



多鳞四指马鲛 5 个地理群体的形态差异

章翊涵¹, 王咏雪², 梁海³, 来洪运¹, 水柏年^{1*}

(1. 浙江海洋大学水产学院, 浙江 舟山 316000;

2. 台州市海洋环境监测中心, 浙江 台州 318000;

3. 台州市污染防治工程技术中心, 浙江 台州 318000)

摘要: 为探讨不同地理群体多鳞四指马鲛形态差异, 实验基于 2018—2019 年采自海门、如东、舟山、三门、珠海 5 个地理群体的 133 尾多鳞四指马鲛个体进行 35 个可量性状和 8 个可数性状测定, 并拍摄保存样本照片用于几何形态学分析。多鳞四指马鲛的传统形态学和几何形态学分析结果显示, 5 个地理群体的多鳞四指马鲛形态特征存在一定程度的差异, 且和地理距离成正相关, 但尚未达到种群分化的程度。这可能是更新世冰期时, 海平面下降导致南海和东黄海之间形成地理隔离所致; 但随更新世末期海平面上升, 因多鳞四指马鲛极强的洄游习性, 仍有部分群体可以在黄海和南海之间进行长距离洄游, 以及鱼卵和仔稚鱼存在随洋流扩散从而群体间存在不同程度的基因交流, 导致不同地理群体间虽存在着较大的形态特征差异, 但形态和遗传分化仍未能达到种群分化水平。综上, 鉴于不同地理群体的多鳞四指马鲛在不同海域繁殖、索饵出现的时段差异, 建议对这 5 个地理群体中的三门群体和舟山群体划为 2 个管理单元, 如东群体和海门群体划为 1 个管理单元, 珠海群体划为另 1 个独立的管理单元。针对 5 个地理群体按 4 个管理单元进一步制定特别管理政策, 以期既保护渔业资源可持续发展又保障广大渔民的生计。

关键词: 多鳞四指马鲛; 地理群体; 传统形态学分析; 几何形态学分析; 生产管理

中图分类号: S 931

文献标志码: A

多鳞四指马鲛 (*Eleutheronema rhadinum*) 隶属于鲈形目 (Perciformes) 马鲛科 (Polynemidae) 四指马鲛属 (*Eleutheronema*)^[1-2]。多鳞四指马鲛是长距离洄游的广盐性大型经济种类, 主要分布于我国东海、黄海及南海, 喜栖居于泥沙底质水域, 繁殖季节有时游入江河咸水区。浙江、江苏等地区俗称“章跳”, 广东、海南等地多称“午鱼”“马友”等。由于其生长速度快、肉质鲜美、营养价值高, 该渔业资源具有极高开发前景。Rainboth^[3]指出, 四指马鲛 (*E. tetradactylum*) 和多鳞四指马鲛已被 FAO 定为重要经济养殖鱼类。但因其渔汛期和禁

渔期出现重叠, 导致资源利用效率低, 急需制定相关渔业政策提高其利用效率。

关于四指马鲛属的相关研究相对较少, 对多鳞四指马鲛的研究, 最早可追溯到 Jordan 等^[4]在对台湾海域渔业资源调查中关于多鳞四指马鲛的命名和描述。Motomura 等^[5]认为多鳞四指马鲛有别于四指马鲛, 并归入四指马鲛属。杨阳等^[6]使用多变量形态度量学方法对江苏东部海域、广东湛江附近海域、上海崇明附近海域和海南琼海附近海域 4 个地理群体的多鳞四指马鲛群体进行研究, 得出其形态已经产生一定程度的变异。杨阳

收稿日期: 2020-10-22 修回日期: 2021-04-10

资助项目: 国家重点研发计划 (2017YFA0604902); 浙江省一流学科 (A 类) “水产学科”项目; 浙江省软科学研究计划 (2015C25018)

第一作者: 章翊涵 (照片), 从事渔业水域环境评价与修复研究, E-mail: 1536225451@qq.com

通信作者: 水柏年, 从事渔业资源和渔业水域环境评价与修复研究, E-mail: shuibonian@163.com



等^[7]利用 AFLP 技术分析多鳞四指马鲛不同地理群体的遗传多样性, 得出群体间已经有一定程度分化。徐志进等^[8]利用 *Cytb* 和 16S *rRNA* 研究了江苏多鳞四指马鲛和中国台湾四指马鲛的群体遗传结构, 结果表明这 2 个基因可作为 2 个种的鉴定标记。对四指马鲛的研究, 主要有赵优等^[9]通过遗传位点区分了四指马鲛和多鳞四指马鲛; 杨翌聪等^[10]认为四指马鲛特异性 SCAR 标记可作为四指马鲛及其近缘物种鉴定的分子标记; 徐志新等^[11]关于在浙江台州利用流刺网捕捞四指马鲛等相关报道。

利用鱼类形态特征可进行地理群体间的差异研究, 潘晓哲等^[12]利用判别分析、单因子方差分析手段从耳石形态成功鉴别鳙属 (*Sillago*) 鱼类, 水柏年等^[13]利用单因子方差分析、主成分分析和聚类分析手段, 研究得出黄海与东海蓝点马鲛 (*Scomberomorus niphonius*) 地理群体之间有一定差异。阳敏等^[14]通过形态学和耳石形态学对中国近海不同群体棱梭 (*Liza carinata*) 比较研究得出栖息地环境、饵料组成和海流等可能是导致形态学差异和耳石形态差异形成的主要因素。几何形态学是一门以图像为基础的数学分支, 能通过定量分析比较个体间的差异^[15-16], 并且自 20 世纪 80 年代开始得到迅猛发展, 已经在哺乳动物^[17-18]、昆虫^[19]、植物^[20]、双壳类^[21-22]的外部形态群体差异研究中得到广泛应用, 在鱼类中也做过相关外部形态群体差异研究^[23-25], 但并未涉及典型变量分析。

本实验采用可数性状和可量性状特征的传统形态学方法, 分析了 5 个多鳞四指马鲛地理群体之间 35 个可量性状和 8 个可数性状的差异。同时, 采用几何形态学分析方法对获取的 5 个地理群体的 133 个样本照片进行分析, 得出 5 个多鳞四指马鲛群体形态的差异, 揭示其种群归属, 旨在为多鳞四指马鲛渔业资源合理利用、科学管理及增

