

几何形态测量学在水生动物中的应用及其进展

陈新军^{1,2,3,4*}, 方舟^{1,4}, 苏杭¹, 陆化杰^{1,2,3}, 刘必林^{1,2,3,4}, 李建华^{1,2,3,4}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 上海海洋大学大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室, 上海 201306;

3. 上海海洋大学国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;

4. 上海海洋大学远洋渔业协同创新中心, 上海 201306)

摘要: 几何形态测量法起源于 20 世纪 80 年代末 90 年代初, 它不同于传统的径向测量法, 重点关注物体的外形变化, 并通过相应的理论和方法, 将不同物体鉴别出来, 该方法对分析具有固定形态或组织的水生动物具有重要的意义, 并已广泛用于种类鉴别和种群划分等领域中。水生动物通常具有硬组织, 这些硬组织具有较为固定的外形, 因此本文对近十年来国内外学者利用几何形态测量法对水生动物形态以及硬组织的研究进行回顾, 简述了该方法的发展历程, 说明了外形轮廓法和地标点法的原理, 同时介绍了常用的应用软件。根据应用种类的不同, 对无脊椎动物和脊椎动物的几何形态测量分析进行了综述。分析认为, 目前几何形态测量法已经逐渐开始得到各国学者的认同, 但仅限于种类鉴别和种群划分中, 今后的研究中应该更多利用耳石等硬组织进行几何形态的分析, 并且结合环境的变化分析对几何形态所产生的影响; 同时, 应加强该方法的理论研究, 尝试用 3D 打印等方式更好地描述水生动物的几何形态差异。

关键词: 水生动物; 几何形态测量; 形态; 硬组织; 环境

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

传统上, 我们常使用长度测量法来了解生物体形态的变化, 但外形的变化往往是整体变化所致, 用传统方法并不能很好地解释生物体形状的变化规律。各国科学家也在努力寻找相应的方法来解释形态的变化, 20 世纪 80 年代后期和 90 年代初期 Bookstein^[1-2] 和 Rohlf^[3-4] 等以数学形态学为基础, 结合物理学中的能量学和力学方法, 创立了几何形态测量学这一新方法, 该方法摒弃了数据不同源性、不可重复性^[5-6] 以及大小和形状无法分开讨论的缺点, 因此受到相关领域学者的关注。20 世纪 90 年代之后, 几何形态测量学被广泛地应用于昆虫学^[7]、医学^[8]、考古学^[9-10]、设计学^[11] 等各个领域。近些年来, 也在水生动物形态的研究中得到应用, 其中以甲壳类和软体动物为代表的无脊椎动物

和以鱼类为代表的脊椎动物的研究最为广泛。此外, 耳石^[12]、鳞片^[13]、鳍条、脊椎骨、内、外壳^[14] 等硬组织, 以其稳定的形态结构、不易腐蚀、可长期保存等特点, 得到了学者们的广泛关注, 并且已应用于各种研究中。本文根据几何形态测量学的发展, 对其方法和使用相应的软件进行介绍, 回顾该方法在水生动物形态研究中的应用, 并对今后发展趋势进行展望。

1 几何形态测量学的发展

自古以来, 人类对不同生物体的形态就有所描述。首先, 不同种类的生物有着不同的形态特征。近代瑞典植物学家林奈创立了“双命名法”和“阶元系统”, 奠定了近代生物分类学的基础。随着分类学的发展, 研究者对不同生物形态的描

收稿日期: 2013-06-16 修回日期: 2013-08-24

资助项目: 国家自然科学基金项目(NSFC41276156); 国家“八六三”高技术研究发展计划(2012AA092303); 上海市科技创新行动计划(12231203900); 上海市教委科研创新项目(13YZ091)

通信作者: 陈新军, E-mail: xjchen@shou.edu.cn

述也有了更多的要求。其次,同一种生物在不同的生长阶段或不同的性别也有着不同的形态特点。大马哈鱼(*Oncorhynchus keta*)在生殖阶段雄性的吻部弯成钩状,康吉鳗属(*Congridae*)的某一种,同年龄的雌鱼体重可达到45 kg,而雄鱼仅为1.5 kg^[15]。因此形态描述在个体发育(ontogeny)和系统发生学(phylogenetics)中也有着极其重要的意义^[16]。

生物的形态可分为大小(size,主要是长度等测量值)、形状(shape,主要为外形轮廓等)、方位(orientation,某一特征所处的方向)和物理性能(physical property,具体功能和作用)构成。20世纪初,在一些生物学报告中已出现了如体长等简单的测量值,并进行了平均值分析和组间比较^[17-18],从简单的定性描述转变为了较为精确的定量分析,被视为“定量变革”(quantification revolution)^[19]。随着统计方法的发展,相关分析^[20]、方差分析^[21]以及主成分分析^[22]等都被运用到定量的测量分析中。20世纪30年代,随着多元统计分析日渐成熟,使得分析的结果更加准确可信。但是由于利用线性数值并不能准确表达出生物形态的特征,因此一些学者开始对生物的整体形态进行研究,希望能直观地看到生物体形态的变化及与其他种类的差异。“形态测量”这个词最早出现在1960年前后,但是对于形态测量方法的合理利用,是在20世纪80年代末才有所突破。以大卫肯德尔(David Kendall)为代表的一些统计学家发展了一套严格的形态分析的统计理论,使得多元统计分析和生物形态的直接可视化相结合成为可能^[23]。著名的形态学家布克斯坦(Bookstein)将其称为“形态测量合成系统”(morphometric synthesis)^[24],而生态学家罗西菲(Rohlf)也认为其引导了“形态测量学的革命”(morphometric revolution)^[25]。

2 几何形态测量方法

2.1 外形轮廓法(outline method)

最早应用的方法即为外形轮廓法,也称为轮廓线法。通常是将有同源的(homologous)组织结构或者边缘具有同源性的组织,取其边缘曲线一定数量的样点,进行数字化后,该样点符合一定的数学函数,使形态变量用数学方法来比较曲线的差异。18世纪的法国数学家Joseph Fourier认

为任何周期函数都可以用无穷级的三角函数来表示,据此创立了傅立叶分析法。而椭圆傅立叶分析法(Ellipse Fourier analysis)是其中的一种重要的方法。该方法主要是最基本思路就是通过傅立叶变换(Fourier transform)的方式,将曲线分解为由正弦和余弦组成的线性函数,从而得出外形轮廓结构傅立叶波谱(Fourier spectrum),然后将波谱的差异进行比较,最终分析形态差异^[26]。因耳石具有类似椭圆的形态,所以该方法广泛地应用于耳石的研究中^[27]。

通过对耳石结构的细化研究后发现,耳石的边缘并不是光滑曲线,而是存在着数量不等的小突起,称之为奇异点(singularity)。传统的径向测量法中,这些奇异点并不明显,因此对测量结果的影响并不大。但傅立叶分析主要是对外形的整体轮廓线进行表达,而对不同的奇异点的定位和区分能力有限。近几年出现的一些信号处理技术则能有效地解决这一问题,其中以小波转换分析(wavelet transform)和曲率尺度空间分析(curvature scale space)为代表。分析图像时,两种方法对曲线轮廓的描述均不会随着图像的尺寸变化、旋转或转换而发生改变,具有很好的稳定性^[28](图1)。西班牙海洋科学委员会近海观测站(ICM-CSIC)的研究人员,收集了大量的海洋鱼类,并对耳石进行研究,建立了专业的鱼类耳石网站(Anàlisi de formes d' otòlits, AFORO)^[29],网站拥有一个鱼类耳石图片库,并且对每一种耳石进行轮廓描述、傅立叶变换、小波分析和曲率尺度空间分析,用户可以通过上传鱼类耳石图片来鉴定该鱼种的种类。

