

DOI: 10.12264/JFSC2020-0520

南黄海和东海中南部小黄鱼种群形态分化

薛艳会^{1,2,3}, 刘尊雷^{2,3}, 李圣法^{2,3}, 吴磊⁴, 卢占晖⁵, 程家骅^{2,3}

1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;
2. 中国水产科学研究院东海水产研究所, 上海 200090;
3. 农业农村部东海渔业资源开发利用重点实验室, 上海 200090;
4. 江苏省海洋水产研究所, 江苏 南通 226007;
5. 浙江省海洋水产研究所, 浙江 舟山 316004

摘要: 为探索不同地理种群的小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)形态分化, 本研究以南黄海和东海中南部生殖与非生殖群体为研究对象, 采用 *t* 检验、主成分分析、差异系数判定等分析方法, 对小黄鱼种群 31 个表型性状进行系统分析。结果表明, 南黄海种群和东海中南部种群的表型性状存在广泛的变异, 生殖期平均变异系数分别为 7.77% 和 6.48%, 非生殖期变异系数为 8.65% 和 7.62%, 南黄海种群变异强度高于东海中南部种群, 变异系数差异主要为横轴测量性状。生殖期和非生殖期分别有 15 个和 16 个性状存在显著差异($P < 0.05$), 7 个性状在两个时期存在显著性差异, 而且这些性状差异又能在种群内部保持相对稳定。主成分分析结果表明, 生殖期 4 个主成分方差累积贡献率 48%, PC2 和 PC3 得分在检测种群差别时达到极显著水平($P < 0.01$), 因子负荷较高的性状主要是头部、背鳍、臀鳍和腹部; 非生殖期 4 个主成分方差累积贡献率 46.61%, PC1 和 PC2 得分在检测种群差别时达到极显著水平($P < 0.01$), 因子负荷较高的性状主要是头部、体高、背鳍/腹鳍与臀鳍长度。两个地理种群在头部和躯干部位的性状产生了分化, 与南黄海群相比, 东海中南部群头部较高, 背鳍和臀鳍较长, 而头缘和腹部较短。这种形态变异可能与洄游生活史策略诱导的表型性状特化有关, 研究结果支持迁移行为和复杂生境提高了环境适应性这一结论, 有助于更好地了解物种的生态学特征和进化趋势。

关键词: 小黄鱼; 生殖群体; 形态差异; 框架法; 主成分分析

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2021)09-1162-13

物种的局部适应性在其提高生存和繁殖成功率^[1]以及物种相互作用的生态和进化动力学方面起着重要作用^[2]。物种适应性依赖于特定功能作用性状的特化, 即自然选择所赋予物种的表型可塑性, 又通过遗传传递将局部适应进行固化, 从而在形态结构、生理功能、行为与生活史等方面表现出差异^[3]。几乎所有的物种在种群内和种群间都表现出形态上的变异^[4]。鱼类种群之间通常观察到环境诱导与生境相关的表型变异^[5-6]。这种表型变化受到各种环境条件的影响, 包括水文水质、栖息地偏好、底质类型等^[7-8]。此外, 生物因

素, 如洄游习性、饵料保障、竞争和捕食也促进了鱼类的形态变异^[9-11]。鉴于鱼类表型特化提高了对栖息地变化的适应能力, 并可能导致种群的遗传结构和亚种群间的生殖隔离, 因此, 形态特化研究有助于更好地了解物种的生态学特征和进化趋势, 从而提高鱼类管理和保护水平^[12]。

形态计量分析是数学和统计学方法的结合, 用以量化和描述生物体形态变化特征。框架网络体系(truss network system, TNS)是一种多维空间度量鱼体外部形态的测量方法, 它将鱼体分成若干功能单位区, 通过选取生物体代表性的形态标

收稿日期: 2020-11-22; 修订日期: 2020-12-31.

基金项目: 农业农村部财政专项项目(125C0505)

作者简介: 薛艳会(1996-), 女, 硕士研究生, 研究方向为渔业资源评估. E-mail: 1256503920@qq.com

通信作者: 程家骅(1965-), 男, 研究员, 主要从事海洋渔业资源、渔业生态学研究. E-mail: ziyuan@sh163.net

志点,使其在各方向连接成线,从而形成覆盖整个鱼体的统一网络^[13-15]。由于TNS不受方向和位置变化的限制^[16],可以体现形态变化的空间格局^[13],克服了传统测量方法固有的缺点,因此在捕捉形态信息方面具有较高的能力,已广泛应用于养殖和野生鱼类形态分化以及种群鉴别研究^[17-19]。该方法同样适用于种群、群体和集合等不同分类水平的研究^[20-22]。