养殖等提供参考资料。

1 材料与方法

1.1 样本来源和采样方法

样本采集于 2018 年 9 月至 2019 年 4 月 (表 1)。样本来源均为渔船采样, 记录采样经纬度, 以严格确保地理群体的客观性, 采样时保证个体完整、没有损伤, 途中用冰袋保鲜并运回实验室保存于冰柜中。

1.2 实验方法

运用传统形态学测量手段, 用游标卡尺对其全长 (TL)、体长 (BL)、叉长 (FL)、肛长 (AL)、头长 (HL)、吻长 (SL)、眼后头长 (PL)、眼径 (ED)、体高 (BH)、尾柄长 (CL) 及尾柄高 (DL) (单位: mm) 共 11 个可量性状进行测定 (图 1), 精确度为 0.01。记录第一背鳍鳍棘数量、第二背鳍鳍棘数量与鳍条数量、胸鳍鳍条数量、臀鳍鳍棘数量与鳍条数量、腹鳍鳍棘数量与鳍条数量 (单位: 根)、侧线鳞数量、侧线上鳞数量及侧线下鳞数量 (单位: 片) 共 8 个可数性状。

在样本侧面选取第 1~11 共 11 个坐标点, 测得 D_{1-2} , D_{1-3} , ..., D_{10-11} 共 22 个框架参数, 列入表 2 中计算参数比值。地标点主要分为 3 类^[26]: I 型主要指不同组织间的交点, II 型指结构中的凹陷或突起点及 III 型指结构的极值点 (图 1)。

按照 RD、HM、ZS、SM、ZH 顺序将样品放置于实验台上, 将数码相机 (型号: DP26) 固定于离实验台 30 cm 处, 在光线适宜的环境中, 固定焦距进行拍摄, 在同一角度对每条样品鱼进行拍摄侧面照片 3 张, 用于几何形态学分析所需。

1.3 数据处理方法

为了减小样品的形态测定差异导致研究的

表 1 5 个地理群体的样本信息

Tab. 1 Sample information for 5 geographic stocks

地理群体 geographic stocks	采样时间 sampling time	采样地点 sampling sites	样本数量/尾 sample size	体长/mm body length	
				范围 range	均值 mean value
珠海 ZH	2018-11	21°36'43.95"N, 113°17'25.30"E	5	242.8±3.1	242.8
海门 HM	2018-10	31°51'10.03"N, 122°22'32.17"E	52	175.2±24.6	175.2
如东 RD	2018-10	32°18'01.35"N, 122°09'49.77"E	48	169.9±22.6	169.9
三门 SM	2019-04	29°07'04.37"N, 121°38'52.37"E	15	299.5±28.5	299.5
舟山 ZS	2019-03	30°06'32.63"N, 122°31'35.10"E	13	185.2±22.3	185.2

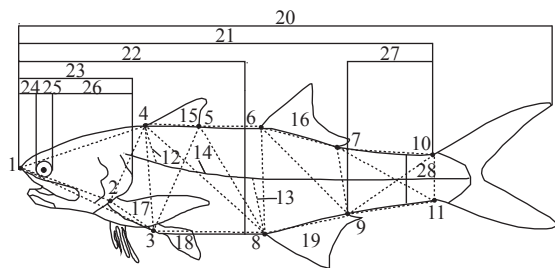


图1 多鳞四指马鲛的坐标点取样模式图

1. 吻端; 2. 胸鳍起点; 3. 腹鳍起点; 4. 第一背鳍起点; 5. 第一背鳍末端; 6. 第二背鳍起点; 7. 第二背鳍末端; 8. 臀鳍起点; 9. 臀鳍末端; 10. 尾鳍上叶起点; 11. 尾鳍下叶起点; 12. 侧线上鳞; 13. 侧线下鳞; 14. 侧线鳞; 15. 第一背鳍; 16. 第二背鳍; 17. 胸鳍; 18. 腹鳍; 19. 臀鳍; 20. 全长; 21. 体长; 22. 肛长; 23. 头长; 24. 吻长; 25. 眼径; 26. 眼后头长; 27. 尾柄长; 28. 尾柄高

Fig. 1 Sampling of coordinate points of *E. rhadinum*

1. snout; 2. the starting point of pectoral fin; 3. the starting point of ventral fin; 4. the starting point of the first dorsal fin; 5. the end of first dorsal fin; 6. the starting point of the second dorsal fin; 7. the end of second dorsal fin; 8. the starting point of anal fin; 9. the end point of anal fin; 10. the starting point of upper lobe of tail fin; 11. the starting point of lower lobe of tail fin; 12. scale above lateral line; 13. scale below lateral line; 14. lateral line scales; 15. the first dorsal fin; 16. the second dorsal fin; 17. pectoral fin; 18. ventral fin; 19. anal fin; 20. total length; 21. body length; 22. anal length; 23. head length; 24. snout length; 25. eye length; 26. postorbital head length; 27. length of the caudal peduncle; 28. depth of the caudal peduncle

误差^[27], 对 35 个可量性状测定值中进行部分两两相比(表 2)。运用 SPSS 软件对获取的 35 个可量性状特征值^[28-29]进行单因子方差分析 (One-Way ANOVA), 并采用 LSD 和 Tamhane's T 多重比较来分析不同群体间的形态差异。对所有群体的所有形态特征数据进行主成分分析 (principal component analysis), 得到各主成分负荷值和贡献率, 并根据贡献较大的主成分的得分绘制主成分散布图。采用组之间联接的方式, 使用平方 Euclidean 距离系数对 5 个群体校正后的 35 个可量性状做聚类分析 (cluster analysis), 用系统聚类法 (hierarchical cluster) 计算各群体间的欧氏距离 (euclidean distance), 并绘制 5 个地理群体的聚类关系图。

对所拍摄的照片进行几何形态学分析 (geometric morphology analysis): 用 TpsUtil 软件将样本照片文件保存为格式为 Tps 的文件, 然后用 TpsDig2 软件分别对每个样品图片进行数字化标点, 即地标点法 (landmark), 再运用 TpsUtil 软件将数据导出并处理, 取 3 张照片得到数据的均值以提高精确度, 每张照片中标点的位置及顺序均

保持一致。用 TpsRelw 软件对地标点进行叠印分析, 并对每个样本的地标点进行平移置中、旋转和大小校正, 计算出所有样本地标点的平均坐标, 求出平均形 (mean shape) 和重叠形 (overlapping shape)。用 Morphoj 1.07a 进行主成分分析 (PCA) 和典型变量分析 (canonical variate analysis), 并得到生成的马氏距离 (Mahalanobis distances) 和普氏距离 (Procrustes distances)。