2.2 地标点法(landmark)

地标点,顾名思义就是有着明显特征且容易辨识的点。由于轮廓法所选取的点并不要求一致,这可能会造成一定的偏差,因此选取一些容易辨识的点为标准来重构形态,可以取得较好的效果。目前,在生物学中应用的地标点法主要有3类:1) I型地标点。主要是指不同组织间的交点,如肌肉与骨骼的接触点、鱼鳍与鱼体的接触点;2) II型地标点。指结构中的凹陷或突起点,如骨头的突起、耳石的缺口或其他结构突出可以明辨的点。3) III型地标点。指结构的极值点,如最长点、最宽点等^[2](图2)。

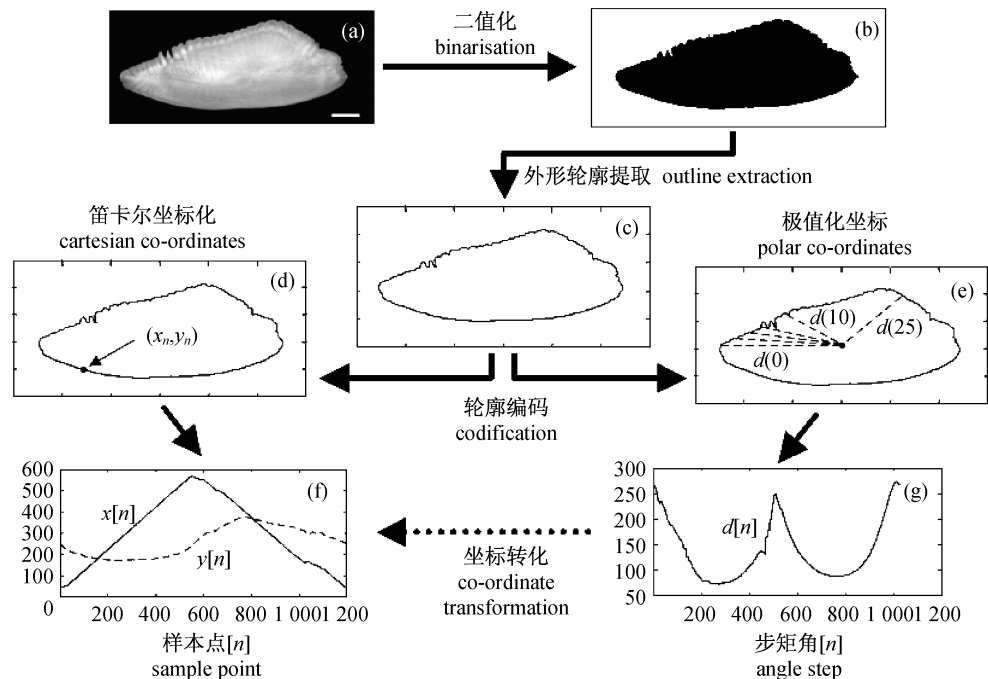


图 1 外形轮廓分析法步骤

Fig. 1 Procedures of outline method analysis

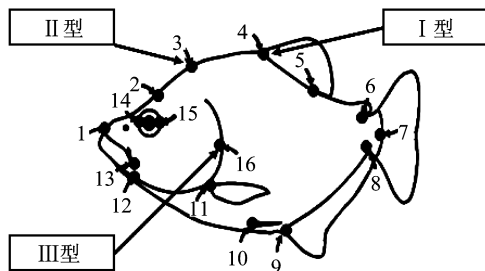


图 2 三种类型地标点示意图

Fig. 2 Schematic of three types of landmarks

但是在对地标点的选取时,总会发生位置、取向和比例的变化,这些都是非形态变异。只有除去这些干扰,才能够以此为标准进行后续的分析。叠印 (superimposition) 可很好地达到预期效果。叠印主要是先将未处理过的数据直接使用,去除非形态变异的影像,为后续的分析达到最佳效果,并最后以图像化来直观的表现结果。目前叠印的方法有很多种^[30],其中广义普鲁克提斯分析法 (general procrustes analysis, GPA) 是目前应用最为广泛的,该方法是基于最小二乘法准则 (least-squares criterion),找出样本坐标点之间的最小距离,然后进行平移、归中或旋转等过程,达到叠印的效果^[31]。在所样本选取的地标点较少时,GPA 法会将点之间所产生的差异分摊到各个

点上,这样会无形中产生了偏差。作为 GPA 法的补充,广义耐受适应法 (general resistant fit, GRF) 分析的是所有样本点的中值 (median value) 来进行对比,这样可以有效避免 GPA 法所产生的偏差^[18]。通过叠印后,可得出一个图像化的结果,该结果为样本平均结果,称为平均形态 (mean shape)。然后计算出各个样本到平均形态的距离,得到个体形态上的变异 (图 3)。

薄板条样法 (thin-plate spline) 是基于 D. Arcy Thompson 的栅格转化理论, Bookstein^[32] 在 1989 年提出的具有突破性进展的方法。该理论是将一个样本通过变形或反卷的方式,使多个样本坐标进行对应,这种网格变形的差异即为两者之间形态的差异。该方法将材料学 (materialogy) 中经典的扭曲能量矩阵 (bending energy matrix) 引入到几何分析中,简单地说上述物体为对应另一物体而产生形变所需的能量即为扭曲能量。该方法是目前几何形态测量学的主要研究方法之一。在计算过程中,还涉及到主成分分析和特征值分析 (eigen analysis) 等统计方法,其中有一些重要的向量,如主要扭曲 (principal warp)^[33],局部扭曲 (partial warp)^[34],相对扭曲 (relative warp)^[35] 等,最终可作为变量用统计方法来进行差异性比较。

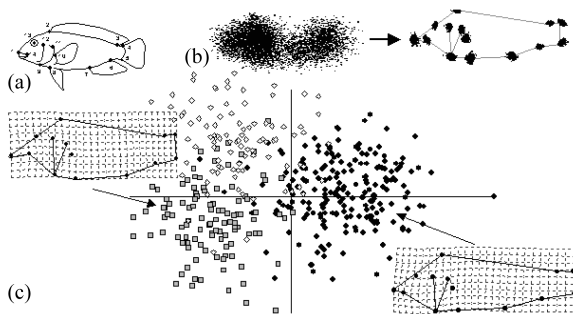


图3 地标点法的操作步骤^[36]

(a) 未加工数据的量化(数据取自丽鯛科);(b) 去除非形态变异的影响(412个样本在GPA处理前后的比较);(c) 统计分析(CVA)和结果的图形化[对左侧红剑齿丽鱼(*Spathodus erythrodon*)和右侧蓝带浆丽鱼(*Eretmodus cyanostictus*)栅格化变形]

Fig. 3 Procedures of landmark method^[36]

(a) Quantify raw data (landmarks recorded on body of cichlid fish); (b) Remove non-shape variation (landmarks of 412 specimens before and after GPA); (c) statistical analysis (CVA) and graphical presentation of results. Deformation grids for mean specimen for (right) *E. cyanostictus* and (left) *S. erythrodon*

3 几何形态测量法应用软件

不同与传统形态测量法,几何形态测量法首先需要将实物拍照,以图像为基础进行分析,目前几何形态测量法的专业软件主要分为两大类:第一类为综合性软件(comprehensive software),即利用一个程序就可以完成许多包括采点、叠印、扭曲等分析步骤,该类软件主要有Klingenberg博士研发的MorphJ^[37],Øyvind Hammer研发的PAST^[38]等;第二类为系列性软件(series software),即多个程序分别处理和分析不同的步骤,彼此相互关联,组成一个系列类型的软件,该类软件有James Rohlf研发的TPS系列软件^[39];David Sheets研发的IMP系列软件^[40];岩田佳洋(Iwata Hiroyoshi)研发的SHAPE软件包^[41]等。在国内,中国农业大学昆虫生态技术创新实验室(IPMist)沈佐锐教授成功地研发出用于昆虫形态学研究的“昆虫图像处理及分析系统”(Bugshape),为国内的昆虫形态学研究开创了先河^[6]。下面主要对TPS系列软件、SHAPE软件包和PAST综合软件进行简单介绍。

