

文章编号: 1000-0615(2019)07-1593-10

DOI: 10.11964/jfc.20181111521

## 中国沿海长蛸群体形态性状的差异

高晓蕾<sup>1</sup>, 许然<sup>1,2</sup>, 张志新<sup>3</sup>, 郑小东<sup>1,2\*</sup>

(1. 中国海洋大学, 海洋生物多样性与进化研究所, 山东青岛 266003;

2. 中国海洋大学, 海水养殖教育部重点实验室, 山东青岛 266003;

3. 山东威海市荣成市海洋与渔业局, 山东威海 264300)

**摘要:** 中国海域跨度大, 生态环境差别显著, 栖息在不同地理位置的长蛸群体在形态特征上存在差异。实验采用主成分分析、判别分析、单因素方差分析及逐步判别分析的多元分析方法对中国沿海长蛸11个自然群体的14个形态指标进行了综合分析, 并建立了群体判别函数。结果显示, 长蛸腕式为1>2>3>4, 腕间膜式为A>B>C>D>E。主成分分析构建了2个主成分, 累计贡献率达66.067%。主成分1主要包括胴宽/体长、头宽/体长、漏斗后部长/体长3个参数, 累计贡献率达36.979%; 主成分2主要包括体质量/体长、胴背长/体长、漏斗前部长/体长3个参数, 累计贡献率达29.088%。基于主成分散点图可以清晰区分澎湖群体与其他群体。依据判别函数, 群体综合判别准确率为60.40%。单因素方差分析显示, 腕吸盘数目在澎湖群体与其他群体之间存在显著差异。聚类分析显示, 11个群体中北方5个群体与宜兰群体先聚为一支, 再与嵎泗、南麂岛、连江3个南方群体聚成一支, 之后与澎湖群体聚成一支, 泉港群体单独聚成一支。研究表明, 北方5个群体间形态相似度较大, 且与南方群体差异显著; 澎湖和泉港群体与其他群体之间存在较大的形态差异。中国沿海11个长蛸群体在形态上存在一定地域差异性, 形态多样性较高。

**关键词:** 长蛸; 形态多样性; 群体差异; 环境差异; 多元分析

**中图分类号:** S 931.1

**文献标志码:** A

长蛸 [*Octopus minor* (Sasaki, 1920)] 是我国沿海重要经济蛸类, 隶属于软体动物门 (Mollusca)、头足纲 (Cephalopoda)、八腕目 (Octopoda)、蛸科 (Octopodidae), 广泛分布于中国的渤海、黄海、东海, 在中国南海及日本、韩国海域也有分布。*O. variabilis* (Sasaki, 1929) 是其同物异名<sup>[1]</sup>。长蛸肉质鲜美、营养丰富, 富含多种蛋白质和矿物质, 深受消费者青睐, 具有极高的经济价值。长蛸穴居的生活习性及其短生活史 (1年) 暗示其群体扩散能力的有限性。此外, 中国拥有漫长的海岸线, 沿海生态地理环境差异显著, 长期栖息在不同海域的长蛸形成了表观上的差异, 从而构成了形态多样性的局面。长蛸形态多样性的研究对其隐存种的发掘和种群结构分析极为重要。

国内学者对长蛸组织学与组织化学<sup>[2]</sup>、人工繁育与养殖<sup>[3]</sup>、生殖细胞发生<sup>[4]</sup>等方面开展了较为深入的研究, 而对多样性的研究主要集中在利用同工酶标记与分子标记探究其遗传多样性。高强等<sup>[5]</sup>采用同工酶标记分析了黄、渤海海域分布的长蛸群体的遗传多样性。孙宝超等<sup>[6]</sup>及常抗美等<sup>[7]</sup>基于线粒体 *CO I* 基因对中国沿海长蛸群体进行遗传分析。徐梅英等<sup>[8]</sup>基于线粒体 DNA, 12S *rRNA* 和 *CO III* 基因分析了中国沿海7个长蛸野生群体的遗传多样性。Gao等<sup>[9]</sup>利用微卫星标记对中国各海区代表性的10个长蛸地理群体进行了遗传结构分析。Xu等<sup>[10]</sup>利用 *CO I* 和 16S *rRNA* 基因评估了中国沿海 (包括中国台湾2个地理群体) 11个长蛸群体的遗传结构和多样性水平。尽

收稿日期: 2018-11-02 修回日期: 2019-04-13

资助项目: 国家自然科学基金 (31672257); 中央高校基本科研业务费专项 (201822022)

通信作者: 郑小东, E-mail: xdzheng@ouc.edu.cn

管分子标记手段提供了较为丰富的群体遗传学数据,但是群体间形态学差异仍没有得到很好的解释。相关形态学研究仅见宋坚等<sup>[11]</sup>对长蛸体尺性状及经济性状间相关性的报道。基于形态学数据的长蛸多样性研究工作繁重,但能更直接反映差异,更易找到群体间的标记。因此,本实验通过探讨长蛸群体间的形态差异程度与地理分化格局,以期为其种质资源保护和群体的有效管理提供基础数据。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

