



## 基于有限混合模型的山东海域口虾蛄群体体长结构分析

耿玉玲<sup>1</sup>, 张崇良<sup>1</sup>, 栾静<sup>1</sup>, 徐宾铎<sup>1</sup>, 薛莹<sup>1</sup>, 任一平<sup>1,2\*</sup>

(1. 中国海洋大学水产学院, 山东 青岛 266003;

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 266237)

**摘要:** 个体大小是渔业资源种群的重要结构特征, 一般研究中采用平均个体体长或平均体质量等分析指标, 难以充分反应具有多年龄结构和个体生长速度差异的种群组成差异。为研究口虾蛄个体大小组成的时空变化, 实验根据山东海域 2016 年 10 月和 2017 年 1、5、8 月的底拖网调查数据, 应用有限混合模型分析了不同性别、不同时间、不同水深口虾蛄个体大小的频率分布特征。结果发现, 除秋季外, 山东海域口虾蛄均可区分为高、低两个年龄组, 同时雌雄体长分布具有一定的差异。从冬季到夏季, 雌性口虾蛄中低龄组个体比例先下降后上升, 雄性口虾蛄低龄比例则逐渐下降。就不同水深而言, 口虾蛄低龄组个体主要集中在近海海域, 其比例由近海向远海逐渐减小。各年龄组的近远海分布表现出季节性差异, 春季高龄口虾蛄在近海比例最大, 由近海向远海比例逐渐减小; 夏季高龄组口虾蛄在 20~30 m 水深比例最大; 冬季高龄组口虾蛄比例则由近海向远海逐渐增加。有限混合模型能够较好地对口虾蛄的体长结构进行分析, 解析口虾蛄不同年龄组在山东海域的时空分布, 对于深入了解口虾蛄种群分布动态和科学的渔业管理具有重要意义。

**关键词:** 口虾蛄; 种群年龄结构; 体长频率分布; 有限混合模型; 季节性

**中图分类号:** S 931

**文献标志码:** A

口虾蛄 (*Oratosquilla oratoria*) 属于节肢动物门 (Arthropoda)、软甲亚纲 (Malacostraca)、口足目 (Stomatopoda)、虾蛄科 (Squillidae Latreille)、口虾蛄属 (*Oratosquilla*)<sup>[1]</sup>, 为口足目的优势种<sup>[2]</sup>。口虾蛄广泛分布于中国沿海、日本沿海以及菲律宾沿海等地, 为我国常见的多年生经济甲壳动物<sup>[3]</sup>。近年来随着渔业资源的过度捕捞和环境污染, 口虾蛄已成为中国沿海主要经济物种之一, 其中以黄渤海产量较大<sup>[4]</sup>。

国内对口虾蛄的研究主要涉及口虾蛄的繁殖特性<sup>[5-7]</sup>、生物学基本特征<sup>[8-10]</sup>、资源特征的变化<sup>[11-13]</sup>等方面, 国外学者对口虾蛄的研究主要包括口虾蛄的年龄估算<sup>[14]</sup>、繁殖<sup>[15]</sup>、生长发育<sup>[16]</sup>和

资源的变化<sup>[17-18]</sup>等方面。如许莉莉等<sup>[12]</sup>和刘修泽等<sup>[13]</sup>分别对海州湾以及辽东湾海域口虾蛄的群体结构和资源分布特征进行了研究; 徐海龙等<sup>[9]</sup>研究了黄海北部口虾蛄的体长及体质量关系; Kodama等<sup>[17]</sup>对日本东京湾口虾蛄的繁殖模式的变化进行了研究。

个体大小组成是渔业资源种群的重要结构特征, 对于生物生长、死亡和分布具有重要影响<sup>[19-21]</sup>。但国内外对口虾蛄体长频率的分析及其相关研究较少, 特别是以往对生物体长结构的研究主要采用平均值替代体长组成分析<sup>[22-23]</sup>。由于种群在任何时候都可能包含多个年龄组, 因此之前的平均体长的研究方法难以反映不同年

收稿日期: 2019-09-02 修回日期: 2020-01-26

资助项目: 国家重点研发计划 (2018YFD0900904, 2018YFD0900906)

通信作者: 任一平, E-mail: renyip@ouc.edu.cn

龄组比例的变化, 很容易忽略或低估生殖群体<sup>[24]</sup>。且丁鸽等<sup>[25]</sup>研究表明, 山东海域的口虾蛄不存在明显的地理分群现象。基于此, 本实验采用了有限混合模型 (finite mixture model, FMM) 方法, 根据统计检验结果将观察到的口虾蛄的体长频率划分成来源不同 (即不同年龄组) 的群体<sup>[26]</sup>。本研究应用有限混合模型分析了山东海域口虾蛄的体长频率分布的时空分布模式, 对于探讨具有季节性生长特性的口虾蛄的种群动态具有重要意义。

## 1 材料与方法

### 1.1 样品采集

采用的口虾蛄样本来源于山东海域 2016 年 10 月、2017 年 1 月、5 月和 8 月的底拖网渔业调查 (图 1)。全年共调查 177 个站位, 调查船为 220 kW 的单拖渔船, 拖网时间 1 h, 平均拖速 3 kn, 网具为 1380 目×4.67 cm 的底拖网。

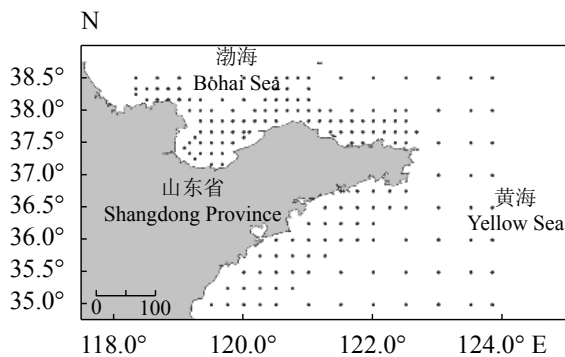


图 1 山东海域口虾蛄调查站位

Fig. 1 Sampling stations of *O. oratoria* in the marine area of Shandong

将所捕获的口虾蛄样本冰冻带回实验室进行生物学测定, 分别用精度 1 mm 的测量尺和精度 0.01 g 的电子天平测量体长  $L$  (mm) 和体重  $W$  (g), 同时辨别雌雄。样品的采集、处理和分析均按照《海洋调查规范》<sup>[27]</sup> 进行。

4 次调查共捕获口虾蛄 5028 尾, 其中有雌雄性别记录的为 4820 尾, 分别统计各个月份以及不同水深范围 (按照 20 m, 30 m 等深线分为 3 组) 的雌雄个体数量。同时结合口虾蛄生长参数分析和实际生物学特征, 选定最佳分组组距, 最终以 6 mm 为组距进行分析<sup>[28]</sup>。4 个航次和不同水深的口虾蛄样本量如表 1 所示。

### 1.2 有限混合模型

使用了有限混合模型分析了口虾蛄的体长组成。该方法假设口虾蛄样本中存在子群体, 分析子群体特征, 包括权重 ( $\lambda$ , 即不同群体个体数的比例)、均值 ( $\mu$ , 即子群体的平均体长) 和方差 ( $\sigma$ , 表示子群体体长的离散程度)<sup>[29]</sup>。有限混合模型适用于连续形态特征的划分, 与传统的聚类分析方法相比, 有限混合模型的主要优势在于在不事先知道组数或类别数的情况下, 采用 EM (estimation-miximization) 算法<sup>[29]</sup> 对具有不同候选分布的数据集进行拟合<sup>[30]</sup>。

