \text{ReS.I}) + b \times \ln L$	-513.85	0.085
S.S	$W=a \times L^{(b+\text{ReS.S})}$	$\ln W = \ln a + (b + \text{ReS.S}) \times \ln L$	-513.86	0.085
S.I&S	$W=a \times \exp(\text{ReS.I}) \times L^{(b+\text{ReS.S})}$	$\ln W = (\ln a + \text{ReS.I}) + (b + \text{ReS.S}) \times \ln L$	-507.96	0.085
M.I	$W=a \times \exp(\text{ReM.I}) \times L^b$	$\ln W = (\ln a + \text{ReM.I}) + b \times \ln L$	-645.37	0.178
M.S	$W=a \times L^{(b+\text{ReM.S})}$	$\ln W = \ln a + (b + \text{ReM.S}) \times \ln L$	-645.33	0.178
M.I&S	$W=a \times \exp(\text{ReM.I}) \times L^{(b+\text{ReM.S})}$	$\ln W = (\ln a + \text{ReM.I}) + (b + \text{ReM.S}) \times \ln L$	-639.43	0.178
S&M.I	$W=a \times \exp(\text{ReS.I}) \times \exp(\text{ReM.I}) \times L^b$	$\ln W = (\ln a + \text{ReS.I} + \text{ReM.I}) + b \times \ln L$	-631.01	0.148
S&M.S	$W=a \times L^{(b+\text{ReS.S}+\text{ReM.S})}$	$\ln W = \ln a + (b + \text{ReS.S} + \text{ReM.S}) \times \ln L$	-631.16	0.148
S&M.I&S	$W=a \times \exp(\text{ReS.I}) \times \exp(\text{ReM.S}) \times L^{(b+\text{ReS.I}+\text{ReM.S})}$	$\ln W = (\ln a + \text{ReS.I} + \text{ReM.S}) + (b + \text{ReS.I} + \text{ReM.S}) \times \ln L$	-622.55	0.130

注: 第一列为第二、三列模型的缩写, S.I、S.S、S.I&S、M.I、M.S、M.I&S、S&M.I、S&M.S 和 S&M.I&S 分别为截距 $\ln a$ 的性别随机效应、斜率 b 的性别随机效应、截距 $\ln a$ 与斜率 b 的性别随机效应、截距 $\ln a$ 的月份随机效应、斜率 b 的月份随机效应、截距 $\ln(a)$ 与斜率 b 的月份随机效应、截距 $\ln a$ 的性别与月份随机效应、斜率 b 的性别与月份随机效应, 以及截距 $\ln a$ 与斜率 b 的性别与月份随机效应。

Note: The first column shows the abbreviations of models detailed in the second and third columns. S.I, S.S, S.I&S, M.I, M.S, M.I&S, S&M.I, S&M.S and S&M.I&S indicate random effects on intercept ($\ln a$) in sexual difference, random effects on slope (b) in sexual difference, random effects on intercept ($\ln a$) and slope (b) in sexual difference, random effects on intercept ($\ln a$) in months, random effects on slope (b) in months, random effects on intercept ($\ln a$) and slope (b) in months, random effects on intercept ($\ln a$) in sexual difference and months, random effects on slope (b) in sexual difference and months, and random effects on intercept ($\ln a$) and slope (b) in sexual difference and months, respectively.

的蓝点马鲛大多为 1~3 龄, 蓝点马鲛存在小型化和低龄化的现象。

根据 LMM (S&M.I&S)的结果, 2018 年 10 月至 2019 年 3 月东海外海蓝点马鲛条件因子 a (0.0002~0.0006)的估计值显著小于 1999 年 Shoji 等^[36]研究得到的 0.002115。根据 Jin^[37]的统计, 蓝点马鲛异速生长参数 b 为 3.209 (3.160~3.259), Patnaik 等^[38]指出, 鱼类中异速生长参数 b 的范围在 2.5~4.0, 通常在 2~3.5, 本研究中蓝点马鲛异速生长参数 b 估计值(2.66398~2.89070)恰好在此范围内, 相较于 Fishbase 的统计值低。异速生长参数 b 的固定值(2.77734)小于 3, 说明蓝点马鲛呈现出负异速增长的趋势, 随着长度的增加, 形状的丰满度或伸长率下降。本研究中仅有 10 月的异速生长参数 b (3.1054)大于 3, 呈现出正异速增长。而 12 月和 1 月的异速生长参数 b (2.5406)最低, 反映出 12 月至翌年 1 月期间蓝点马鲛体型较其他月份更偏于细长。蓝点马鲛是高度洄游鱼种, 其异速生长参数存在差异与环境因子有着密切的关联, 王凯迪等^[39]研究了蓝点马鲛与海表温度间的关

