

DOI: 10.12264/JFSCJFSC2021-0384

基于几何形态测量的不同群体柔鱼个体形态生长变化

韩霏武¹, 王超¹, 方舟^{1, 2, 3, 4, 5}, 陈新军^{1, 2, 3, 4, 5}

1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;
2. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 上海 201306;
3. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;
4. 农业农村部大洋渔业开发重点实验室, 上海 201306;
5. 农业农村部大洋渔业资源环境科学观测实验站, 上海 201306

摘要: 为了研究北太平洋柔鱼(*Ommastrephes bartramii*)不同群体胴体形态的生长变化, 运用传统的形态测量法和基于地标点的几何形态测量法对两个群体共 214 尾柔鱼的胴体形态进行了形态学分析。结果表明, 柔鱼个体形态在群体和胴长组两个因子的交互作用上存在显著性差异($P < 0.01$)。主成分分析显示, 东部和西部群体柔鱼不同胴长组分区均较为明显, 部分空间位置有一定的重叠。薄板条样分析与传统形态测量结果相似, 结果表明, 相对于西部群体, 东部群体柔鱼的鳍部更大, 胴体更细长, 不同群体柔鱼形态在不同胴长组间发生变化。多元回归分析表明, 东西部群体在不同胴长组间均具有不同的生长模式。在同一胴长组内, 两个群体在 300~400 mm 阶段的生长差异最大。结论认为, 不同群体柔鱼形态、异速生长模式随着个体的生长逐渐发生改变。

关键词: 柔鱼; 个体形态; 几何形态测量; 群体; 胴长组

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2022)03-0483-11

柔鱼(*Ommastrephes bartramii*)隶属十腕目(Decapodiformes), 柔鱼科(Ommastrephidae), 柔鱼属, 广泛分布于三大洋温带和亚热带海域^[1], 是我国远洋鱿钓渔业重要捕捞对象之一^[2], 目前其商业开发主要集中于北太平洋海域^[3]。依据地理位置分布差异, 北太平洋柔鱼可分为两个地理群体: 其中 170°E 以东范围内为东部群体; 170°E 以西范围为西部群体^[4]。由于柔鱼具有较长的洄游距离, 最长可达上千千米^[5], 因此不同群体洄游路线的差异也导致柔鱼在不同生活史阶段中所处的栖息水域环境大有不同^[5]。环境的压力往往影响水生生物个体形态发生改变^[6-7]。在不同的栖息环境(如温度、水流、饵料等)下, 不同群体为了应对环境的变化, 往往会在生长发育过程中表现出

不同的摄食策略和生存策略, 从而产生形态上的变异^[8-9]。作为典型的短生命周期无脊椎海洋物种, 柔鱼的生长过程同样极易受到外界环境的影响, 直接导致不同群体柔鱼个体大小及形态存在一定差异^[10-11]。然而, 不同群体以及不同生活史时期柔鱼个体形态变化及生长规律仍不清楚。

传统的形态测量法是基于两个点之间的线性尺寸(长度), 通过对生物体横纵向的测量分析来描述样本的形态^[12-13], 然而传统形态测量法往往会简化个体的形状信息导致无法全面地描述个体形态的变化规律^[14]。近些年来, 几何形态测量学(geometric morphometrics, GM)成为研究生物体形态变化的重要分析方法, 它通过生物学上可定义的“地标”或轮廓的坐标来分析物体的大小(size)

收稿日期: 2021-08-18; 修订日期: 2021-09-03.

基金项目: 国家重点研发计划项目(2019YFD0901404); 国家自然科学基金面上项目(41876141); 上海市科技创新行动计划项目(19DZ1207502); 农业农村部外海渔业开发重点实验室开放基金资助项目(LOF 2021-01).

作者简介: 韩霏武(1996-), 男, 硕士研究生, 主要研究方向为大洋性头足类生物学. E-mail: 2718344838@qq.com

通信作者: 方舟, 男, 讲师, 主要研究方向为头足类渔业生物学. E-mail: zfang@shou.edu.cn

和形状(shape),有效提取生物形态信息,从而更大幅度地减少信息的损失,使结构的几何形态更加完整,同时能够将形态量化和可视化,从而更好地反映物种的形态变化规律^[15-16]。目前针对于头足类的相关研究中,基于地标点的几何形态测量法常用于其硬组织的分析研究中,如利用内壳^[17-18]、角质颚^[19-20]、耳石^[21]进行种类种群判别分析等。而头足类的胴体变化往往是其生长规律的直观反映,以往研究依然以传统径向测量为主,直到近几年,几何形态测量才被用于部分头足类胴体形态变化的研究中^[15,22-23]。因此,本研究利用传统的形态测量法对柔鱼个体的形态参数进行初步分析,再基于地标点的几何形态测量法,根据不同胴长组间柔鱼外部形态的参数、形状及异速生长模式,分析不同群体柔鱼形态在不同阶段的变化规律及差异性,从而了解其生活史特征和生存策略,为后续的资源评估管理

提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 样本来源

柔鱼样本由我国鱿钓船在北太平洋海域采集,采集时间为 2020 年 5—11 月,采样范围集中于两个柔鱼种群的主要分布海域(149°22'E~161°04'E, 39°34'N~44°47'N; 175°36'W~169°59'W, 39°09'N~41°32'N)(图 1),每月采样数量不少于 10 尾。最终通过随机采样共获取柔鱼样本 214 尾,其中东部群体 90 尾,西部群体 124 尾。样本经冷冻保存运回实验室,于-20 °C 冷库中冷冻保存,以备后续生物学分析。

根据柔鱼胴长大小,将其划分为 5 个组: A. 胴长小于 200 mm; B. 胴长为 200~300 mm; C. 胴长为 300~400 mm; D. 胴长为 400~500 mm; E. 胴长大于 500 mm。样本详情见表 1。