3.1 TPS系列(TPS series of software)

纽约大学石溪分校生态与进化学系杰出教授James Rohlf教授于20世纪80年代末开始对几何形态测量学进行研究,并研发出了TPS系列软件。该软件包集图像数字化、叠印、变形网格分析

及主成分分析和回归分析等简单统计分析为一体,可以为2D的图像进行几何形态测量的相关分析。软件包主要由tpsUtil, tpsDig, tpsPLS, tpsRegr, tpsRelw等程序组成。其中tpsDig是软件包中的核心内容,主要是读取图像中研究对象的轮廓或者自定义地标点,并坐标化,起到了图像内容数字化的关键作用(图4),然后利用其他多种分析程序配合完成分析^[39]。

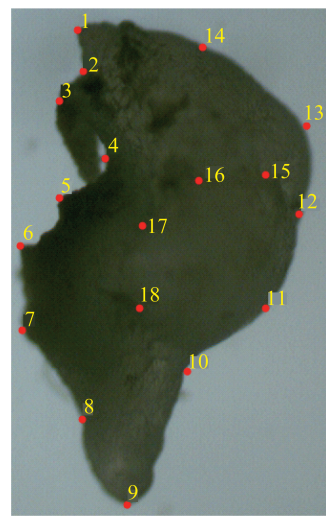


图4 头足类耳石图像及其地标点(tpsDig V2.16所作)

Fig. 4 Schematic of cephalopod statolith and its landmark (by tpsDig version 2.16)

TPS系列软件操作简单,界面友好,能比较快地获得结果。但目前主要仅适用于2D图像的形态分析,并且TPS软件是在上世纪90年代所开发的软件,很多程序已过时(有些程序仅能在DOS环境下运行)。作为核心部分的tpsDig以其稳定的运行,操作的简便,被许多研究人员所推崇,并且应用在各项研究分析中。

3.2 SHAPE

东京大学的岩田佳洋(Hiroyoshi Iwata)副教授长期从事植物形态学方面的研究,并自主研发出了SHAPE软件,主要将椭圆傅立叶分析应用于生物形态研究中。SHAPE主要由6个应用程序和2个应用指南组成。“chain coder”程序是进行图像灰度处理(gray scale)、影像二值化(binimize image)、创建编码链(chain coding);“Chc2Nef”创建傅立叶谐波值(harmonic);“PrinComp”进行主成分分析(principal component analysis);“chcviwer”或“nefviwer”,可以观察记录目标物边缘的变化效果(图5)。

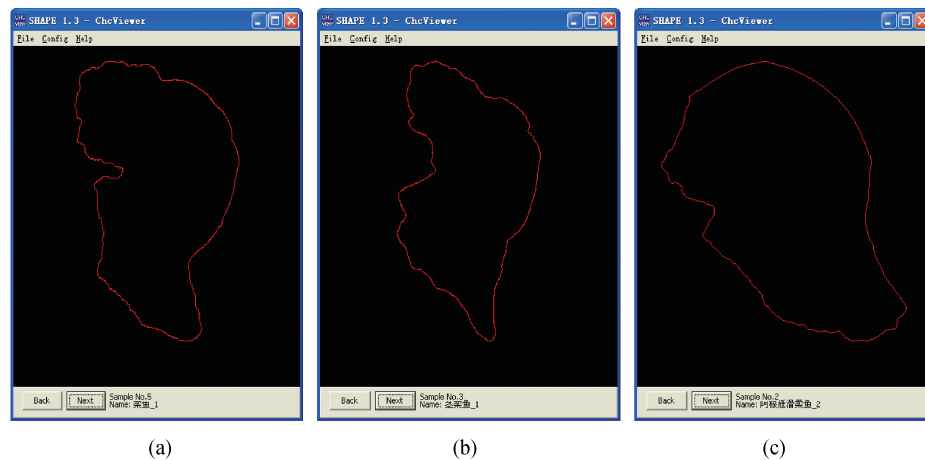


图 5 不同大洋性柔鱼类耳石轮廓示意图 (SHAPE 所做)

(a) 柔鱼, (b) 茎柔鱼, (c) 阿根廷滑柔鱼

Fig. 5 Statolith outline of pelagic squid of Ommastrephidae (by SHAPE)

(a) *Ommastrephes bartramii*, (b) *Dosidicus gigas*, (c) *Illex argentinus*

SHAPE 属于系列软件,其中的各项功能简单易懂,按部就班即可得到相应的结果,并且最后还可观察边缘的变化情况。但由于只能进行椭圆傅立叶分析,所以适用的对象仅为具有一定弧度边缘的 2D 图像,主要分析方法为主成分分析,分析功能相对有限。

3.3 PAST

挪威自然博物馆 Øyvind Hammer 研究员长期从事古生物的形态研究工作,他于 1999 年成功研发 PAST。该软件具有类似电子数据表式 (spreadsheet) 的用户界面,使用者可以很方便的把数据输入,也支持文本文档和 Excel 表格的导入,同时支持数据转换和多种作图方式,也可以进行多种统计分析(图 6)。总的来说,PAST 拥有许多统计分析软件所具备的大多数功能,也专门增加了针对几何形态测量法所应用的方法,如标点方法分析,薄板条样分析,椭圆傅里叶分析,特征值分析等。基于以上的基本功能和为专业设定的子功能,都具有极强的实用性,因此该软件在形态分析领域有着极为重要的作用,今后在各行各业中也将应用得更为广泛。

随着 3D 技术的不断发展,仅仅用平面的方法来分析一些具有三维立体的形态,只能了解其在某一个平面上的结构,而无法对其空间的结构组成进行分析。因此也有许多软件将 3D 分析技术引入几何形态测量中,如 IMP 和 MorphJ 等,三维分析以其直观和准确描述的效果,吸引了众多学者关注。统计分析软件 R,以其源代码开放、免费以及

良好的自编性,已广泛应用于各领域的。其中也有用于几何测量形态研究的 R 程序包 Geomorph 等^[42],利用 R 分析的优点在于,只需将相应的代码编写完整,后续只需进行微调就可进行修改或者应用于其他的分析,有很强的可操作性。需要注意的是,在用 R 分析之前,需要用其他软件把图像参数数字化(digitalization)后才能进行分析。

