

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2018.18165

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

衷思剑¹, 麻秋云¹, 刘淑德², 王四杰², 任一平^{1,3}

1. 中国海洋大学水产学院, 山东 青岛 266003;
2. 山东省水生生物资源养护管理中心, 山东 烟台 264003;
3. 青岛海洋科学与技术国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266237

摘要:为了研究黄鮟鱇(*Lophius litulon*)生活史特征的异质性,根据秋(2016年10月)、冬(2017年1月)、春(2017年5月)和夏(2017年8月)4个季节在山东近海的底拖网调查数据,对该物种体长-体重关系的时空差异进行了研究。本文构建了广义线性模型和9个线性混合效应模型,用来研究黄鮟鱇的体长-体重关系($W=aL^b$)及其时空差异。 b 的固定值(2.77)小于3,表示黄鮟鱇为负异速生长,肥满度与体长负相关,身体趋于细长。根据AIC值最小原则,最复杂的线性混合效应模型(即水域和季节对两个参数a和b均存在随机效应)拟合效果最佳;交叉验证的结果同样表明,该模型的预测效果最为可靠。根据最佳模型和广义线性模型的差异性分析结果,黄鮟鱇体长-体重关系的时空差异是极显著的($P<0.01$)。在最佳模型中, a 值在春季最大,其次是秋季和冬季,而夏季最小; b 值则与此相反。整体来看,纬度高的黄鮟鱇个体 a 值较大, b 值较小,而 a 、 b 值与水深没有表现出明显规律。本研究表明,季节和纬度对黄鮟鱇的体长-体重关系具有显著的影响,混合效应模型能把水域和季节的异质性通过随机效应在单个模型中更准确、方便地体现出来,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: 山东近海; 黄鮟鱇; 体长-体重关系; 线性混合效应模型; 时空差异

中图分类号: S932

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2018)06-1299-09

体长-体重关系(length-weight relationship, LWR)是鱼类生活史研究的基础内容,能够通过体长计算体重,进而求得种群生物量,可以反映鱼类的生长模式(等速还是异速生长,条件因子如何),也可以间接反映鱼类栖息环境的质量^[1]。因此体长-体重关系的研究是鱼类资源评估模型中不可或缺的部分,对资源评估和管理具有重要意义^[2-3]。

大量研究显示,鱼类的体长-体重关系会受到季节、地理和环境条件等因素的影响,因而导致其关系式中的参数值存在不同的异质性。例如,Moutopoulos等^[4]发现爱琴海中九带鮨(*Serranus cabrilla*)的体长-体重关系($W=aL^b$)中的 a 值和 b 值存在季节性差异, a 值在春季最大,其次是冬季

和夏季,秋季最小, b 值的规律与此相反; Li等^[5]研究得出,渤海和黄海的小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)体长-体重关系有水域和年际上的变化,北黄海和渤海种群的 b 值在1982—1993年呈增长趋势,而南黄海种群的 b 值在1986—1994年逐渐下降;林斌和徐青^[6]在对大亚湾的带鱼(*Trichiurus lepturus*)、二长棘鲷(*Paerargyrops edita*)和蓝点马鲛(*Scomberomorus niphonius*)等鱼类的研究中发现,同一种类的鱼在不同的生态环境下,其体长-体重关系的 b 值也不同,且比东海和黄渤海的值高。

在不同的异质性研究方面,线性混合效应模型(linear mixed-effects model, LMEM)是一种应用极其广泛的统计学模型。其线性预测不仅包含固定效应,也包含随时间和地点等因子变化产生的

收稿日期: 2018-05-15; 修订日期: 2018-07-22.

基金项目: 中央高校基本科研业务费专项(201562030, 201612004).

作者简介: 衷思剑(1994-), 男, 硕士研究生, 从事渔业资源生态学研究. E-mail: zsj4319@163.com

通信作者: 任一平, 教授, 从事渔业资源生态学研究. E-mail: renyip@ouc.edu.cn

随机效应,因此能够分析多样化的数据^[7],而且已经广泛运用在很多领域中。Baayen 等^[8]介绍了混合效应模型能估计各种相关因子产生的随机效应; Xu 等^[7]用线性混合效应模型研究福建省杉木(*Cunninghamia lanceolata*)的冠幅,得出了一个包含由地点引起的随机效应的模型; Ma 等^[11]在中国北部沿海小黄鱼体长-体重关系的研究中使用了线性混合效应模型,在模型中考虑了不同年份和海域下的随机效应。

黄鮟鱇(*Lophius litulon*)是中国渤海、黄海和东海的一种重要经济鱼类,近年来其捕捞量逐年增多^[9-10]。随着海洋渔业资源衰退日渐严重,对该经济种类资源评估的研究以及科学管理也越来越紧迫。而黄鮟鱇资源评估所需的基础生物学研究,尤其是其时空差异方面的研究并不多。李忠炉等^[11]研究了黄海中南部黄鮟鱇的体长组成、体长-体重关系、性比和性腺成熟度等生活史特征的年际变化,得出 LWR 的各参数存在年间差异。林龙山等^[12]描述了 2002 年东海区黄鮟鱇的体长组成、体重组、体长-体重关系、繁殖习性和摄食习性等生物学特征,徐开达等^[13]研究了东海北部、黄海南部黄鮟鱇的年龄与生长。而本文根据在山东近海进行的渔业资源底拖网调查数据,对黄鮟鱇的体长-体重关系进行研究,并运用线性混合效应模型分析了其时空差异,以期为该种类的资源评估和渔业管理提供数据支撑。