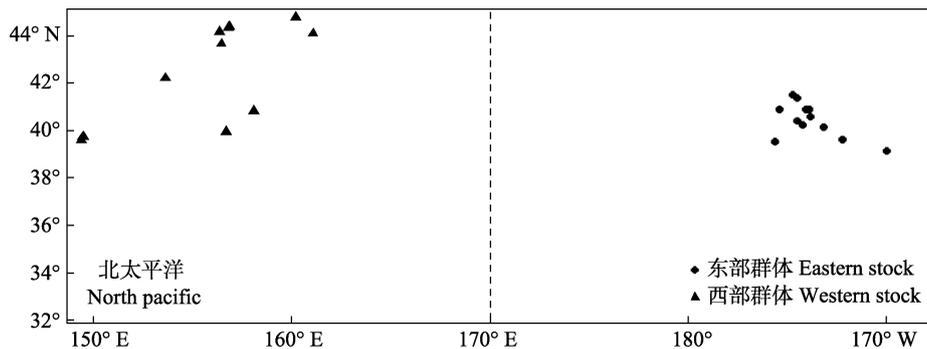


图 1 北太平洋柔鱼采样站点

Fig. 1 Sampling stations of *Ommastrephes bartramii* in North Pacific Ocean

表 1 北太平洋柔鱼样本基本信息

Tab. 1 Basic information of *Ommastrephes bartramii* samples in North Pacific Ocean

群体 stock	胴长组 mantle length group	样本数量 sample number	胴长/mm mantle length		体重/g body mass	
			范围 range	均值±标准差 $\bar{x}\pm SD$	范围 range	均值±标准差 $\bar{x}\pm SD$
东部群体 eastern stock	A (<200 mm)	10				
	B (200–300 mm)	22				
	C (300–400 mm)	17	176–534	368±127	138–4651	2034±1599
	D (400–500 mm)	24				
	E (>500 mm)	17				
西部群体 western stock	A (<200 mm)	0				
	B (200–300 mm)	31				
	C (300–400 mm)	79	234–521	343±62	395–4233	1213±733
	D (400–500 mm)	12				
	E (>500 mm)	2				

1.2 生物学及传统形态测定

对完全解冻后的柔鱼样本进行生物学测定, 使用皮尺测定样本的胴长(mantle length, ML)、胴宽(mantle width, MW)、鳍长(fin length, FL)、鳍宽(fin width, FW), 精确至 1 mm。记录其性别、性腺成熟度指标。性腺成熟度划分为 I、II、III、IV 和 V 期, 性腺成熟等级达到 III 期及以上判定为性腺成熟期^[24]。

1.3 图像获取与地标点设置

在保证柔鱼胴体形态完整的情况下, 用相机对其胴体进行拍照。本研究采用 NiKonD750 相机, 拍摄镜头为 Micro 105 mm f/2.8。将样本腹面朝上(防止鳍部变形), 平放至桌面上(图 2), 调节背景灯光亮度并放入比例尺与编号。拍照的过程中, 始终保持相机的对焦平面与样本的正面平行。

采用 R 语言中的 geomorph 程序包对柔鱼胴体部分建立地标点和测量^[25]。本研究参考 Crespi-Abril 等^[22]和 Jones 等^[23]的方法, 假设样本的矢状面对称, 在胴体部分设置了 6 个地标点, 以便更好地表征胴体外部形态轮廓(图 2)。

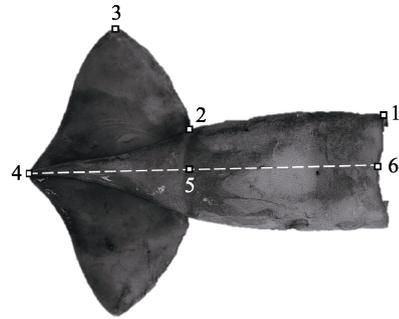


图 2 柔鱼个体形态及地标点示意图
数字表示地标点编号, 白色虚线代表矢状面。

Fig. 2 Mantle morphology shape and landmark positions of *Ommastrephes bartramii*
The number represents the landmark number;
White dotted line represents the sagittal plane.

地标点在形态分析上一般分为三种类型^[14](表 2)。其中地标点 1、2、4 为 I 型地标点(具有高同源性不同组织的交点); 地标点 3 为 II 型地标点(结构中的凹凸点—鳍部最大曲率的点); 地标点 5、6 为 III 型地标点(由另一个地标点定义的点—胴体的中心点并与 I 型点对齐)。每个地标点的标记过程重复 2 次并取平均值, 以减小实验误差^[26], 所获得二维坐标数据用于下一步分析。

表 2 柔鱼身体形态的地标点类型和定义

Tab. 2 Landmark types and definition of body morphology of *Ommastrephes bartramii*

地标点 landmark	类型 type	描述 description
1	I	胴体前部的外侧点 lateral point of the anterior part of the mantle
2	I	胴体和鳍的交汇点 meeting point of the fin and the mantle
3	II	鳍外侧端的点 lateral end of the fin
4	I	胴体末端的点 posterior end point of the mantle
5	III	地标点 2 在白的虚线上的投影 projection of landmark 2 on the longitudinal axis
6	III	地标点 1 在白色虚线上的投影 projection of landmark 1 on the longitudinal axis

1.4 数据分析

1.4.1 传统形态测量分析 为消除样品个体大小差异对形态参数值的影响, 将形态参数采用除以胴长的方法进行标准化^[27]。

1.4.2 几何形态测量分析 利用广义普鲁克提斯分析法(generalized procrustes analysis, GPA)对样本的地标点进行平移、旋转和缩放, 以消除非形态变化产生的影响, 使样本的几何形态的复原更精准^[28]。对经过校正后的质心大小(centroid size, CS)(质心大小的对数)进行分析, 比较东西部群体

在不同胴长组间柔鱼的整体大小。采用多元协方差分析(multivariate analysis of covariance, MANCOVA)比较柔鱼形态在不同群体和不同胴长组是否存在显著性差异。利用主成分分析(principal component analysis, PCA)对东西部群体不同胴长组的柔鱼形态差异进行比较。采用薄板样条(thin-plate spline, TPS)分析, 绘制出东西部群体在不同胴长组间的网格变形图, 比较其形态的变化与差异。最后利用多元回归模型(multivariate regression)分析柔鱼形态的多元变化, 即通过建立柔鱼形态变量与校