采集辽宁大连(DL)、山东莱州(LZ)、山东烟台(YT)、山东荣成(RC)、江苏赣榆(GY)、浙江嵊泗(SS)、浙江南麂岛(NJD)、福建连江(LJ)、福建泉港(QG)、台湾澎湖(PH)、台湾宜兰(YL)共11个长蛸自然野生群体(共计344个个体),地跨北纬23°~39°约16个纬度,各群体采样信息见表1。本实验将长江入海口视为分界,以北群体定义为北方群体,包括大连、莱州、烟台、荣成、赣榆5个群体;以南的嵊泗、南麂岛、连江、泉港群体定义为南方群体。中国台湾2个群体独立区别于南北方群体。除宜兰群体外,对每个群体采集10~49个个体,冷冻处理后室温解冻,然后进行拍照

测量,测量完成后用10%甲醛固定,固定1周后再转至75%的酒精中长期保存,宜兰群体测量样品为酒精保存样品<sup>[12]</sup>。

### 1.2 形态指标测量

测量前对标本进行解冻处理,在室温下测量。各性状的测量方法参照Roper等<sup>[12]</sup>,Norman等<sup>[13]</sup>的方法。所测形态指标有体长(TL)、胴背长(ML)、胴背宽(MW)、胴腹长(VML)、眼间距(HW)、漏斗外部长(FL)、漏斗内部长(FFL)、第一对腕长(L1/R1)、第二对腕长(L2/R2)、第三对腕长(L3/R3,雄性R3为茎化腕)、第四对腕长(L4/R4)、茎化腕端器长LL(雄性)、茎化腕端器锥形突起长CL(雄性)、腕间膜长(WD-A、B、C、D、E、F、G、H)。其中,A表示R1~L1,B表示L1~L2、C表示L2~L3、D表示L3~L4、E表示L4~R4、F表示R4~R3、G表示R3~R2、H表示R2~R1。

用吸水纸将长蛸表面的水吸干后,用天平测量体质量(TWt)。在解剖镜下通过使用解剖针对第一对腕至第四对腕的吸盘数量(SC1~SC4)进行准确计数并做好相关记录。

### 1.3 数据处理及标准化

在原始数据的基础上,剔除不准确的数据(断腕或再生腕),用Excel进行基本处理,计算腕式、腕间膜式。采用SPSS 19.0对TL、TWt、ML、

表1 长蛸11个地理群体形态采样信息表

Tab. 1 Sample details for 11 populations of *O. minor* in China

群体 population	缩写 abbr.	地理坐标 location	采样时间 collecting time	样本数/尾 sample	平均体长±标准差/mm average body length±SD
大连 Dalian	DL	121°44'E, 39°01'N	2013-10	36	518.06±69.55
莱州 Laizhou	LZ	119°76'E, 37°14'N	2013-10	36	630.55±98.07
烟台 Yantai	YT	121°39'E, 37°52'N	2013-10	36	692.59±78.81
荣成 Rongcheng	RC	122°42'E, 37°17'N	2013-11	36	701.06±117.70
赣榆 Ganyu	GY	119°19'E, 34°83'N	2013-11	32	641.48±117.05
嵊泗 Shengsi	SS	122°45'E, 30°72'N	2012-04	28	667.44±101.65
南麂岛 Nanjidao	NJD	121°05'E, 27°27'N	2012-04	42	679.24±107.36
连江 Lianjiang	LJ	119°53'E, 26°20'N	2012-07	24	836.32±178.90
泉港 Quangang	QG	118°58'E, 24°93'N	2012-05	49	682.27±106.41
宜兰 Yilan	YL	121°72'E, 24°69'N	2013-08	18	424.29±102.24*
澎湖 Penghu	PH	119°35'E, 23°35'N	2017-03	11	218.30±34.09

注:\*.宜兰群体测量时已为固定样品(10%海水甲醛固定1周后再以75%酒精保存)

Notes: \*. the measurement data of Yilan population was obtained with fixed samples (fixed with 10% seawater formalin and then preserved in 75% ethanol)

VML、MW、头宽(HW)、FL、FFL、4对腕长(W1、W2、W3、W4)等12个性状指标进行了多元分析。

**主成分分析** 将TWt、ML、VML、MW、HW、漏斗前部长(FL)、漏斗后部长(FFL)7个性状指标分别除以体长得到标准化数据后, 进行主成分分析。从7个比例性状中通过软件程序计算得出2个互不关联的主成分。主成分贡献率和累计贡献率的计算参照Brzeski等<sup>[14]</sup>的方法。

**判别分析** 采用逐步判别的方法对所有样品进行判别分析。将7个形态指标分别除以体长作为判别的特征值, 建立11个群体的判别函数。利用R3.5.2软件绘制前两个判别函数系数散点图, 同时计算95%椭圆置信区间。判别准确率的计算公式:

$$\begin{aligned} \text{判别准确率} P1 (\%) &= \frac{\text{判别正确的长蛸数}}{\text{实测长蛸数}} \times 100\% \\ \text{判别准确率} P2 (\%) &= \frac{\text{判别正确的长蛸数}}{\text{判别长蛸数}} \times 100\% \end{aligned}$$

$$\text{综合判别率} = \frac{\sum_{i=1}^k A_i}{\sum_{i=1}^k B_i}$$

式中,  $A_i$ 和 $B_i$ 分别为第*i*个群体中被判别正确的个体数和实际判别的个体数,  $k$ 为群体数。

**单因素方差分析** 将11个群体4对腕的吸盘数据进行整理, 利用SPSS 19.0对长蛸4对腕的吸盘数(不包括右三腕)及CL/LL(茎化腕端器锥形突起长/茎化腕端器长)、CL/R3(茎化腕端器锥形突起长/右三腕长)值做单因素方差分析, 并采用Bonferroni法进行事后检验(post hoc test), 比较每对腕吸盘数及CL/LL、CL/R3的平均值在不同群体间的差异是否显著。 $P$ 值小于0.05表示存在显著性差异。