1 材料与方法

1.1 数据来源

黄鮟鱇样品取自在山东近海海域(图 1)进行的秋(2016 年 10 月)、冬(2017 年 1 月)、春(2017 年 5 月)和夏(2017 年 8 月)4 个季节的底拖网调查。该调查按季节分 4 个航次,每个航次的调查站位相同,均设 118 个站位,其中有 116 个站位在至少一个航次中采集到黄鮟鱇,共计 1416 尾黄鮟鱇样品(表 1)。根据纬度和水深,将调查海域分为 6 个水域(图 1),其中 A、B 和 C 区位于 36°48'N 以北,D、E 和 F 区位于 36°48'N 以南。A 和 D 区处于水深 30 m 以浅的水域,B 和 E 区处于 30~50 m 水深之间,C 和 F 区处于水深 50 m 以深的水域。调

查船为 220 kW 的单拖渔船,底拖网为 1380 m × 4.67 cm。拖网时网口高度约 7.53 m,宽约 15 m。参照《海洋调查规范》中的要求,样品捕捞上来后,先进行冷冻保存,然后带回实验室进行生物学测定,其中体长和体重分别测量到 0.1 cm 和 0.01 g。

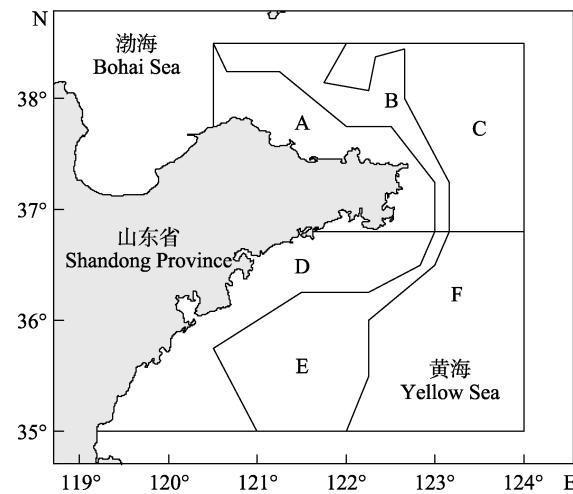


图 1 山东近海黄鮟鱇的调查区域

A 和 D 区处于水深 30 m 以浅的水域,B 和 E 区的水深为 30~50 m,C 和 F 区处于水深 50 m 以深的水域。

Fig. 1 Survey map of *Lophius litulon* in Shandong coastal waters
The depth of A and D areas is less than 30 m, the depth of B and E areas is 30~50 m, and the depth of C and F areas is greater than 50 m.

表 1 山东近海黄鮟鱇在不同季节和水域的样本数量

Tab. 1 Sample size of *Lophius litulon* in different seasons and regions in Shandong coastal waters

水域 region	秋季 autumn	冬季 winter	春季 spring	夏季 summer	总和 total
A	-	16	238	26	280
B	33	95	83	72	283
C	41	34	33	4	112
D	21	55	50	11	137
E	23	100	12	51	186
F	128	90	33	167	418
总和 total	246	390	449	331	1416

注: A 和 D 区处于水深 30 m 以浅的水域,B 和 E 区的水深为 30~50 m,C 和 F 区处于水深 50 m 以深的水域,详见图 1。

Note: The depth of A and D areas is less than 30 m, the depth of B and E areas is 30~50 m, and the depth of C and F areas is deeper than 50 m, as shown in Fig. 1 for details.

1.2 数据分析

黄鮟鱇的体长-体重关系用幂指数方程表示:

$$W=aL^b^{[14]}$$

式中, W 为体重(g), L 为体长(cm), a 是条件因子。 b 是生长参数, 若 $b < 3$, 则表示随着体长的增加, 鱼的肥满度下降, 身体趋于细长; 若 $b = 3$, 则为等速生长; 若 $b > 3$, 则表示随着体长的增加, 鱼的肥满度升高, 体高和体宽也增大^[15]。

本文使用广义线性模型(generalized linear model, GLM)和 9 个 LMEM 模型来描述体长-体重

关系(表 2), 其中这 9 个 LMEM 模型在参数 a 或 b 是否包含水域或季节产生的随机效应上各不相同。LMEM 模型将水域和季节的影响作为参数 a 和 b 的随机效应, 以阐明体长和体重关系的时空差异^[7]。使用 F 检验评估时空因子对黄鮟鱇体长-体重关系的显著性。所有模型的构建过程都是用 R 软件的“lme4”程序包来完成^[16]。

表 2 山东近海黄鮟鱇体长-体重关系模型的拟合效果指标(AIC)和交叉验证的评价指标(RMSE 和 R^2)
Tab. 2 Fitting effect index (AIC) and cross validation evaluation indices (RMSE and R^2) of length-weight relationship models of *Lophius litulon* in Shandong coastal waters