正后的质心大小之间的关系, 来比较不同群体在不同胴长组间柔鱼的异速生长模式。以上分析在 R4.0.5 软件中“geomorph”包中完成。

2 结果与分析

2.1 传统形态测量

东部群体柔鱼胴长范围为 176~534 mm, 平均胴长为(367.89±127.28) mm, 优势胴长为 200~600 mm, 占总体的 88.89%; 西部群体柔鱼胴长范围为 234~521 mm, 平均胴长为(343.52±62.71) mm, 优势胴长为 200~400 mm, 占总体的 88.71% (图 3)。

图 4 为不同群体的鳍长、鳍宽和胴宽经标准化后在不同胴长组间的分布, 可以看出, 东部群

体在不同胴长组间的分布不同, 西部群体亦是如此。在同一胴长组, 经标准化后的鳍长和鳍宽大于西部群体, 而胴宽则小于西部群体。

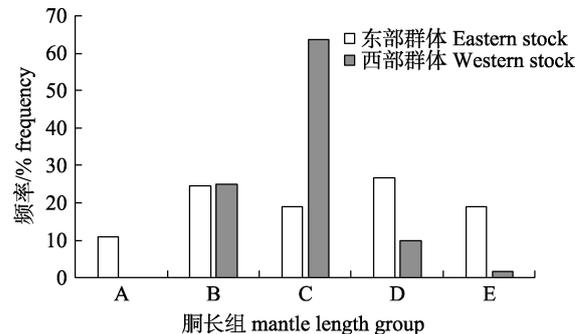


图 3 不同群体柔鱼胴长频率分布图

Fig. 3 Frequency distribution of mantle length of *Ommastrephes bartramii* for different stocks

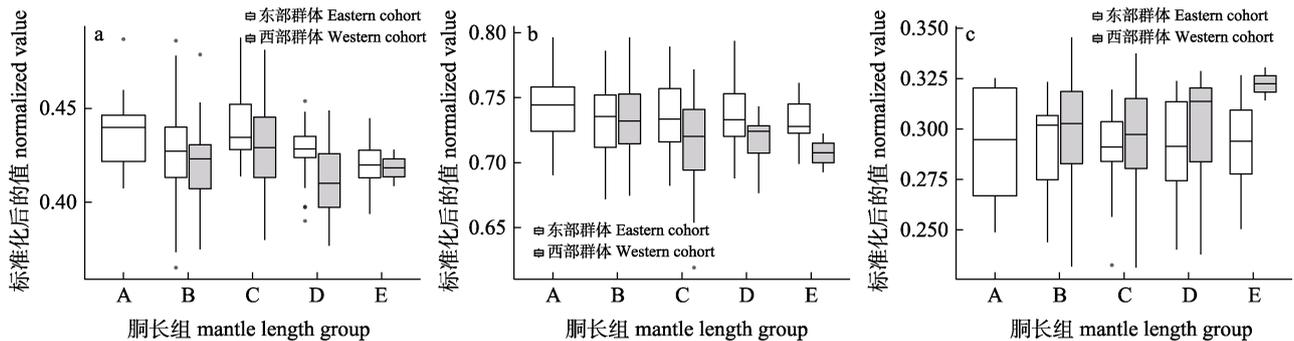


图 4 不同柔鱼群体标准化后参数值的分布

a. 鳍长; b. 鳍宽; c. 胴宽。横坐标胴长组见表 1; 白色为东部群体, 灰色为西部群体。

Fig. 4 Distribution of parameter values after standardization in different *Ommastrephes bartramii* groups

a. Fin length; b. Fin width; c. Mantle width. Mantle length group in x axis refer to table 1;

White represents eastern stock, and grey represents western stock.

2.2 几何形态测量

2.2.1 质心大小 质心是指物体质量中心, 质心大小是指每一个地标点到质心距离的平方和的平方根^[29]。它代表的是物体的几何形态, 以一个一维值表示, 值越大代表几何形态越大^[16]。根据校正后的质心大小计算结果, 东西部群体的质心大小对数值存在着一定的差异。同一胴长组中, 除 E 阶段外, 其他阶段的质心大小也存在着明显的不同。此外, 从图中还可以看出, 不同群体质心大小对数值的突变阶段是不一样的, 其中, 东部群体在胴长组 B~C 阶段变化比较明显, 而西部群体则在胴长组 C~D 阶段变化明显(图 5)。

2.2.2 多元协方差分析 基于几何形态测量的参

数, 本研究利用多元协方差分析, 以大小、群体、胴长组作为多元协方差分析的因子, 分析柔鱼在不同群体和不同胴长组间是否存在差异(表 3)。结果表明, 不同群体柔鱼个体形态差异不显著 ($P>0.05$), 不同胴长组间柔鱼个体形态存在极显著性差异 ($P<0.01$)。考虑到交互效应的影响, 大小 (size) 和胴长组 (group) 的交互效应对柔鱼个体形态的影响显著 ($P<0.01$), 即随着个体大小的变化, 不同胴长组间个体的形态变化存在差别。群体 (stock) 和胴长组 (group) 的交互效应对柔鱼个体形态的影响显著 ($P<0.01$), 即在群体的作用下, 不同胴长组间个体形态存在差异。因此, 不同群体在不同个体生长阶段, 柔鱼个体的生长模式有所不同。