小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)属于石首鱼科、黄鱼属,是广泛分布于西北太平洋区,包括中国、朝鲜、韩国近海的近底层鱼类^[23]。年产量约占我国海洋捕捞总产量的2.71%^[24],是我国重要的目标捕捞鱼种之一,也是渔业资源研究的热点种类之一。小黄鱼是许多形态学研究的对象,在早期的研究中,对小黄鱼的形态研究主要是通过形态计量进行体质量关联分析或种群结构划分^[25-27],对探索不同种群与其栖息地相关的形态变异较少涉及。在种群划分上,对南黄海和东海群体的判别也存在较大分歧,早期通过形态学、遗传等分析技术,基本认为南黄海和东海小黄鱼是两个独立的种群^[28-30]。2000年之后,有学者提出两个群体无显著分化,应归属黄海南部-东海种群^[31-32]。“独立种群”假说认为,小黄鱼南黄海种群在中韩渔业协定暂定措施水域东部和东海北部外海越冬,至江苏南部近岸产卵,具有长距离跨界洄游习性;东海种群表现出定居现象,越冬和生殖仅限于浙江南部和福建北部海域小范围迁移^[33]。基于此假说,本研究选取洄游履历和生境完全不同的吕泗渔场和闽东渔场为两个种群采集位置,以生殖期和非生殖期群体为研究对象,通过形态计量测定表型性状变化,探索长距离洄游和短距离迁移策

略是否会诱导鱼类表型可塑性,并阐述种内表型变异对洄游行为的适应性。

1 材料和方法

1.1 材料来源

样品采自南黄海吕四海域和东海中南部宁德海域(图1),两个海域的水文、底质、海流等生境特征均有明显差异,分别代表南黄海和东海中南部两个地理种群。样本分非生殖期和生殖期两个阶段采集,第一阶段为非生殖期,两个地理种群的采集时间均为2019年10月中旬,性腺成熟度为I-II期;第二阶段为生殖期,宁德采集时间为2020年1月中旬,吕四采集时间为2020年4月中旬,性腺成熟度为III-V期。生物体征详细信息见表1。

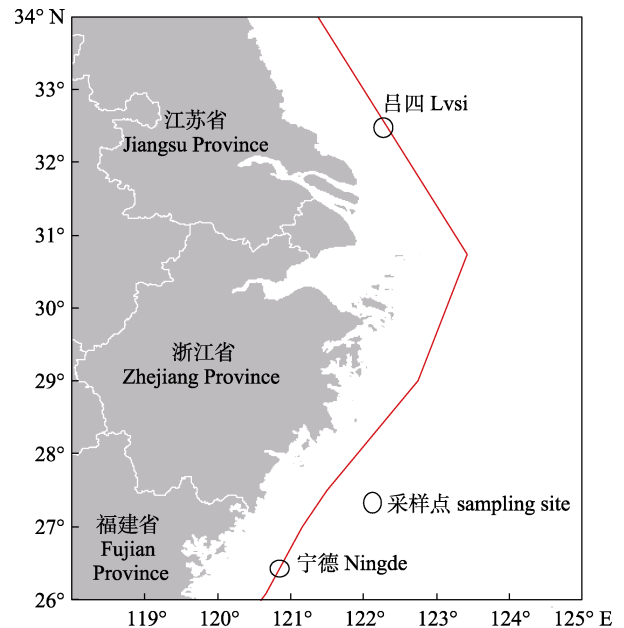


图1 小黄鱼采样地点

Fig. 1 Sampling sites of *Larimichthys polyactis*

表1 小黄鱼群体形态测量样本

Tab.1 *Larimichthys polyactis* population morphological measurement sample

采样地点 sampling location	经纬度范围 latitude and longitude range	阶段 stage	采样时间 sampling time	数量 umber	性腺成熟度 gonadal maturity	体长范围/mm body length range	平均体长/mm average body length
吕四 Lvsi	32°00'N-32°30'N, 121°30'E-122°00'E	非生殖期 non-reproductive period 生殖期 reproductive period	2019.10.11 2020.4.12	41 60	I-II III-V	95-158 96-170	129.29±15.64 128.02±16.68
宁德 Ningde	26°00'N-26°30'N, 120°30'E-121°00'E	非生殖期 non-reproductive period 生殖期 reproductive period	2019.10.15 2020.1.14	38 58	I-II III-V	136-169 133-178	151.24±12.82 155.60±10.05

1.2 形态数据测量

使用传统形态测量法和框架法相结合的方式对小黄鱼进行形态学测量。共 31 个形态计量性状, 其中传统形态学指标 12 个(图 2); 参照框架方法^[34]选择 9 项形态标志点(图 3), 构成 19 项框架参数(表 2)。采用佳能数码相机(EOS 5D mark III)逐条拍摄, 每尾鱼的相机参数设置和拍摄距离相同。图像分析采用 ImageJ (AxioVision Release 4.8)完成, 对每个形态标志点连线距离构成了框架网络体系。为评估图像分析的准确性, 对 20 尾个体的所有形态变量进行了单独测量, 并与图像分析获得的测量值进行校正。