系, 发现 8—11 月蓝点马鲛处于摄食洄游阶段, 且蓝点马鲛的主要摄食对象日本鳀(*Engraulis japonicus*)的资源丰度在 8—10 月最高, 11 月后日本鳀开始越冬洄游导致蓝点马鲛因食物缺乏而肥满度下降^[40]。12 月至翌年 1 月蓝点马鲛开始越冬洄游, 海表温度下降, 其摄食能力下降, 且饵料生物匮乏, 个体的肥满度较低。这一结果也可解释本研究中异速生长参数 b 值的变化。

全球有超过 30000 种鱼类存在明显的性别二态性^[41]。根据 LMM (S.I&S)的结果, 雌性与雄性蓝点马鲛叉长和体重均有显著差异, 存在显著的雌雄二态性。本研究中雌性与雄性个体比例(0.78 : 1)与黄渤海蓝点马鲛的性别比例相似(1 : 1.49)^[15], 均为雄性个体数量多于雌性个体。通过本研究结果可以发现, 蓝点马鲛雄鱼的肥满度高于雌鱼, 这一结果与罗非鱼(*Oreochromis mossambicus*)^[42]、黄颡鱼(*Pelteobagrus fulvidraco*)^[43]相似。基因是决定生命形式的内在因素, 直接影响着生物个体的生长, 而相关基因的性别表达差异, 对鱼类性别间的生长差异有着潜在的影响。罗非鱼骨骼肌中

存在一种雌性偏向的基因表达, 例如 *FoxO4*, 该基因已被证明对肌肉组织的肌原性分化具有抑制作用, 因此它是身体生长的负调控因子^[44]。黄颡鱼雄性生长速度快于雌性, 是由于雄鱼与雌鱼对于 *GH*、*IGF-1*、*IGF-2* 的表达存在差异导致^[43]。因而可以推测, 不同性别蓝点马鲛生长速度差异可能与内在基因表达有关。此外, 蓝点马鲛雄性生长速度大于雌性的特点还可能与生长与繁殖配比、摄食与消化和生态环境等因子共同作用相关^[45]。

LMM (S&M.I&S)模型的结果显示, 蓝点马鲛叉长体重关系在时间及性别上存在显著的差异, 相较于一般的 LWR 模型, 更能体现出生物学上的异质性。简单的 LWR 模型常用于构建单因子回归模型, 对多因子复合影响的模型解释力较差。线性混合模型将月份和性别作为随机效应考虑在单一模型中, 可更方便、更合理地估计时间和生长变化。此外, 线性混合模型提供了一种有效的方法来估计变量的影响, 这些变量可能无法观测到。由于本研究只考虑了时间和性别的随机效应, 在未来的线性混合模型的构建中, 应该充分考虑环境因子、地理位置等因素对蓝点马鲛生长的影响, 更全面地研究蓝点马鲛个体生长特征的变化。

参考文献:

- [1] Sassa C, Yamamoto K, Tsukamoto Y, et al. Distribution and migration of age-0 jack mackerel (*Trachurus japonicus*) in the East China and Yellow Seas, based on seasonal bottom trawl surveys[J]. Fisheries Oceanography, 2009, 18(4): 255-267.
- [2] Zheng Y J, Li J S, Zhang Q Y, et al. Research progresses of resource biology of important marine pelagic food fishes in China[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(1): 149-160. [郑元甲, 李建生, 张其永, 等. 中国重要海洋中上层经济鱼类生物学研究进展[J]. 水产学报, 2014, 38(1): 149-160.]
- [3] Shui B N, Han Z Q, Gao T X, et al. Mitochondrial DNA variation in the East China Sea and Yellow Sea populations of Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius*[J]. Fisheries Science, 2009, 75(3): 593-600.
- [4] Han Z, Xu H X, Shui B N, et al. Lack of genetic structure in endangered large yellow croaker *Larimichthys crocea* from China inferred from mitochondrial control region sequence data[J]. Biochemical Systematics and Ecology, 2015, 61(1): 1-7.
- [5] Sun B X. The current situation and conservation of *Scomberomorus niphonius* in Yellow Sea and Bohai Bay[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2009. [孙本晓. 黄渤海蓝点马鲛资源现状及其保护[D]. 北京: 中国农业科学院, 2009.]
- [6] Liu C X, Zhang X, Yang K W. Studies on the growth of Spanish mackerel, *Scomberomorus niphonius* in the Huanghai Sea and Bohai Sea[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 1982, 13(2): 170-178. [刘蝉馨, 张旭, 杨开文. 黄海和渤海蓝点马鲛生长的研究[J]. 海洋与湖沼, 1982, 13(2): 170-178.]
- [7] Zhang C. Application of otolith morphology in stock separation of *Scomberomorus niphonius* and age estimation of *Johnius belengeri*[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2012. [张弛. 鱼类耳石形态在蓝点马鲛群体识别和皮氏叫姑鱼年龄估算上的应用实例[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2012.]
- [8] Shoji J, Maehara T, Tanaka M. Larval growth and mortality of Japanese Spanish mackerel (*Scomberomorus niphonius*) in the central Seto Inland Sea, Japan[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2005, 85(5): 1255-1261.
- [9] Cao Y, Zhang Q, Gong Y Y, et al. Genetic variation of *Scomberomorus niphonius* in the coastal waters of China based on mtDNA COI sequences[J]. Marine Fisheries, 2015, 37(6): 485-493. [曹艳, 章群, 宫亚运, 等. 基于线粒体 COI 序列的中国沿海蓝点马鲛遗传多样性[J]. 海洋渔业, 2015, 37(6): 485-493.]
- [10] Shoji J, Kishida T, Tanaka M. Piscivorous habits of Spanish mackerel larvae in the Seto Inland Sea[J]. Fisheries Science, 1997, 63(3): 388-392.
- [11] Shoji J, Tanaka M. Feeding of piscivorous Japanese Spanish mackerel juveniles on larvae with an elongate and laterally compressed body[J]. Journal of Fish Biology, 2004, 65(1): 282-286.
- [12] Shoji J, Tanka M. Strong piscivory of Japanese Spanish mackerel larvae from their first feeding[J]. Journal of Fish Biology, 2001, 59(6): 1682-1685.
- [13] Lin N, Wang Y T, Chen Y G, et al. Feeding habits of Japanese Spanish mackerel (*Scomberomorus niphonius*) larvae and juveniles in Xiangshan Bay[J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, 36(10): 2811-2816. [林楠, 王宇坛, 陈渊戈, 等. 象山港蓝点马鲛(*Scomberomorus niphonius*)摄食习性[J]. 生态学杂志, 2017, 36(10): 2811-2816.]
- [14] Kishida T, Aida K. Maturation and spawning of Japanese Spanish mackerel in the central and western waters of the Seto Inland Sea[J]. Nippon Suisan Gakkaishi, 1989, 55(12): 2065-2074.
- [15] Mou X X, Zhang C, Zhang C L, et al. The fisheries biology of the spawning stock of *Scomberomorus niphonius* in the Bohai and Yellow Seas[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(6): 1308-1316. [牟秀霞, 张弛, 张崇良, 等. 黄渤海蓝点马鲛繁殖群体渔业生物学特征研究[J]. 中国水产科学, 2018, 25(6): 1308-1316.]
- [16] Qiu S Y, Ye M Z. The characteristics of growth for Spanish