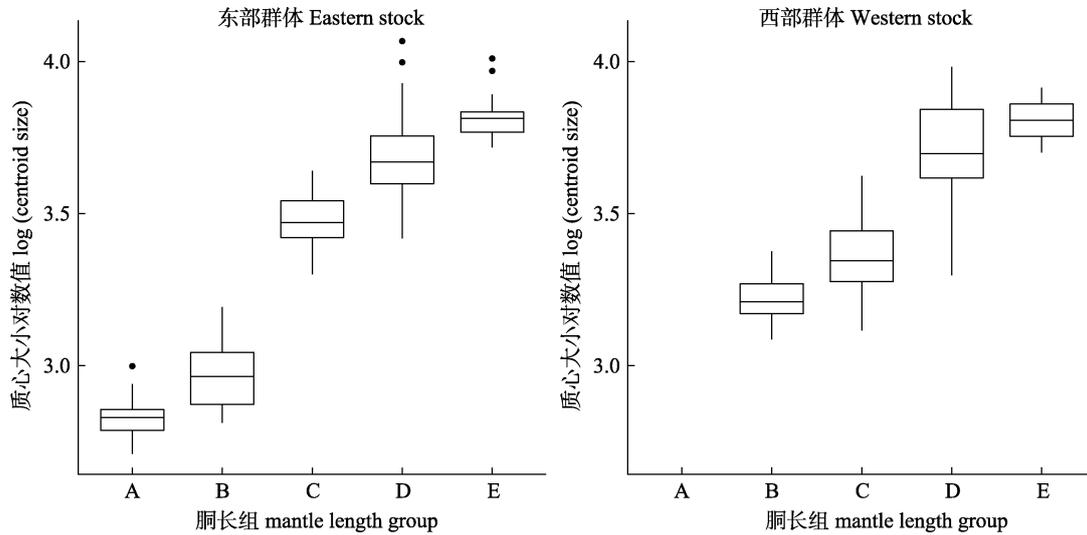


图 5 东西部群体柔鱼个体不同胴长组间质心大小对数值变化
横坐标胴长组见表 1.

Fig. 5 Centroid size variation in different mantle length groups of *Ommastrephes bartramii*
Mantle length group in x axis refers to table 1.

表 3 柔鱼个体形态的多元协方差分析

Tab. 3 MANCOVA of different effects on body morphology by stocks of *Ommastrephes bartramii*

因子 factor	df	SS	MS	R_{sq}	F	Z	P
大小 size	1	0.0112	0.0112	0.0348	8.7390	3.7565	0.001*
群体 stock	1	0.0028	0.0028	0.0087	2.1831	1.3987	0.080
胴长组 group	4	0.0262	0.0065	0.0815	5.1186	4.9227	0.001*
大小×群体 size×stock	1	0.0016	0.0016	0.0050	1.2461	0.6518	0.275
大小×胴长组 size×group	4	0.0122	0.0030	0.0380	2.3844	2.6676	0.006*
群体×胴长组 stock×group	3	0.0096	0.0032	0.0298	2.4899	2.4519	0.006*
大小×群体×胴长组 size×stock×group	3	0.0057	0.0019	0.0178	1.4910	1.1157	0.127
残差 residuals	197	0.2520	0.0013	0.7845			
合计 total	214	0.3212					

注: df 表示自由度; SS 表示平方和; MS 表示均方; R_{sq} 表示相关系数的平方; F 表示检验统计量; Z 表示效应大小。*代表有显著的统计学差异($P < 0.05$)。

Note: df indicates degrees of freedom; SS indicates sum of squares; MS indicates mean squares; R_{sq} indicates R-squared; F indicates test statistics; Z indicates effect size. * represents significant statistical differences ($P < 0.05$).

2.2.3 主成分分析 东部群体个体第 1 主成分(PC1)和第 2 主成分(PC2)的累计贡献率为 67.8% (分别为 40.2%和 27.6%), 西部群体 PC1 和 PC2 累计贡献率为 69.7% (分别为 45.4%和 24.3%), 两个群体的前两个主成分的贡献率均接近 70%, 因此可以认为东西部群体的前两个主成分均能较好地概括其柔鱼个体的形态变化。由 PC1 与 PC2 绘制的散点图可以看出, 不同群体的主成分散点图能较好地区分不同胴长组的个体, 部分空间位置有一定的重叠(图 6)。

2.2.4 形态可视化分析 基于薄板样条变形网格图分析显示(图 7), 对于不同群体同一胴长组中,

相较于西部群体, 东部群体的鳍更宽更长, 而胴体则较为细长。其中, 其形态在 D、E 阶段差异最为明显。在同一群体不同胴长组中, 东部群体在 A、C 阶段的鳍部较大, 在 E 阶段的胴体较窄; 西部群体在 B、C 阶段的鳍部较大, 在 D、E 阶段的胴体较宽, 其各个阶段的形态变化存在差异。

2.2.5 多元回归分析 多元回归分析表明, 在不同胴长组中, 东西部群体的回归曲线斜率均不一致(图 8), 这表明东部和西部群体柔鱼形态在不同阶段均具有不同的异速生长模式, 即不同阶段个体的变化规律有所不同。在不同群体同一胴长组中, 其异速生长模式也有所差异, 由差异率可以

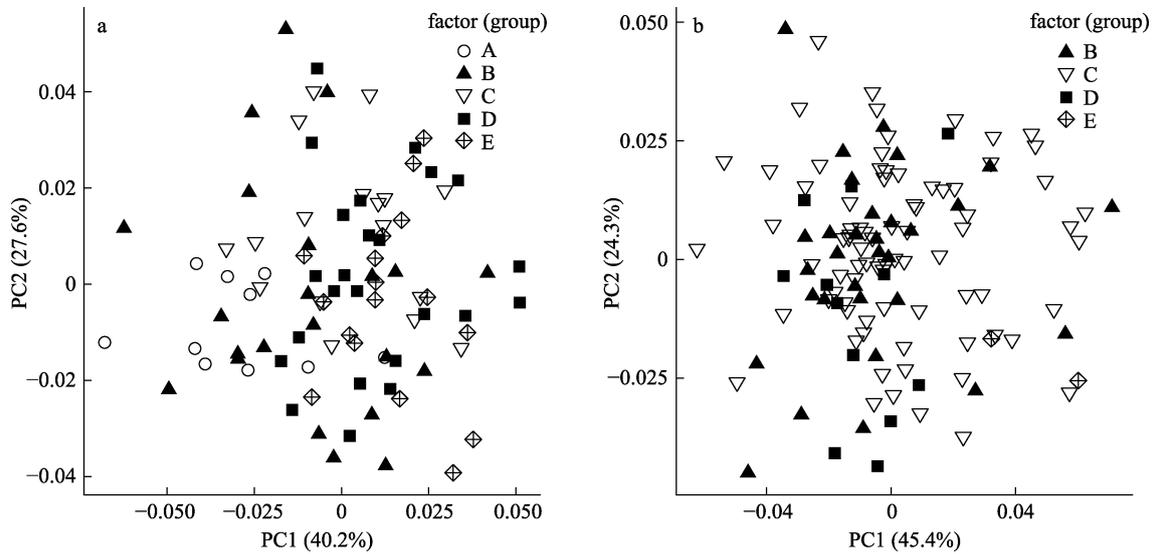


图 6 不同群体柔鱼个体第一和第二主成分散点图

a. 东部群体; b. 西部群体. A-E 为胴长组(见表 1).