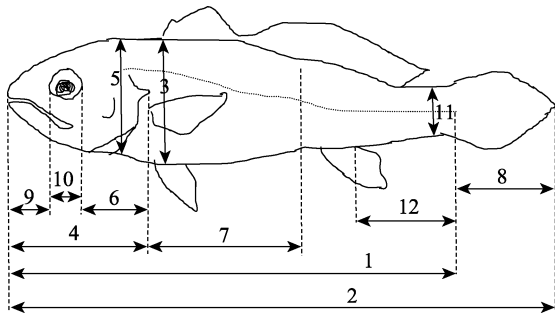


图 2 小黄鱼形态测量示意图

1: 体长; 2: 全长; 3: 体高; 4: 头长; 5: 头高; 6: 眼后头长; 7: 躯干长; 8: 尾长; 9: 吻长; 10: 眼径; 11: 尾柄高; 12: 尾柄宽。

Fig. 2 Schematic diagram of morphological measurement of *Larimichthys polyactis*

1: total length; 2: full length; 3: body depth; 4: head length; 5: head height; 6: postorbital head length; 7: trunk length; 8: tail length; 9: snout length; 10: eye diameter; 11: caudal peduncle depth; 12: caudal peduncle width.

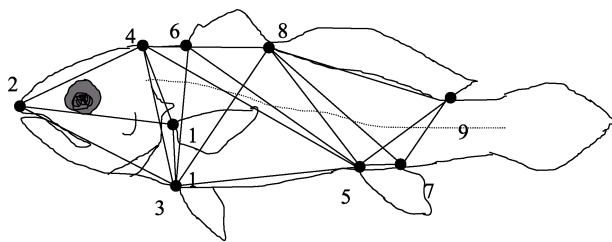


图 3 小黄鱼框架测量示意图

1-9 为定位点。1: 胸鳍起点; 2: 吻端; 3: 腹鳍起点; 4: 鳃盖背部末端; 5: 臀鳍起点; 6: 背鳍起点; 7: 臀鳍末端; 8: 第一背鳍末端; 9: 第二背鳍末端。

Fig. 3 Schematic diagram of frame measurement of *Larimichthys polyactis*

1-9 are the anchor points. 1: the beginning of the pectoral fin; 2: the snout end; 3: the beginning of the pelvic fin; 4: the dorsal end of the operculum; 5: the beginning of the anal fin; 6: the beginning of the dorsal fin; 7: the end of the anal fin; 8: the end of the first dorsal fin; 9: the end of the second dorsal fin.

1.3 统计分析

由于两个地理种群小黄鱼个体大小差异较明显, 为消除鱼体规格对测量性状的影响, 更好地描述鱼类的形态并鉴别形态差异, 将每个样本的原始形态测量值除以体长进行校正^[18,34], 共获得 29 项比值性状(体长和全长不用于分析)参与统计分析。

采用独立样本 t 检验方法, 分别检验生殖期和非生殖期不同地理种群间小黄鱼平均体长和所选形态变量的显著性差异。两组的形态学变量均符合正态分布标准(Shapiro-Wilk 正态性检验, $P > 0.05$)。应用 Levene's 进行方差齐性检验, 根据方差齐性和方差不齐检验结果, 对形态变量选择不同的 t 检验方式。

通过主成分分析(principal component analysis, PCA)减少冗余形态变量, 并提取代表种群分化的典型性状来确定两个地理种群之间的总体形态变异。为了检验主成分分析数据的适用性, 进行了 Bartlett 球度检验^[35], 达到显著性($P < 0.01$)。对数据矩阵进行标准化处理消除数据量纲的影响, 生成相关矩阵, 根据矩阵方差旋转最大化计算主成分因子负荷和因子得分。主成分提取数量根据特征值 > 1 并结合碎石图辅助进行选择, 变量负荷值用来判断对地理种群形态分化贡献度较高的性状, 一般认为因子负荷值大于 0.3 为显著, 大于 0.4 为较显著, 大于 0.5 为极显著^[36]。本研究每个主成分显著因子负荷的阈值取值 0.5。根据主成分的个体得分构建散点图以揭示地理群体分化。

为进一步探索两个地理种群在形态指标上的分化程度, 选择 PCA 分析中对形态差异贡献度较高的指标, 按照划分亚种 75% 的法则^[37], 计算差异系数(CD 值)。若 CD 值大于 1.28, 则两群体可视为亚种以上水平的分类差异, 反之则认为差异未达到亚种水平, 属于种内差异。计算公式如下:

$$CD = (M1 - M2) / (S1 + S2)$$

式中, M1 和 M2 分别表示两群体测量性状的平均值; S1 和 S2 为两群体测量性状标准差。

数据统计分析采用 Excel 2016 和 R 4.0.2 完成, PCA 分析为 FactoMineR 包, 绘图采用 ggplot2 包。

表 2 小黄鱼形态学指标
Tab. 2 Morphological indexes of *Larimichthys polyactis*

代码 code	测量性状 measurement trait	代码 code	测量性状 measurement trait
1	体长(吻端到最后一枚尾椎的水平距离) total length [horizontal rectilinear distance (hor. rd) between the end of the snout & the end of the caudal vertebrae]	17	2-4 (吻端至鳃盖背部末端的距离) 2-4 (rd between the snout & the end of operculum dorsal)
2	全长(吻端到尾鳍末端之间的水平距离) full length (hor. rd between the end of the snout & the end of caudal fin)	18	3-4 (腹鳍起点至鳃盖背部末端的距离) 3-4 (rd between the the beginning of pelvic fin & the dorsal end of the operculum)
3	体高(鱼体的最大高度) body depth [vertical (ver.) rd at the highest part of the body]	19	3-5 (腹鳍起点至臀鳍起点的距离) 3-5 (rd between the the beginning of pelvic fin & the beginning of the anal fin)
4	头长(吻端到鳃盖后缘之间的水平距离) head length (hor. rd between the end of the snout & the back edge of an operculum)	20	3-6 (腹鳍起点至背鳍起点的距离) 3-6 (rd between the the beginning of pelvic fin & the beginning of the dorsal fin)
5	头高(头部最大宽度) head height (ver. rd at the highest part of the head)	21	3-8 (腹鳍起点至第一背鳍末端的距离) 3-8 (rd between the the beginning of pelvic fin & the end of the first dorsal fin)
6	眼后头长(眼眶后缘到鳃盖后缘之间的距离) postorbital head length (hor. rd between the back edge of an orbit & the back edge of an operculum)	22	4-5 (鳃盖背部末端至臀鳍起点的距离) 4-5 (rd between the end of operculum dorsal & the beginning of the anal fin)
7	躯干长(鳃盖后缘到肝门上方的垂直距离) trunk length (ver. rd between the back edge of an operculum & the upper part of the hilum)	23	4-6 (鳃盖背部末端至背鳍起点的距离) 4-6 (rd between the end of operculum dorsal & the beginning of the dorsal fin)
8	尾长(尾鳍基部到尾鳍末端之间的水平距离) tail length (hor. rd between the base of the tail fin & the end of the tail fin)	24	5-6 (臀鳍起点至背鳍起点的距离) 5-6 (rd between the beginning of the anal fin & the beginning of the dorsal fin)
9	吻长(吻端到眼眶前缘的水平距离) snout length (hor. rd between the end of the snout & the front edge of an orbit)	25	5-7 (臀鳍起点至臀鳍末端的距离) 5-7 (rd between the beginning of the anal fin & the end of the anal fin)
10	眼径(眼眶前后缘之间水平距离) eye diameter (hor. rd between the front & the back edges of the orbit)	26	5-8 (臀鳍起点至第一背鳍末端的距离) 5-8 (rd between the beginning of the anal fin & the end of the first dorsal fin)
11	尾柄高(尾柄最小高度) caudal peduncle depth (caudal peduncle depth)	27	5-9 (臀鳍起点至第二背鳍末端的距离) 5-9 (rd between the beginning of the anal fin & the end of the second dorsal fin)
12	尾柄宽(臀鳍基末端到尾鳍基之间的水平距离) caudal peduncle width (hor. rd between the end of the anal fin base & the caudal fin base)	28	6-8 (背鳍起点至第一背鳍末端的距离) 6-8 x (rd between the beginning of the dorsal fin & the end of the first dorsal fin)
13	1-2 (胸鳍起点至吻端的距离) 1-2 (rd between the beginning of pectoral fin & the end of snout)	29	7-8 (臀鳍末端至第一背鳍末端的距离) 7-8 (rd between the end of the anal fin & the end of the first dorsal fin)
14	1-3 (胸鳍起点至腹鳍起点的距离) 1-3 (rd between the beginning of pectoral fin & the beginning of the pelvic fin)	30	7-9 (臀鳍末端至第二背鳍末端的距离) 7-9 (rd between the end of the anal fin & the end of the second dorsal fin)
15	1-4 (胸鳍起点至鳃盖背部末端的距离) 1-4 (rd between the beginning of pectoral fin & the dorsal end of the operculum)	31	8-9 (第一背鳍末端至第二背鳍末端的距离) 8-9 (rd between the end of the first dorsal fin & the end of the second dorsal fin)
16	2-3 (吻端至腹鳍起点的距离) 2-3 (rd between the snout & the beginning of the pelvic fin)		

2 结果与分析

2.1 形态变异特征

t 检验结果显示(表 3), 小黄鱼传统形态和框

架性状在种群间存在极显著差异, 表明形态性状在种群间稳定性较差, 存在着广泛的变异。生殖期, 15 个性状存在显著差异($P < 0.05$), 东海中南部群的体长、1-3、2-3、4-6、5-7、5-9 和 6-8 显

著大于南黄海群; 但眼径、1-2、1-4、2-4、3-5、5-8 显著小于南黄海群。非生殖期, 16 个性状存在显著差异($P<0.05$), 东海中南部群的体长、体高、尾长、吻长、1-3、1-4、2-3、3-4、4-5、4-6、7-8 明显大于南黄海群; 而头高、躯干长、2-4、3-5