- mackerel under yearling in the Yellow Sea and Bohai Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 1993, 17(1): 14-23. [邱盛尧, 叶懋中. 黄渤海蓝点马鲛当年幼鱼的生长特性[J]. 水产学报, 1993, 17(1): 14-23.]
- [17] Kim J B, Chang D S, Kim H, et al. Intersexuality of *Scomberomorus niphonius* from the coastal area around Jeju Island, Korea (Teleostei: Scombridae)[J]. Development & Reproduction, 2013, 17(2): 73-78.
- [18] Lin B, Xu Q. A study on the weight-length relationship of fish from Daya Bay[J]. Tropic Oceanology, 1989, 8(4): 93-99. [林斌, 徐青. 大亚湾鱼类体重和体长的相关关系[J]. 热带海洋, 1989, 8(4): 93-99.]
- [19] Lai H L, Helsler T. Linear mixed-effects models for weight-length relationships[J]. Fisheries Research, 2004, 70(2-3): 377-387.
- [20] Moutopoulos D K, Stergiou K I. Length-weight and length-length relationships of fish species of the Aegean Sea (Greece)[J]. Journal of Applied Ichthyology, 2009, 18(3): 200-203.
- [21] Zhuang Z D, Ma C, Liu Y, et al. A preliminary study on biological characteristics of *Scomber japonicus* in the North Pacific Ocean in autumn[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2018(6): 125-131. [庄之栋, 马超, 刘勇, 等. 北太平洋公海秋季鲈鱼生物学特性的初步研究[J]. 海洋湖沼通报, 2018(6): 125-131.]
- [22] Meng K K, Wang J, Zhang C L, et al. The fishery biological characteristics of *Chaeturichthys stigmatias* in the Yellow River estuary and its adjacent waters[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2017, 24(5): 939-945. [孟宽宽, 王晶, 张崇良, 等. 黄河口及其邻近水域矛尾虾虎鱼渔业生物学特征[J]. 中国水产科学, 2017, 24(5): 939-945.]
- [23] Xu H, Sun Y J, Wang X J, et al. Linear mixed-effects models to describe individual tree crown width for China-fir in Fujian Province, southeast China[J]. PLoS ONE, 2015, 10(4): e0122257.
- [24] Zhong S J, Ma Q Y, Liu S D, et al. Linear mixed-effects models for estimating spatiotemporal variations of length-weight relationships for *Lophius litulon*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(6): 1299-1307. [衷思剑, 麻秋云, 刘淑德, 等. 基于线性混合效应模型的黄鮟鱇体长体重关系的时空差异[J]. 中国水产科学, 2018, 25(6): 1299-1307.]
- [25] Ma Q Y, Jiao Y, Ren Y P. Linear mixed-effects models to describe length-weight relationships for yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) along the north coast of China[J]. PLoS ONE, 2017, 12(2): e0171811.
- [26] Ma C, Shen C C, Zhuang Z D, et al. Study on fishery biological characteristics of *Argyrosomus argentatus* in Minnan-Taiwan bank fishing ground[J]. Journal of Fisheries Research, 2019, 41(1): 34-41. [马超, 沈长春, 庄之栋, 等. 闽南-台湾浅滩白姑鱼渔业生物学特性研究[J]. 渔业研究, 2019, 41(1): 34-41.]
- [27] Deng J Y, Zhao C Y. Marine Fisheries Biology[M]. Beijing: Agriculture Press, 1991: 30-35. [邓景耀, 赵传纲. 海洋渔业生物学[M]. 北京: 农业出版社, 1991: 30-35.]
- [28] Li C X, Shao Y, Jiang L N. Biostatistics[M]. Beijing: Science Press, 2008: 85-110. [李春喜, 邵云, 姜丽娜. 生物统计学[M]. 北京: 科学出版社, 2008: 85-110.]
- [29] Gueorguieva R, Krystal J H. Move over ANOVA: Progress in analyzing repeated-measures data and its reflection in papers published in the archives of general psychiatry[J]. Archives of General Psychiatry, 2004, 61(3): 310-317.
- [30] Wang B H. Multivariate Statistical Analysis and Modeling for R Language[M]. Guangzhou: Jinan University Press, 2010: 157-158. [王斌会. 多元统计分析及 R 语言建模[M]. 广州: 暨南大学出版社, 2010: 157-158.]
- [31] Keys A B. The weight-length relation in fishes[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1928, 14(12): 922-925.
- [32] Froese R. Cube law, condition factor and weight-length relationships: History, meta-analysis and recommendations[J]. Journal of Applied Ichthyology, 2006, 22(4): 241-253.
- [33] Bernal-Rusiel J L, Greve D N, Reuter M, et al. Statistical analysis of longitudinal neuroimage data with linear mixed effects models[J]. NeuroImage, 2013, 66(1): 249-260.
- [34] Wang Y J. Preliminary study of otolith in fish age and growth and fish stock identifying[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2007. [王英俊. 耳石在鱼类年龄生长和群体鉴别中应用的初步研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2007.]
- [35] Yang L L, Jiang Y Z, Lin Y, et al. On sagittal otolith morphology for reproductive population of *Scomberomorus niphonius* in the Xiangshan Bay[J]. Marine Fisheries, 2018, 40(1): 10-18. [杨林林, 姜亚洲, 林昱, 等. 象山港蓝点马鲛繁殖群体的耳石形态分析[J]. 海洋渔业, 2018, 40(1): 10-18.]
- [36] Shoji J, Maehara T, Tanaka M. Diel vertical movement and feeding rhythm of Japanese Spanish mackerel larvae in the central Seto Inland Sea[J]. Fisheries Science, 1999, 65(5): 726-730.
- [37] Jin X S. Long-term changes in fish community structure in the Bohai Sea, China[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2004, 59(1): 163-171.
- [38] Patnaik B K, Mahapatro N, Jena B S. Ageing in fishes[J]. Gerontology, 1994, 40(2-4): 113-132.
- [39] Wang K D, Yu H M, Yu H Q, et al. Relationship between population dynamics of *Scomberomorus niphonius* and SST in Bohai Sea and Yellow Sea[J]. Periodical of Ocean University of China, 2019, 49(12): 31-40. [王凯迪, 于华明, 于海庆, 等. 黄渤海蓝点马鲛种群变动与海表面温度的关系[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2019, 49(12): 31-40.]
- [40] Munro A D, Scott A P, Lam T J. Reproductive Seasonality in Teleosts: Environmental Influences[M]. Boca Raton: CRC