**聚类分析** 将每个群体的TWt、ML、VML、MW、HW、FL、FFL、4对腕长(W1、W2、W3、W4)11个性状数值除以体长后得到11个比例性状, 取各个群体的11个比例性状值的平均值进行聚类分析, 采用的聚类方法均为欧氏距离的最短系统聚类法。

## 2 结果

### 2.1 群体组成

11个长蛸群体腕式均为1>2>3>4, 与董正之<sup>[15]</sup>结果一致。长蛸的腕间膜式基本遵循A>B>C>D>E,

A>H>G>F>E的规律。腕间膜长最大值出现在A, 左一(L1)和右一(R1)腕间; 最小值出现在E, 左四腕(L4)与右四腕(R4)之间。A值大于或比较接近于B, 可能由于样本的不新鲜造成测量的误差。5个北方群体体质量范围为78.07~136.48 g; 4个南方群体的体质量均值远大于北方群体, 范围为190.62~248.03 g。澎湖群体的体质量均值最小, 为39.09 g; 宜兰群体次之, 体质量均值为64.54 g; 而泉港群体体质量均值最大, 为248.03 g。不同群体之间体长范围也有较大差异。澎湖群体平均体长最小, 为(218.30±34.09) mm; 宜兰群体次之, 为(424.29±102.24) mm; 连江群体平均体长最大, 为(836.32±178.90) mm(表1)。

### 2.2 主成分分析

对11个群体的7个形态参数进行(Kaiser-Meyer-Olkin, KMO)和巴特利(Bartlett)检测, KMO值为0.716, Baetlett值为994.139, 且差异显著, 说明这7个参数可以进行主成分分析。主成分分析共构建2个主成分, 主成分的负荷值和贡献率见表2。主成分1的贡献率为36.979%, 主成分2的贡献率为29.088%, 累计贡献率为66.067%, 即2个主成分可以解释不同群体形态差异的66.067%。在贡献率最大的主成分1中, 影响长蛸地理群体形态差异的指标为胴宽/体长、头宽/体长、漏斗后部长/体长。而主成分2中影响群体差异的指标

表2 长蛸形态特征主成分的负荷值和贡献率

Tab. 2 Contribution and load of principal components on morphological characteristics of *O. minor*

性状 characters	负荷值 loading value	
	第一主成分 principal component 1	第二主成分 principal component 2
TWt/TL	-0.226	0.829
ML/TL	0.043	0.388
VML/TL	0.007	0.240
MW/TL	0.292	-0.073
HW/TL	0.364	-0.197
FL/TL	-0.062	0.681
FFL/TL	0.423	0.378
主成分值 principal components value	3.237	1.388
贡献率/% variance explained	36.979	29.088
累计贡献率/% total variance explained	66.067	

为体质量/体长、胴背长/体长、漏斗前部长/体长。2个主成分共解释了不同群体66.067%的形态差异，有一定的数据丢失。主成分1和主成分2的散点分布图如图1所示，澎湖群体与其他群体相离较远；南麂岛、连江、泉港等群体主要分布在左上角，与北方群体重叠相对较小；而北方群体间重叠部分较高，难以区分；宜兰群体与北方群体更相近。

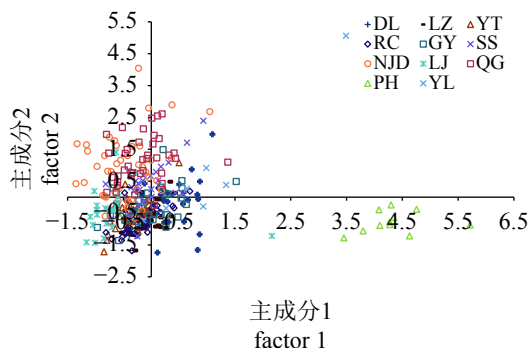


图1 长蛸群体主成分1、2散点分布

Fig. 1 Scatter plot of the first and second principal components of *O. minor* populations

### 2.3 判别分析

利用逐步判别的方法得到11个长蛸群体的费歇尔判别公式。

澎湖群体： $Y_1=14.76X_1+137.446X_2+1358.734X_3+734.563X_4-993.102X_5+1504.626X_6-157.228$

嵎泗群体： $Y_2=52.226X_1+370.314X_2+379.591X_3+84.787X_4+131.172X_5+30.990X_6-55.180$

连江群体： $Y_3=44.591X_1+411.124X_2+165.781X_3-101.320X_4+96.701X_5+158.987X_6-42.656$

南麂岛群体： $Y_4=74.639X_1+425.980X_2+429.561X_3-23.233X_4+67.160X_5-129.921X_6-62.022$

大连群体： $Y_5=8.298X_1+414.642X_2+223.496X_3+154.472X_4+190.241X_5+161.336X_6-51.881$

莱州群体： $Y_6=4.620X_1+421.297X_2+201.096X_3+130.534X_4+183.008X_5+17.779X_6-45.086$

荣成群体： $Y_7=18.804X_1+353.852X_2+217.509X_3+116.402X_4+184.874X_5+88.301X_6-40.958$