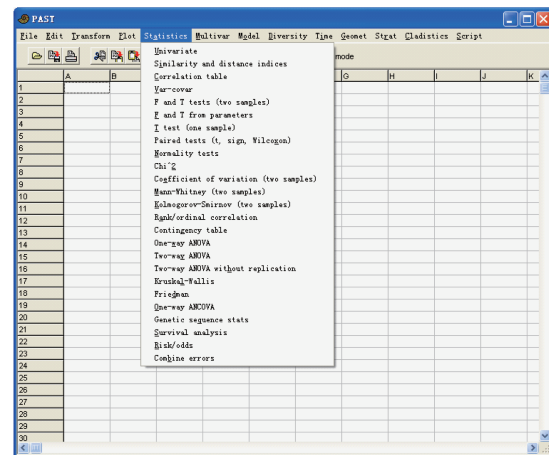


图 6 PAST 的操作界面和其所具备的统计分析方法

Fig. 6 Operation interface and statistical analysis of PAST

4 几何形态测量法在水生动物中的应用

4.1 无脊椎动物

20 世纪 70 年代开始,在几何形态测量法还未正式创立之前,就已有学者对双壳纲动物的外

壳形态进行分析。Gevirtz^[43]对14种双壳纲动物的外壳形态研究发现,帘蛤贝类(venerid bivalves)的形态在种间的变化要大于波罗的海蛤(*Macoma balthica*),同时也发现,外壳越长的种类,它们的种间差异相对更小。对不同时期甲壳类的形态分析也已经展开,如招潮蟹(*Macrobrachium japonicus*)^[44]、美国龙虾(*Homarus americanus*)^[45]等。近些年来,许多学者开始关心甲壳类形态与其栖息环境的关系。Zimmermann^[46]对法属留尼旺周边6个种群的澳洲沼虾(*Macrobrachium australe*)头胸甲形态进行了分析,结果发现在激流中生活的个体头胸甲较厚,且拥有短小强健的额角,而生活在静水中的个体头胸甲较薄,且额角细长,向上突起。这种在不同环境中的形态差异可以解释为表型可塑性(phenotypic plasticity)的适应。Idaszkin^[47]等对阿根廷沿岸潮间带(intertidal habitat)中一种蟹的头胸甲形态进行了分析,结果发现生活在的岩质海岸个体的头胸甲比盐沼泽地的个体更为细长。因此可以认为,甲壳类个体形态是为了适应其栖息环境而发生改变,从而与其他栖息环境的个体产生了差异。

腹足纲动物一般都具有坚硬的外壳,其外壳的生长是呈螺旋形,并且不断地往上增加,而螺旋线轴则成为了外壳生长模型的参考点(reference point)。而外壳的这种添加性生长(accretory growth),可以使我们更详细地了解腹足类的连续生活史。Ackerly^[48]利用几何增长方程(geometric growth function)来描述腹足纲动物外壳的生长模式。也有研究认为螺塔较低的种类更适合生活在风浪较大的环境中^[49]。Guralnick等^[50]对滨螺(*Littorina Saxatilis*)的个体生长进行了研究,结果认为,生长或螺纹的变化都会对外壳产生影响,而不同的环境影响着不同外壳结构的原因。Hollander等^[51]假设欧洲玉黍螺(*Littorina littorea*)比滨螺(*L. Saxatilis*)更具可变性,研究结果却发现两者十分类似,这表明滨螺具有很强的环境适应性。Teso等^[52]对巴西南部沿岸不同海域榧螺科的种类 *Olivancillaria carcellesi* 的形态进行分析,结果认为前三个相对扭曲值已表明了极大的差异,这可能是由于 CaCO_3 含量随着纬度的升高而升高,因此纬度较高的个体相对较小,从而造成了差异。Cruz等^[53]用确定的22个坐标

点,对芋螺科(*Conus*)的5个种类外壳的形态进行了研究,结果认为螺孔和螺塔用于区分种间差异具有很好的效果。

目前应用几何形态测量法对头足类的形态研究并不多,主要集中于对其硬组织的研究。Dommergues等^[54]运用坐标形态法分析了乌贼科(Sepiidae)和柔鱼科(Ommastrephidae)的12种头足类的耳石形态。Neige等^[55]对16种头足类的耳石和角质颚进行形态学研究,利用几何形态测量学,确立了耳石和角质颚的地标点(图7,图8),角质颚与耳石的形态区分也与不同种属之间的关系相似。Lombarte等^[56]运用几何形态法鉴定了地中海海域蛸科(Octopodiidae)、乌贼科、枪乌贼科(Loliginidae)、柔鱼科、武装乌贼科(Enoploteuthidae)等5科头足类的耳石,结果除蛸科外其他种类间的鉴别成功率均达100%。Crespi-abril等^[57]对巴塔哥尼亚沿岸两个不同群体阿根廷滑柔鱼(*Illex argentinus*)的胴体和角质

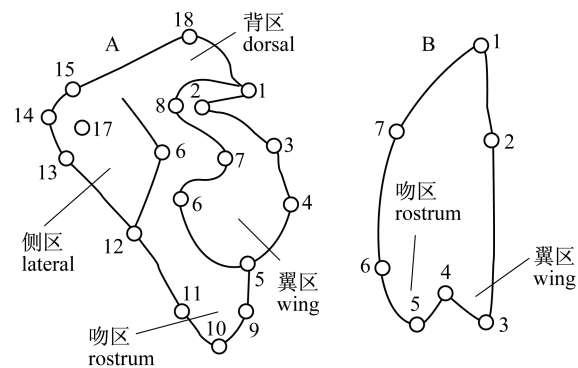


图7 头足类耳石地标点分布示意图^[54,56]

A. 十腕类耳石侧视; B. 八腕类耳石侧视

Fig. 7 Distribution of landmark for cephalopod statolith^[54,56]

A. lateral view for Decapoda statolith; B. lateral view for Octopoda statolith

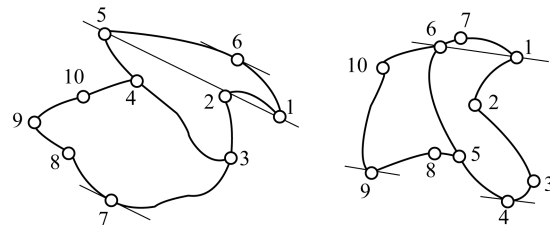


图8 头足类角质颚几何形态测量地标点^[55]

Fig. 8 Landmark of geometrics morphometric measurement for cephalopod beak^[55]

颞,利用几何形态测量法,进行种间的判别。结果发现,角质颞的形态在不同种群、不同性别、不同性成熟度的个体间均不存在差异;胴体在不同个体大小和不同种群间差异较大,大个体的胴体较宽,且鳍部展开的面积较大。

4.2 脊椎动物

20世纪90年代开始,地标点法已应用在鱼类形态变化的诸多领域,如海鲈(*Dicentrarchus labrax*)^[58]、海鲷(*Diplodus vulgaris*)^[59]和鲀(*Callichthys* spp.)^[60]等鱼类的个体发育(ontogenetic changes)的变化,以及鲮鱼(*Mugil cephalus*)^[61]、棘鱼(*Gasterosteus aculeatus*)^[62]等种类的地理种群差异。进入21世纪以后,地标点法应用更为普及。Loy等^[63]利用地标点法和外形轮廓法对尖吻重牙鲷(*Diplodus puntazzo*)的外形进行比较。结果发现,鱼体随着年龄的增长,腹鳍前部变得越来越宽,后部则变得越来越窄。Trapani^[64]研究了明氏丽体鱼(*Cichlasoma minckleyi*)不同个体大小、形状和异速生长模式以及咽骨(pharyngeal bones)和齿形(dentitions)的形态变化差异。结果发现,乳头型(papilliform)个体与个体变化一致,磨齿型(molariform)个体则有所不同。Rodríguez-Mendoza等^[65]对黑腹无鳔鲷(*Helicolenus dactylopterus*)异速生长情况研究也发现了个体生长过程中各部分形态的变化。种群差异的分析也使用了该方法^[66]。Silva^[67]对大西洋海域不同种群的沙丁鱼(*Sardina pilchardus*)形态进行了分析。几何形态法能很好地区分种群,判别正确率达到87%。Verhaegen等^[68]研究了金头鲷(*Sparus aurata*)仔鱼鳃盖骨的畸形形变进行了定性和定量的研究。对孵化后65 d的正常个体和畸形个体进行对比时发现,尽管鳃盖形态差异显著,但正常个体和畸形个体的异速生长情况依然相似,判别分析可以很好地从正常个体中区分出畸形个体。Maderbacher等^[69]、Addis等^[70]和Zischke等^[71]分别对不同区域的蝴蝶鱼属(*Tropheus moorii*)、蓝鳍金枪鱼(*Thunnus thynnus*)和沙氏刺鲃(*Acanthocybium solandri*)进行形态比较也得出了类似的结论。Frédérich等^[72]研究了雀鲷科(Pomacentridae)在不同的生长阶段中头骨形态的变化。通过几何形态分析发现,在幼体时期的头骨形态变化不显著,成体头骨的异速生长显著,这种头骨形态的差异主要是由于生活环境的改变和摄