2 结果

多鳞四指马鲛地理群体的可数性状不存在差异(表 3)。通过方差分析、主成分分析、聚类分析和几何形态学分析方法, 对 5 个多鳞四指马鲛群体进行群体分化研究, 结果表明珠海群体和其余 4 个群体间的形态差异较大, 如东、海门群体间不存在形态差异。几何形态学分析结果显示, 如东、海门群体间不存在形态差异, 珠海群体和如东、海门群体间存在较大幅度的形态差异, 和舟山群体存在一定程度的形态差异, 和三门群体间的形态差异较小。

2.1 方差分析

对 5 个群体的多鳞四指马鲛 35 个可量性状特征值进行单因子方差分析, 结果显示, 5 个群体的多鳞四指马鲛鱼类除肛长/体长 ($P = 0.260 > 0.05$) 差异不显著外, 余下 34 个比值差异均为显著或极显著(表 4)。

2.2 主成分分析

对不同群体标准化后的所有多鳞四指马鲛鱼类的 35 个可量性状比值进行主成分分析, KMO 和 Bartlett 检验中, KMO 为 $0.724 > 0.7$, 说明数据可做因子分析; Bartlett 球形显著性 $P = 0.00$, 说明该例变量可以为因子分析提供合理基础。结果共提取 7 个主成分, 前 3 个主成分方差贡献率分别为 27.724%、23.959% 和 13.535%, 累计 65.218% (表 5)。

主成分分析显示, 主成分 1 因子负荷值范围在 $-0.89 \sim 0.95$, 其中大于 0.9 的可量性状比值为 V_{23} 、 V_{16} 及 V_{15} , 主要集中在鱼体的头部和躯干部位的形态差异, 主成分 2 因子负荷值范围在 $-0.10 \sim 0.93$, 其中大于 0.85 的可量性状比值为 V_{35} 、 V_{19} 、 V_{18} 及 V_{27} , 主要集中在鱼体躯干部的形态差异, 主成分 3 因子负荷值范围在 $-0.75 \sim 0.84$, 其中

表 2 35 个可量性状代码及相比信息

Tab. 2 Code and comparative information of 35 measurable characteristics

可量性状代码 measurable characteristics code	可量性状相比代码 measurable characteristics compared to code	部分可量性状相比含义 comparative meaning of some measurable codes	可量性状代码 measurable characteristics code	可量性状相比代码 measurable characteristics compared to code	部分可量性状相比含义 comparative meaning of some measurable codes
V ₀₁	PL/HL	眼后头长/头长	V ₁₉	D ₃₋₄ /BL	腹鳍起点到第一背鳍起点/体长
V ₀₂	SL/HL	吻长/头长	V ₂₀	D ₃₋₅ /BL	腹鳍起点到第一背鳍末端/体长
V ₀₃	ED/HL	眼径/头长	V ₂₁	D ₃₋₈ /BL	腹鳍起点到臀鳍起点/体长
V ₀₄	HL/BL	头长/体长	V ₂₂	D ₄₋₅ /BL	第一背鳍起点到第一背鳍末端/体长
V ₀₅	AL/BL	肛长/体长	V ₂₃	D ₄₋₈ /BL	第一背鳍起点到臀鳍起点/体长
V ₀₆	HL/FL	头长/叉长	V ₂₄	D ₅₋₆ /BL	第一背鳍末端到第二背鳍起点/体长
V ₀₇	AL/FL	肛长/叉长	V ₂₅	D ₅₋₈ /BL	第一背鳍末端到臀鳍起点/体长
V ₀₈	HL/TL	头长/全长	V ₂₆	D ₆₋₇ /BL	第二背鳍起点到第二背鳍末端/体长
V ₀₉	AL/TL	肛长/全长	V ₂₇	D ₆₋₈ /BL	第二背鳍起点到臀鳍起点/体长
V ₁₀	FL/TL	叉长/全长	V ₂₈	D ₆₋₉ /BL	第二背鳍起点到臀鳍末端/体长
V ₁₁	BL/TL	体长/全长	V ₂₉	D ₇₋₉ /BL	第二背鳍末端到臀鳍末端/体长
V ₁₂	BH/TL	体高/全长	V ₃₀	D ₇₋₁₀ /BL	第二背鳍末端到尾鳍上叶起点/体长
V ₁₃	DL/CL	尾柄高/尾柄长	V ₃₁	D ₇₋₁₁ /BL	第二背鳍末端到尾鳍下叶起点/体长
V ₁₄	D ₁₋₂ /BL	吻端到胸鳍起点/体长	V ₃₂	D ₈₋₉ /BL	臀鳍起点到臀鳍末端/体长
V ₁₅	D ₁₋₃ /BL	吻端到腹鳍起点/体长	V ₃₃	D ₉₋₁₀ /BL	臀鳍末端到尾鳍上叶起点/体长
V ₁₆	D ₁₋₄ /BL	吻端到第一背鳍起点/体长	V ₃₄	D ₉₋₁₁ /BL	臀鳍末端到尾鳍下叶起点/体长
V ₁₇	D ₂₋₃ /BL	胸鳍起点到腹鳍起点/体长	V ₃₅	D ₁₀₋₁₁ /BL	尾鳍上叶起点到尾鳍下叶起点/体长
V ₁₈	D ₂₋₄ /BL	胸鳍起点到第一背鳍起点/体长			

表 3 多鳞四指马鲛群体可数性状差异

Tab. 3 The countable traits comparison of *E. rhadinum* stocks

地理群体	geographic stocks	珠海 ZH	海门 HM	如东 RD	三门 SM	舟山 ZS
侧线鳞数/片	lateral line scales	82~99	80~102	87~96	80~100	85~98
侧线上鳞/片	scale above lateral line	12~14	12~14	12~14	12~14	12~14
侧线下鳞数/片	scale below lateral line	15~17	15~17	15~17	15~17	15~17
第一背鳍鳍棘数量/根	number of fin spines in the first dorsal fin	VIII	VIII	VIII	VIII	VIII
第二背鳍鳍棘-鳍条数/根	number of fin spines/fins in the second dorsal fin	I -13~14	I -13~14	I -13~14	I -13~14	I -13~14
胸鳍鳍条数/根	number of pectoral fins	18+4	18+4	18+4	18+4	18+4
臀鳍鳍棘-鳍条数/根	number of anal fin spines/fins	III-14	III-14	III-14	III-14	III-14
腹鳍鳍条数/根	number of ventral fin	17~18	17~8	17~18	17~18	17~18