在有限混合模型中, 假设响应变量  $y$  来自  $g$  种不同的类别  $f_1, f_2, \dots, f_g$ , 其比例分别为  $\pi_1, \pi_2, \dots, \pi_g$ , 则  $g$  种混合物模型的密度公式为<sup>[31]</sup>:

$$f(y) = \sum_{i=1}^g \pi_i f_i(y|x' \beta_i)$$

式中,  $\pi_i$  是第  $i$  类的概率,  $\pi_i 0 \leq \pi_i \leq 1$  且  $\sum \pi_i = 1$ ,  $f_i(\bullet)$  是第  $i$  类模型响应变量的条件概率密度函数。

有限混合模型运用多项式逻辑分布对潜在的分组的概率进行建模。第  $i$  个潜在分组的概率公式为<sup>[31]</sup>:

$$\pi_i = \frac{\exp(\gamma_i)}{\sum_{j=1}^g \exp(\gamma_j)}$$

式中,  $\gamma_i$  是第  $i$  个潜在分组的线性预测, 默认情况下, 第一个潜在分组是基础, 因此  $\lambda_i=0 \gamma_1 = 0$  且  $\exp(\gamma_1) = 1$ 。

该模型中参数  $k$  可以设定分组的个数, 一般根据研究目标生物的生物学特征以及比较不同  $k$  值所对应的似然性函数值确定。日本学者曾对日本口虾蛄的年龄进行分析, 发现其研究海域口虾蛄至少有四龄存在<sup>[14]</sup>。邓景耀等<sup>[4]</sup> 曾对渤海海域口虾蛄的年龄组成进行分析, 认为渤海口虾蛄主要由 4 个年龄组构成, 30~70 mm 之间的为当年生个体, 1 龄个体为 70~110 mm, 2 龄个体为 90~150 mm, 3 龄个体为 150~175 mm, 据此, 本研究中山东海域口虾蛄主要由 0~2 龄个体组成, 这与盛福利等<sup>[32]</sup> 研究中青岛近海口虾蛄群体由 1 龄和 2 龄两个年龄组构成结果较为一致。同时比较不同  $k$  值下的似然性函数值, 选取拟合最佳的分组数, 最终选择  $k=1$  作为秋季以及雌性口虾蛄 30 m 以深水域模型识别的分组数,  $k=2$  为其

表 1 山东海域不同季节口虾蛄样本组成

Tab. 1 Composition of *O. oratoria* sampled from different seasons in the marine area of Shandong

水深/米 depth/m	性别 sex	时间 time				合计 sum	总生物量 total biomass
		201610	201701	201705	201708		
0<d<20	雌性 female	56	161	730	497	1444	2651
	雄性 male	50	72	775	310	1207	
20<d<30	雌性 female	115	162	322	175	774	1424
	雄性 male	90	89	316	155	650	
d>30	雌性 female	105	66	160	54	385	745
	雄性 male	126	54	116	64	360	
合计 sum		542	601	2419	1258		4820

他类别的模型识别的分组数<sup>[24]</sup>。

数据处理利用 R 语言软件 v3.5.1 完成, 利用‘mixtool’<sup>[26]</sup> 构建和拟合有限混合模型。

## 2 结果

### 2.1 不同季节口虾蛄体长频率分布

按时间排序, 秋季口虾蛄的体长频率划分为一个群体, 其他季节均划分为 2 个子群体。从表中可以看出, 低龄组的比例逐渐减小, 高龄组的比例逐渐上升。除秋季外, 其他 3 个季节的低龄组平均体长逐渐上升, 高龄组平均体长呈现先下降后上升的趋势。

### 2.2 雌雄口虾蛄季节性体长频率分布

雌雄群体除秋季外, 其他 3 个季节均显示出明显的双峰特性, 即 2 个年龄组。秋季雌雄口

虾蛄均由低龄组构成。冬季雌性口虾蛄低龄组比例大于高龄组, 雄性口虾蛄的比例也呈现类似的情况。雄性口虾蛄在春夏季时呈现高龄组比例大于低龄组, 而雌性口虾蛄在夏季低龄组比例大于高龄组。雌性低龄组口虾蛄冬季到夏季呈现先下降再上升的趋势, 高龄组趋势相反。雄性低龄口虾蛄比例逐渐下降, 高龄组比例变化趋势相反。

### 2.3 不同水深口虾蛄体长频率分布

从总体口虾蛄群体来看, 20 m 以浅海域口虾蛄两个年龄组比例相近, 20~30 m 水深高龄组比例大于低龄组, 30 m 以深海域低龄组比例大于高龄组。低龄组口虾蛄由近海向远海比例先下降后上升, 高龄组口虾蛄比例由近海向远海先上升后下降。

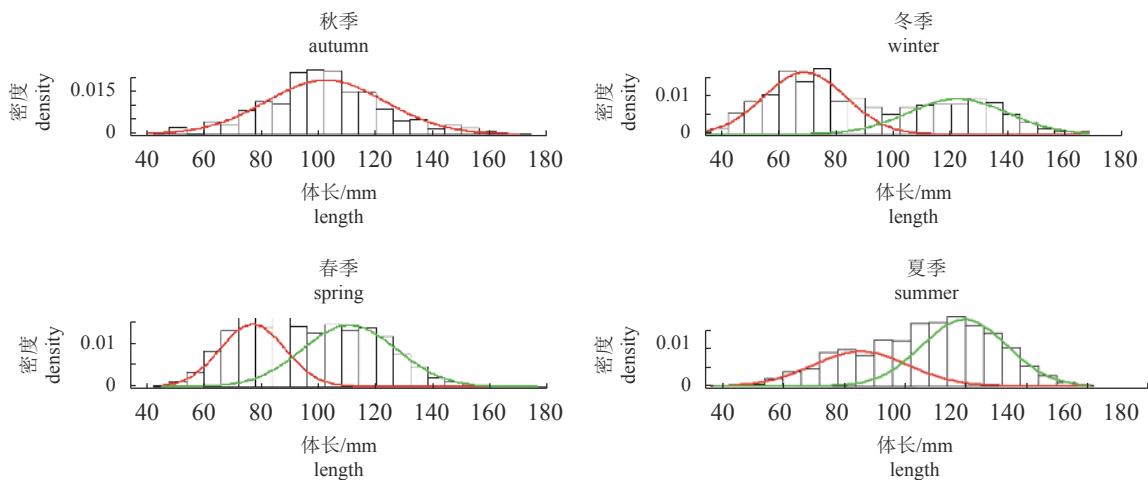


图 2 山东海域不同季节口虾蛄的体长分布

Fig. 2 Length distribution of *O. oratoria* in different seasons in the marine area of Shandong

表 2 山东海域不同季节口虾蛄体长分布的参数

Tab. 2 Parameters of length distribution of *O. oratoria* in different seasons in the marine area of Shandong

季节 season	组成 composition	$\lambda$	$\mu$ (mm)	$\sigma$
秋季 autumn			102.40	20.87
冬季 winter	低龄组 low age cohort	0.59	68.86	14.36
	高龄组 high age cohort	0.41	122.17	17.51
春季 spring	低龄组 low age cohort	0.40	76.87	11.32
	高龄组 high age cohort	0.59	110.62	16.50
夏季 summer	低龄组 low age cohort	0.37	85.39	15.90
	高龄组 high age cohort	0.63	119.56	14.16