模型缩写 model abbreviations	模型 model	对数转化 log-transformed	AIC	RMSE	R^2
GLM	$W=a \times L^b$	$\ln(W)=\ln(a)+b \times \ln(L)$	784	1.348	0.002
T.I	$W=[a \times \exp(\text{ReT.I})] \times L^b$	$\ln(W)=[\ln(a)+\text{ReT.I}] + b \times \ln(L)$	758	0.308	0.898
T.S	$W=a \times L^{(b+\text{ReT.S})}$	$\ln(W)=\ln(a)+(b+\text{ReT.S}) \times \ln(L)$	760	0.304	0.899
T.I&S	$W=[a \times \exp(\text{ReT.I})] \times L^{(b+\text{ReT.S})}$	$\ln(W)=[\ln(a)+\text{ReT.I}] +(b+\text{ReT.S}) \times \ln(L)$	747	0.318	0.891
R.I	$W=[a \times \exp(\text{ReR.I})] \times L^b$	$\ln(W)=[\ln(a)+\text{ReR.I}] + b \times \ln(L)$	679	0.31	0.894
R.S	$W=a \times L^{(b+\text{ReR.S})}$	$\ln(W)=\ln(a)+(b+\text{ReR.S}) \times \ln(L)$	706	0.304	0.901
R.I&S	$W=[a \times \exp(\text{ReR.I})] \times L^{(b+\text{ReR.S})}$	$\ln(W)=[\ln(a)+\text{ReR.I}] +(b+\text{ReR.S}) \times \ln(L)$	468	0.29	0.906
R&T.I	$W=[a \times \exp(\text{ReR.I})] \times \exp(\text{ReT.I}) \times L^b$	$\ln(W)=[\ln(a)+\text{ReR.I}+\text{ReT.I}] + b \times \ln(L)$	666	0.31	0.898
R&T.S	$W=a \times L^{(b+\text{ReR.S}+\text{ReT.S})}$	$\ln(W)=\ln(a)+(b+\text{ReR.S}+\text{ReT.S}) \times \ln(L)$	695	0.299	0.903
R&T.I&S	$W=[a \times \exp(\text{ReR.I})] \times \exp(\text{ReT.I}) \times L^{(b+\text{ReR.S}+\text{ReT.S})}$	$\ln(W)=[\ln(a)+\text{ReR.I}+\text{ReT.I}] +(b+\text{ReR.S}+\text{ReT.S}) \times \ln(L)$	439	0.278	0.913

注: 第一列为第二、三列模型的缩写。T.I、T.S、T.I&S、R.I、R.S、R.I&S、R&T.I、R&T.S 和 R&T.I&S 分别为截距 $\ln(a)$ 的季节随机效应、斜率 b 的季节随机效应、截距 $\ln(a)$ 与斜率 b 的季节随机效应、截距 $\ln(a)$ 的水域随机效应、斜率 b 的水域随机效应、截距 $\ln(a)$ 与斜率 b 的水域随机效应、截距 $\ln(a)$ 的季节与水域随机效应、斜率 b 的季节与水域随机效应, 以及截距 $\ln(a)$ 与斜率 b 的季节与水域随机效应。

Note: The first column shows the abbreviations of models detailed in the second and third columns. T.I, T.S, T.I&S, R.I, R.S, R.I&S, R&T.I, R&T.S and R&T.I&S indicate random effects on intercept [$\ln(a)$] from seasons, random effects on slope(b) from seasons, random effects on intercept [$\ln(a)$] and slope(b) from seasons, random effects on intercept [$\ln(a)$] from regions, random effects on slope(b) from regions, random effects on intercept [$\ln(a)$] and slope(b) from regions, random effects on intercept [$\ln(a)$] from seasons and regions, random effects on slope(b) from seasons and regions, and random effects on intercept [$\ln(a)$] and slope(b) from seasons and regions, respectively.

利用赤池信息量准则(Akaike Information criterion, AIC)比较 10 个模型的拟合程度, 其值越小, 则表示模型的拟合效果越好^[17]。为了评估模型的预测性能, 本研究应用交叉验证, 随机抽取 80% 的数据构建模型, 然后用建立的模型为剩余 20% 的数据进行预测, 将预测值和真实值进行对比检验, 重复 100 次, 最后得出该模型预测性能的评估结果^[18]。用均方根误差 RMSE (root mean square error) 和决定系数(R^2)判断最适合的模型。均方根误差越接近于 0, 决定系数越接近于 1, 则表示模型的预测值与样品的真实值越吻合, 即预测性能越好。

2 结果与分析

2.1 黄鮟鱇的体长和体重分布

山东近海此次调查所得黄鮟鱇样品的体长范围为 1.1~48.3 cm(图 2), 平均体长为 22.67 cm, 优势体长组为 20~30 cm。体重范围为 4.19~3478.67 g, 平均体重为 339.54 g, 优势体重范围为 0~500 g。大部分春季采集的黄鮟鱇个体较大(图 3), 其次是冬季和秋季个体, 夏季调查到的黄鮟鱇个体最小。分布在水深 30 m 以浅的水域黄鮟鱇个体较大, 其次是分布在水深 30 m 和 50 m 之间水域的个体, 而水深 50 m 以深的水域个体最小。同等水深的海