大于 0.8 的可量性状比值为 V₀₄、V₀₈ 及 V₀₆, 主要与鱼类的头部形态差异有关(表 6)。

根据主成分 1 和主成分 2 绘制主成分二维散点图, 可以看出 5 个多鳞个四指马鲛群体可以较好的分为 4 类(图 2)。第一类是珠海的多鳞四指马鲛群体, 第二类是三门的多鳞四指马鲛群体, 第三类是舟山的群体, 第四类是海门、如东的群体。

2.3 聚类分析

结果显示, 5 个群体间的欧氏距离范围为 0.005~4.035, 其中海门和如东群体的距离为 0.005, 其欧氏距离很小, 说明群体间形态特征相似度高; 珠海群体和其余 4 个群体间的距离均大于 1.9, 说明群体间外部形态存在一定程度的差异, 同时珠海群体和其余 4 群体间的欧氏距离与群体间的距离关系成正相关(表 7)。

表 4 5 个地理群体间 35 个可量性状值的 ANOVA 分析

Tab. 4 ANOVA analysis of 35 measurable characteristics among five different stocks

可量性状 measurable characteristics	<i>P</i>	可量性状 measurable characteristics	<i>P</i>	可量性状 measurable characteristics	<i>P</i>
V ₁	0.000	V ₁₃	0.000	V ₂₅	0.000
V ₂	0.000	V ₁₄	0.000	V ₂₆	0.000
V ₃	0.014	V ₁₅	0.000	V ₂₇	0.000
V ₄	0.000	V ₁₆	0.000	V ₂₈	0.000
V ₅	0.260	V ₁₇	0.000	V ₂₉	0.000
V ₆	0.000	V ₁₈	0.000	V ₃₀	0.000
V ₇	0.032	V ₁₉	0.000	V ₃₁	0.000
V ₈	0.000	V ₂₀	0.000	V ₃₂	0.000
V ₉	0.006	V ₂₁	0.000	V ₃₃	0.000
V ₁₀	0.000	V ₂₂	0.000	V ₃₄	0.000
V ₁₁	0.000	V ₂₃	0.000	V ₃₅	0.000
V ₁₂	0.000	V ₂₄	0.000		

表 5 5 个群体间可量性状值主成分分析的特征值、贡献率和累计贡献率

Tab. 5 Characteristic value, contribution rate and cumulative contribution rate of the correlation matrix of 5 groups

主成分 principal component	特征值 characteristic value	贡献率/% contribution rate	累计贡献率/% cumulative contribution rate
1	9.703	27.723	27.723
2	8.386	23.959	51.683
3	4.737	13.535	65.218
4	2.951	8.433	73.651
5	1.931	5.516	79.167
6	1.449	4.141	83.309
7	1.147	3.276	86.585

结果显示, 聚类分析结果和欧式距离一致, 把 5 个群体分为 2 支。第 1 支为珠海群体, 第 2 支为舟山、三门、如东、海门群体。在第 2 支中三门和舟山群体先聚为一类再和海门如东群体聚为一大类。聚类结果和主成分结果一致。此外, 对所有样本进行聚类分析, 运算结果显示, 三门、舟山 2 个群体样本交叉出现聚为一类, 如东、海门 2 个群体样本交叉出现聚为一类 (图 3)。

2.4 几何形态学分析

采用 TpsRelw 软件对所有坐标点进行叠印分析, 对每个样本的地标点进行平移置中、旋转和大小校正, 以求得质心点, 计算出所有样本地标点的平均坐标, 求出平均型和重叠型, 得到 5 个

群体的多鳞四指马鲛鱼类体形平均型和所有地标点重叠后的效果图 (图 4)。

采用 MorphoJ 1.07a 对 11 个地标点质心进行单因素方差分析, 结果显示 $P < 0.01$, 可进行主成分分析和典型变量分析。主成分分析 (PCA) 共得到 18 个主成分, 前 3 个主成分分别贡献了 21.25%、18.41% 和 12.60%, 累计贡献 52.25% (表 8)。同时生成不同地标点在相对扭曲时的贡献率, 其中地标点 5 的贡献率最大为 22.493%, 地标点 4、6、7、9 的贡献率次之, 对多鳞四指马鲛的外部形态影响较大。

典型变量分析共得到 4 个典型变量 CV1 贡献 71.059%, CV2 贡献 18.192% (表 9)。根据 CV1 和 CV2 绘制典型变量二维散点图, 从图 5 中可以看出 5 个地理群体的多鳞四指马鲛分为 5 类, 各个群体间的样本交错分布现象明显。

从 5 个地理群体间的马氏距离可以看出, 5 个多鳞四指马鲛群体中, 珠海群体和舟山群体表现为不显著 ($P = 0.0759 > 0.05$) (表 10)。

从 5 个地理群体间的普氏距离可以得出相同结论, 5 个多鳞四指马鲛群体中, 珠海群体和舟山群体表现为不显著 ($P = 0.1819 > 0.05$), 珠海群体和三门群体表现为不显著 ($P = 0.0908 > 0.05$) (表 11)。这说明其形态差异较小, 这一结果也和典型变量分析结果相吻合。

3 讨论

3.1 多鳞四指马鲛的传统分析和几何形态学分析

基于传统形态学方法和框架法, 对 5 个地理

表 6 5 个群体间可量性状值主成分分析的因子负荷值

Tab. 6 Factor load values of principal component analysis of morphological characteristics among five stocks