注： $\lambda$ 表示不同群体个体数的比例； $\mu$ 表示子群体的平均体长； $\sigma$ 表示子群体体长的离散程度

Notes:  $\lambda$  means the proportion of different population;  $\mu$  means the mean length of subpopulation;  $\sigma$  means the dispersion degree of the length of subpopulation

通过对比不同水深雌雄口虾蛄的体长频率分布情况，30 m 以浅海域，口虾蛄总体、雌、雄群体的体长频率分布情况基本一致；在 30 m 以深海域，雌、雄口虾蛄群体中高龄组比例均大于低龄组，特别是雌性群体划分为 1 个年龄组。雌、雄口虾蛄低龄组比例均呈现由近海向远海递减，高龄组比例递增的趋势。

### 2.5 不同水深口虾蛄体长频率分布的季节变化

秋季仅在山东半岛南部海域进行了调查，故对于口虾蛄不同水深的季节变化，仅分析其他 3 个季节。冬季口虾蛄高龄组比例由近海向远海逐渐增加；春季高龄口虾蛄比例由近海向远海逐渐减小，低龄组比例随水深的变化趋势与之相反；夏季口虾蛄高龄组在 20~30 m 深的水域比例最高。

从冬季到夏季，在水深小于 30 m 时，口虾蛄高龄个体比例逐渐升高；在  $d > 30$  m 时，口虾蛄高龄个体比例逐渐减小。

## 3 讨论

### 3.1 口虾蛄体长组成结构

本研究结果发现，山东海域口虾蛄可以分为低龄组和高龄组 2 个年龄组。之前也有学者对口虾蛄的年龄进行研究，例如 Kodama 等<sup>[14]</sup>曾应用褐脂质对东京湾口虾蛄的年龄进行研究，发现该地区口虾蛄至少有 4 个年龄组，该方法较为可信；盛福利等<sup>[32]</sup>通过简单的体长频率分析，认为青岛近海口虾蛄主要有两个年龄组构成。本研究的研究结果与盛福利的研究结果相近。

口虾蛄夏季体长正态分布曲线分离不明显，可能是口虾蛄的繁殖以及生活史特征造成的。夏季调查时间为 8 月，正是口虾蛄的产卵期，雌性高龄个体穴居护卵的行为导致大个体口虾蛄在渔获物中出现较少<sup>[33]</sup>，造成雌性低龄个体比例大于高龄个体比例(图 3-a, 夏季)。同时口虾蛄的季节性体长频率分布图也反映了随着时间的变化，口虾蛄高龄死亡、低龄补充的变化趋势。

与其他季节不同，秋季口虾蛄体长频率未被识别为 2 个相互分离的年龄组。原因可能有两个。一是与口虾蛄的产卵习性有关。由于秋季的采样时间为 10 月份，而口虾蛄产卵盛期为 5—7 月，产卵后高龄雌性口虾蛄死亡<sup>[2, 34]</sup>，导致采样的月份口虾蛄体长组成较为集中，不能被模型很好地识别为两个年龄组。二是与夏秋季较高的捕捞死亡率有关。休渔期过后，大量的捕捞导致较高的捕捞死亡率<sup>[35]</sup>，对口虾蛄体长组成结构的影响较大。

本研究发现，随着时间的推移，低龄组口虾蛄的比例逐渐减小，高龄组口虾蛄比例逐渐上升，低龄组平均体长呈现上升的趋势，表明了口虾蛄随着时间的推移逐渐发育的生长过程。本研究中口虾蛄低龄组比例在秋季(10 月)最高，与刘修泽等<sup>[12]</sup>对辽东湾海域口虾蛄幼体比例的研究结果相近，可能是因为口虾蛄繁殖期产生的幼体在 11 月大量聚集。许莉莉等<sup>[13]</sup>也曾对海州湾口虾蛄的幼体比例进行描述，认为口虾蛄幼体比例在 7 月产卵结束开始增加，次年 5 月达到性成熟时幼体比例最低。这可能是由于调查海域的环境因素不同，导致在研究口虾蛄幼体

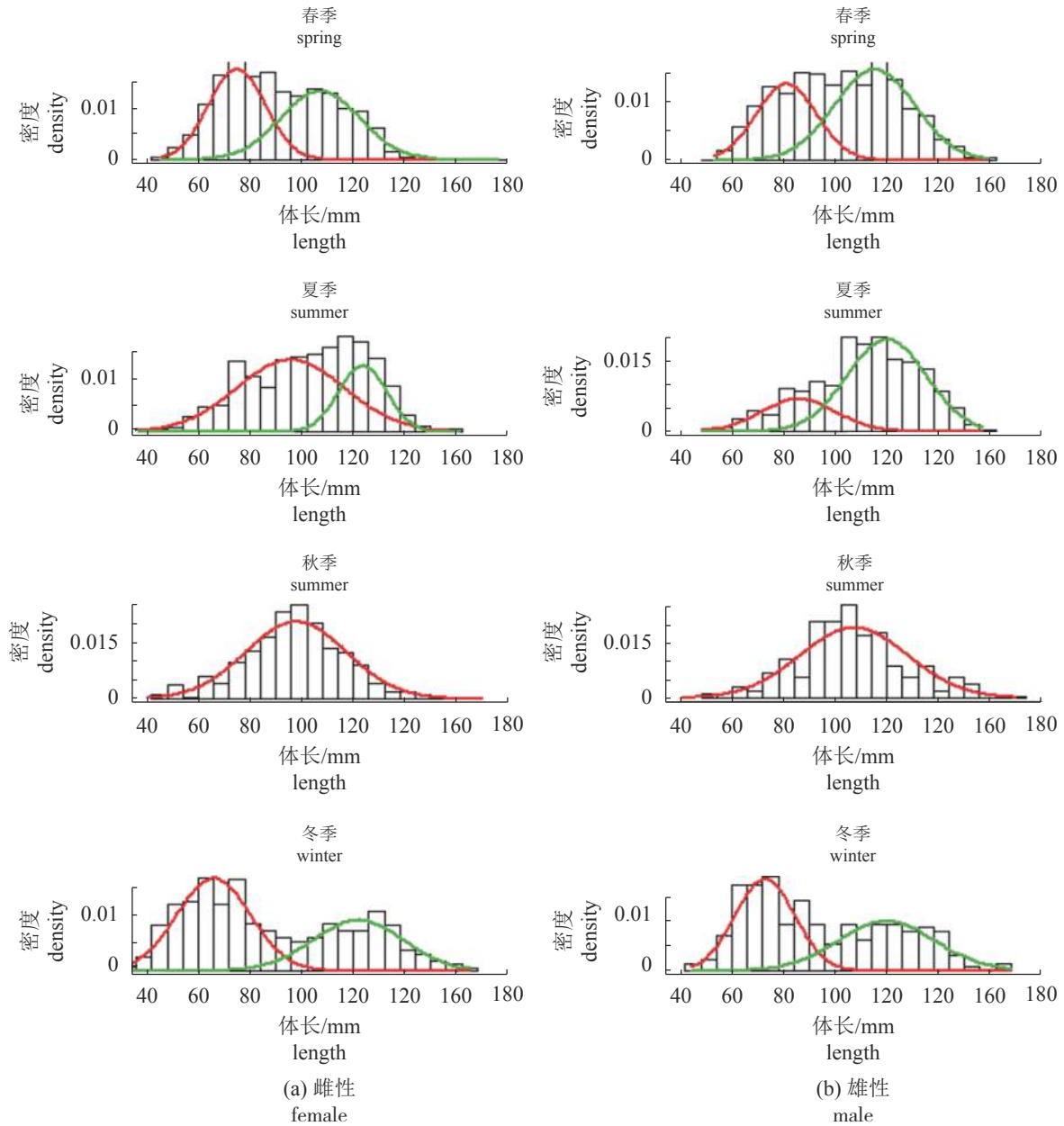


图3 山东海域不同季节雌雄口虾蛄体长分布

Fig. 3 Length distribution of female and male *O. oratoria* in different seasons in the marine area of Shandong