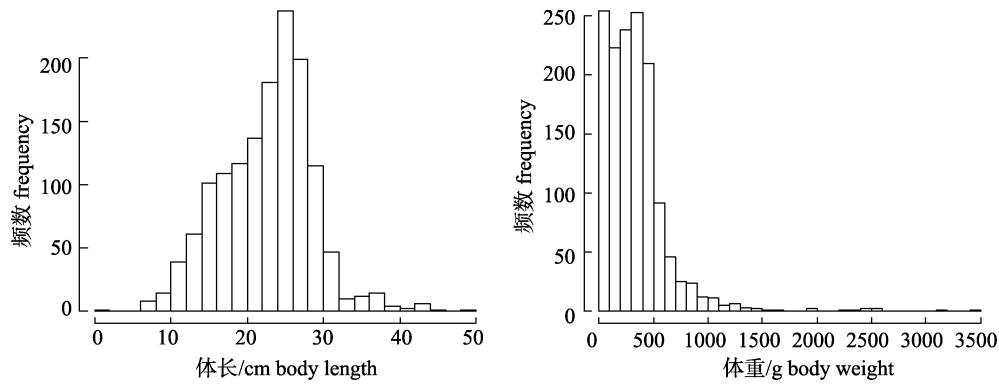


图 2 山东近海黄鮟鱇体长和体重分布

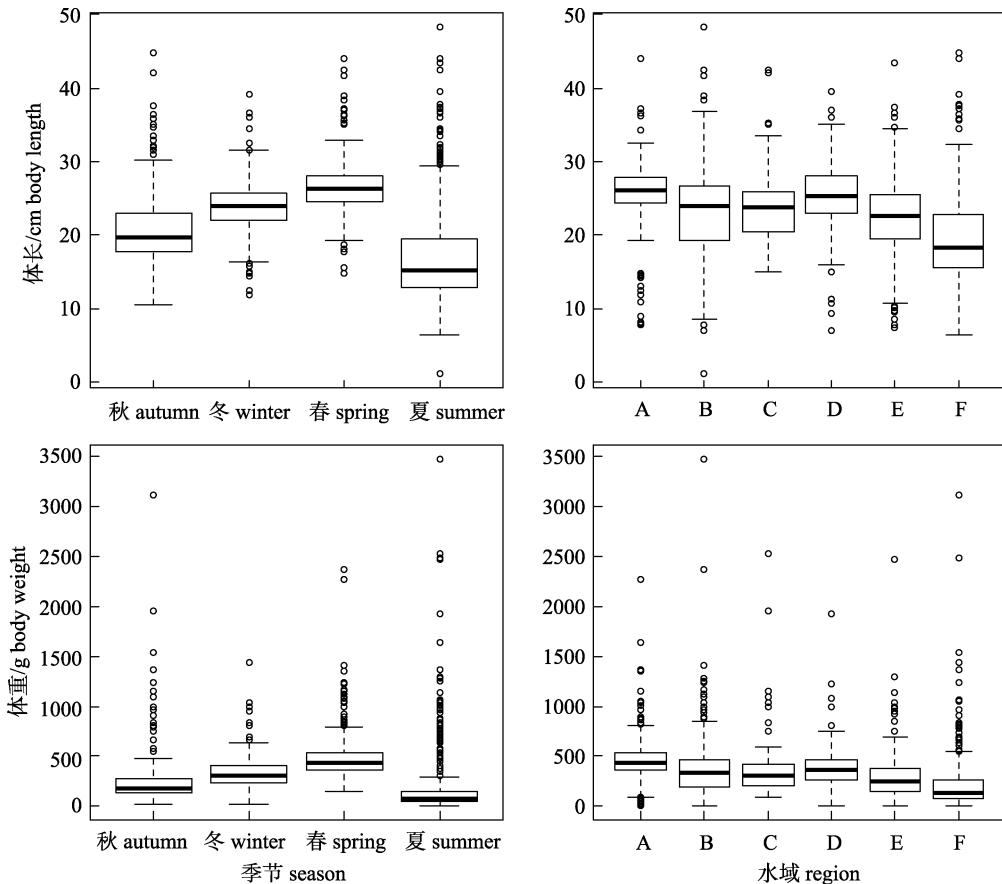
Fig. 2 Body length and weight distributions of *Lophius litulon* in Shandong coastal waters

图 3 山东近海黄鮟鱇在不同季节和水域的体长和体重分布

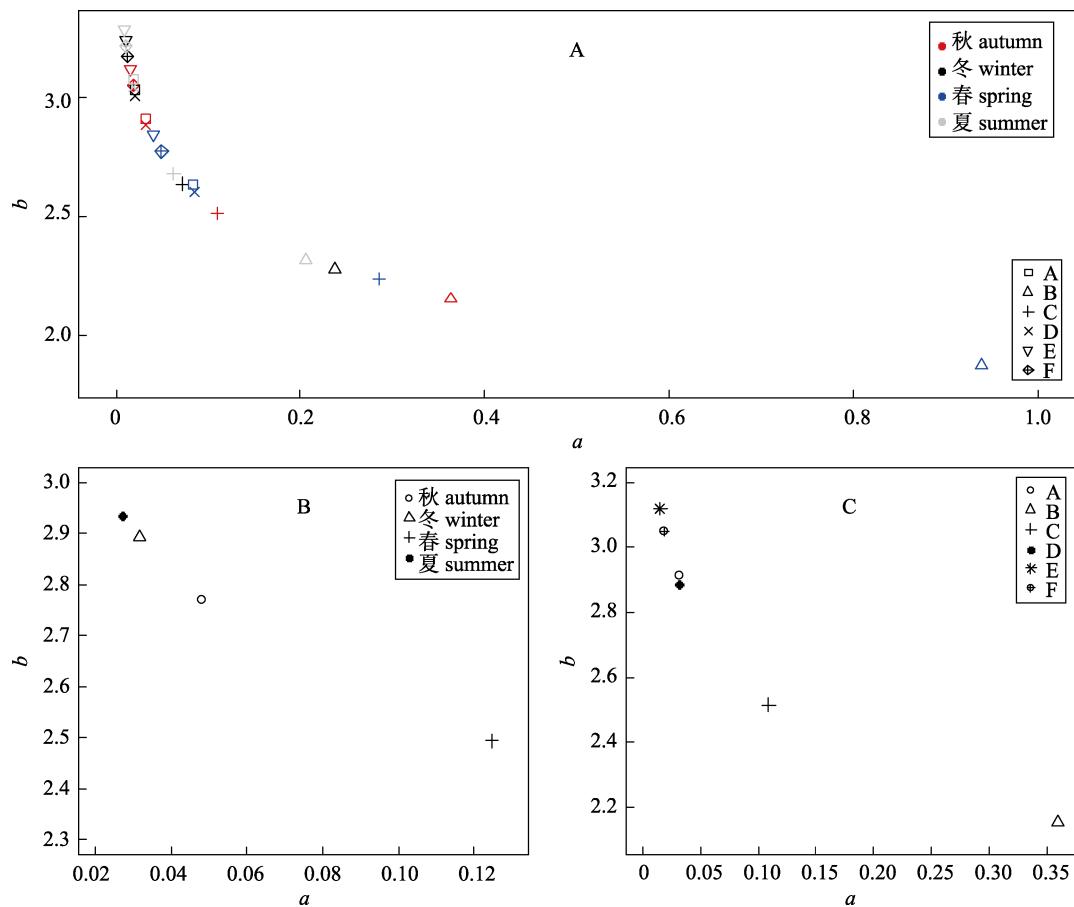
Fig. 3 Seasonal and regional variations of body length and body weight of *Lophius litulon* in Shandong coastal waters