Fig. 6 Scatter plots of PC1 and PC2 of *Ommastrephes bartramii* from different stocks
a. Eastern stock; b. Western stock. A-E represent the mantle length groups (referring to table 1).

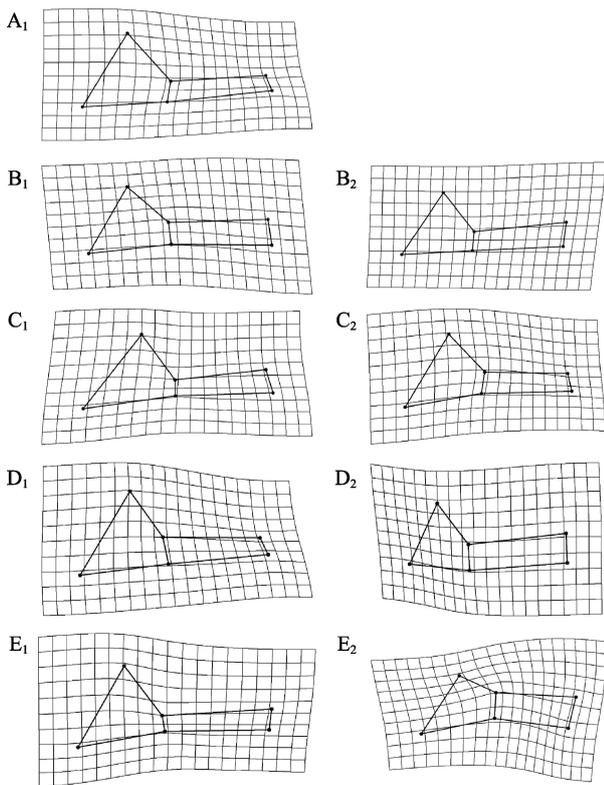


图 7 不同群体柔鱼个体形态的薄板样条图

A-E 为胴长组(见表 1).

1 代表东部群体; 2 代表西部群体.

Fig. 7 Thin-plate spline of wireframe deformation grids of *Ommastrephes bartramii* mantle morphology from different stocks
A-E represent mantle length groups (referring to table 1).
1 represents the eastern stock; 2 represents the western stock.

看出, 在胴长 C 阶段(300~400 mm)中东西部群体的差异最大(表 4), 这表明 C 阶段的生长差异是造成两个群体差异的主要原因。

3 讨论

本研究采用基于地标点的几何形态测量方法, 对北太平洋东西部群体柔鱼在不同胴长组间的大小、形态和异速生长模式进行了比较分析。结果表明, 柔鱼个体形态在群体和胴长组两个因子的交互作用上存在显著性差异($P < 0.01$)(表 3)。这表明, 不同群体柔鱼在不同胴长组间, 其形态的变化存在差异。柔鱼的生长易受到外界因素的影响, 其个体形态的变化与栖息海域环境、食物可利用性及摄食习性有关^[10-11,30]。在北太平洋海域, 有着主要的两大流系: 高温高盐的黑潮和低温低盐的亲潮。两股海流汇集后向东延伸, 在 160°E 以西的海域其交汇势力较强, 锋面明显, 而在 160°E 以东的海域仅受黑潮续流和亲潮续流的影响, 交汇势力较弱, 锋面不明显^[31-32]。因此, 东、西部群体所处的环境大有不同。与此同时, 不同群体柔鱼洄游路线的不同^[30], 也导致了不同群体各生长阶段栖息海域环境的变化也并不相同。因此, 不同群体在不同阶段柔鱼个体形态的差异可能是对这种不同环境变化的适应性响应。