可量性状特征 characteristics of measurable traits	主成分1 principal component 1	主成分2 principal component 2	主成分3 principal component 3	可量性状特征 characteristics of measurable traits	主成分1 principal component 1	主成分2 principal component 2	主成分3 principal component 3
V ₁	0.10	0.13	-0.75	V ₁₉	-0.14	0.89	-0.11
V ₂	-0.17	-0.10	0.70	V ₂₀	0.89	0.22	0.13
V ₃	0.01	-0.08	0.42	V ₂₁	0.57	0.37	-0.11
V ₄	-0.37	0.16	0.84	V ₂₂	-0.35	0.47	-0.38
V ₅	0.06	0.15	0.31	V ₂₃	0.95	0.16	0.15
V ₆	-0.35	0.20	0.83	V ₂₄	0.26	0.66	-0.27
V ₇	0.18	0.19	0.11	V ₂₅	0.85	0.21	0.18
V ₈	-0.36	0.25	0.83	V ₂₆	-0.46	0.76	-0.34
V ₉	0.10	0.33	0.25	V ₂₇	-0.01	0.87	-0.31
V ₁₀	-0.18	0.32	0.30	V ₂₈	0.81	0.42	0.00
V ₁₁	0.08	0.38	-0.11	V ₂₉	-0.34	0.61	-0.25
V ₁₂	-0.16	0.44	0.20	V ₃₀	-0.16	0.81	-0.20
V ₁₃	-0.09	0.34	0.48	V ₃₁	0.81	0.41	0.17
V ₁₄	-0.23	0.80	0.24	V ₃₂	0.69	0.61	0.25
V ₁₅	0.94	0.10	0.16	V ₃₃	-0.87	0.42	0.09
V ₁₆	0.94	0.18	0.14	V ₃₄	-0.89	0.36	0.12
V ₁₇	0.75	0.35	0.08	V ₃₅	-0.17	0.93	0.02
V ₁₈	-0.30	0.87	-0.13				

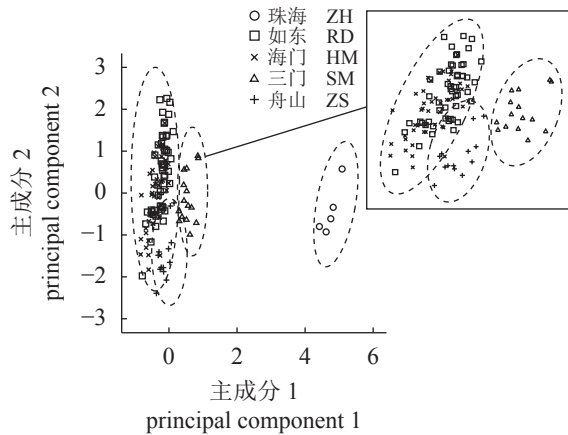


图 2 多鳞四指马鲛群体 1、2 主成分分布

Fig. 2 Scatter plot of first principal component with respect to the second principal component of *E. rhadinum* stocks

群体采用了 35 个可量性状和 8 个可数性状进行比较分析, 不仅有效地对比了个体间的性状差异, 而且该方法操作简单、效率高及对鱼体损伤小等优点, 具有显著的综合效应, 但传统形态学分析仅局限于 35 个头尾轴和背腹轴之间的可量性状, 同时还包含了非同源性可量性状, 往往这些误差

表 7 不同多鳞四指马鲛群体的欧氏距离

Tab. 7 Euclidean distance of different *E. rhadinum* stocks

地理群体 geographic stocks	欧氏距离 Euclidean distance				
	ZH	HM	RD	SM	ZS
ZH	0				
HM	4.035	0			
RD	3.894	0.005	0		
SM	1.975	0.409	0.359	0	
ZS	2.554	0.213	0.170	0.061	0

的存在导致对鱼体形态的描述不够准确。

通过几何形态学方法, 对 5 个地理群体采用叠印分析、主成分分析和典型变量分析, 较传统的形态学分析从二维空间上整体反应了鱼体局部形态特征差异, 且具有更多的可量性状, 同时计算机分析 (Tps 系列软件和 Morphoj 软件) 也进一步排除了由于人为测量造成的误差, 基于 66 个可量性状测定值来研究 5 个地理群体间的形态差异, 其研究结果较传统形态学方法具有更多的可量性状做基础, 更全面地反映了各地理群体之间的差异; 主成分分析比传统形态学分析方法得到

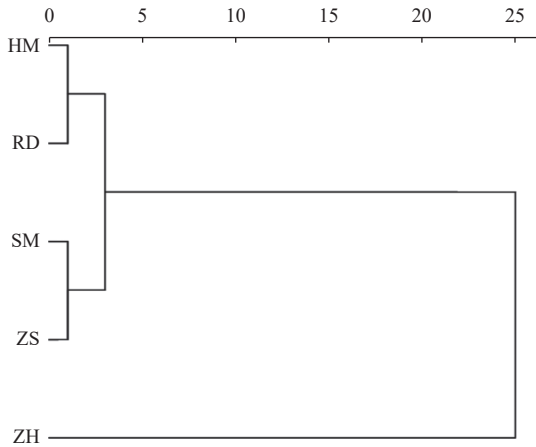


图 3 5 个多鳞四指马鲛地理群体聚类关系

Fig. 3 Clustering map among five *E. rhadinum* stocks

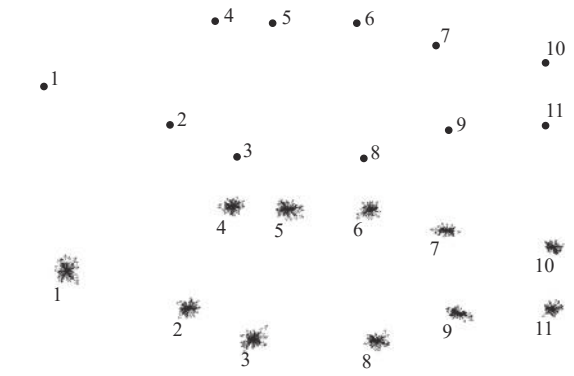


图 4 不同地理群体间的平均型地标点和重叠型地标点

Fig. 4 Average and overlapping shape of landmark among different geographical stocks

表 8 主成分分析时的贡献率和累计贡献率

Tab. 8 Contribution rate and cumulative contribution rate of principal component analysis

主成分 principal component	贡献率/% contribution rate	累计贡献率/% cumulative contribution rate	主成分 principal component	贡献率/% contribution rate	累计贡献率/% cumulative contribution rate
1	21.25	21.25	10	3.08	90.42
2	18.41	39.66	11	2.42	92.84
3	12.60	52.25	12	2.15	94.99
4	8.11	60.36	13	1.67	96.65
5	7.06	67.43	14	1.21	97.87
6	6.50	73.92	15	0.79	98.66
7	5.81	79.73	16	0.52	99.18
8	4.32	84.05	17	0.49	99.67
9	3.30	87.35	18	0.33	100.00

表 9 不同地理群体典型变量分析特征值、贡献率和总体贡献率

Tab. 9 Characteristic value, contribution rate and overall contribution rate of canonical variate analysis of different geographic stocks