域, 北部的个体较大, 即大部分黄鮟鱇在 A、B 和 C 区分别比在 D、E 和 F 区的个体偏大。

2.2 体长-体重关系的时空差异

在 10 个模型中, LMEM(R&T.I&S)的 AIC 值最小(表 2), 为 439, 即同时具有水域和季节对两个参数的随机效应的线性混合效应模型对黄鮟鱇

体长-体重关系的拟合效果最好。交叉验证的结果也表明此模型的 RMSE 最接近于 0, R^2 最接近于 1, 预测效果最好(表 2)。在这个模型中, a 和 b 的固定效应估计值分别是 0.0477 和 2.7729。包含季节和水域随机效应的 a 估计值范围为 0.0089~0.9384, b 估计值范围为 1.8773~3.2813(图 4 A)。

图 4 LMEM(R&T.I&S)中 a 和 b 的季节和水域差异

LMEM(R&T.I&S)为同时具有季节和水域对参数 a 和 b 的随机效应的线性混合效应模型.

A: 具有季节和水域随机效应的 a 值和 b 值; B: a 和 b 的时间变化; C: a 和 b 的空间变化.

Fig. 4 Variations of a and b among seasons and regions from the LMEM(R&T.I&S)

LMEM (R&T.I&S) is a linear mixed-effects model with random effects on parameter a and b from seasons and regions.

A: estimates of parameter a and b with random effects from seasons and regions;

B: temporal variations of a and b ; C: spatial variations of a and b .

LMEM(R&T.I&S)模型的结果显示, 黄鮟鱇体长-体重关系具有明显的时空差异。 F 检验结果表明, LMEM(R&T.I&S)和 GLM 两个模型差异极显著($P<0.01$), 即季节和水域对黄鮟鱇体长-体重关系具有极显著影响。在 LMEM(R&T.I&S)模型中, 从不同季节来看, a 值在春季最大, 其次是秋季和冬季, 而夏季最小; b 值在夏季最大, 其次是冬季和秋季, 而春季最小。从不同水域来看, a 值的大小顺序是 B>C>D>A>F>E, b 值与此相反。整体来看, 纬度高的 a 值较大, b 值较小, 而 a 、 b 值与水深的变化没有明显规律。 a 值和 b 值的水域差异范围分别为 0.3435 和 0.9637, 而 a 值和 b 值的季节差异范围分别为 0.0974 和 0.4402, 说明水域差异比季节差异大(图 4)。

在体长 0~30 cm 的黄鮟鱇中(图 5), 体重的季节和水域差异较小; 在体长大于 30 cm 时, 体重的时空差异较大。黄鮟鱇的体重增长率在春季与其他季节明显不同, 而在夏季和冬季却十分相似。B 区黄鮟鱇的体重增长率与其他地区也明显不同, 而 A 区和 F 区的曲线几乎重合。在 30~50 cm 的体长下, 各季节的体重增长率大小顺序是: 夏>冬>秋>春; 各水域的体重增长率大小顺序是: E>F>A>D>C>B。该结果与 b 值的时空差异趋势是一致的。

3 讨论

3.1 黄鮟鱇体长-体重关系的时空差异

根据 LMEM(R&T.I&S)的结果, 由 4 个季节和

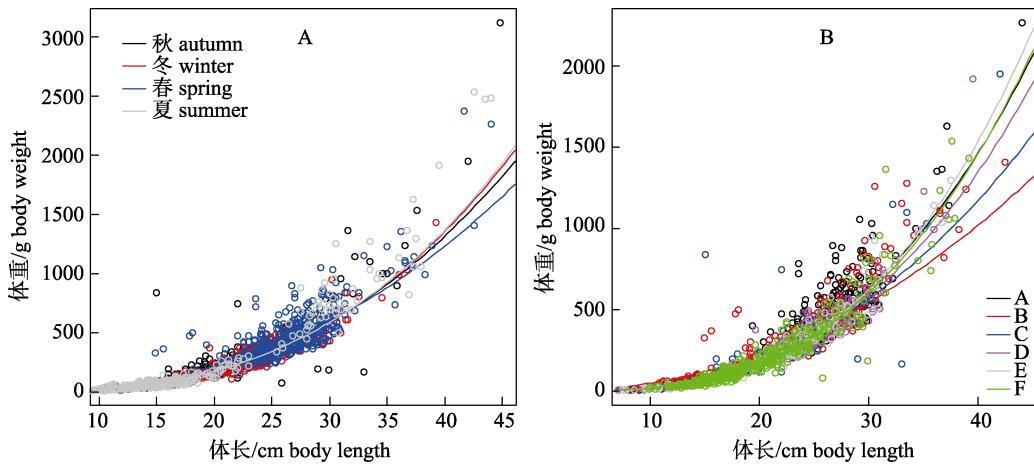


图 5 山东近海黄鮟鱇在不同季节(A)和水域(B)的体长-体重关系差异

Fig. 5 Variations of length-weight relationships for *Lophius litulon* among seasons (A) and regions (B) in Shandong coastal waters