赣榆群体： $Y_8=32.718X_1+362.319X_2+392.174X_3+55.000X_4+92.572X_5+91.850X_6-48.750$

烟台群体： $Y_9=4.8X_1+541.902X_2+41.774X_3+63.93X_4+141.532X_5-25.6X_6-47.668$

宜兰群体： $Y_{10}=4.568X_1+291.471X_2+457.328X_3+342.584X_4+429.985X_5+44.323X_6-69.483$

泉港群体： $Y_{11}=73.115X_1+438.771X_2+411.505X_3+48.956X_4+102.39X_5-97.608X_6-67.491$

逐步判别法得到 $X_1$ 、 $X_2$ 、 $X_3$ 、 $X_4$ 、 $X_5$ 、 $X_6$ 分别为体质量/体长、胴背长/体长、胴宽/体长、头宽/体长、漏斗前部长/体长、漏斗后部长/体长6个判别参数。将6个不同性状的值分别代入上述判别函数中，计算出11个函数的值，比较函数值的大小，被判别的个体属于函数值最大的判别函数所对应的群体。判别函数系数分布及95%椭圆置信区间见图2，与主成分分析结果相似。澎湖群体可以显著与其他群体区分开，而其他群体之间存在重叠。为检验函数的判别效果，对11个长蛸群体样本进行预测分类，预测分析结果见表3(为减少误差，将腕部断掉的长蛸个体去除，故判别长蛸数略小于采样数)。判别准确率P1为43.24%~100%，判别准确率P2为44.12%~91.67%，综合判别准确率为60.40%。其中澎湖群体判别准确率最高，表明澎湖群体与其他群体间差异显著( $P<0.05$ )。而南麂岛和泉港群体的判别准确率较低，且存在较多互为判别错误的个体，例如42个南麂岛个体中有9个被判别为泉港群体，而37个泉港个体中有12个被判为南麂岛群体，表明其群体间形态差异不显著。

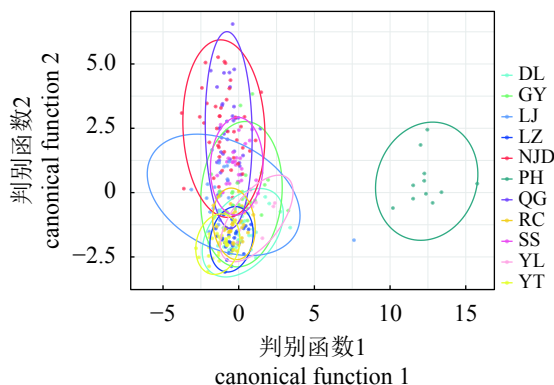


图2 长蛸群体判别分析函数散点图

Fig. 2 Canonical discriminant scatter plots of *O. minor* populations

### 2.4 吸盘数目及茎化腕突起差异性分析

单因素方差分析左4只腕和右3只腕的吸盘数(SCL和SCR)及雄性CL/LL、CL/R3的平均值。大连(DL)与莱州(LZ)之间，烟台(YT)、荣成(RC)与赣榆(GY)之间吸盘数目差异很小；同样，嵎泗(SS)与连江(LJ)、南麂岛(NJD)群体间吸盘数差异也很小；澎湖(PH)群体吸盘数目最少。澎湖



表3 长蛸11个群体判别分析结果

Tab. 3 Discriminant results of eleven populations of *O. minor*

种群 populations	样本数目 numbers	判别准确率/% identification accuracy		预测分类 predicted classification										
		P1	P2	DL	LZ	YT	RC	GY	SS	NJD	LJ	QG	YL	PH
大连 DL	35	60.00	77.78	21	2	2	4	6	0	0	0	0	0	0
莱州 LZ	29	58.62	56.67	1	17	5	6	0	0	0	0	0	0	0
烟台 YT	32	81.25	63.41	0	5	26	1	0	0	0	0	0	0	0
荣成 RC	36	61.11	59.46	4	2	2	22	5	0	0	1	0	0	0
赣榆 GY	31	48.29	44.12	1	1	2	3	15	1	1	3	1	3	0
嵊泗 SS	27	62.96	68.00	0	0	0	0	4	17	3	0	3	0	0
南鹿岛 NJD	42	50.00	56.76	1	0	0	0	3	6	21	2	9	0	0
连江 LJ	21	71.43	71.43	0	1	2	1	0	1	0	15	0	0	1
泉港 QG	37	43.24	41.03	0	1	1	0	1	5	12	0	16	1	0
宜兰 YL	7	71.43	55.56	0	1	0	1	0	0	0	0	0	5	0
澎湖 PH	11	100	91.67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11
总计 total	308			28	30	40	38	34	30	37	21	29	9	12

(PH)群体与其他群体在左4只腕吸盘数SCL及CL/LL之间均有显著性差异( $P < 0.05$ ),而在右3只腕吸盘数SCR及CL/R3之间与宜兰(YL)群体差异不显著。各腕吸盘数及CL/LL、CL/R3的差异在其他群体之间多为不显著,但各腕之间也存在差异(表4)。

## 2.5 聚类分析

对长蛸11个群体所有样本校正值的平均值进行聚类,结果显示11个群体聚为2大类,泉港群体聚为一类,其他群体聚为另一类。其他聚为一类的群体中,北方群体(莱州、烟台、大连、荣成、赣榆)及宜兰群体先聚为一类,再与连江、嵊泗及南鹿岛群体聚为一类,最后与澎湖群体聚为一类(图3)。这一聚类表明,宜兰与北方群体形态差异较小;南方群体与北方群体之间也有一定差异;澎湖群体与其他群体差异较大;泉港群体与其他10个长蛸群体差异最大。