典型变量 canonical variate	特征值 characteristic value	贡献率/% contribution rate	总体贡献率/% overall contribution rate
CV1	2.845	71.059	71.059
CV2	0.728	18.192	89.250
CV3	0.317	7.915	97.165
CV4	0.114	2.835	100.000

的贡献率低的多，这可能是在几何形态学分析中，分析手段为二维整体的分析方法，比传统的分析方法更具多变性，从而导致最终得到的主成分更多，但是各个主成分的贡献率也更低；典型变量

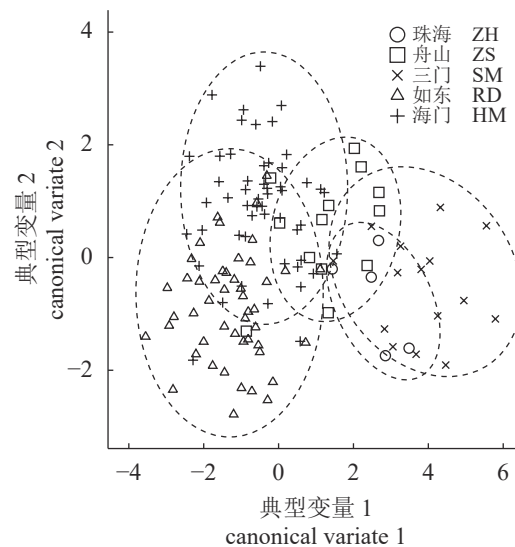


图 5 不同地理群体典型变量分析

Fig. 5 Canonical variate analysis of different geographical groups

表 10 5 个地理群体间的马氏距离

Tab. 10 Mahalanobis distances among five stocks

	ZH	ZS	SM	RD	HM
ZH		0.0759	0.0079**	<0.0001***	<0.0001***
ZS	2.6656		<0.0001***	<0.0001***	<0.0001***
SM	3.0411	3.3723		<0.0001***	<0.0001***
RD	4.4053	3.1898	5.1623		<0.0001***
HM	4.0963	2.3746	4.5924	1.9984	

注: ***. 差异极其显著 ($P < 0.0001$), **. 差异极显著 ($0.0001 < P < 0.01$), *. 差异显著 ($0.01 < P < 0.05$); 下同
Notes: ***. very significant difference ($P < 0.0001$), **. very significant difference ($0.0001 < P < 0.01$), *. significant difference ($0.01 < P < 0.05$); the same below

表 11 5 个地理群体间的普氏距离

Tab. 11 Procrustes distances among five stocks

	ZH	ZS	SM	RD	HM
ZH		0.1819	0.0908	0.0009**	0.0094**
ZS	0.0224		0.0012**	<0.0001***	0.0204*
SM	0.0260	0.0293		<0.0001***	<0.0001***
RD	0.0317	0.0261	0.0380		<0.0001***
HM	0.0306	0.0191	0.0379	0.0195	

分析采用马氏距离和普氏距离对不同地区的多鳞四指马鲛群体进行分类分析, 该方法相比较传统的欧式距离更具有优势, 马氏距离不受量纲的影响, 任何 2 个坐标点之间的马氏距离与测量单位无关, 同时马氏距离能排除性状测定值大小差异造成的相关干扰, 这与以往研究结论相似^[30-32], 因此较传统分析方法更适合对同一物种不同地理群体间形体差异的研究。

3.2 多鳞四指马鲛群体划分

部分群体样本数量过少, 可能会导致其存在统计学误差, 本研究通过加入更多的可量性状以减小统计学误差。

传统形态学和几何形态学分析研究得出海门、如东、舟山及三门 4 个地理群体亲缘关系较近, 先聚为同一组, 与珠海地理群体之间存在较大的形态差异, 但尚未达到种群分化的水平。这与杨阳等^[6] 研究结果相一致。同时, 5 个地理群体的样本线粒体 DNA 控制区 D-loop 区遗传多样性分析结果, 与传统形态学和几何形态学分析相一致。究其原因, 珠海群体和其余 4 个群体可能在更新世冰期时, 海平面下降导致南海和东黄海之间形成地理隔离所致; 但随更新世末期海平面上升, 因多鳞四指马鲛极强的洄游习性, 仍有部分群体

可以在黄海和南海之间进行长距离洄游, 以及鱼卵和仔稚鱼存在随洋流扩散从而导致 5 个地理群体间存在不同程度的基因交流, 虽然存在着较大的形态差异, 但 5 个地理群体之间形态和遗传分化并未达到种群分化水平。

3.3 5 个地理群体的管理策略

鉴于不同地理群体的多鳞四指马鲛在不同海域繁殖、索饵出现的时段差异, 即三门群体 (4—7 月)、舟山群体 (6—8 月)、如东群体 (7—9 月) 及海门群体 (7—9 月) 生殖期相近但仍然存在差异。4 个地理群体有必要划为 3 个管理单元, 即三门群体和舟山群体 2 个管理单元, 而如东群体与海门群体划为同 1 个管理单元, 尤其在伏季休渔期宜采取特别的管理措施。例如, 对三门湾及其附近海域产卵群体比较集中且分布时段较短, 尤其是处于伏季休渔期禁止捕捞生产的特殊性, 宜采取伏季休渔期特许捕捞生产产卵后群体的政策, 建议在 5 月 1 日开始的伏季休渔期, 专门设定 7 月 1 日开始允许三门县健跳镇赤头村为主的当地渔民对多鳞四指马鲛进行流刺网捕捞作业, 同时划定作业区域不得超出蛇蟠岛到青峙山一带沿岸海域, 这既保护了渔业资源可持续发展又保障了广大渔民的生计。珠海群体较其余 4 个地理群体具有较大的独立性, 建议划为 1 个独立的管理单元。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] 庄平, 王幼槐, 李圣法, 等. 长江口鱼类 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2006: 194-195.
Zhuang P, Wang Y H, Li S F, et al. Fishes of the Yangtze Estuary[M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2006: 194-195 (in Chinese)
- [2] 陈大刚, 张美昭. 中国海洋鱼类 [M]. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2015: 868-880.
Chen D G, Zhang M Z. Marine fishes of China[M]. Qingdao: China Ocean University Press, 2015: 868-880 (in Chinese)
- [3] Rainboth W J. Fishes of the Cambodian Mekong. FAO species identification field guide for fishery purposes[M]. Rome: FAO, 1996: 265.
- [4] Jordan D S, Evermann B W. Notes on a collection of