6 个水域得出的 24 个 a 的估计值(0.0089~0.9384)中, 有 13 个 a 值的范围为 0.0089~0.0404, 在大多数鱼类的共同范围(0.001~0.05)之内^[3], 也在 Fishbase^[19] 中黄鮟鱇的 a 值范围(0.00804~0.04119)之内。本研究中估计值偏高的 a 值出现在 B、C 区的各个季节, 以及春季的几乎所有水域(只有 E 区的 a 值在范围内, 但也偏高, 达到 0.0404)。根据相同体长的鱼体重越大, 则表示处于更好的生长条件之中, 所以条件因子可以用来比较鱼的生长条件、肥满度或健康程度^[20]。上述结果可能是因为黄鮟鱇存在北黄海和南黄海群系上的差别, 北黄海水温较低, 黄鮟鱇长得慢, 但是个体更大, 且主要分布于水深超过 40~50 m 的海域^[11-12, 21], 反映出 B、C 区的黄鮟鱇具有更好的生长条件, 所以 a 值较大; 黄鮟鱇主要是在春季进行产卵^[22-23], 此时个体的肥满度更大, 所以可能造成黄鮟鱇表现出较大的 a 值。另外, 在李忠炉等^[11]对于黄海中南部 1985 年、2000 年、2005 年和 2009 年秋季黄鮟鱇的研究中, a 的范围为 0.0219~0.6524, 也出现了较大的 a 值。

Fishbase^[20] 中黄鮟鱇的 b 值为 2.96(2.75~3.17), Carlander^[24] 和 Froese^[3] 的研究显示大部分鱼类 b 值通常分别在 2.5~3.5 和 2.7~3.4 的范围之内, 与本研究得出的 b 估计值(1.8773~3.2813)大体上一致。异速生长参数 b 的固定值(2.7729)小于 3, 表示黄鮟鱇为负异速生长, 随着体长的增加, 黄鮟鱇的肥满度降低, 身体朝细长方向发展。本研

究小于 2.5 的 b 值出现于所有季节的 B 区和春季的 C 区, 且春季所有水域的 b 值均小于 3, 春季 B 区的 b 值(1.8773)甚至小于 2, 反映出 B 区和春季的黄鮟鱇体型偏于细长。

在本研究中, a 值在总体上表现出北部大于南部。在水深方面, a 、 b 值没有呈现出明显的规律, 这可能是 C 和 D 区样品的数量较少和体长范围较小造成的。本研究共有 1416 个样品, 体长范围为 1.1~48.3 cm, 而 C 和 D 区分别只有 112 和 137 个样品, 体长范围分别为 15.0~42.5 cm 和 7.0~39.5 cm。Froese^[3] 的研究显示, 小的样品范围和少的数据会导致体长-体重关系参数值的结果变化性较大。因此, C 和 D 区可能出现了异常的结果, 对整体结果的分析产生了干扰。

3.2 线性混合效应模型在 LWR 时空差异研究中的应用

根据 AIC 值比较和交叉验证的结果可知, 任何一个混合效应模型的拟合效果和预测能力, 均优于简单的广义线性模型。而包含对参数 a 和 b 的水域和季节随机效应的 LMEM(R&T.I&S)模型拟合效果最好, 所以用于研究黄鮟鱇体长-体重关系的时空差异。Petrakis 等^[25]、Bolognini 等^[26]、Fatih 等^[27]和 Wilson 等^[28]的研究显示, 鱼类的体长-体重关系会随水域和时间而变化, 本研究中的线性混合效应模型也表现出这种差异。

由不同的数据来源建立不同的模型, 然后对这些模型的参数估计值进行比较, 这是异质性研

究的传统方法。例如, Liu 等^[29]为了探求海州湾小黄鱼的体长-体重关系随时间的变化, 根据在5月、7月、9月和12月采集的数据, 构建了4个LWR模型; 管卫兵等^[30]由2006—2008年的调查数据构建了各年的LWR模型, 以研究长江口水域刀鲚(*Coilia nasus*)溯河群体体长-体重关系的年际变化; 牛玉娟等^[31]根据伊犁河三条支流采集的数据, 分别构建了一个LWR模型, 研究了各支流中新疆裸重唇鱼(*Gymnodptychus dybowskii*)的体长-体重关系。这些单独构建起来的模型得出的参数估计值, 需要根据差异性检验进一步比较, 而随机效应的使用可以非常有效、合理地进行异质性研究。最常用的随机效应应用方法是混合效应模型, 在反映生物学时空差异的研究中更为普遍, 是一种将固定效应和随机效应结合起来的特殊统计模型^[32-35]。在该模型中, 固定效应能反映所有样品的总体特点, 而随机效应则因样品不同的来源, 呈现出拟合参数值与参数平均值(即固定效应)的差异^[36-38]。随机效应的估计值能反映多种数据来源下体长-体重关系的参数分布, 也可以避免统计分析中的过度参数化问题^[34, 39-40]。

混合效应模型可以将所有数据来源产生的效应包含进一个模型之中。许多研究使用某一特定水域或时间的LWR来表现鱼类体长-体重关系的时空差异^[41-43], 而混合效应模型能把水域和时间的随机效应在单个模型中体现出来, 从而能更快捷、有效地估计LWR的时空差异, 进一步证实了此模型在数据来源异质性研究中的优势。由于本研究只考虑了季节和水域的随机效应, 存在一定的不足, 所以在未来的研究中, 应该充分考虑性别、年份、环境因子和生长阶段等因素产生对黄鮟鱇生长的影响, 更全面地研究黄鮟鱇生活史特征的变化。