比例时产生了差异<sup>[36]</sup>。

### 3.2 口虾蛄体长群体的空间分布

本实验对不同水深口虾蛄的体长频率分布进行了分析。依据等深线将调查海域分为3个水深。从数量上, 0~20 m水深口虾蛄数量最多, 为口虾蛄的主要分布区, 其次为20~30 m水深, 由于50 m等深线以深的海域口虾蛄数量较少, 故将其合并到30 m以深海域进行分析。许莉莉等<sup>[13]</sup>曾对海州湾口虾蛄的资源分布特征进行分

析, 发现海州湾口虾蛄主要分布在近岸20 m以浅海域, 这与本研究结果相近。

由于口虾蛄有近岸产卵及深水区越冬的习性, 因此对于所有调查样本, 0~20 m水深的个体可能为产卵群体, 雌雄口虾蛄高龄组和低龄组比例相近; 30 m以深水域为越冬群体, 越冬群体中低龄组比例较高, 这些较高的低龄组比例可能是由当年生的口虾蛄幼体的补充效应得到的<sup>[12]</sup>。

进一步分析了各个季节不同水深口虾蛄的

表 3 山东海域不同季节雌雄口虾蛄体长分布的参数

Tab. 3 Parameters of length distribution of female and male *Oratosquilla oratoria* in different seasons in the marine area of Shandong

季节 season	组成 composition	雌性 female			雄性 male		
		$\lambda$	$\mu/\text{mm}$	$\sigma$	$\lambda$	$\mu/\text{mm}$	$\sigma$
秋季 autumn			97.84	19.65	/	107.14	21.09
冬季 winter	低龄组 low age cohort	0.60	65.92	14.31	0.53	72.82	11.59
	高龄组 high age cohort	0.40	121.85	17.70	0.47	119.83	18.85
春季 spring	低龄组 low age cohort	0.49	75.04	11.11	0.39	80.99	11.73
	高龄组 high age cohort	0.51	107.31	15.54	0.61	115.11	15.70
夏季 summer	低龄组 low age cohort	0.71	95.76	21.09	0.25	85.83	14.42
	高龄组 high age cohort	0.29	123.64	9.33	0.75	119.78	15.39

注:  $\lambda$ 表示不同群体个体数的比例;  $\mu$ 表示子群体的平均体长;  $\sigma$ 表示子群体体长的离散程度

Notes:  $\lambda$  means the proportion of different population;  $\mu$  means the mean length of subpopulation;  $\sigma$  means the dispersion degree of the length of subpopulation

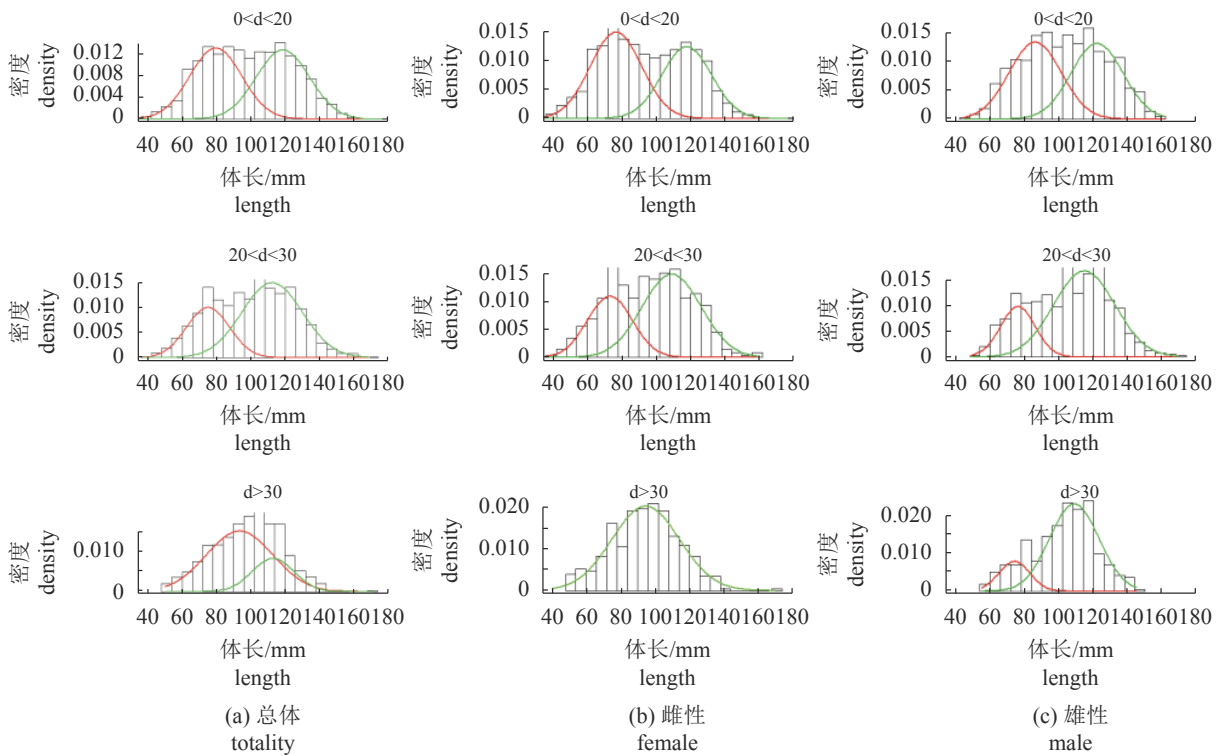


图 4 山东海域不同水深口虾蛄体长分布

Fig. 4 Length distribution of *O. oratoria* in different depths in the marine area of Shandong

分布情况。对于高龄口虾蛄, 春季由近海向远海比例逐渐减小, 夏季在 20~30 m 深水域比例最高, 冬季在 30 m 水深以深海域比例最高。这与李明坤等<sup>[37]</sup>对山东南部近海口虾蛄季节分布的研究结果相近。口虾蛄春夏季靠近近岸产卵, 为其孵化创造适宜的环境条件。唐启升等<sup>[38]</sup>研究指出, 春季近岸海域水温升高快, 饵料生物

生长迅速, 为口虾蛄的产卵和孵化提供了适宜的环境; 潘国良等<sup>[11]</sup>研究发现, 随着月平均底温的升高, 口虾蛄由较深海域向较浅海域移动的趋势。而冬季制约口虾蛄分布的主要因素是水温, 因此冬季高龄口虾蛄主要分布在深水区<sup>[38-39]</sup>。这些温度的变化除了受到季节因素影响外, 山东海域的海流作用也造成了温度、盐度的变化,

表 4 山东海域不同水深口虾蛄体长分布的参数

Tab. 4 Parameters of length distribution of *O. oratoria* in different depths in the marine area of Shandong