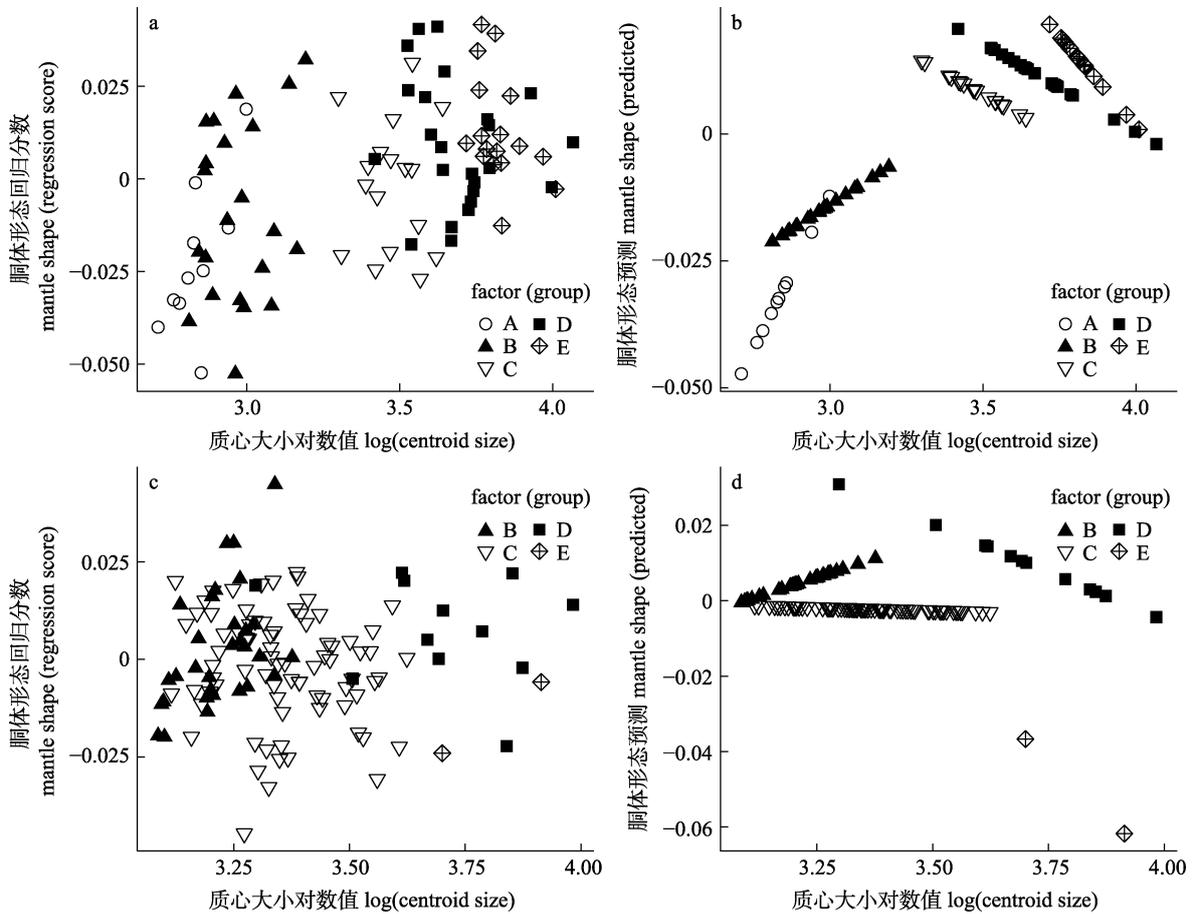


图 8 东部群体(a, b)和西部群体(c, d)柔鱼形态回归得分及形态预测值与质心大小对数值的关系
A-E 为胴长组(见表 1)。

Fig. 8 Results of mantle shape of regression score and predicted values of *Ommastrephes bartramii* versus log centroid size in eastern (a, b) and western (c, d) stocks
A-E represent mantle length groups (refer to table 1).

表 4 不同群体柔鱼各阶段的回归曲线斜率值

Tab. 4 The slope of regression curve in each stage of *Ommastrephes bartramii* in different stocks

	A (<200 mm)	B (200–300 mm)	C (300–400 mm)	D (400–500 mm)	E (>500 mm)
东部群体 eastern stock	0.1213	0.0387	-0.0331	-0.035	-0.0707
西部群体 western stock	-	0.0403	-0.0034	-0.0514	-0.1174
差异率 difference rate	-	0.3970	0.8973	0.3191	0.3978

主成分分析结果显示东西部群体柔鱼在不同胴长组的形态分区均较为明显, 表明不同阶段柔鱼形态存在一定的差异(图 6)。形态多样性是遗传、发育和环境影响的结果^[15]。形态的变化可能表明不同组织功能的改变、对环境压力的响应以及不同生活史特征差异^[33]。薄板样条分析(图 7)与传统形态测量结果(图 4)相似, 结果表明在同一胴长组内, 不同群体柔鱼形态存在差异。其中, 相对西部群体, 东部群体的鳍部面积更大, 胴体较

为细长。鱿鱼在移动过程中, 鳍部的拍动会产生推动力, 带动身体前行, 同时鳍部的拍动也可以实现身体在水中的浮沉^[34]。Arkhipkin 等^[35]和 Jones 等^[23]认为更加流线型的身体和更发达(更大)的鳍有利于减少海流的阻力, 增强其滑行能力, 从而有利于鱿鱼迁移与捕食行为。西部群体处于黑潮与亲潮的交汇处, 初级生产力高, 而东部群体受到交汇海流的影响弱, 初级生产力低。因此, 不同群体迁移策略与觅食行为的不同可能导致这

一现象的出现。在同一群体中,东部群体柔鱼的鳍和胴体形态在各个阶段内存在着一定的差异,西部群体亦是如此。研究表明,摄食规律的变化可能是影响不同生活史阶段形态变化的关键因素^[22]。柔鱼在幼稚鱼时期一般以甲壳类和浮游动物为食;到成鱼期,则以头足类和鱼类为食^[36]。因此,不同生活史阶段的食物组成不同,造成其发育过程中生长速度的不同,从而导致其形态变化的不同。此外,水动力也是影响形态变化的重要因素之一^[15]。柔鱼在洄游过程中会受到黑潮亲潮的影响,不同时期其栖息地的海流状况差别较大,而柔鱼的不同形态类型可能是为了适应不同的水动力。

多元回归分析表明,不同群体随着个体的生长,其生长模式会发生变化(图 8),这一结果在质心大小的分析中也有所体现(图 5)。这可能因为其在发育过程中的洄游特征导致了不同生活史阶段所经历的环境(水温、食物组成等)不同有关^[36]。东部群体的生长模式在胴长组为 200~300 mm 与 300~400 mm 间差别最大,这可能与东部群体不同性别的洄游路线有关。本研究中东部群体雄性最大胴长小于 300 mm。Ichii 等^[10]认为东部群体胴长在 250 mm 前,雌雄个体会处在同一个栖息环境区域中,在繁殖生长期,东部群体的雌性个体会先向北洄游到初级生产力较高的区域,而雄性个体则一直栖息于一个区域。西部群体的生长变化在胴长组为 300~400 mm 与 400~500 mm 间最大。西部群体柔鱼个体主要栖息于亚热带锋区(40°N~45°N),在 10—11 月,柔鱼逐渐开始向南进行产卵洄游^[37]。在这个过程中,会导致其形态生长变化较大。此外,不同群体在同一胴长组,其生长模式也存在差异。Ichii 等^[10]也认为不同群体的柔鱼个体即使处在同一生长阶段,也有着不同的生长速度。其中,本研究发现,胴长组为 300~400 mm 时生长差异最为明显(表 4),是两个群体差异存在的主要原因。Chen 等^[38]对北太平洋东部和西部群体的生长进行研究,发现两个群体在胴长小于 350 mm 时其生长状况相似,而在大于 350 mm 后,出现明显差异。本研究结果与其相符。Fang 等^[39]利用角质颚稳定同位素对北太平洋不同群体柔鱼的生态位进行研究,发现东部群体的营养级平台期是在胴

长 370~420 mm,而西部群体是在胴长 300~350 mm,作者认为营养级平台期与性成熟时期有关,在此时期,柔鱼摄食所产生的的能量多用于性腺的发育,而用于胴体生长的能量较少。因此性成熟时期的不同可能导致不同群体在此阶段的差异较大。