显著小于南黄海群。两个地理种群在生殖期和非生殖期共有 7 个性状在两个时期既存在显著性差异, 而且这些性状差异又能在种群内部保持相对稳定, 分别是体长、尾柄高、1-3、2-3、2-4、3-4 和 4-6。

表 3 小黄鱼两地理群体形态参数差异比较
Tab. 3 Morphological indexes of two *Larimichthys polyactis* populations

形态学指标 morphological index	生殖期 reproductive period				P	非生殖期 non-reproductive period				P
	吕四群体 Lvsi population		宁德群体 Ningde population			吕四群体 Lvsi population		宁德群体 Ningde population		
	均值±标准差 $\bar{x} \pm SD$	CV	均值±标准差 $\bar{x} \pm SD$	CV		均值±标准差 $\bar{x} \pm SD$	CV	均值±标准差 $\bar{x} \pm SD$	CV	
1	128.02±16.68	13.03	155.60±10.05	6.46	Lvsi<Ningde**	129.39±15.64	12.09	151.24±12.82	8.48	Lvsi < Ningde**
2	1.27±0.02	1.73	1.28±0.02	1.89		1.26±0.03	2.36	1.26±0.03	2.05	
3	0.28±0.01	4.26	0.28±0.01	4.98		0.28±0.02	5.81	0.30±0.01	6.12	Lvsi < Ningde**
4	0.28±0.01	4.27	0.29±0.01	3.93		0.29±0.02	6.52	0.30±0.01	4.85	
5	0.26±0.02	6.43	0.26±0.01	5.02		0.27±0.02	6.76	0.24±0.01	5.49	Lvsi > Ningde**
6	0.17±0.03	15.62	0.17±0.01	6.42		0.17±0.02	13.24	0.17±0.01	8.00	
7	0.38±0.03	7.42	0.38±0.02	4.06		0.38±0.02	5.72	0.37±0.03	8.14	Lvsi > Ningde**
8	0.25±0.02	8.62	0.25±0.02	9.46		0.23±0.02	10.13	0.24±0.02	9.08	Lvsi < Ningde*
9	0.05±0.01	13.20	0.05±0.01	12.16		0.05±0.01	15.97	0.06±0.01	14.40	Lvsi < Ningde**
10	0.08±0.01	12.90	0.07±0.01	7.48	Lvsi > Ningde**	0.08±0.01	13.39	0.07±0.01	9.36	
11	0.08±0.01	8.71	0.08±0.01	7.33	Lvsi < Ningde**	0.08±0.01	9.37	0.08±0.01	8.44	Lvsi < Ningde*
12	0.22±0.02	9.36	0.22±0.01	6.73		0.21±0.02	7.24	0.21±0.01	6.81	
13	0.31±0.01	4.05	0.30±0.01	3.89	Lvsi > Ningde*	0.30±0.02	5.92	0.31±0.01	3.79	
14	0.10±0.01	8.44	0.11±0.01	9.35	Lvsi < Ningde*	0.12±0.01	7.80	0.13±0.01	10.34	Lvsi < Ningde**
15	0.20±0.01	6.32	0.19±0.01	5.45	Lvsi > Ningde*	0.19±0.02	9.79	0.20±0.02	8.72	Lvsi < Ningde**
16	0.34±0.01	3.34	0.36±0.01	4.06	Lvsi < Ningde**	0.34±0.01	3.58	0.35±0.02	4.81	Lvsi < Ningde*
17	0.24±0.03	10.73	0.21±0.02	10.84	Lvsi > Ningde**	0.21±0.03	14.35	0.18±0.01	7.91	Lvsi > Ningde**
18	0.29±0.01	3.61	0.29±0.01	4.64	Lvsi < Ningde*	0.29±0.01	4.94	0.30±0.02	5.41	Lvsi < Ningde**
19	0.40±0.02	5.06	0.37±0.02	6.05		0.40±0.02	4.62	0.39±0.02	5.52	Lvsi > Ningde**
20	0.28±0.01	4.33	0.28±0.01	5.15		0.29±0.03	10.95	0.29±0.02	6.05	
21	0.31±0.01	4.48	0.31±0.02	5.54		0.33±0.02	5.38	0.33±0.02	6.02	
22	0.55±0.03	4.63	0.56±0.03	4.80		0.56±0.04	6.43	0.58±0.03	4.86	Lvsi < Ningde*
23	0.11±0.02	22.39	0.13±0.02	17.56	Lvsi < Ningde**	0.13±0.03	22.41	0.16±0.02	9.86	Lvsi < Ningde**
24	0.46±0.02	3.34	0.46±0.02	3.51	Lvsi > Ningde*	0.47±0.02	3.99	0.47±0.02	4.37	
25	0.09±0.01	12.68	0.11±0.01	11.23	Lvsi < Ningde**	0.10±0.01	14.96	0.10±0.02	16.89	
26	0.34±0.02	5.51	0.33±0.02	5.19	Lvsi > Ningde**	0.33±0.02	6.04	0.34±0.02	5.48	
27	0.25±0.02	6.22	0.26±0.01	4.66	Lvsi < Ningde**	0.25±0.02	6.93	0.25±0.02	6.50	
28	0.15±0.02	10.49	0.16±0.01	7.00	Lvsi < Ningde**	0.16±0.02	10.39	0.16±0.02	10.17	
29	0.39±0.02	5.13	0.39±0.02	4.29		0.38±0.02	6.02	0.39±0.02	4.54	Lvsi < Ningde*
30	0.16±0.02	9.39	0.16±0.01	7.06		0.16±0.01	8.11	0.16±0.01	8.38	
31	0.46±0.02	5.19	0.45±0.02	4.80		0.45±0.03	6.98	0.45±0.02	4.18	