参考文献:

- [1] 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): 1-17.
- [2] Pauly D. Fishbyte section editorial[J]. Naga: the International Center for Living Aquatic Resources Management Quarterly, 1993, 16(2-3): 26.
- [3] Froese R. Cube law, condition factor and weight-length relationships: History, meta-analysis and [U1] recommendations[J]. Journal of Applied Ichthyology, 2006, 22(4): 241-253.
- [4] 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.
- [5] Li Z L, Jin X S, Shan X J, et al. Inter-annual changes on body weight-length relationship and relative fatness of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*)[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2011, 18(3): 602-610. [李忠炉, 金显仕, 单秀娟, 等. 小黄鱼体长-体质量关系和肥满度的年际变化[J]. 中国水产科学, 2011, 18(3): 602-610.]
- [6] 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.]
- [7] 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.
- [8] Baayen R H, Davidson D J, Bates D M. Mixed-effects modeling with crossed random effects for subjects and items[J]. Journal of Memory & Language, 2008, 59(4): 390-412.
- [9] Cheng J H, Zhang X J. Review of biology and fishery of major anglerfish[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2010, 17(1): 161-167. [程家骅, 张学健. 鲸鲨属鱼类的渔业生物学与渔业的研究概况[J]. 中国水产科学, 2010, 17(1): 161-167.]
- [10] Zhang X J, Shen W, Li J S, et al. Distribution pattern of *Lophius litulon* and its relationship with environmental factors in the south Yellow Sea and north East China Sea[J]. Marine Fisheries, 2010, 32(1): 59-65. [张学健, 沈伟, 李建生, 等. 黄海南部和东海中北部黄鮟鱇数量分布及其与环境的关系[J]. 海洋渔业, 2010, 32(1): 59-65.]
- [11] Li Z L, Shan X J, Jin X S, et al. Interannual variations in the biological characteristics, distribution and stock density of anglerfish *Lophius litulon* in the central and southern Yellow Sea[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(12): 4007-4015. [李忠炉, 单秀娟, 金显仕, 等. 黄海中南部黄鮟鱇生物学特征及其资源密度的年际变化[J]. 生态学报, 2015, 35(12): 4007-4015.]
- [12] Lin L S, Zheng Y J. Preliminary research on stock of *Lophius litulon* in the East China Sea region[J]. Marine Fisheries, 2004, 26(3): 179-183. [林龙山, 郑元甲. 东海区黄鮟鱇

- 资源状况的初步探讨[J]. 海洋渔业, 2004, 26(3): 179-183.]
- [13] Xu K D, He Z T, Li P F, et al. Age and growth of *Lophius litulon* in north of the East China Sea and south of the Yellow Sea[J]. Progress in Fishery Sciences, 2010, 31(6): 9-14. [徐开达, 贺舟挺, 李鹏飞, 等. 东海北部、黄海南部黄鮟鱇的年龄和生长[J]. 渔业科学进展, 2010, 31(6): 9-14.]
- [14] Keys A B. The weight-length relationship in fishes[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1928, 14(12): 922-925.
- [15] 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.
- [16] Bates D, Machler M, Bolker B M, et al. Fitting linear mixed-effects models using lme4[J]. Journal of Statistical Software, 2015, 67(1): 1-48.
- [17] Burnham K P, Anderson D R. Model Selection and Multi-model Inference: A Practical Information Theoretic Approach[M]. Second Edition. New York: Springer Press, 2002: 484-488.
- [18] Tanaka K, Chen Y. Spatiotemporal variability of suitable habitat for American lobster (*Homarus americanus*) in Long Island Sound[J]. Journal of Shellfish Research, 2015, 34(2): 531-543.
- [19] Froese R, Thorson J T, Reyes R B. A Bayesian approach for estimating length-weight relationships in fishes[J]. Journal of Applied Ichthyology, 2014, 30(1): 78-85.
- [20] Tesch F W. Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters[M]. Oxford: Blackwell Scientific Press, 1968: 93-123.
- [21] Chen D G. Fisheries Ecology of Yellow Sea and Bohai Sea[M]. Beijing: China Ocean Press, 1991: 478-480. [陈大刚. 黄渤海渔业生态学[M]. 北京: 海洋出版社, 1991: 478-480.]
- [22] Yoneda M, Tokimura M, Fujita H, et al. Age and growth of Anglerfish *Lophius litulon* in the East China Sea and the Yellow Sea[J]. Fisheries Science, 1997, 63(6): 887-892.
- [23] Zhang X J, Cheng J H, Shen W, et al. Reproductive biology of yellow goosefish *Lophius litulon*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2011, 18(2): 290-298. [张学健, 程家骅, 沈伟, 等. 黄鮟鱇繁殖生物学研究[J]. 中国水产科学, 2011, 18(2): 290-298.]
- [24] Carlander K D. Handbook of Freshwater Fishery Biology[M]. Iowa: The Iowa State University Press, 1977: 421-431.
- [25] Petrakis G, Stergiou K I. Weight-length relationships for 33 fish species in Greek waters[J]. Fisheries Research, 1995, 21(3-4): 465-469.
- [26] Bolognini L, Domenichetti F, Grati F, et al. Weight-length Relationships for 20 Fish Species in the Adriatic Sea[J]. Turkish Journal of Fisheries & Aquatic Sciences, 13(3): 563-568.
- [27] Fatih C M, Bausta N, Cekic M. Weight-length relationships for selected fish species of the small-scale demersal fisheries off the south coast of İskenderun Bay[J]. Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences, 2002, 26(5): 1181-1183.
- [28] Wilson J R, Kay M C, Colgate J, et al. Small-scale spatial variation in population dynamics and fishermen response in a coastal marine fishery[J]. PLoS ONE, 2012, 7(12): e52837.
- [29] Liu Q, Xu B, Ye Z, et al. Growth and mortality of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) inhabiting Haizhou bay of China[J]. Journal of Ocean University of China, 2012, 11(4): 557-561.
- [30] Guan W B, Chen H H, Ding H T, et al. Reproductive characteristics and conditions of anadromous *Coilia ectenes* (Engraulidae) in Yangtze Estuary[J]. Marine Fisheries, 2010, 32(1): 73-81. [管卫兵, 陈辉辉, 丁华腾, 等. 长江口刀鲚洄游群体生殖特征和条件状况研究[J]. 海洋渔业, 2010, 32(1): 73-81.]
- [31] Niu Y J, Ren D Q, Chen S A, et al. Growth characteristics of *Gymnodipterus dybowskii* in three tributaries of the Ili River in Xinjiang, China[J]. Journal of Hydroecology, 2015, 36(6): 59-65. [牛玉娟, 任道全, 陈生熬, 等. 伊犁河三支流新疆裸重唇鱼的生长特性研究[J]. 水生态学杂志, 2015, 36(6): 59-65.]
- [32] Helser T E, Lai H L. A Bayesian hierarchical meta-analysis of fish growth: with an example for North American largemouth bass, *Micropterus salmoides*[J]. Ecological Modelling, 2004, 178(3): 399-416.
- [33] Gelman A, Hill J. Data Analysis Using Regression and Multilevel/Mierarchical Models[M]. New York: Cambridge University Press, 2006: 93-98.
- [34] Jiao Y, Rogers-Bennett L, Taniguchi I, et al. Incorporating temporal variation in the growth of red abalone (*Haliotis rufescens*) using hierarchical Bayesian growth models[J]. Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Science, 2010, 67(4): 730-742.
- [35] Thorson J T, Minto C. Mixed effects: a unifying framework for statistical modelling in fisheries biology[J]. ICES Journal of Marine Science, 2015, 72(5): 1245-1256.
- [36] Cnaan A, Laird N M, Peter S. Using the general linear mixed model to analyse unbalanced repeated measures and longitudinal data[J]. Statistics in Medicine, 1997, 16(20): 2349-2380.
- [37] 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(2): 249-260.