综上所述,北太平洋不同群体柔鱼个体形态在不同生长阶段变化规律并不一致,其大小、形状和异速生长模式都存在差异。本研究对不同群体柔鱼个体形态的变化规律进行初步分析,认为栖息环境和摄食习性是影响的主要因素。后续研究中应结合具体的环境因子(如水温、叶绿素、海流等因子),更加深入探讨不同群体柔鱼的生长规律,以及对环境的响应方式,为掌握大洋性鱿鱼的生活史及生存进化规律提供有力的科学依据。

参考文献:

- [1] Wang Y G, Chen X J. World's Commercially Oceanic Ommastrephidae Resources and Fisheries[M]. Beijing: Ocean Press, 2005. [王尧耕, 陈新军. 世界大洋性经济柔鱼类资源及其渔业[M]. 北京: 海洋出版社, 2005.]
- [2] Chen X J. Development status of world cephalopod fisheries and suggestions for squid jigging fishery in China[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2019, 28(3): 321-330. [陈新军. 世界头足类资源开发现状及我国远洋鱿钓渔业发展对策[J]. 上海海洋大学学报, 2019, 28(3): 321-330.]
- [3] Chen X J. Fisheries Resources and Fishing Ground[M]. Beijing: Ocean Press, 2004. [陈新军. 渔业资源与渔场学[M]. 北京: 海洋出版社, 2004.]
- [4] Yatsu A, Tanaka H, Mori J. Population structure of the neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*, in the North Pacific Ocean[M]//Okutani T. Contributed Papers to International Symposium on Large Pelagic Squids. Tokyo: Japan Marine Fishery Resources Research Center, 1998: 31-48.
- [5] Fang Z, Liu B L, Chen X J, et al. Ontogenetic difference of beak elemental concentration and its possible application in migration reconstruction for *Ommastrephes bartramii* in the North Pacific Ocean[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2019, 38(10): 43-52.
- [6] Hammami I, Bahri-Sfar L, Kaoneche M, et al. Morphological characterization of striped seabream (*Lithognathus mormyrus*, Sparidae) in some Mediterranean lagoons[J]. Cybium: International Journal of Ichthyology, 2013, 37(1-2): 127-139.
- [7] Scharnweber K. Morphological and trophic divergence of lake and stream minnows (*Phoxinus phoxinus*)[J]. Ecology

- and Evolution, 2020, 10(15): 8358-8367.
- [8] Abaunza P, Gordo L S, Santamaría M T G, et al. Life history parameters as basis for the initial recognition of stock management units in horse mackerel (*Trachurus trachurus*)[J]. Fisheries Research, 2008, 89(2): 167-180.
- [9] Gao X D, Fang Z, Chen X J, et al. Variation in beak morphology of *Dosidicus gigas* in different waters of the eastern equatorial Pacific[CO/OL]. 2022. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/31.1283.s.20210528.1454.002.html>. [高小迪, 方舟, 陈新军, 等. 东太平洋赤道不同海域茎柔鱼角质质形态差异[CO/OL]. 2022. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/31.1283.s.20210528.1454.002.html>.]
- [10] Ichii T, Mahapatra K, Sakai M, et al. Life history of the neon flying squid: Effect of the oceanographic regime in the North Pacific Ocean[J]. Marine Ecology Progress Series, 2009, 378: 1-11.
- [11] Yatsu A, Midorikawa S, Shimada T, et al. Age and growth of the neon flying squid, *Ommastrephes bartrami*, in the North Pacific Ocean[J]. Fisheries Research, 1997, 29(3): 257-270.
- [12] Han P W, Chen X J, Fang Z, et al. Discriminant analysis of two *Scomber* species in the East China Sea based on shape and otolith morphology[J]. Marine Fisheries, 2020, 42(2): 161-169. [韩霈武, 陈新军, 方舟, 等. 基于鱼体和耳石形态的东海两种鲈属鱼类判别分析[J]. 海洋渔业, 2020, 42(2): 161-169.]
- [13] Su H. Identification application of geometric morphometrics in ommastrephide economic zone[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2016. [苏杭. 几何形态测量学法在大洋性头足类种间及种群鉴别中的应用[D]. 上海: 上海海洋大学, 2016.]
- [14] Kendall D. Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology[J]. Bulletin of the London Mathematical Society, 1994, 26(3): 317-318.
- [15] Braga R, Crespi-Abril A C, Molen S, et al. Analysis of the morphological variation of *Doryteuthis sanpaulensis* (Cephalopoda: Loliginidae) in Argentinian and Brazilian coastal waters using geometric morphometrics techniques[J]. Marine Biodiversity, 2017, 47(3): 755-762.
- [16] Chen X J, Fang Z, Su H, et al. Review and application of geometric morphometrics in aquatic animals[J]. Journal of Fisheries of China, 2013, 37(12): 1873-1885. [陈新军, 方舟, 苏杭, 等. 几何形态测量学在水生动物中的应用及其进展[J]. 水产学报, 2013, 37(12): 1873-1885.]
- [17] Neige P. Spatial patterns of disparity and diversity of the recent cuttlefishes (Cephalopoda) across the old world[J]. Journal of Biogeography, 2003, 30(8): 1125-1137.
- [18] Neige P, Boletzky S. Morphometrics of the shell of three *Sepia* species (Mollusca: Cephalopoda): Intra- and interspecific variation[J]. Zoologische Beitrage, 1997, 38(2): 137-156.
- [19] Fang Z, Chen X J, Su H, et al. Evaluation of stock variation and sexual dimorphism of beak shape of neon flying squid, *Ommastrephes bartrami*, based on geometric morphometrics[J]. Hydrobiologia, 2017, 784(1): 367-380.
- [20] Fang Z, Fan J T, Chen X J, et al. Beak identification of four dominant *Octopus* species in the East China Sea based on traditional measurements and geometric morphometrics[J]. Fisheries Science, 2018, 84(6): 975-985.
- [21] Lombarte A, Rufino M M, Sánchez P. Statolith identification of Mediterranean Octopodidae, Sepiidae, Loliginidae, Ommastrephidae and Enoploteuthidae based on warp analyses[J]. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2006, 86(4): 767-771.
- [22] 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.
- [23] Jones J B, Pierce G J, Saborido-Rey F, et al. Size-dependent change in body shape and its possible ecological role in the Patagonian squid (*Doryteuthis gahi*) in the Southwest Atlantic[J]. Marine Biology, 2019, 166(5): 1-17.
- [24] Lipiński M R, Underhill L G. Sexual maturation in squid: Quantum or continuum?[J]. South African Journal of Marine Science, 1995, 15(1): 207-223.
- [25] Adams D C, Otárola-Castillo E. Geomorph: an r package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data[J]. Methods in Ecology and Evolution, 2013, 4(4): 393-399.
- [26] Viscosi V, Cardini A. Leaf morphology, taxonomy and geometric morphometrics: A simplified protocol for beginners[J]. PLoS ONE, 2011, 6(10): e25630.
- [27] Vecchione M, Sosnowski A, Young R E. *Walvisteuthis jeremiahi* n. sp. (Mollusca: Cephalopoda), an onychoteuthid squid from the gulf of Mexico[J]. Proceedings of the Biological Society of Washington, 2015, 128(2): 164-175.
- [28] Rohlf F J, Slice D. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks[J]. Systematic Biology, 1990, 39(1): 40-59.
- [29] Yu F Z. Application of geometric morphometrics in zooarchaeology: Basic theory and method[J]. Cultural Relics in Southern China, 2020(1): 146-152. [喻方舟. 几何形态测量在动物考古学中的应用: 基本理论与方法[J]. 南方文物, 2020(1): 146-152.]
- [30] Jin Y. Comparison of western and eastern cohorts of neon