## 3 讨论

头足类是软体动物的特殊分支,形态特征复杂。胴体性状、腕性状、漏斗性状及雄性茎化腕等特征包含大量信息。不同的性状指标在分类及居群遗传学研究中各自发挥不同的作用,对其精确测量可发掘出丰富的分类学或群体遗

传学特征<sup>[16-17]</sup>。本实验先对多个形态性状进行测量,再归纳出少数具有代表性的变异特征以简化大量数据处理过程。处理方法在贝类群体形态分析中经常使用<sup>[18-20]</sup>。头足类缺乏坚硬的碳酸质外壳,身体可塑性大,因此,在贝类上常用的几何形态学分析方法(geometric morphometrics)<sup>[21]</sup>在头足类形态分析上难以施行,只能使用传统的形态测量学方法。

目前已利用蛋白质标记和分子标记对长蛸群体的遗传多样性进行了探索。同工酶最早被应用于长蛸群体的研究<sup>[5]</sup>,但蛋白质标记的可观测多态性位点数量和多态性水平往往较低。之后以微卫星<sup>[9]</sup>和线粒体标记<sup>[10]</sup>为代表的DNA分子标记被应用于长蛸群体研究。微卫星的高突变率及共显性特征使其适用于种内遗传多样性的研究。线粒体DNA的母性遗传特性及高突变率且无重组的特点使其被广泛应用于系统发生和遗传多态性分析。这些分子手段揭示了大部分中国沿海长蛸群体的遗传结构,但是对有些地区的判定亦存在一定问题。本研究发现澎湖群体在形态上与大陆沿岸的9个群体及宜兰群体均存在显著差异。而基于线粒体CO I和16S的研究则发现,澎湖群体与泉港群体之间有明显的基因交流,不存在遗传结构<sup>[10]</sup>。由此可见,线粒体分子数据更适用于群体之间具有一定遗传差

表 4 长蛸不同地理群体多性状的多重比较  
Tab. 4 Multiple comparisons for multiple characters of different populations of *O. minor*

	SCL1	SCL2	SCL3	SCL4	SCR1	SCR2	SCR4	CU/LL	CU/R3
DL	173.773±16.964 <sup>c</sup>	159.091±19.545 <sup>b</sup>	143.818±17.695 <sup>b</sup>	146.727±13.072 <sup>b</sup>	177.000±15.191 <sup>ad</sup>	158.364±18.440 <sup>bc</sup>	146.909±17.191 <sup>a</sup>	0.134±0.032 <sup>c</sup>	0.013±0.004 <sup>ab</sup>
LZ	173.773±16.965 <sup>abc</sup>	179.000±8.009 <sup>ab</sup>	159.333±10.356 <sup>b</sup>	155.333±13.129 <sup>ab</sup>	191.867±12.906 <sup>abc</sup>	177.067±11.461 <sup>ab</sup>	158.067±12.378 <sup>a</sup>	0.111±0.019 <sup>abc</sup>	0.010±0.003 <sup>b</sup>
YT	192.308±15.007 <sup>a</sup>	179.077±11.034 <sup>ab</sup>	163.231±12.153 <sup>ab</sup>	160.000±11.547 <sup>ab</sup>	194.307±10.735 <sup>abc</sup>	180.923±12.586 <sup>ab</sup>	164.000±12.543 <sup>ac</sup>	0.129±0.027 <sup>ac</sup>	0.012±0.003 <sup>a</sup>
RC	198.600±13.697 <sup>a</sup>	185.767±13.920 <sup>a</sup>	169.867±11.872 <sup>a</sup>	162.933±14.081 <sup>ab</sup>	199.867±13.369 <sup>bc</sup>	188.133±18.352 <sup>a</sup>	162.400±17.383 <sup>a</sup>	0.117±0.026 <sup>abc</sup>	0.014±0.003 <sup>ab</sup>
GY	202.250±16.299 <sup>a</sup>	181.500±17.296 <sup>ab</sup>	167.500±15.991 <sup>a</sup>	158.500±18.197 <sup>abc</sup>	193.250±21.272 <sup>abc</sup>	172.250±46.309 <sup>ab</sup>	161.750±18.156 <sup>ac</sup>	0.117±0.025 <sup>abc</sup>	0.010±0.003 <sup>b</sup>
SS	206.154±15.210 <sup>b</sup>	197.038±14.506 <sup>a</sup>	181.769±16.515 <sup>a</sup>	181.077±13.245 <sup>c</sup>	211.077±18.959 <sup>c</sup>	196.769±16.325 <sup>a</sup>	179.885±11.086 <sup>c</sup>	0.102±0.013 <sup>a</sup>	0.013±0.002 <sup>ab</sup>
NJD	200.000±19.964 <sup>a</sup>	184.261±28.626 <sup>a</sup>	171.217±22.536 <sup>a</sup>	168.652±21.135 <sup>ac</sup>	194.609±19.637 <sup>abc</sup>	190.522±30.879 <sup>a</sup>	160.391±21.042 <sup>a</sup>	0.101±0.021 <sup>b</sup>	0.014±0.003 <sup>ac</sup>
LJ	204.750±20.045 <sup>a</sup>	195.750±14.026 <sup>a</sup>	183.000±12.066 <sup>a</sup>	182.625±15.539 <sup>c</sup>	207.125±14.769 <sup>c</sup>	195.250±11.623 <sup>a</sup>	171.500±18.540 <sup>ac</sup>	0.117±0.035 <sup>abc</sup>	0.015±0.002 <sup>ab</sup>
QG	185.522±24.918 <sup>ac</sup>	180.174±24.950 <sup>a</sup>	165.826±22.659 <sup>ab</sup>	161.391±27.657 <sup>ab</sup>	182.043±41.454 <sup>ab</sup>	179.000±19.351 <sup>ab</sup>	158.696±31.656 <sup>ab</sup>	0.127±0.027 <sup>ac</sup>	0.019±0.005 <sup>d</sup>
PH	138.000±23.210 <sup>d</sup>	126.333±14.335 <sup>c</sup>	110.889±21.843 <sup>c</sup>	103.111±14.529 <sup>d</sup>	149.778±16.169 <sup>d</sup>	132.000±12.004 <sup>c</sup>	107.333±14.832 <sup>d</sup>	0.247±0.033 <sup>d</sup>	0.022±0.004 <sup>d</sup>
YL	188.667±23.007 <sup>a</sup>	173.333±12.055 <sup>ab</sup>	158.667±3.055 <sup>ab</sup>	155.333±2.309 <sup>abc</sup>	179.333±28.307 <sup>abcd</sup>	160.667±25.007 <sup>abc</sup>	150.000±17.776 <sup>cd</sup>	0.113±0.020 <sup>abc</sup>	0.023±0.003 <sup>d</sup>