注: 形态学指标代码的解释见表 2。上标**表示两群体间这一性状存在极显著差异($P<0.01$), *表示存在显著差异($P<0.05$)。

Note: The explanation for the morphological index codes are shown in Tab. 2. The superscript ** indicates that the difference in this trait between the two groups is extremely significant ($P<0.01$), and * indicates that the difference is significant ($P<0.05$).

变异系数(CV)用来表示性状的离散程度, 变异系数越大, 性状离散程度则越大, 性状多样性丰富度也越高。表3结果显示, 生殖期, 南黄海群和东海中南部群小黄鱼31个性状变异系数范围分别为1.73%~22.39%和1.89%~17.56%, 南黄海群平均变异系数高于东海群, 分别是7.77%和6.48% ($P>0.05$, 差异不显著)。变异系数差异主要体现在横向测量性状(体长、眼后头长、眼径、4-6和6-8等性状), 南黄海群和东海中南部群平均变异系数分别为9.69%和7.37% ($P>0.05$, 差异不显著); 纵向测量性状(头高、1-4、5-9、7-8等性状)变异系数相差较小, 分别是5.72%和5.53% ($P>0.05$, 差异不显著)。两个地理群体变异最大的性状均为4-6, 最小的是全长。非生殖期, 南黄海群和东海中南部群小黄鱼变异系数范围分别为2.36%~22.41%和2.05%~16.89%, 南黄海群平均变异系数高于东海中南部群, 分别是8.65%和7.62% ($P>0.05$, 差异不显著)。变异系数差异仍然以横向测量性状最为突出, 南黄海群和东海中南部群平均变异系数分别为10.33%和8.05% ($P>0.05$, 差异不显著); 纵向测量性状变异系数相差较小, 分别是6.86%和6.42% ($P>0.05$, 差异不显著)。南黄海群变异最大的性状是4-6, 东海中南部群是5-7, 最小的依然是全长。

2.2 形态特征多元分析

生殖期, 主成分分析(PCA)揭示了小黄鱼两个不同地理种群的形态差异。29个形态计量指标得到4个主成分。生殖期PC1~PC4解释了48%的总方差(PC1为16.18%, PC2为12.58%, PC3为10.10%, PC4为9.13%), 特征根分别为4.69、3.65、

2.93和2.65(表4)。根据主成分散点图(图4a), 两个地理种群PC1得分分散在正值和负值两侧, 未显示种群间的明显分离, 没有显著差异($t=-0.48$, $P=0.63$); 而东海中南部群在PC2得分主要集中于正值部分, 南黄海群位于负值部分, 两个地理种群存在一定程度的分离, 且检验结果达到显著差异($t=10.36$, $P<0.01$)。两个地理种群在PC3和PC4无明显分离(图4c), 但东海中南部群在PC3得分偏向负值, 而南黄海群偏向正值, t 检验结果在0.01水平达到显著差异($t=-3.89$, $P<0.01$)。

形态负荷值的结果显示(图5), 两个地理种群的平均负荷在身体形态和头部形态上存在显著差异。PC1由9个正相关的框架变量组成, 这些变量主要解释了纵向形态变化, 如头高(4-3)、体高(4-5、6-3、6-5、8-7)以及背鳍基长(8-9)变化。PC2由6个强相关框架变量起主导作用, 其中只有2个变量与PC2呈负相关, 形态变化显示了头长(2-3)、头高(4-3)、体高(8-5)、腹长(3-5)、背鳍基长(6-8)和臀鳍基长(5-7)的差异。PC3由2个负相关和1个正相关的框架变量组成, 与头长(2-4)、体高(4-5)和头部至背鳍距离(4-6)相关。PC4解释了头部(眼径、鳃盖)和体长相关的形态变化, 其中眼后头长为负相关, 躯干为正相关。

根据主成分分析的PC2、PC3因子负荷(图5)和PC得分均值(图6a), 结果表明两个地理种群呈现不同的形态变异模式。与南黄海群相比区别如下: 东海中南部群头部较高, 背鳍和臀鳍较长, 具体表现是其集中在主成分分析的PC2(显示头高、体高、背鳍基长和臀鳍基长差异)正值部分; 头部上缘和腹部较短, 具体表现是其主成分分