- flying squid *Ommastrephes bartramii* based on the beak in the north Pacific Ocean[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2015. [金岳. 北太平洋柔鱼东西部群体的角质颚比较研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2015.]
- [31] Tang F H, Yue D D, Xiong M S, et al. Interpretation of *Convention on the Conservation and Management of High Seas Fisheries Resources in the North Pacific Ocean* and coping strategies from China oceanic fisheries[J]. *Fishery Information & Strategy*, 2016, 31(3): 210-217. [唐峰华, 岳冬冬, 熊敏思, 等. 《北太平洋公海渔业资源养护和管理公约》解读及中国远洋渔业应对策略[J]. *渔业信息与战略*, 2016, 31(3): 210-217.]
- [32] Chen X J. An analysis on marine environment factors of fishing ground of *Ommastrephes bartrami* in northwestern pacific[J]. *Journal of Shanghai Fisheries University*, 1997, 6(4): 263-267. [陈新军. 关于西北太平洋的柔鱼渔场形成的海洋环境因子的分析[J]. *上海水产大学学报*, 1997, 6(4): 263-267.]
- [33] Zelditch M L. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*[M]. New York: Elsevier Academic Press, 2004.
- [34] Peng X Q, Chu W H, Yao J L, et al. Numerical research on the fin flapping propulsion mechanism of bionic squid[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2021, 30(1): 163-170. [彭晓清, 初文华, 姚佳玲, 等. 仿生鱿鱼肉鳍扑动推进机理数值研究[J]. *上海海洋大学学报*, 2021, 30(1): 163-170.]
- [35] Arkhipkin A, Weis R, Mariotti N, et al. 'tailed' cephalopods[J]. *Journal of Molluscan Studies*, 2015, 81(3): 345-355.
- [36] Fang Z. Fisheries ecology of neon flying squid *Ommastrephes bartramii* in north Pacific Ocean based on beak[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2016. [方舟. 基于角质颚的北太平洋柔鱼渔业生态学研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2016.]
- [37] Watanabe H, Kubodera T, Ichii T, et al. Feeding habits of neon flying squid *Ommastrephes bartramii* in the transitional region of the central North Pacific[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2004, 266: 173-184.
- [38] Chen C S, Chiu T S. Variations of life history parameters in two geographical groups of the neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*, from the North Pacific[J]. *Fisheries Research*, 2003, 63(3): 349-366.
- [39] Fang Z, Thompson K, Jin Y, et al. Preliminary analysis of beak stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) stock variation of neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*, in the North Pacific Ocean[J]. *Fisheries Research*, 2016, 177: 153-163.

Growth variation in mantle morphology of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) from different stocks based on geometric morphometrics

HAN Peiwu¹, WANG Chao¹, FANG Zhou^{1,2,3,4,5}, CHEN Xinjun^{1,2,3,4,5}

1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China;
3. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China;
4. Key Laboratory of Ocean Fisheries Exploitation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China;
5. Scientific Observing and Experimental Station of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China

Abstract: Geometric morphometrics analysis based on landmarks of cephalopod hard tissue has been widely studied in recent years aided by the development of statistical and computational technology. However, there has been little research on mantle morphology, which often changes in cephalopods as an intuitive reflection of its growth. Therefore, 214 *Ommastrephes bartramii*, captured in the North Pacific Ocean from May to November 2020, were analyzed for growth variation in mantle morphology by using traditional morphometrics and geometric morphometrics analysis based on landmarks. Four external morphological parameters of mantle were measured by traditional morphometrics analysis, and six landmarks were set on the mantle image and digitized by geometric morphometrics analysis. The results showed that the interaction of stock and mantle length groups had a different effect on the morphology of *O. bartramii* ($P < 0.01$). The principal component analysis showed that the division of different mantle length groups in eastern and western stocks was significant, and some spatial positions overlapped to a certain extent. The result of thin-plate spline deformation mesh was similar to the traditional morphometrics analysis, which showed that the fin is larger and the mantle more slender in eastern stock in comparison to those of western stock. The multiple regression analysis showed there were different growth patterns among different mantle length groups, regardless of stock. In the same mantle length group, the growth difference between the two stocks at the 300–400 mm stage was the largest. In summary, the morphology and allometric growth pattern of *O. bartramii* of different stocks gradually change with the growth of individuals, which may be related to the changes of habitat environment and feeding habits. Geometric morphometrics analysis is an effective means to study the individual morphological growth changes of different stocks, but it still needs to be verified by combining with traditional morphometrics analysis.

Key words: *Ommastrephes bartramii*; individual morphology; geometric morphometrics; stocks; mantle length group

Corresponding author: FANG Zhou. E-mail: zfang@shou.edu.cn