注：不同群体有相同字母表示它们之间无显著性差异( $P>0.05$ )，标有不同字母表示有显著性差异( $P<0.05$ )

Notes: the same letters among populations mean no significant difference ( $P>0.05$ ), and the different letters among populations mean significant difference ( $P<0.05$ )

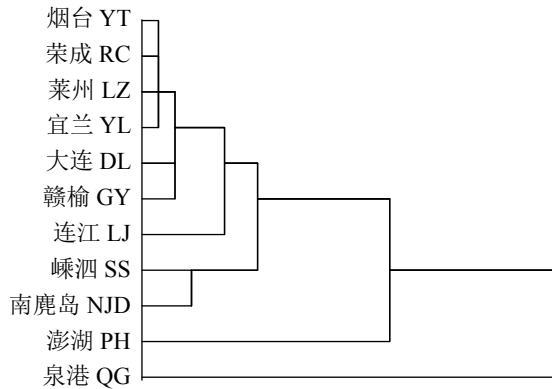


图3 长蛸11个地理群体聚类分析图

Fig. 3 Diagram of cluster analysis of eleven populations of *O. minor*

异的群体, 而对于遗传差异较小的群体之间, 仍需借助形态学数据进行综合分析。由于形态学标记有着遗传标记所不能涵盖的部分表型特征, 因此二者在调查种群的遗传多样性及遗传变异方面发挥着互补作用。

聚类分析采用了测量的11个比例性状, 涵盖了除去吸盘数及茎化腕之外的所有表型信息。聚类分析的结果与主成分分析结果有吻合的同时也有新的启示。宜兰群体与北方5个群体先聚为一支, 表明宜兰群体在形态上与北方群体更接近, 尽管依据地理位置, 宜兰群体位于长江口以南海域。基于微卫星标记的研究结果也支持这一结论<sup>[9]</sup>, 而基于线粒体的分子数据显示宜兰群体与其他群体之间存在显著的遗传差异<sup>[10]</sup>。可能的解释是宜兰群体在进化上处于特殊地位, 当利用不同的标记研究时, 其遗传差异表现为异质性。分子数据与形态数据结果不完全吻合的现象在其他物种的研究中也有发现<sup>[22]</sup>。由于导致形态性状差异性的原因很复杂, 且不仅仅依赖于遗传学信息, 而分子标记反映的是DNA遗传水平的差异, 2种方法辅助研究才能更好地反映群体间真实的差异性。此外, 宜兰群体测量时为已经固定过的样品, 体长及腕长等会有相应的缩小, 可能使得该群体形体测量存在一定误差。嵊泗、南麂岛先聚为一支之后与连江群体汇合, 而泉港群体与其他群体间距离最远, 表明南方群体间形态差异较大, 而北方群体间形态差异较小。此外也说明南北海域存在形态学差距。澎湖群体与其他群体间距离也较远, 这与主成分分析结果一致。

形态差异与物种的栖息环境紧密相关, 由于不同海区的气候、温度、盐度等理化指标及生境存在一定的差异, 因而造成了同种的不同群体间存在某种程度的地理隔离, 从而在形态、生理及遗传方面形成一定的差异。在相同或相近的地理或生态环境条件下, 物种形态上有一致性, 这可能是北方群体形态相似的原因。南北方海域在水温、盐度、底质等方面都存在较大差异, 而长蛸为底栖型且无浮游期, 扩散能力低, 南北方群体间地理距离较远, 南北沿岸流对其影响较小, 群体间基因交流少, 从而产生较大的分化。我国南方海域的海岸线复杂, 大量海湾岛屿的存在使得南方海域生态环境多变, 阻隔了长蛸群体间交流, 这可能是造成南方海域群体间形态差异性较大的原因<sup>[9-10]</sup>。而泉港群体位于湄洲湾内, 湾内的半封闭环境可能限制了底栖长蛸群体的迁移, 从而与其他南方群体间形成较大的形态差异。澎湖群体与大陆群体之间有台湾海峡相隔, 且长蛸生存环境多为沙泥底质, 这可能是导致澎湖群体与其他群体形态上有差异的原因。