- fishes from the island of Formosa[J]. *Proceedings of the United States National Museum*, 1902, 25(1289): 315-368.
- [5] Motomura H, Iwatsuki Y, Kimura S, *et al.* Revision of the Indo-West Pacific polynemid fish genus *Eleutheronema* (Teleostei: Perciformes)[J]. *Ichthyological Research*, 2002, 49(1): 47-61.
- [6] 杨阳, 庄平, 张涛, 等. 多鳞四指马鲛4个地理群体的形态差异[J]. *上海海洋大学学报*, 2013, 22(6): 849-854.
Yang Y, Zhuang P, Zhang T, *et al.* Morphological variation of *Eleutheronema rhadinum* in four geographical populations along China Coast[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2013, 22(6): 849-854 (in Chinese).
- [7] 杨阳, 汤滔, 张涛, 等. 应用AFLP技术分析多鳞四指马鲛不同地理群体的遗传多样性[J]. *海洋渔业*, 2013, 35(2): 131-136.
Yang Y, Tang T, Zhang T, *et al.* Application of AFLP technology to analyze the genetic diversity of different geographical populations in *Eleutheronema rhadinum*[J]. *Marine Fisheries*, 2013, 35(2): 131-136 (in Chinese).
- [8] 徐志进, 章霞, 柳敏海, 等. 利用Cytb和16S rRNA序列研究多鳞四指马鲛和四指马鲛的种群遗传结构[J]. *大连海洋大学学报*, 2015, 30(3): 266-270.
Xu Z J, Zhang X, Liu M H, *et al.* Population genetic structure of two fourfinger threadfin *Eleutheronema rhadinum* and *E. tetradactylum* by Cytb and 16S rRNA sequences[J]. *Journal of Dalian Fisheries University*, 2015, 30(3): 266-270 (in Chinese).
- [9] 赵优, 庄平, 张涛, 等. 中国沿海多鳞四指马鲛 (*Eleutheronema rhadinum*)与四指马鲛 (*E. tridactylum*) 形态与遗传位点差异分析[J]. *海洋与湖沼*, 2016, 47(1): 108-114.
Zhao Y, Zhuang P, Zhang T, *et al.* Morphological variations and genetic loci variations between *Eleutheronema rhadinum* and *E. tridactylum* along China coast[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2016, 47(1): 108-114 (in Chinese).
- [10] 杨翌聪, 李活, 刘锦上, 等. 四指马鲛、多鳞四指马鲛种间差异的DNA条形码分析及SCAR标记开发[J]. *中山大学学报(自然科学版)*, 2019, 58(4): 60-67.
Yang Y C, Li H, Liu J S, *et al.* DNA barcoding analysis for the difference between *Eleutheronema tetradactylum* and *Eleutheronema rhadinum* and their SCAR specific marker development[J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 2019, 58(4): 60-67 (in Chinese).
- [11] 徐志新, 倪昌武. 流刺网捕捞四指马鲛技术经济分析[J]. *浙江水产学院学报*, 1994, 13(1): 68-69.
Xu Z X, Ni C W. A technical economic analysis on *Eleutheronema tetradactylum* drift net fishing[J]. *Journal of Zhejiang College of Fisheries*, 1994, 13(1): 68-69 (in Chinese).
- [12] 潘晓哲, 高天翔. 基于耳石形态的鱈属鱼类鉴别[J]. *动物分类学报*, 2010, 35(4): 799-805.
Pan X Z, Gao T X. Sagittal otolith shape used in the discrimination of fishes of the genus *Sillago* in China[J]. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 2010, 35(4): 799-805 (in Chinese).
- [13] 水柏年, 孙希福, 韩志强, 等. 黄海、东海蓝点马鲛群体的形态特征分析[J]. *水产学报*, 2009, 33(3): 445-451.
Shui B N, Sun X F, Han Z Q, *et al.* Morphological variation analysis among populations of Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius* in the Yellow Sea and East China Sea[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2009, 33(3): 445-451 (in Chinese).
- [14] 阳敏, 刘璐, 吴桢, 等. 中国近海梭梭群体形态学和耳石形态学研究[J]. *应用海洋学学报*, 2019, 38(3): 329-337.
Yang M, Liu L, Wu Z, *et al.* Morphology and otolith morphology of *Chelon affinis* populations in the coastal waters of China[J]. *Journal of Applied Oceanography*, 2019, 38(3): 329-337 (in Chinese).
- [15] 白明, 杨星科, 李静, 等. 几何形态学: 关于形态定量比较的科学计算工具[J]. *科学通报*, 2014, 59(10): 887-894.
Bai M, Yang X K, Li J, *et al.* Geometric morphometrics, a super scientific computing tool in morphology comparison[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2014, 59(10): 887-894 (in Chinese).
- [16] Zelditch L M, Swiderski D L, Sheets H D, *et al.* Geometric Morphometrics for Biologists[M]. Amsterdam: Elsevier, 2012: 263-296.
- [17] 刘鸿, 周洁, 顾海涛, 等. 早产新生儿心脏几何形态学和血流动力学的超声影像学评估[J]. *中国循环杂志*, 2015, 30(11): 1081-1085.
Liu H, Zhou J, Gu H T, *et al.* Echocardiographic evaluation of cardiac geometric morphology and hemodynamics in premature infants[J]. *Chinese Circulation Journal*, 2015, 30(11): 1081-1085.