表4 小黄鱼形态特征的主成分分析特征值、方差百分比和累积方差百分比
Tab. 4 Eigen values, percentage of variance and percentage of cumulative variance for principal components analysis for morphological traits of *Larimichthys polyactis*

因子 factor	生殖期群体 reproductive period group			非生殖期群体 non-reproductive period group		
	特征值 eigen-value	方差百分比/% percentage of variance	累积方差百分比/% cumulative variance percentage	特征值 eigen-value	方差百分比/% percentage of variance	累积方差百分比/% cumulative variance percentage
PC1	4.69	16.18	16.18	6.09	21.02	21.02
PC2	3.65	12.58	28.77	2.70	9.32	30.33
PC3	2.93	10.10	38.86	2.61	8.99	39.33
PC4	2.65	9.13	48.00	2.11	7.29	46.61

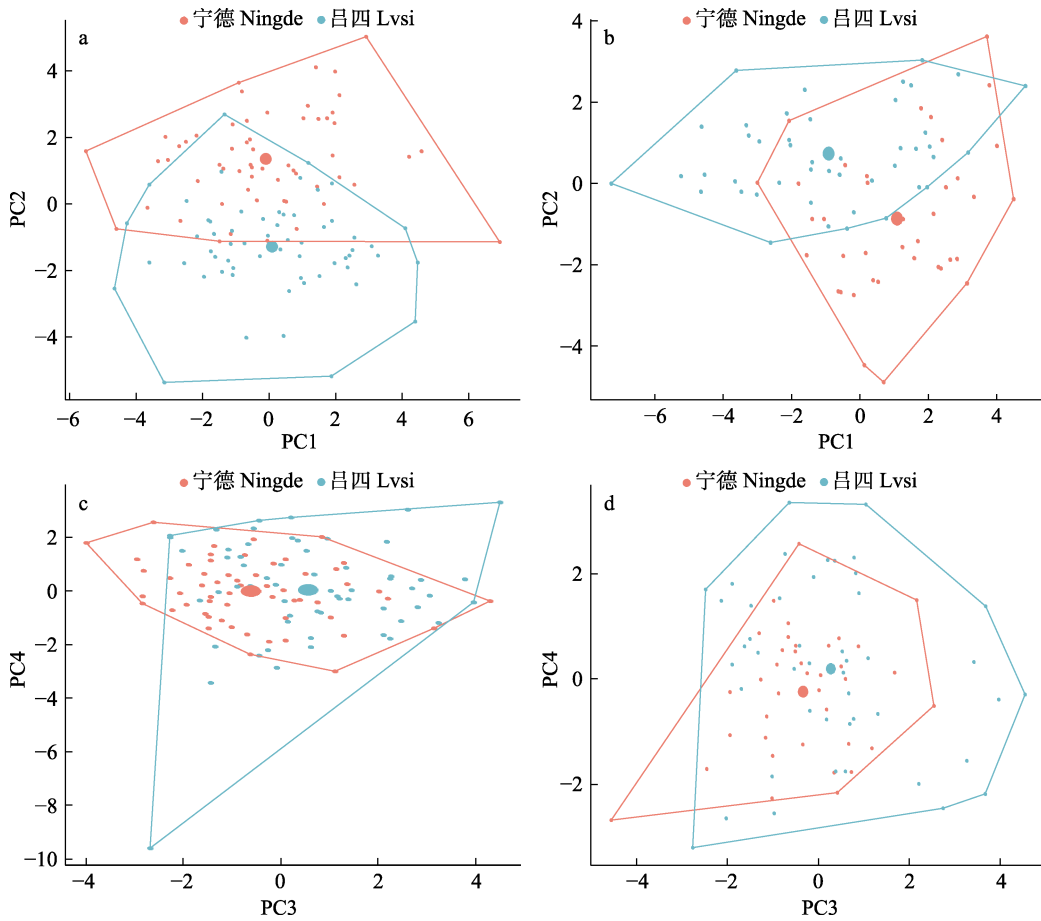


图 4 小黄鱼生殖期和非生殖期的 PC1-PC2、PC3-PC4 主成分散点图
a 和 c 为生殖期; b 和 d 为非生殖期.

Fig.4 Distribution of PC1-PC2 and PC3-PC4 in the reproductive and non-reproductive stages of *Larimichthys polyactis*
a & c. Reproductive period; b & d. Non-reproductive period.