- [38] Thorson J T, Minte-Vera C V. Relative magnitude of cohort, age, and year effects on size at age of exploited marine fishes[J]. *Fisheries Research*, 2016, 180: 45-53.
- [39] Schinckel A P, Adeola O, Einstein M E. Evaluation of alternative nonlinear mixed effects models of duck growth[J]. *Professional Animal Scientist*, 2005, 84(2): 256-264.
- [40] Aggrey S E. Logistic nonlinear mixed effects model for estimating growth parameters[J]. *Poultry Science*, 2009, 88(2): 276-280.
- [41] Ak O, Kutlu S, Aydin I. Length-weight relationship for 16 fish species from the Eastern Black Sea, Turkiye[J]. *Turkish Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, 2009, 9(1): 125-126.
- [42] Wang X H, Xue Y, Ren Y P. Length-weight relationships of 43 fish species from Haizhou Bay, central Yellow Sea[J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2013, 29(5): 1183-1187.
- [43] Xue Y, Ren Y P, Xu B D, et al. Length-weight relationships of fish species caught by bottom trawl in Jiaozhou Bay, China[J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2011, 27(3): 949-954.

Linear mixed-effects models for estimating spatiotemporal variations of length-weight relationships for *Lophius litulon*

ZHONG Sijian¹, MA Qiuyun¹, LIU Shude², WANG Sijie², REN Yiping^{1,3}

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

2. Shandong Hydrobiotic Resources Conservation and Management Center, Yantai 264003, China;

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

Abstract: In order to provide data support for stock assessment and fishery management of *Lophius litulon*, the spatiotemporal variations of the length-weight relationships for this species were studied, based on the survey data from the bottom-trawl surveys in Shandong coastal waters in the four seasons: autumn (October 2016), winter (January 2017), spring (May 2017) and summer (August 2017). One generalized linear model and 9 linear mixed effect models were constructed to study the length-weight relationships ($W=aL^b$) and their spatiotemporal variations. According to the principle of minimum AIC value, the most complex linear mixed effect model (i.e. regions and seasons have random effects on parameter a and b) was the best. Cross validation results showed that the prediction effect of this model is the most reliable one among the 10 candidate models. F -test between the best model and the generalized linear model revealed that the spatiotemporal variations of the length-weight relationships were significant ($P<0.01$). In the best model, the a value of the individuals in spring was the largest, followed by autumn and winter, and finally summer; the trend of the b value was opposite of the a estimates. The estimates for a increased with latitude, without an obvious trend for depth, which might be resulted from limited sample size. The fixed value of b (2.77) was less than 3, indicating the negative allometric growth pattern of *L. litulon*. The fatness was negatively related to length and tended towards a slender body. This study showed that season and latitude have significant influences on the length-weight relationships of *L. litulon*. The mixed effect model could reflect the heterogeneity of regions and seasons in a single model more accurately and conveniently, which could be applied to more heterogeneity studies of fish life history traits.

Key words: Shandong coastal waters; *Lophius litulon*; length-weight relationships; linear mixed-effects model; spatiotemporal variations

Corresponding author: REN Yiping. E-mail: renyip@ouc.edu.cn