食对象和行为的转变所造成的^[73]。

除了鱼体本身的变化外,耳石作为鱼类重要的硬组织,以其稳定的结构和形态各异的特点得到了各国学者的广泛关注。目前多使用椭圆傅里叶分析来描绘耳石形态的变化规律^[74]。Campana等^[75]较早地将耳石形态引入至鱼类种群的分析 and 鉴别中。随着图像学和计算机技术的发展,许多学者开始对图像结合相关的数学方法研究鱼类耳石形态的变化^[76]。ICM-CSIC中的研究人员致力于鱼类耳石形态的研究,将多种方法(如小波分析^[28])引入分析中,同时也对样品预处理^[77]等方面进行了解释。Tracey等^[78]和Agüera等^[79]分别对两个不同种群的条纹婢鲷(*Latris lineata*)和大西洋秋刀鱼(*Scomberesox saurus*)的耳石形态进行比较,结果均发现不同种群的耳石形态有显著差异。Lombarte等^[80]对地中海不同水层生活的鱼类耳石进行分析后发现,大多数表层鱼类的耳石非常小,而在大陆坡底层的鱼类耳石很大,在深渊层的鱼类耳石则大小适中,这种差异主要是内源性因子(endogenous factors)造成的。近些年来,各国学者开始关注环境变化与耳石形态之间的关系。Capoccioni等^[81]对地中海海域欧洲鳗鲡(*Anguilla anguilla*)的耳石形态进行了分析,结果发现三个海域个体的耳石生长均表现出明显的异速生长,不同生活时期的环境变化造成了耳石形态差异。Vignon^[82]对四线笛鲷(*Lutjanus kasmira*)河口生长的幼体到海洋中生活的成体耳石进行差异分析,结果发现,个体生长和环境因子共同影响了耳石形态的变化。环境变化使得耳石会有重新构型(reshape)的情况发生。

我国学者近些年来也开始关注鱼类外形和耳石形态的变化规律。冯波等^[83]对广东两个地方种群的短吻鲷(*Leiognathus brevirostris*)形态进行分析,发现因子分析比相对扭曲分析的效果要更佳。张国华等^[84]在早期对鲤科鱼类的耳石形态进行分析,并应用于种群判别中,近年来开始研究家鱼的仔稚鱼种类的判别^[85]。张晓霞^[86]和林文清^[87]分别对黄海沿岸和北部湾的鱼类耳石形态进行了研究。叶振江^[88]对中国海洋鱼类的耳石形态进行了系统的分析;王英俊^[89]研究了傅立叶分析在鱼类耳石中的应用。郭弘艺等^[90]对中国鲭属鱼类的矢耳石进行了研究,随后用传统测量法来区分刀鲚(*Coilia nasus*)和凤鲚(*Coilia*

mystus)^[91], 窦硕增等^[92]、姜涛等^[93]也利用类似的方法对刀鲚、凤鲚和湖鲚(*Coilia ectenes*)的耳石进行研究,但是刀鲚的判别正确率相对较低。李辉华等^[94]将两种方法进行比较,结果发现傅立叶分析法将刀鲚的判别正确率提高到了 85%。

5 展望与分析

5.1 个体生长与环境

对水生动物个体生长的研究是对生物生活史研究的重要组成部分,不同生长阶段反映了当时生活的基本情况以及相关环境的影响,因此研究个体生长的同时,也提出了环境变化的因素。而不同种群的形态差异,也间接说明了不同环境对同种生物产生的影响在形态上的变化,这也符合进化论的原理。今后应该加强对不同生长阶段形态的研究,分析自身存在的内因和环境因素等外因对生物形态的影响。虽然对利用几何形态法存在一定的争议^[16,95],但其应用于系统发育学中的成功案例已有报道^[96],在未来的研究中可结合分子生物学的方法^[97],对一个大类(如目,科,属)的进化演化进行分析,从形态学的角度,描绘出进化路线图,推测当时的环境情况,阐述进化的机理,完善人类对自然界的认知。

5.2 耳石形态学

耳石是一种优良的硬组织,其中蕴藏着很多值得研究的内容。目前对耳石形态的研究主要集中在个体发生和种群判别上,而随着对鱼类生物学了解的加深,需要进一步分析耳石中的微量元素组成,结合其形态的变化,来分析种群差异和生活史的变化情况,如 Ferguson 等^[98]利用耳石微量元素和耳石形态对日本白姑鱼(*Argyrosomus japonicus*)位于南澳大利亚的两个种群进行分析,结果得到了非常好的区分效果。同时耳石还具有调节听觉和保持平衡的功能,Cruz 等^[99]对鲈形目 18 个种类鱼类耳石形态进行分析,认为拥有较大耳石的种类具有较好的发声能力(如石首鱼科 Sciaenids),耳石较小的种类需要依靠亮色或对比色来进行视觉交流(如隆头鱼科 Labrids)。因此今后可从功能性的方向着手,分析耳石形态变化对鱼类听觉的影响和对鱼体平衡性或游泳速度的影响等。利用新的方法(如创新的椭圆傅立叶分析^[100],形态地测线分析^[101]等)也可使得我们的研究结果更为准确和可靠。

5.3 3D 分析方法

几何形态测量法的最大特点就是能够表示出整体形态的变化。而我们所接触的生物几乎都是立体的,考虑了某一面的变化,往往会忽略另一个面的情况,仅仅分析一个平面的形态变化显然是有失偏颇的。随着 3D 技术的兴起,对立体形态的分析也逐渐成为可能。有许多的软件即支持 3D 图像的处理,并且能够分析三维数据。往后的研究中需要更多地利用 3D 图像来分析和解释生物体形态的变化,多个方位多个角度去分析变化规律。近些年来,3D 打印技术也开始流行起来,并且已经应用于生物医学材料^[102]方面的研究。3D 打印技术可以很好地描绘出物体形态的实物,即使在边缘的细节也都能反应^[103]。因此可以将模拟完成的立体图像进行打印,这样可以以近似实物的方式来说明问题,该方法更为直观,也更具说服力,可以在今后的研究中尝试使用。

5.4 方法论

尽管几何形态测量学经过了 20 多年的发展,已经形成了一套较为完善的数据提取和分析方法,其发展史也就像是数学方法的创新和完善^[104],但对其中的数学理论阐述部分仍存在一定的不足,并且某些方面还有一定的争议。如“大小”(size)和“形状”(shape)的定义,形态变量的选择,地标点选择和缺失的处理方法,相对扭曲的应用等。由于几何形态测量法融合了数学、物理和生物等方面的知识,其中很多的原理需要由不同领域的专家站在不同的角度进行解释,所以对此方法熟练掌握需要有较好的理论基础和扎实的自然科学功底,这无形之中增加了学科发展的难度。许多学者也提出了该学科未来发展的思路^[105-106],同时也提出了结合诸如有限元分析^[107]等方法。今后的研究中,应该多掌握相关的数学和物理理论知识,结合所在研究领域的问题,进行更为科学,同时也更为形象地分析和研究。

参考文献:

- [1] Bookstein F L. Size and shape spaces for landmark data in two dimensions [J]. *Statistical Science*, 1986, 1(2): 181 - 222.
- [2] Bookstein F L. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology* [M]. Cambridge University Press, Cambridge, 1991.
- [3] Rohlf F J. Relationships among eigenshape

- analysis, Fourier analysis, and analysis of coordinates [J]. *Mathematical Geology*, 1986, 18 (8): 845 - 854.
- [4] Rohlf F J. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks [J]. *Systematic Biology*, 1990, 39(1) : 40 - 59.
- [5] 杨奇森,夏霖,马勇,等. 兽类头骨测量标准 I : 基本量度 [J]. *动物学杂志*, 2005, 40(3) : 50 - 56.
- [6] 沈佐锐,于新文. 昆虫数学形态学研究及其应用展望 [J]. *昆虫学报*, 1998, 41(增刊): 140 - 148.
- [7] 潘鹏亮,沈佐锐,杨红珍,等. 三种绢蝶翅脉数字化特征的提取及初步分析 [J]. *动物分类学报*, 2008, 33(3) : 566 - 571.
- [8] 刘哲. 生物医学图像的几何形态测量研究 [D]. 北京:中国协和医科大学, 2010.
- [9] 邢松,周蜜,刘武. 中国人牙齿形态测量分析 - 近代人群上下颌前白齿齿冠轮廓形状及其变异 [J]. *人类学学报*, 2010, 29(2) : 132 - 149.
- [10] Ledevin R, Quéré J P, Renaud S. Morphometrics as an insight into processes beyond tooth shape variation in a bank vole population [J]. *PloS One*, 2010, 5(11) : e15470.
- [11] Ball R, Shu C, Xi P, *et al.* A comparison between Chinese and Caucasian head shapes [J]. *Applied Ergonomics*, 2010, 41(6) : 832 - 839.
- [12] Farias I, Vieira A R, Gordo L E, *et al.* Otolith shape analysis as a tool for stock discrimination of the black scabbardfish, *Aphanopus carbo* Lowe, 1839 (Pisces: Trichiuridae), in Portuguese waters [J]. *Scientia Marina*, 2009, 73(s2): 47 - 53.
- [13] Ibañez A L, Cowx I G, O' Higgins P. Geometric morphometric analysis of fish scales for identifying genera, species, and local populations within the Mugilidae [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2007, 64(8) : 1091 - 1100.
- [14] Raup D M. Geometric analysis of shell coiling: general problems [J]. *Journal of Paleontology*, 1966, 40(5) : 1178 - 1190.
- [15] 苏锦祥. 鱼类学与海水鱼类养殖 [M]. 北京:中国农业出版社, 2010: 1 - 13.
- [16] Rohlf F J. On applications of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny [J]. *Systematic Biology*, 1998, 47(1) : 147 - 158.
- [17] 萧旭峰,吴文哲. 生物形状的科学浅谈几何形态测量学之发展与应用 [J]. *科学月刊*, 1998 (8): 344.
- [18] 白明,杨星科. 几何形态测量法在生物形态学研究中应用 [J]. *昆虫知识*, 2007, 44(1) : 143 - 147.
- [19] Bookstein F L. A hundred years of morphometrics [J]. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 1998, 44(1-2) : 7 - 59.
- [20] Pearson K. Note on regression and inheritance in the case of two parents [J]. *Proceedings of the Royal Society of London*, 1895, 58 : 240 - 242.
- [21] Fisher R A. The logic of inductive inference [J]. *Journal of the Royal Statistical Society*, 1935, 98 : 39 - 82.
- [22] Hotelling H. Analysis of a complex of statistical variables into principal components [J]. *Journal of Educational Psychology*, 1933, 24 : 417 - 441.
- [23] Kendall D G. Shape-manifolds, procrustean metrics and complex projective spaces [J]. *Bulletin of the London Mathematical Society*, 1984, 16(2) : 81 - 121.
- [24] Bookstein F L. Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis [J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 1996, 58(2) : 313 - 365.
- [25] Rohlf F J, Marcus L F. A revolution in morphometrics [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 1993, 8(4) : 129 - 132.
- [26] Rohlf F J, Bookstein F L. Proceedings of the michigan morphometrics workshop [M]. University of Michigan Museum of Zoology Special Publication, 1990: 1 - 380.
- [27] Castonguay M, Simard P, Gagnon P. Usefulness of Fourier analysis of otolith shape for Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) stock discrimination [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1991, 48(2) : 296 - 302.
- [28] Parisi-Baradad V, Lombarte A, García-Ladona E, *et al.* Otolith shape contour analysis using affine transformation invariant wavelet transforms and curvature scale space representation [J]. *Marine and Freshwater Research*, 2005, 56(5) : 795 - 804.
- [29] Lombarte A, Chic Ò, Parisi-Baradad V, *et al.* A web-based environment for shape analysis of fish otoliths. The AFORO database [J]. *Scientia Marina*, 2006, 70(1) : 147 - 152.
- [30] Zelditch M L, Swiderski D L, Sheets H D. Geometric morphometrics for biologists; a primer [M]. Academic Press, 2012: 25 - 306.
- [31] Slice D E. Landmark coordinates aligned by Procrustes analysis do not lie in Kendall's shape space [J]. *Systematic Biology*, 2001, 50(1) :

- 141 – 149.
- [32] Bookstein F L. Principal warps: Thin-plate splines and the decomposition of deformations [J]. *Pattern Analysis and Machine Intelligence, IEEE Transactions on*, 1989, 11 (6) : 567 – 585.
- [33] Bernal V. Size and shape analysis of human molars: comparing traditional and geometric morphometric techniques [J]. *HOMO-Journal of Comparative Human Biology*, 2007, 58 (4) : 279 – 296.
- [34] Parsons K J, Robinson B W, Hrbek T. Getting into shape: an empirical comparison of traditional truss-based morphometric methods with a newer geometric method applied to New World cichlids [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2003, 67 (4) : 417 – 431.
- [35] Rohlf F J. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito [J]. *Contributions to Morphometrics*, 1993, 8 : 131.
- [36] Rüber L, Adams D C. Evolutionary convergence of body shape and trophic morphology in cichlids from Lake Tanganyika [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2001, 14 (2) : 325 – 332.
- [37] Klingenberg C P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics [J]. *Molecular Ecology Resources*, 2011, 11 (2) : 353 – 357.
- [38] Hammer Ø, Harper D A T, Ryan P D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis [J]. *Palaeontologia Electronica*, 2001, 4 (1) : 9.
- [39] Rohlf F J. Morphometrics at SUNY Stony Brook [EB/OL]. [http:// life. bio. sunysb. edu/morph/](http://life.bio.sunysb.edu/morph/), 2013 – 05 – 16.
- [40] Sheets H D. Morphometrics Software: IMP-Integrated Morphometrics Package [EB/OL]. [http:// www3. canisius. edu/~ sheets/morphsoft. html](http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html). 2013 – 05 – 16.
- [41] Iwata H, Ukai Y. SHAPE: a computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors [J]. *Journal of Heredity*, 2002, 93 (5) : 384 – 385.
- [42] Claude J. *Morphometrics with R* [M]. Springer, 2008 : 10 – 270.
- [43] Gevirtz J L. Fourier analysis of bivalve outlines: implications on evolution and autecology [J]. *Journal of the International Association for Mathematical Geology*, 1976, 8 (2) : 151 – 163.
- [44] Wada K. Biogeographic patterns in waving display, and body size and proportions of *Macrophthalmus japonicus* species complex (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae) (taxonomy and systematics) [J]. *Zoological Science*, 1991, 8 (1) : 135 – 146.
- [45] Cadrin S X. Discrimination of American lobster (*Homarus americanus*) stocks off southern New England on the basis of secondary sex character allometry [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1995, 52 (12) : 2712 – 2723.
- [46] Zimmermann G, Bosc P, Valade P, *et al.* Geometric morphometrics of carapace of *Macrobrachium australe* (Crustacea: Palaemonidae) from Reunion Island [J]. *Acta Zoologica*, 2012, 93 (4) : 492 – 500.
- [47] Idaszkin Y L, Márquez F, Nocera A C. Habitat-specific shape variation in the carapace of the crab *Cyrtograpsus angulatus* [J]. *Journal of Zoology*, 2013, 290 (2) : 117 – 126.
- [48] Ackerly S C. Kinematics of accretionary shell growth, with examples from brachiopods and molluscs [J]. *Paleobiology*, 1989, 15 (2) : 147 – 164.
- [49] Brusca R C, Brusca G J. Chapter twenty: Phylum Mollusca. *Invertebrates*, 2nd edition [M]. Sinauer Associates, 2003 : 302 – 405.
- [50] Guralnick R, Kurpius J. Spatial and temporal growth patterns in the phenotypically variable *Littorina saxatilis*: surprising patterns emerge from chaos [M]. *Beyond Heterochrony*, 2001 : 195 – 228.
- [51] Hollander J, Collyer M L, Adams D C, *et al.* Phenotypic plasticity in two marine snails: constraints superseding life history [J]. *Journal of Evolutionary Biology*, 2006, 19 (6) : 1861 – 1872.
- [52] Teso V, Signorelli J H, Pastorino G. Shell phenotypic variation in the south-western Atlantic gastropod *Olivancillaria carcellesi* (Mollusca: Olividae) [J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2011, 91 (5) : 1089 – 1094.
- [53] Cruz R AL, Pante M A J R, Rohlf F J. Geometric morphometric analysis of shell shape variation in *Conus* (Gastropoda: Conidae) [J]. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2012, 165 (2) : 296 – 310.
- [54] Dommergues J L, Neige P, Boletzky S V. Exploration of morphospace using Procrustes analysis in statoliths of cuttlefish and squid