水深/m depth	组成 composition	$\lambda$	$\mu/\text{mm}$	$\sigma$
0<d<20	低龄组 low age cohort	0.50	79.52	15.18
	高龄组 high age cohort	0.50	118.53	15.56
20<d<30	低龄组 low age cohort	0.32	75.00	12.59
	高龄组 high age cohort	0.68	112.27	17.67
d>30	低龄组 low age cohort	0.74	93.53	19.46
	高龄组 high age cohort	0.26	113.03	12.24

注:  $\lambda$ 表示不同群体个体数的比例;  $\mu$ 表示子群体的平均体长;  $\sigma$ 表示子群体体长的离散程度

Notes:  $\lambda$  means the proportion of different population;  $\mu$  means the mean length of subpopulation;  $\sigma$  means the dispersion degree of the length of subpopulation

表 5 山东海域不同水深雌雄口虾蛄体长分布的参数

Tab. 5 Parameters of length distribution of female and male *O. oratoria* in different depths in the marine area of Shandong

水深(m) depth	组成 composition	雌性 female			雄性 male		
		$\lambda$	$\mu/\text{mm}$	$\sigma$	$\lambda$	$\mu/\text{mm}$	$\sigma$
0<d<20	低龄组 low age cohort	0.55	76.55	14.91	0.50	86.13	15.21
	高龄组 high age cohort	0.45	117.46	14.52	0.50	122.10	15.20
20<d<30	低龄组 low age cohort	0.36	73.23	13.11	0.25	76.10	10.18
	高龄组 high age cohort	0.64	109.07	17.25	0.75	114.68	17.91
d>30	低龄组 low age cohort	/	/	/	0.18	74.03	9.05
	高龄组 high age cohort	/	94.64	19.79	0.82	108.84	14.37

注:  $\lambda$ 表示不同群体个体数的比例;  $\mu$ 表示子群体的平均体长;  $\sigma$ 表示子群体体长的离散程度

Notes:  $\lambda$  means the proportion of different population;  $\mu$  means the mean length of subpopulation;  $\sigma$  means the dispersion degree of the length of subpopulation

如黄海暖流、黄海冷水团等, 进而会对口虾蛄的时空分布产生一定的影响。

根据邓景耀等的研究发现, 口虾蛄当年个体体长为 30~70 mm, 第一年为 70~110 mm, 第二年为 90~150 mm, 第三年为 150~175 mm<sup>[4]</sup>, 对比本研究中模型划分的 2 个不同年龄组口虾蛄的平均体长, 发现本研究采集的口虾蛄样本大多为 0~2 龄, 但不能对口虾蛄的年龄做准确判断。本研究中低龄组和高龄组的 2 条曲线并不是完全分离的, 而是出现了相互重叠的现象。这可能是由于随着口虾蛄的生长, 生长速率逐渐下降, 蜕皮过程中产生的生长个体的差异导致不同年龄组之间的大小具有相当大的重叠<sup>[4]</sup>。

在本研究中, 实验样品的采集使用的是单拖船的底拖网调查, 与其他对口虾蛄的研究中使用的拖网类型相同。但是其调查船的功率以

及网具的大小各不相同, 这也可能是造成各个研究之间产生差异的原因。

### 3.3 有限混合模型方法的优势与不足

混合分析方法也可运用体长频率对鱼类进行年龄划分。但由于该方法仅适用于不连续产卵的鱼类, 对于连续产卵类型的口虾蛄并不适用。所以选择一种适用于口虾蛄的分析模型是准确分析口虾蛄体长频率的关键。

本研究应有有限混合模型对山东海域口虾蛄体长频率分布的时空变化进行了研究, 该模型能较好的反应口虾蛄生长的时间变化。低龄组比例随时间推移逐渐下降, 平均体长逐渐上升。由于雌性口虾蛄产卵后死亡的原因, 导致秋季口虾蛄仅被识别为一个年龄组。高龄口虾蛄春季由近海向远海比例逐渐减小, 夏季在 20—30 米深水域比例最高, 冬季在 30 米水深以

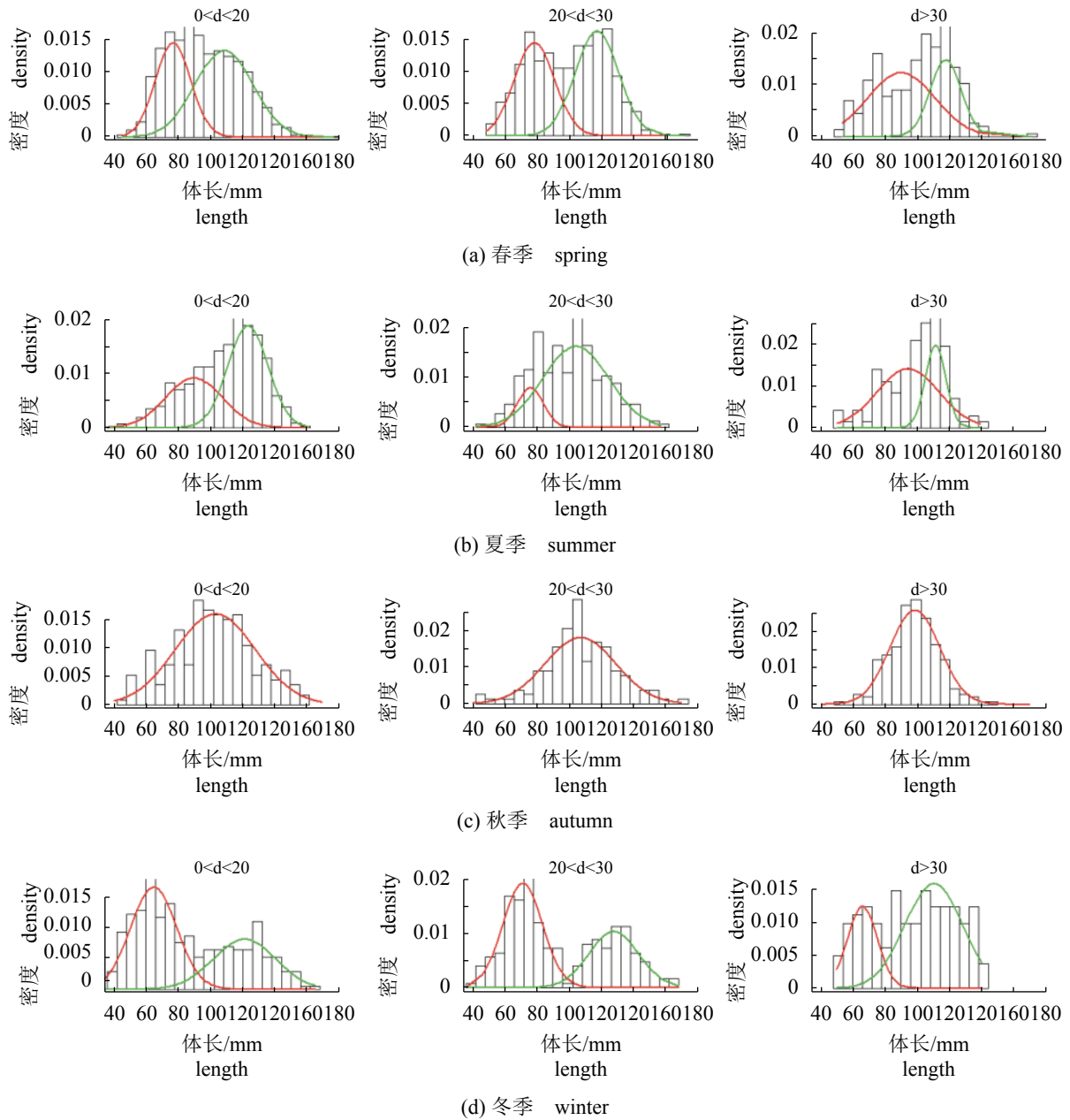


图 5 山东海域不同水深口虾蛄体长频率的季节变化

Fig. 5 Seasonal variation of length frequency of *Oratosquilla oratoria* in different depths in the marine area of Shandong