- 2015, 30(11): 1081-1085 (in Chinese).
- [18] Hulme-Beaman A, Cucchi T, Evin A, *et al.* Exploring *Rattus praetor* (Rodentia, Muridae) as a possible species complex using geometric morphometrics on dental morphology[J]. *Mammalian Biology*, 2018, 92: 62-67.
- [19] 白明, 杨星科. 三维几何形态学概述及其在昆虫学中的应用[J]. *昆虫学报*, 2014, 57(9): 1105-1111.
- Bai Y, Yang X K. A review of three-dimensional (3D) geometric morphometrics and its application in entomology[J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2014, 57(9): 1105-1111 (in Chinese).
- [20] 孙建桐, 孙意凡, 赵然, 等. 基于几何形态学与迭代随机圆的番茄识别方法[J]. *农业机械学报*, 2019, 50(S1): 22-26,61.
- Sun J T, Sun Y F, Zhao R, *et al.* Tomato recognition method based on iterative random circle and geometric morphology[J]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2019, 50(S1): 22-26,61 (in Chinese).
- [21] Ubukata T. Theoretical morphology of hinge and shell form in Bivalvia: geometric constraints derived from space conflict between umbones[J]. *Paleobiology*, 2000, 26(4): 606-624.
- [22] Vaux F, Trewick S A, Crampton J S, *et al.* Evolutionary lineages of marine snails identified using molecular phylogenetics and geometric morphometric analysis of shells[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2018, 127: 626-627.
- [23] 张小谷. 鄱阳湖四种鮠形态与生长的比较研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2008.
- Zhang X G. Comparative studies on morphology and growth of four culters in Lake Poyang[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2008 (in Chinese)
- [24] 冯波, 程罗妹. 几何形态学方法区分短吻鲮地方种群的研究[J]. *上海海洋大学学报*, 2011, 20(5): 677-681.
- Feng B, Cheng L M. Identifying *Leiognathus brevirostris* stocks by geometric morphometrics[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2011, 20(5): 677-681 (in Chinese).
- [25] 彭艳, 曾燊, 张臣, 等. 嘉陵江不同江段蛇鮈耳石形态特征及差异[J]. *水产学报*, 2018, 42(12): 1896-1905.
- Peng Y, Zeng Y, Zhang C, *et al.* Otolith morphology of *Saurogobio dabryi* and the variance in different sections of Jialing River[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2018, 42(12): 1896-1905 (in Chinese).
- [26] Slice D E. Introduction to landmark methods[M]//*Advances in Morphometrics*. Boston, MA: Springer, 1996: 113-115.
- [27] 张尧庭, 方开泰. 多元统计分析引论 [M]. 北京: 科学出版社, 1982: 237-247.
- Zhang Y T, Fang K T. Introduction to multivariate statistical analysis[M]. Beijing: Science Press, 1982: 237-247 (in Chinese)
- [28] 宋世德, 周静芋. 数值分类的几种多元统计方法的比较[J]. *西北农业大学学报*, 1998, 26(3): 71-75.
- Song S D, Zhou J Y. Comparison of some multivariate statistical methods used in numerical taxonomy[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 1998, 26(3): 71-75 (in Chinese).
- [29] 谷博. 中国蚁亚科形态测量学分析 [D]. 桂林: 广西师范大学, 2019.
- Gu B. Morphometry of Chinese formicinae[D]. Guilin: Guangxi Normal University, 2019 (in Chinese)
- [30] 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): 683-688.
- Zhang G H, Dan S G, Miao Z G, *et al.* Otolith morphology of six cyprinid species with the use in species and stock discriminations[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1999, 23(6): 683-688 (in Chinese).
- [31] Yamaguchi A, Taniuchi T, Shimizu M. Geographic variation in growth of the starspotted dogfish *Mustelus manazo* from five localities in Japan and Taiwan[J]. *Fisheries Science*, 1998, 64(5): 732-739.
- [32] Hewitt G. The genetic legacy of the quaternary ice ages[J]. *Nature*, 2000, 405(6789): 907-913.

Morphological differences of five *Eleutheronema rhadinum* geographical stocks

ZHANG Yihan¹, WANG Yongxue², LIANG Hai³, LAI Hongyun¹, SHUI Bonian^{1*}

(1. College of Fishery, Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316000, China;

2. Taizhou Bureau of Oceanology and Fishery, Taizhou 318000, China;

3. Environmental Science Research & Design Institute of Taizhou City, Taizhou 318000, China)

Abstract: In order to explore the morphological differences of *Eleutheronema rhadinum* in different geographical groups, this paper was based on 133 *E. rhadinum* individuals collected from Haimen, Rudong, Zhoushan, Sanmen and Zhuhai from 2018 to 2019, 35 measurable traits and 8 countable traits were measured, and photos of preserved samples were taken for geometric morphological analysis. In the traditional morphological analysis, ANOVA results showed that there were significant differences in other factors except the anal length/body length. Principal component analysis results showed that the variance contribution rates of the first three principal components were 27.724%, 23.959%, 13.535%, and 65.218%. Cluster analysis results showed that there was no significant morphological difference among geographic groups. In the geometric morphology analysis, the results of overprint analysis showed that the marks 5, 4, 7, 7 and 9 had a great influence on the external morphology of *E. rhadinum*. The results of principal component analysis showed that the first three principal components contributed 21.25%, 18.41%, 12.60%, and the cumulative contribution was 52.25%. The results of principal component cluster analysis showed that there was no morphological difference. In the typical variable analysis results, CV1 contributed 71.059%, CV2 contributed 18.192%, and CV1 and CV2 plotted the two-dimensional scatter diagram of typical variables with staggered distribution of each group sample. The results of Mahalanobis distance and Przewalski distance of different geographical groups showed that there were no significant morphological differences among different geographical groups. The results of both traditional morphology and geometric morphology analysis showed that the morphological characteristics of *E. rhadinum* among 5 geographical groups were different to a certain extent, and were positively correlated with geographical distance, but had not yet reached the level of population differentiation. This may be due to the geographical isolation between the South China Sea and the East Yellow Sea caused by the fall of sea level during the Pleistocene Glacial Age. However, with the rise of sea level at the end of Pleistocene, because of the strong migration habit of *E. rhadinum*, some groups could still migrate long distance between the Yellow Sea and the South China Sea, and the presence of fish eggs and larvae that spread with ocean currents, resulted in different levels of gene exchange between populations. As a result, although there are differences in morphological characteristics among different geographical groups, the morphological and genetic differentiation still cannot reach the level of population differentiation. In view of the time difference of *E. rhadinum* reproductive migration of different geographical groups in the corresponding sea areas, it was suggested that these 5 geographical groups be divided into 1 management unit of Sanmen group, 1 management unit of Zhoushan group, 1 management unit of Rudong group and Haimen group, and another independent management unit of Zhuhai group. In order to protect the sustainable development of fishery resources and guarantee the livelihood of fishermen, targeted management policies should be further formulated and implemented according to four management units for five geographical groups.

Key words: *Eleutheronema rhadinum*; geographical stocks; traditional morphological analysis; geometric morphology analysis; production management

Corresponding author: SHUI Bonian. E-mail: shuibonian@163.com

Funding projects: National Key Research and Development Program Project (2017YFA0604902); First-class Discipline (Category A) "Fisheries Discipline" Project of Zhejiang Province; Project of Soft Science Research Program of Zhejiang Province (2015C25018)