- (Cephalopoda: Decabrachia)-evolutionary aspects of form disparity [J]. *Veliger-berkeley*, 2000, 43 (3) :265 – 276.
- [55] Neige P, Dommergues J L. Disparity of beaks and statoliths of some coleoids a morphometric approach to depict shape differentiation [J]. *Gabhandlungen der Geologischen Bundesanstalt*, 2002, 57(1) :393 – 399.
- [56] Lombarte A, Rufino M M, Sánchez P. Statolith identification of Mediterranean Octopodidae, Sepiidae, Loliginidae, Ommastrephidae and Euploteuthidae based on warp analyses [J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2006, 86(4) :767 – 771.
- [57] Crespi-Abril A C, Morsan E M, Barón P J. Analysis of the ontogenetic variation in body and beak shape of the *Illex argentinus* inner shelf spawning groups by geometric morphometrics [J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2010, 90(3) :547 – 553.
- [58] Loy A, Cataudella S, Corti M. Shape changes during the growth of the sea bass, *Dicentrarchus labrax* (Teleostea: Perciformes), in relation to different rearing conditions [C] // Marcus L F, Corti M, Loy A. *et al*, eds. *Advances in Morphometrics*. NATO ASI Series A: Life Sciences, 1996, 284:399 – 414.
- [59] Loy A, Mariani L, Bertelletti M, *et al*. Visualizing allometry: Geometric morphometrics in the study of shape changes in the early stages of the two-banded sea bream, *Diplodus vulgaris* (Perciformes, Sparidae) [J]. *Journal of Morphology*, 1998, 237 (2) :137 – 146.
- [60] Reis R E, Zelditch M L, Fink W L. Ontogenetic allometry of body shape in the Neotropical catfish *Callichthys* (Teleostei: Siluriformes) [J]. *Copeia*, 1998(1) :177 – 182.
- [61] Corti M, Crosetti D. Geographic variation in the grey mullet *Mugil cephalus* (Pices: Mugilidae): a geometric morphometric analysis using partial warp scores [J]. *Journal of Fishery Biology*, 1996, 48 (2) :255 – 269.
- [62] Walker J A. Ecological morphology of lacustrine three spine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. (Gasterosteidae) body shape [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1997, 61(1) :3 – 50.
- [63] Loy A, Busilacchi S, Costa C, *et al*. Comparing geometric morphometrics and outline fitting methods to monitor fish shape variability of *Diplodus puntazzo* (Teleostea: Sparidae) [J]. *Aquacultural Engineering*, 2000, 21(4) :271 – 283.
- [64] Trapani J. Geometric morphometric analysis of body-form variability in *Cichlasoma minckleyi*, the Cuatro Ciénegas cichlid [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2003, 68(4) :357 – 369.
- [65] Rodríguez-Mendoza R, Muñoz M, Saborido-Rey F. Ontogenetic allometry of the bluemouth, *Helicolenus dactylopterus* (Teleostei: Scorpaenidae), in the Northeast Atlantic and Mediterranean based on geometric morphometrics [J]. *Hydrobiologia*, 2011, 670(1) :5 – 22.
- [66] Cadrin S X. Advances in morphometric identification of fishery stocks [J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2000, 10(1) :91 – 112.
- [67] Silva A. Morphometric variation among sardine (*Sardina pilchardus*) populations from the northeastern Atlantic and the western Mediterranean [J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2003, 60(6) :1352 – 1360.
- [68] Verhaegen Y, Adriaens D, Wolf T D, *et al*. Deformities in larval gilthead sea bream (*Sparus aurata*): a qualitative and quantitative analysis using geometric morphometrics [J]. *Aquaculture*, 2007, 268(1) :156 – 168.
- [69] Maderbacher M, Bauer C, Herler J, *et al*. Assessment of traditional versus geometric morphometrics for discriminating populations of the *Tropheus moorii* species complex (Teleostei: Cichlidae), a Lake Tanganyika model for allopatric speciation [J]. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 2008, 46 (2) :153 – 161.
- [70] Addis P, Melis P, Cannas R, *et al*. A morphometric approach for the analysis of body shape in bluefin tuna: preliminary results [J]. *Collect Vol Sci Pap ICCAT*, 2010, 65(3) :982 – 987.
- [71] Zischke M T, Griffiths S P, Tibbetts I R, *et al*. Stock identification of wahoo (*Acanthocybium solandri*) in the Pacific and Indian Oceans using morphometrics and parasites [J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2013, 70(1) :164 – 172.
- [72] Frédéric B, Vandewalle P. Bipartite life cycle of coral reef fishes promotes increasing shape disparity of the head skeleton during ontogeny: an example from damselfishes (Pomacentridae) [J]. *BMCEvolutionary Biology*, 2011, 11(1) :82.
- [73] Frederich B, Adriaens D, Vandewalle P. Ontogenetic shape changes in Pomacentridae