深海域比例最高，结果与以往研究中口虾蛄的生活史过程较为一致。

要注意的是，FMM 方法也存在一定的问题。例如，该方法假设各个年龄组的体长组成服从正态分布，依据有限混合模型的 EM 算法，将种群分为不同群体。但实际上，影响组群体长组成的环境因素很多，既包括水温、盐度、海流等非生物因素<sup>[40,41]</sup>，也包括饵料基础、捕食者等生物因素<sup>[41]</sup>，以及捕捞和采样误差<sup>[42,43]</sup>等人为因

素的影响。因此生物体长结构可能呈现出不规则的分布模式，违背了正态分布假设，从而影响估算结果的准确性。此外，基于 EM 算法，FMM 方法能够识别较为显著的年龄组，若某年龄组由于自然死亡、捕捞死亡或由于调查网具选择性等原因，导致其数量在总体所占比例很低，则该估算方法难以识别，如本研究中秋季的年龄结构分析。这也可能在很大程度上限制了其应用。另一方面，有限混合模型不能得出



表 6 山东海域不同水深口虾蛄体长频率的季节变化的参数  
**Tab. 6 Seasonal variation parameters of length frequency of *O. oratoria* in different depths in the marine area of Shandong**

水深/m depth	组成 composition	<i>d</i> <20			20< <i>d</i> <30			<i>d</i> >30		
		$\lambda$	$\mu$ /mm	$\sigma$	$\lambda$	$\mu$ /mm	$\sigma$	$\lambda$	$\mu$ /mm	$\sigma$
秋季 autumn	/	/	103.42	25.04	/	107.14	22.13	/	98.41	15.46
冬季 winter	低龄组 low age cohort	0.60	64.88	14.37	0.60	71.31	12.38	0.29	66.08	9.34
	高龄组 High age cohort	0.40	121.06	19.42	0.40	127.43	15.43	0.71	110.17	17.83
春季 spring	低龄组 low age cohort	0.40	76.99	11.06	0.45	78.09	12.50	0.64	89.70	20.82
	高龄组 High age cohort	0.60	108.41	18.01	0.55	116.63	13.50	0.36	117.25	9.78
夏季 summer	低龄组 low age cohort	0.41	89.77	17.59	0.17	76.10	8.26	0.68	94.21	19.21
	高龄组 High age cohort	0.59	123.19	12.62	0.83	104.08	20.45	0.32	111.15	6.40

注:  $\lambda$ 表示不同群体个体数的比例;  $\mu$ 表示子群体的平均体长;  $\sigma$ 表示子群体体长的离散程度  
 Notes:  $\lambda$  means the proportion of different population;  $\mu$  means the mean length of subpopulation;  $\sigma$  means the dispersion degree of the length of subpopulation

口虾蛄准确的年龄信息, 还需要借助其他研究手段对口虾蛄年龄进行准确分析, 例如通过分析口虾蛄脑部褐脂质的结构对口虾蛄年龄进行准确的判断<sup>[14]</sup>。同时不同海域口虾蛄体长分布动态是否有差别仍需要进一步的研究。

**参考文献 (References):**

[ 1 ] 刘瑞玉. 中国海洋生物名录 [M]. 北京: 科学出版社, 2008.  
 Liu R Y. Checklist of Marine Biota of China Seas[M]. Beijing: Science Press, 2008 (in Chinese).

[ 2 ] 王春琳, 徐善良, 梅文骧, 等. 口虾蛄的生物学基本特征[J]. 浙江水产学院学报, 1996, 15(1): 60-62.  
 Wang C L, Xu S L, Mei W X, et al. A biological basic character of *Oratosquilla oratoria*[J]. Journal of Zhejiang College of Fisheries, 1996, 15(1): 60-62(in Chinese).

[ 3 ] 王春琳, 叶选怡, 丁爱侠, 等. 虾蛄繁殖生物学与繁育技术研究[J]. 海洋湖沼通报, 2002(3): 58-64.  
 Wang C L, Ye X Y, Ding A X, et al. Studies on reproductive biology and breeding technology of *Squilla*[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2002(3): 58-64(in Chinese).

[ 4 ] 杨德浙, 王永良, 马绣同, 等. 中国北部海洋无脊椎动物 [M]. 北京: 高等教育出版社. 1996, 36-44.  
 Yang D Z, Wang Y L, Ma X T, et al. Invertebrate in The North of China Sea[M]. Beijing: Higher Education Press. 1996, 411-412.

[ 5 ] 薛梅, 闫红伟, 刘海映, 等. 大连市皮口海域口虾蛄群

体繁殖生物学特征初步研究[J]. 大连海洋大学学报, 2016, 31(3): 237-245.  
 Xue M, Yan H W, Liu H Y, et al. Reproductive biology of mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in Pikou Bay in coastal Dalian[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2016, 31(3): 237-245(in Chinese).

[ 6 ] 张年国, 潘桂平, 周文玉. 口虾蛄的繁殖特性及早期发育研究[J]. 中国农学通报, 2018, 34(36): 133-139.  
 Zhang N G, Pan G P, Zhou W Y. Reproductive characteristics and early development of *Oratosquilla oratoria*[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2018, 34(36): 133-139(in Chinese).

[ 7 ] 刘海映, 谷德贤, 姜玉声, 等. 口虾蛄繁殖周期及生殖细胞发育的研究[J]. 大连海洋大学学报, 2013, 28(3): 269-272.  
 Liu H Y, Gu D X, Jiang Y S, et al. Annual reproductive cycle and germ cell development in mantis shrimp *Oratosquilla oratoria*[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2013, 28(3): 269-272(in Chinese).

[ 8 ] 徐善良, 王春琳, 梅文骧, 等. 口虾蛄形态参数关系的研究[J]. 浙江水产学院学报, 1996, 15(1): 15-20.  
 Xu S L, Wang C L, Mei W X, et al. The relations of the morphological parameter of *Oratosquilla oratoria*[J]. Journal of Zhejiang College of Fisheries, 1996, 15(1): 15-20(in Chinese).