以上研究表明, 长蛸群体形态多样性丰富, 主要归因于我国狭长的海岸线和多样的海岸环境以及长蛸底栖的生活习性。具体来说, 南方海域的长蛸群体间差异性较大, 而北方群体间差异性较小, 南北方群体间存在明显差异。台湾澎湖群体及福建泉港群体由于地理环境的阻隔与其他群体间差异较大。长蛸形态复杂, 群体形态学研究具有一定困难。本研究在尽可能涵盖形态学信息的基础上, 对各个形态指标归类的分析方法可以简化数据的处理过程, 为将来的头足类群体形态多样性研究提供依据。

澎湖科技大学水产系的李孟芳老师提供了澎湖样品, 特此感谢。

#### 参考文献:

- [1] Jereb P, Roper C F E, Norman M D, *et al.* Cephalopods of the world [C]// An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date, volume 3. Octopods and vampire squids. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. Rome: FAO. 2013. 200

- [2] 崔龙波, 赵华. 长蛸唾液腺和消化腺的组织学与组织化学研究[J]. *海洋科学*, 2001, 25(7): 38-41.  
Cui L B, Zhao H. Histological and histochemical studies on salivary glands and digestive glands of *Octopus variabilis* Sasaki[J]. *Marine Science*, 2001, 25(7): 38-41(in Chinese).
- [3] 钱耀森, 郑小东, 刘畅, 等. 人工条件下长蛸(*Octopus minor*)繁殖习性及其胚胎发育研究[J]. *海洋与湖沼*, 2013, 44(1): 165-170.  
Qian Y S, Zheng X D, Liu C, *et al.* Studies on the reproductive habit and embryonic development of *Octopus minor* under the artificial conditions[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2013, 44(1): 165-170(in Chinese).
- [4] Qian Y S, Zheng X D, Wang W J, *et al.* Ultrastructure of spermatozoa and spermatogenesis in *Octopus minor* (Sasaki, 1920) (Cephalopoda: Octopoda)[J]. *Journal of Natural History*, 2016, 50(31/32): 2037-2047.
- [5] 高强, 郑小东, 孔令锋, 等. 长蛸 *Octopus variabilis* 自然群体生化遗传学研究[J]. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 2009, 39(6): 1193-1197.  
Gao Q, Zheng X D, Kong L F, *et al.* Biochemical genetic analysis of wild populations of *Octopus variabilis*[J]. *Periodical of Ocean University of China (Natural Science Edition)*, 2009, 39(6): 1193-1197(in Chinese).
- [6] 孙宝超, 杨建敏, 孙国华, 等. 中国沿海长蛸(*Octopus variabilis*)自然群体线粒体COI基因遗传多样性研究[J]. *海洋与湖沼*, 2010, 41(2): 259-265.  
Sun B C, Yang J M, Sun G H, *et al.* Sequence and molecular phylogeny of mitochondrial COI gene fragment in five populations of *Octopus variabilis* in China[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2010, 41(2): 259-265(in Chinese).
- [7] 常抗美, 李焕, 吕振明, 等. 中国沿海7个长蛸(*Octopus variabilis*)群体COI基因的遗传变异研究[J]. *海洋与湖沼*, 2010, 41(3): 307-314.  
Chang K M, Li H, Lü Z M, *et al.* Genetic variation in seven populations of *Octopus variabilis* in Chinese coastal waters based on the COI gene analysis[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2010, 41(3): 307-314(in Chinese).
- [8] 徐梅英, 李继姬, 郭宝英, 等. 基于线粒体DNA 12S rRNA和COIII基因序列研究中国沿海7个长蛸(*Octopus variabilis*)野生群体的遗传多样性[J]. *海洋与湖沼*, 2011, 42(3): 387-396.  
Xu M Y, Li J J, Guo B Y, *et al.* Genetic diversity of seven populations of *Octopus variabilis* in Chinese coastal waters based on the 12S rDNA and COIII gene analysis[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2011, 42(3): 387-396(in Chinese).
- [9] Gao X L, Zheng X D, Bo Q K, *et al.* Population genetics of the common long-armed octopus *Octopus minor* (Sasaki, 1920) (Cephalopoda: Octopoda) in Chinese waters based on microsatellite analysis[J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2016, 66: 129-136.
- [10] Xu R, Bo Q K, Zheng X D, *et al.* A divergent lineage among *Octopus minor* (Sasaki, 1920) populations in the Northwest Pacific supported by DNA barcoding[J]. *Marine Biology Research*, 2018, 14(4): 335-344.
- [11] 宋坚, 肖登兵, 张伟杰, 等. 长蛸体尺与重量性状间相关关系的研究[J]. *中国农学通报*, 2012, 28(23): 118-122.  
Song J, Xiao D B, Zhang W J, *et al.* The study of correlativity between *Octopus variabilis* body measurement and weight traits[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012, 28(23): 118-122(in Chinese).
- [12] Roper C F, Voss G L. Guidelines for taxonomic descriptions of cephalopod species[J]. *Memoirs of the National Museum Victoria*, 1983, 44: 49-63.
- [13] Norman M D, Sweeney M J. The shallow-water octopuses (Cephalopoda: Octopodidae) of the Philippines[J]. *Invertebrate Systematics*, 1997, 11(1): 89-140.
- [14] Brzeski V J, Doyle R W. Morphometric criterion for sex discrimination in tilapia, 1988 [C]. ICLARM: Department of Fisheries, 1988.
- [15] 董正之. 中国动物志软体动物门头足纲[M]. 北京: 科学出版社, 1988: 181-182.  
Dong Z Z. *Fauna sinica: phylum Mollusca (Class Cephalopoda)*[M]. Beijing: Science Press, 1988: 181-182 (in Chinese).
- [16] Liao J X, Lu C C. A new species of *Cistopus* (Cephalopoda: Octopodidae) from Taiwan and morphology of mucous pouches[J]. *Journal of Molluscan Studies*, 2009, 75(3): 1-10.
- [17] Sin Y W, Yau C, Chu K H. Morphological and genetic differentiation of two loliginid squids *Uroteuthis (Photololigo) chinensis* and *Uroteuthis (Photololigo)*