- Press, 1990: 52-66.
- [41] Nelson J S, Grande T C, Wilson M V H. Fishes of the World[M]. Hoboken: John Wiley & Sons, 2016: 156-187.
- [42] Chervinski J. Sexual dimorphism in tilapia[J]. Nature, 1965, 208(5011): 703.
- [43] Ma W G. Characterization and sex-dependent expression of GH/IGF axis genes in yellow catfish[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2016. [马文阁. 黄颡鱼 GH/IGF 生长轴基因的序列特征和两性表达差异分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2016.]
- [44] Shi X Z, Wallis A M, Gerard R D, et al. Foxk1 promotes cell proliferation and represses myogenic differentiation by regulating Foxo4 and Mef2[J]. Journal of Cell Science, 2012, 125(22): 5329-5337.
- [45] Wang X A, Ma A J, Huang Z H, et al. Developmental differences between female and male groups in turbot (*Scophthalmus maximus*) breeding families[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(4): 464-469. [王新安, 马爱军, 黄智慧, 等. 大菱鲆选育家系雌、雄群体的生长发育差异[J]. 水产学报, 2014, 38(4): 464-469.]

Monthly and sexual differences in the growth of Japanese spanish mackerel (*Scomberomorus niphonius*) based on a linear mixed model

QU Junyue¹, FANG Zhou^{1,2,3,4,5}, CHEN Xinjun^{1,2,3,4,5}

1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. The Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China;
3. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China;
4. Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China;
5. Scientific Observing and Experimental Station of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China

Abstract: *Scomberomorus niphonius* is an important economic fish species from coastal China. It is also one of the few large-scale catch species that maintain a high yield in China. Studies have shown that the relationship between fork length and body weight differs between seasons and areas. To better understand the seasonal and sexual variations in relationships between the fork length and weight ($W=aL^b$) of *S. niphonius*, we used the trawl survey data at the East China Sea fishing grounds from October 2018 to March 2019 and constructed a generalized linear model and nine linear mixed models. Based on the collected 367 *S. niphonius* samples, the relationship between fork length and body weight ($W=aL^b$) is obtained, in which the estimated mean value of condition factor a is 3.022×10^{-5} , and the estimated mean value of allometric growth parameter b is 2.794. Both the Bayesian Information Criterion (BIC) value and the root mean square error (RMSE) value indicated that the most complex linear mixed model (i.e. month and gender have random effects on both parameters a and b) had the best performance. According to the results of the difference analysis between the best model and the generalized linear model, the relationship between the fork length and weight of *S. niphonius* varied significantly between seasons and sexes ($P < 0.01$). In the best model, b was higher in October and November (feeding period) and lower in December and January (overwintering period), while a was the opposite. For sexual differences, b was higher in males and lower in females. It can be concluded that the relationship between the fork length and weight of *S. niphonius* was significantly affected by season and sex. The linear mixed model allows the easier combination of season and sex, which would be of great value in the heterogeneity studies of fish life history traits.

Key words: *Scomberomorus niphonius*; length-weight relationships; linear mixed model; sexual difference

Corresponding author: FANG Zhou. E-mail: zfang@shou.edu.cn