[ 9 ] 徐海龙, 张桂芬, 乔秀婷, 等. 黄海北部口虾蛄体长及体质量关系研究[J]. 水产科学, 2010, 29(8): 451-454.  
 Xu H L, Zhang G F, Qiao X T, et al. Relationship

- between body length and body weight in mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in northern Yellow Sea[J]. *Fisheries Science*, 2010, 29(8): 451-454(in Chinese).
- [10] 蒋霞敏, 赵青松, 王春琳. 黑斑口虾蛄的形态参数关系的分析[J]. 中山大学学报(自然科学版), 2000, 39(S1): 268-270.
- Jiang X M, Zhao Q S, Wang C L. Analysis on morphological parameters of *Oratosquilla kempfi*[J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 2000, 39(S1): 268-270(in Chinese).
- [11] 潘国良, 张龙, 朱增军, 等. 浙江南部近岸海域春季口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)生物量的时空分布[J]. *海洋与湖沼*, 2013, 44(2): 366-370.
- Pan G L, Zhang L, Zhu Z J, *et al.* Spatial-temporal distribution of the biomass of *Oratosquilla oratoria* in the coastal waters of South Zhejiang during Spring[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2013, 44(2): 366-370(in Chinese).
- [12] 刘修泽, 郭栋, 王爱勇, 等. 辽东湾海域口虾蛄的资源特征及变化[J]. *水生生物学报*, 2014, 38(3): 602-608.
- Liu X Z, Guo D, Wang A Y, *et al.* The resource characteristics and their variation of *Oratosquilla oratoria* in Liaodong bay[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2014, 38(3): 602-608(in Chinese).
- [13] 许莉莉, 薛莹, 焦燕, 等. 海州湾及邻近海域口虾蛄群体结构及资源分布特征[J]. 中国海洋大学学报, 2017, 47(4): 28-36.
- Xu L L, Xue Y, Jiao Y, *et al.* Population structure and spatial distribution of *Oratosquilla oratoria* in Haizhou Bay and adjacent waters[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2017, 47(4): 28-36(in Chinese).
- [14] Kodama K, Yamakawa T, Shimizu T, *et al.* Age estimation of the wild population of Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* (Crustacea: Stomatopoda) in Tokyo Bay, Japan, using lipofuscin as an age marker[J]. *Fisheries Science*, 2005, 71(1): 141-150.
- [15] Kim S E, Kim H J, Bae H J, *et al.* Growth and reproduction of the Japanese mantis shrimp, *Oratosquilla oratoria* (De Haan 1844) in the coastal area of Tongyeong, Korea[J]. *Ocean Science Journal*, 2017, 52(2): 257-265.
- [16] Wardiatno Y, Mashar A. Biological information on the mantis shrimp, *Harpisquilla raphidea* (Fabricius 1798) (Stomatopoda, Crustacea) in Indonesia with a highlight of its reproductive aspects[J]. *Journal of Tropical Biology and Conservation*, 2010, 7: 65-73.
- [17] Kodama K, Shimizu T, Yamakawa T, *et al.* Changes in reproductive patterns in relation to decline in stock abundance of the Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in Tokyo Bay[J]. *Fisheries Science*, 2006, 72(3): 568-577.
- [18] Kodama K, Oyama M, Lee J H, *et al.* Interannual variation in quantitative relationships among egg production and densities of larvae and juveniles of the Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in Tokyo Bay, Japan[J]. *Fisheries Science*, 2009, 75(4): 875-886.
- [19] 杜晓雪, 高春霞, 田思泉, 等. 温台渔场龙头鱼的生长、死亡及最适开捕规格[J]. *水产学报*, 2018, 42(10): 1550-1558.
- Du X X, Gao C X, Tian S Q, *et al.* Growth, mortality and optimum catchable size of Bombay duck (*Harpadon nehereus*) in the Wentai fishing ground, East China Sea[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2018, 42(10): 1550-1558(in Chinese).
- [20] 张魁, 陈作志, 邱永松. 北部湾二长棘犁齿鲷生长、死亡和性成熟参数的年际变化[J]. *南方水产科学*, 2016, 12(6): 9-16.
- Zhang K, Chen Z Z, Qiu Y S. Decadal changes in growth, mortality and maturity parameters of *Eynnys cardinalis* in Beibu Gulf[J]. *South China Fisheries Science*, 2016, 12(6): 9-16(in Chinese).
- [21] 汪文婷, 田思泉, 戴小杰, 等. 中大西洋延绳钓渔业大眼金枪鱼体长频率时空分布[J]. *上海海洋大学学报*, 2013, 22(5): 770-777.
- Wang W T, Tian S Q, Dai X J, *et al.* Analysis of spatio-temporal distribution of size for *Thunnus Obesus* in the Central Atlantic Ocean based on logbook data[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2013, 22(5): 770-777(in Chinese).
- [22] 朱国平, 朱小艳, 孟涛, 等. 基于渔业调查的利文斯顿岛西南部2012年秋冬季南极大磷虾体长时空分布[J]. *海洋渔业*, 2013, 35(1): 34-40.
- Zhu G P, Zhu X Y, Meng T, *et al.* The temporal-spatial distribution of standard length for *Euphausia superba* in the southwestern Livingston Island in the austral fall-winter 2012 based on fishery survey[J]. *Marine Fisheries*, 2013, 35(1): 34-40(in Chinese).
- [23] Hidayati D, Herlambang R, Jadid N, *et al.* Potential of yellowfin tuna catch in East Java-Indian Ocean based on
- 中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- length frequency and age distribution[J]. *Journal of Physics: Conference Series*, 2018, 1040(1): 012007.
- [24] Bishop I W, Spaulding S A. Life cycle size dynamics in *Didymosphenia geminata* (Bacillariophyceae)[J]. *Journal of Phycology*, 2017, 53(3): 652-663.
- [25] 丁鸽, 张代臻, 张华彬, 等. 山东海域口虾蛄种群的遗传多样性研究[J]. *江苏农业科学*, 2016, 44(1): 254-256.
- Ding G, Zhang D Z, Zhang H B, *et al.* The Research of Genetic diversity of *Oratosquilla oratoria* in the marine area of Shandong[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2016, 44(1): 254-256(in Chinese).
- [26] Benaglia T, Chauveau D, Hunter D R, *et al.* mixtools: An R package for analyzing mixture models[J]. *Journal of Statistical Software*, 2009, 32(6): 1-29.
- [27] 国家海洋局. GB/T 12763.6-2007 海洋调查规范 第 6 部分: 海洋生物调查 [S]. 北京: 中国标准出版社, 2008.
- State Oceanography Bureau. GB/T 12763.6-2007 Specifications for oceanographic survey —part 6: Marine biological survey[S]. Beijing: Standards Press of China, 2008 (in Chinese).
- [28] 耿玉玲, 张崇良, 韩东燕, 等. 基于科学调查与渔业生产数据的山东近海口虾蛄生长参数估算[J]. *中国水产科学*, 2019, 26(4): 756-764.
- Geng Y L, Zhang C L, Han D Y, *et al.* Estimation of growth parameters of *Oratosquilla oratoria* based on fishery-independent and -dependent data collected from the coast of Shandong province[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2019, 26(4): 756-764(in Chinese).
- [29] Dempster A P, Laird N M, Rubin D B. Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm[J]. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B*, 1977, 39(1): 1-38.
- [30] Shen T J, Kuo C C, Wang C F, *et al.* Delimitation of a continuous morphological character with unknown prior membership: Application of a finite mixture model to classify scapular setae of *Abacarus panticis*[J]. *Experimental and Applied Acarology*, 2014, 63(3): 361-375.
- [31] Benaglia T, Chauveau D, Hunter D R, *et al.* mixtools: An R Package for Analyzing Finite Mixture Models[J]. *Journal of Statistical Software*, 2009(32): 1-29.
- [32] 盛福利. 青岛近海口虾蛄 (*Oratosquilla oratoria*) 渔业生物学的初步研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2009.
- Sheng F L. Study on the fishery biology of *Oratosquilla oratoria* in the coastal waters of Qingdao[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2009 (in Chinese).
- [33] 邓景耀, 程济生. 渤海口虾蛄渔业生物学研究 [M]//甲壳动物学论文集 (3). 青岛: 青岛海洋大学出版社, 1992: 36-44.
- Deng J Y, Cheng J S. Fisheries Biology Research on *Oratosquilla oratoria* in Bohai Sea[M]//Collection of Invertebrate(3). Qingdao: Qingdao Ocean University Press, 1992: 36-44 (in Chinese).
- [34] 邓景耀, 韩光祖, 叶昌臣, 等. 渤海对虾死亡的研究[J]. *水产学报*, 1982, 6(2): 119-127.
- Deng J Y, Han G Z, Ye C C, *et al.* On the mortality of the prawn (*Penaeus Orientalis Kishinouye*) in Po Hai Sea[J]. *Journal of Fisheries of China*, 1982, 6(2): 119-127(in Chinese).
- [35] 曲亚囡, 裴兆斌, 杨斯婷. 可持续发展视阈下我国海洋伏季休渔制度研究[J]. *海洋开发与管理*, 2018, 35(9): 17-26.
- Qu Y N, Pei Z B, Yang S T. Legal consideration on China's summer marine fishing moratorium system: In the perspective of sustainable development[J]. *Ocean Development and Management*, 2018, 35(9): 17-26(in Chinese).
- [36] Devlin R H, Nagahama Y. Sex determination and sex differentiation in fish: An overview of genetic, physiological, and environmental influences[J]. *Aquaculture*, 2002, 208(3-4): 191-364.
- [37] 李明坤, 徐宾锋, 薛莹, 等. 山东南部近海口虾蛄空间分布特征及其季节变化[J]. *水产学报*, 2019, 43(8): 1749-1758.
- Li M K, Xu B D, Xue Y, *et al.* Spatial distribution characteristics and seasonal variation of *Oratosquilla oratoria* in the southern coastal waters of Shandong province[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2019, 43(8): 1749-1758(in Chinese).
- [38] 唐启升, 叶懋中. 山东近海渔业资源开发与保护 [M]. 北京: 农业出版社, 1990.
- Tang Q S, Ye M Z. The Exploitation and Conservation of Nearshore Fisheries Resources off Shandong.[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1990 (in Chinese).
- [39] 吴强, 陈瑞盛, 黄经献, 等. 莱州湾口虾蛄的生物学特征与时空分布[J]. *水产学报*, 2015, 39(8): 1166-1177.
- Wu Q, Chen R S, Huang J X, *et al.* Fishery biology characteristics, temporal and spatial distribution of *Oratosquilla oratoria* in Laizhou Bay, Bohai Sea[J].