- edulis* (Cephalopoda: Loliginidae), in Asia[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2009, 369(1): 22-30.
- [18] 魏开建, 熊邦喜, 赵小红, 等. 五种蚌的形态变异与判别分析[J]. 水产学报, 2003, 27(1): 13-18.  
Wei K J, Xiong B X, Zhao X H, *et al.* Morphological variations and discriminant analysis of five freshwater unionid species (Bivalvia: Unionidae)[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2003, 27(1): 13-18(in Chinese).
- [19] 梁超, 杨爱国, 刘志鸿, 等. 4个地理群体魁蚶 (*Scapharca broughtonii*)的形态差异与判别分析[J]. 海洋科学, 2011, 35(11): 108-113.  
Liang C, Yang A G, Liu Z H, *et al.* Morphological variations and discriminant analysis of different geographical populations of *Scapharca broughtonii* (Schröck, 1867)[J]. *Marine Science*, 2011, 35(11): 108-113(in Chinese).
- [20] 罗福广, 李斌, 罗平秀, 等. 中国沿海管角螺4个自然群体形态差异的比较[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2010, 40(3): 65-70.  
Luo F G, Li B, Luo P X, *et al.* Morphological variation analysis of four different natural populations of *Hemifusus tuba* (Gmelin, 1791) in Chinese waters[J]. *Periodical of Ocean University of China (Natural Science Edition)*, 2010, 40(3): 65-70(in Chinese).
- [21] Miller J P. Geometric morphometric analysis of the shell of *Cerion mumia* (Pulmonata: Cerionidae) and related species[J]. *Folia Malacologica*, 2016, 24(4): 239-250.
- [22] Hamasaki K, Iizuka C, Sanda T, *et al.* Phylogeny and phylogeography of the land hermit crab *Coenobita purpureus* (Decapoda: Anomura: Coenobitidae) in the Northwestern Pacific region[J]. *Marine Ecology*, 2017, 38(1): 1-17.

## Morphological variation analysis of *Octopus minor* in the coastal waters of China

GAO Xiaolei<sup>1</sup>, XU Ran<sup>1,2</sup>, ZHANG Zhixin<sup>3</sup>, ZHENG Xiaodong<sup>1,2\*</sup>

(1. Institute of Evolution and Marine Biodiversity, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;

2. Key Laboratory of Mariculture of Ocean University of China, Ministry of Education, Qingdao 266003, China;

3. Ocean and Fisheries Bureau of Rongcheng, Weihai 264300, China)

**Abstract:** The wide coverage of the north and south seas of China makes the ecological environment geographically different. *Octopus minor* inhabiting different sea areas thus formed corresponding apparent differences in morphology. A multi-variate analysis method including the principal component analysis, discriminant analysis, One-Way ANOVA and stepwise discriminant analysis was used to comprehensively analyze the 14 morphological indexes of 11 natural *O. minor* populations along the coasts of China and a population discriminant function was established. The results showed that the arm formula of *O. minor* was 1>2>3>4 and the web formula was A>B>C>D>E. Principal component analysis showed two principal components were constructed with a cumulative contribution rate of 66.067%. The first principal component included the MW/TL, HW/TL and FFL/TL, with their contribution rate of 36.979%, while the second principal component contained the TWt/TL, ML/TL and FL/TL with the contributory rate of 29.088%. Importantly, the Penghu group can be clearly distinguished based on the scatter plots of principal component analysis. The integrative discrimination accuracy was 60.400% based on the discriminant functions. One-Way analysis of variance (ANOVA) implied that there are significant differences between the number of suckers in the arms of Penghu and the other populations. The cluster analysis revealed that five northern populations and the Yilan population grouped together at first, then clustered with Shengsi, Nanjidao and Lianjiang, then finally clustered with Penghu, while Quangang formed into a separated group. All of those indicated that five northern populations showed high morphological similarity while it was not the case for the southern populations. And there are significant variations between the northern and southern populations. Especially Penghu and Quangang populations exhibited/showed relatively large differences with the others. In summary, eleven *O. minor* populations in the coastal Chinese sea exhibited significant morphological divergence, and the morphological diversity was relatively high.

**Key words:** *Octopus minor*; morphological diversity; population variations; geographic difference; multi-variate analysis

**Corresponding author:** ZHENG Xiaodong. E-mail: xdzheng@ouc.edu.cn

**Funding projects:** National Natural Science Foundation of China (31672257); Fundamental Research Funds for the Central Universities (201822022)