- (Teleostei, Perciformes) and their relationships with feeding strategies: a geometric morphometric approach [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2008, 95(1): 92 - 105.
- [74] Reig-Bolaño R, Marti-Puig P, Rodriguez S, *et al.* Otoliths identifiers using image contours EFD[M]// *Distributed Computing and Artificial Intelligence*. Springer Berlin Heidelberg, 2010: 9 - 16.
- [75] Campana S E, Casselman J M. Stock discrimination using otolith shape analysis[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1993, 50(5): 1062 - 1083.
- [76] Cadrin S X, Friedland K D. The utility of image processing techniques for morphometric analysis and stock identification [J]. *Fisheries Research*, 1999, 43(1): 129 - 139.
- [77] Piera J, Parisi-Baradad V, García-Ladona E, *et al.* Otolith shape feature extraction oriented to automatic classification with open distributed data [J]. *Marine and Freshwater Research*, 2005, 56(5): 805 - 814.
- [78] Tracey S R, Lyle J M, Duhamel G. Application of elliptical Fourier analysis of otolith form as a tool for stock identification[J]. *Fisheries Research*, 2006, 77(2): 138 - 147.
- [79] Agüera A, Brophy D. Use of sagittal otolith shape analysis to discriminate Northeast Atlantic and Western Mediterranean stocks of Atlantic saury, *Scorpaenopsis scorpaenoides* (Walbaum) [J]. *Fisheries Research*, 2011, 110(3): 465 - 471.
- [80] Lombarte A, Cruz A. Otolith size trends in marine fish communities from different depth strata [J]. *Journal of Fish Biology*, 2007, 71(1): 53 - 76.
- [81] Capoccioni F, Costa C, Aguzzi J, *et al.* Ontogenetic and environmental effects on otolith shape variability in three Mediterranean European eel (*Anguilla anguilla*) local stocks [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2011, 397(1): 1 - 7.
- [82] Vignon M. Ontogenetic trajectories of otolith shape during shift in habitat use: Interaction between otolith growth and environment [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2012, 420(1): 26 - 32.
- [83] 冯波, 程罗妹. 几何形态学方法区分短吻鲷地方种群的研究 [J]. *上海海洋大学学报*, 2011, 20(5): 677 - 681.
- [84] 张国华, 但胜国, 苗志国, 等. 六种鲤科鱼类耳石形态以及在种类和群体识别中的应用 [J]. *水生生物学报*, 1999, 23(6): 683 - 686.
- [85] 曾祥波, 张国华. 基于傅立叶耳石形态分析法对几种家鱼仔稚鱼种类判别分析 [J]. *中国水产科学*, 2012, 19(6): 970 - 977.
- [86] 张晓霞. 耳石形态对凤鲚、湖鲚和刀鲚识别的初步研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2010.
- [87] 林文清. 北部湾口四种中上层鱼类耳石形态学、分布、生物学及资源评估 [D]. 湛江: 广东海洋大学, 2011.
- [88] 叶振江. 中国海洋鱼类耳石形态学分析及应用研究 [D]. 湛江: 中国海洋大学, 2010.
- [89] 王英俊. 傅里叶分析在鱼类耳石形态学中的应用研究 [D]. 湛江: 中国海洋大学, 2010.
- [90] 郭弘艺, 唐文乔, 魏凯, 等. 中国鲭属鱼类的矢耳石形态特征 [J]. *动物学杂志*, 2007, 42(1): 39 - 47.
- [91] 郭弘艺, 魏凯, 唐文乔, 等. 基于矢耳石形态特征的中国鲭属鱼类种类识别 [J]. *动物分类学报*, 2010, 35(1): 127 - 134.
- [92] 窦硕增, 于鑫, 曹亮. 鱼类矢耳石形态分析及其在群体识别中的应用实例研究 [J]. *海洋与湖沼*, 2012, 43(4): 702 - 712.
- [93] 姜涛, 杨健, 刘洪波, 等. 刀鲚、凤鲚和湖鲚矢耳石的形态学比较研究 [J]. *海洋科学*, 2011(3): 23 - 31.
- [94] 李辉华, 郭弘艺, 唐文乔, 等. 两种耳石分析法在鲭属种间和种群间识别效果的比较研究 [J]. *淡水渔业*, 2013, 43(1): 14 - 18.
- [95] Zelditch M L, Fink W L, Swiderski D L, *et al.* On applications of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny: a reply to Rohlf [J]. *Systematic Biology*, 1998, 47(1): 159 - 167.
- [96] Smith U E, Hendricks J R. Geometric morphometric character suites as phylogenetic data: extracting phylogenetic signal from Gastropod shells [J]. *Systematic Biology*, 2013. DOI: 10. 1093/sysbio/syt002
- [97] Bo W, Wang Z, Xu F, *et al.* Shape mapping: genetic mapping meets geometric morphometrics [J]. *Briefings in Bioinformatics*, 2013. DOI: 10. 1093/bib/bbt008
- [98] Ferguson G J, Ward T M, Gillanders B M. Otolith shape and elemental composition: complementary tools for stock discrimination of mullet (*Argyrosomus japonicus*) in southern Australia [J]. *Fisheries Research*, 2011, 110(1): 75 - 83.
- [99] Cruz A, Lombarte A. Otolith size and its

- relationship with colour patterns and sound production [J]. *Journal of Fish Biology*, 2004, 65 (6): 1512 – 1525.
- [100] Reig-Bolaño R, Marti-Puig P, Lombarte A, *et al.* A new otolith image contour descriptor based on partial reflection [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2010, 89 (3 – 4): 579 – 590.
- [101] Nasreddine K, Benzinou A, Fablet R. Shape geodesics for the classification of calcified structures: beyond Fourier shape descriptors [J]. *Fisheries Research*, 2009, 98 (1): 8 – 15.
- [102] Vorndran E, Klärner M, Klammert U, *et al.* 3D powder printing of β -tricalcium phosphate ceramics using different strategies [J]. *Advanced Engineering Materials*, 2008, 10 (12): B67 – B71.
- [103] Kain A, Mueller C, Reinecke H. High aspect ratio- and 3D-printing of freestanding sophisticated structures [J]. *Procedia Chemistry*, 2009, 1 (1): 750 – 753.
- [104] Mitteroecker P, Gunz P. Advances in geometric morphometrics [J]. *Evolutionary Biology*, 2009, 36 (2): 235 – 247.
- [105] Richtsmeier J T, Burke Deleon V, Lele S R. The promise of geometric morphometrics [J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 2002, 119 (S35): 63 – 91.
- [106] Lawing A M, Polly P D. Geometric morphometrics: recent applications to the study of evolution and development [J]. *Journal of Zoology*, 2010, 280 (1): 1 – 7.
- [107] O’Higgins P, Milne N. Applying geometric morphometrics to compare changes in size and shape arising from finite elements analyses [J]. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 2013, 24 (1): 1 – 7.

Review and application of geometric morphometrics in aquatic animals

CHEN Xinjun^{1,2,3,4*}, FANG Zhou^{1,4}, SU Hang¹, LU Huajie^{1,2,3,4}, LIU Bilin^{1,2,3,4}, LI Jianhua^{1,2,3,4}

(1. *College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;*

2. *Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Shanghai Ocean University, Ministry of Education, Shanghai 201306, China;*

3. *National Distant-water Fisheries Engineering Research Center, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;*

4. *Collaborative Innovation Center for Distant-water Fisheries, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)*

Abstract: Geometric morphometrics (GM) originated from late 1980s to early 1990s in last century. It differed from the traditional measurement, mainly focusing on the variability of shape. With relative theory foundation, we were separating shape from size, explaining the intrinsic results using multivariate analysis. This new method was meaningful to the organism with fixed and stable shape, and also widely used in many fields. Generally, aquatic animals were surrounded by hard structures with relatively invariable shape. Meanwhile, they played different important roles in diversified waters. This paper reviewed the shape analysis of aquatic animals with geometric morphometrics in the recent decades, briefly described the developing process of this new method, explained the principles of outline and landmark method, and introduced methodology and some relevant software. Then we retrospected the application of invertebrate and vertebrate morphological shape in aquatic area. The result showed that this new approach was accepted by many researchers at home and abroad, but had a limitation in species identification and population division, so we should use the hard structures to analyze the morphological variation, consider the implication of environmental change with the morphology of organism, and try to print out the original appearance in 3D and describe the shape variation with theoretical studies.

Key words: geometric morphometrics; shape; aquatic animals; hard structure; environmental change

Corresponding author: CHEN Xinjun. E-mail: xjchen@shou.edu.cn