- Journal of Fisheries of China, 2015, 39(8): 1166-1177(in Chinese).
- [40] 党云飞, 徐伟, 耿龙武, 等. 盐碱和pH对鱼类生长和发育的影响[J]. 水产学杂志, 2012, 25(2): 62-64.
- Dang Y F, Xu W, Geng L W, *et al.* A review of effects of saline-alkalinity and pH on growth and development in fish[J]. *Chinese Journal of Fisheries*, 2012, 25(2): 62-64(in Chinese).
- [41] 张年国, 潘桂平, 周文玉, 等. 不同饵料和水温对口虾蛄成活、生长及育肥性能的影响[J]. 动物学杂志, 2019, 54(3): 425-435.
- Zhang N G, Pan G P, Zhou W Y, *et al.* Effects of different diets and water temperatures on survival, growth, fattening performance of *Oratosquilla oratoria*[J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2019, 54(3): 425-435(in Chinese).
- [42] 单秀娟, 胡芷君, 邵长伟, 等. 捕捞诱导鱼类生物学特征进化研究进展 [J/OL]. 渔业科学进展, 1-12[2020-04-27]. <https://doi.org/10.19663/j.issn2095-9869.20190221006>.
- Shan X J, Hu Z J, Shao C W, *et al.* Progress in the study of fishing-induced evolution of fish biological traits[J/OL]. *Progress in Fishery Science*, 1-12[2020-04-27]. <https://doi.org/10.19663/j.issn2095-9869.20190221006>. (in Chinese).
- [43] 徐胜南, 汪振华, 梁金玲, 等. 不同网具在人工鱼礁水平方向上诱集效果的比较[J]. 水产学报, 2016, 40(5): 820-831.
- Xu S N, Wang Z H, Liang J L, *et al.* Use of different sampling tools for comparison of fish-aggregating effects along horizontal transect at two artificial reef sites in Shengsi[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2016, 40(5): 820-831(in Chinese).

## Population length structure analysis of *Oratosquilla oratoria* in the marine area of Shandong based on finite mixture model

GENG Yuling<sup>1</sup>, ZHANG Chongliang<sup>1</sup>, LUAN Jing<sup>1</sup>, B XU induo<sup>1</sup>, XUE Ying<sup>1</sup>, REN Yiping<sup>1,2\*</sup>

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

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

**Abstract:** Individual length frequency is an important structural feature of fishery resource population. Generally, analytical indicators such as average individual body length or average body weight are used in studies, which is difficult to fully reflect the population composition differences with multiple age structures and different individual growth rate. These study analyzed the temporal and spatial variation of individual size composition of *Oratosquilla oratoria*, according to the bottom trawl survey data collected in October 2016 and January, May and August 2017 in the marine area of Shandong, using the Finite mixture model to analyzed the length frequency distribution characteristics of individual size of *O. oratoria* with different time and depths. The research shows that, the *O. oratoria* in the marine area of Shandong can be distinguished as high and low age cohorts except autumn, and there is a certain difference in the distribution of male and female body length. The proportion of female *O. oratoria* in the low age cohorts decreased first and then increased from winter to summer, while the proportion of male *O. oratoria* decreased gradually. In terms of different depths, the individuals in the low age cohorts are mainly concentrated in the offshore areas, and the proportion decreases gradually from offshore to the open sea. The distribution of age cohorts showed seasonal differences. In spring, the proportion of *O. oratoria* in high age cohort was the largest in the offshore area, and the proportion gradually decreased from offshore to open sea. The percentage of *O. oratoria* in the high age cohort in summer was the highest in water depth of 20-30 meters. The percentage of *O. oratoria* in the high age cohort in winter increased gradually from offshore to open sea. This paper preliminarily analyzed the temporal and spatial distribution of *O. oratoria* in different age cohorts in the marine area of Shandong, and the research results are of great significance for in-depth understanding of population distribution dynamics and scientific fishery management. Previous studies on the size composition of *O. oratoria* were only grouped according to the size of body length, ignoring the differences in the growth rate among individuals of different *O. oratoria*, and there might be overlap of body length frequency among different age groups. Therefore, a Finite Mixture Model was used in this study to divide the body length frequency of *O. oratoria* into subgroups of different sources (different age groups) according to the statistical test results. This is a new exploration of the distribution of *O. oratoria* resources. In future studies, the proportion of different age cohort obtained by the Finite Mixture Model can be used to infer the spawning area of *O. oratoria*. Meanwhile, the distribution of different age cohorts of *O. oratoria* can be studied in depth by combining Lipofuscin analysis. It is of great significance to fully understand the temporal and spatial changes of *O. oratoria* distribution, and is helpful for the scientific development and management of *O. oratoria* resources.

**Key words:** *Oratosquilla oratoria*; population age structure; length frequency distribution; finite mixture model; seasonal

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

**Funding projects:** National Key R&D Program of China (2018YFD0900904, 2018TFD0900906)