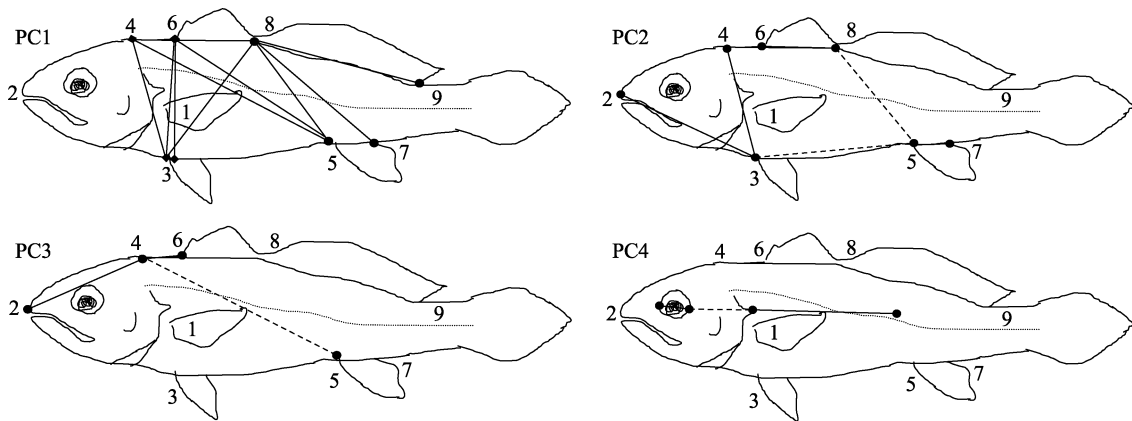


图 5 生殖期小黄鱼 PC1-PC4 重要负荷形态变量鱼体轮廓图
正相关为实线, 负相关为虚线.

Fig. 5 Morphometric variables with important loadings (± 0.5) on PC1-PC4 diagrammed on the fish outlines in reproductive period of *Larimichthys polyactis*
Positive correlations are indicated with solid lines, and negative correlations are indicated with dashed lines on the fish outlines.

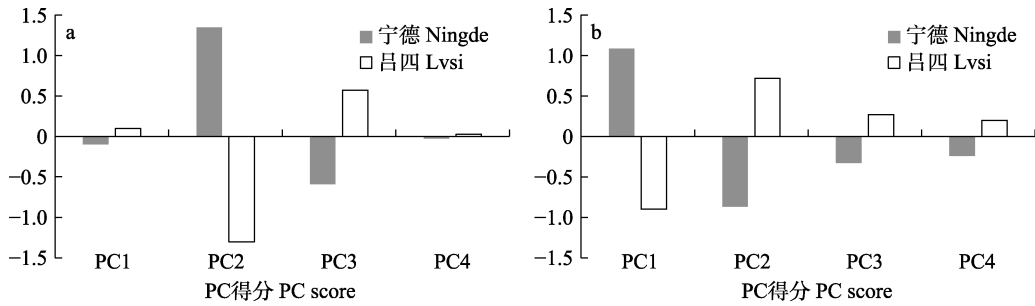


图 6 小黄鱼两个地理种群 PC1-PC4 均值

a 为生殖期; b 为非生殖期.

Fig. 6 Mean PC scores for *Larimichthys polyactis* from the two geographic location for PC1, PC2, PC3 and PC4
a. Reproductive period, b. Non-reproductive period.

析的 PC3 (显示头部上缘、头部至背鳍距离差异) 负值部分。总体来看, 东海中南部群体型更为粗短, 南黄海群更为细长。

非生殖期, PC1-PC4 解释了 46.61% 的总方差 (PC1 为 21.02%, PC2 为 9.32%, PC3 为 8.99%, PC4 为 7.29%), 特征根分别为 6.09、2.70、2.61 和 2.11(表 4)。根据主成分散点图所示(图 4b), 两个地理种群 PC1 得分分散在正值和负值两侧, 存在部分分离, 达到显著差异($t=3.95, P<0.01$); 两个地理种群在 PC2 存在弱分离效果, 并达到显著差异水平($t=-4.96, P<0.01$)。两个地理种群在 PC3 和 PC4 无明显分离(图 4d), t 检验结果在 0.01 水平未达到显著差异(PC3: $t=-1.7, P=0.09$; PC4: $t=-1.37, P=0.17$)。

两个地理种群的平均负荷在身体形态和头部

形态上存在显著差异。PC1 由 2 个传统形态变量和 7 个骨架变量组成, 仅一个框架变量呈负相关。主要解释了头长(2-4)、头高(4-3)、体高(4-5、6-5、8-5)变化。PC2 由 3 个正相关形态和骨架变量组成, 显示了躯干长、腹长(3-5)和体高(6-5)的差异。PC3 由 2 个负相关和 2 个正相关的桁架变量组成, 第一和第二背鳍连接基点为关键部位, 主要解释了背鳍长(6-8、8-9)和体高(8-3、8-7)变化。PC4 解释了与头长(2-3、2-4)、背鳍前长(4-6)相关的变化, 其中头长为正相关, 背鳍前长为负相关(图 7)。

根据主成分分析 PC1、PC2 的因子负荷(图 7) 和 PC 得分均值(图 6b), 可以得出, 东海中南部群 PC1 均值为正值, 而头高、体高、鳃盖长及背鳍基点框架的形态负荷为正值, 表明东海中南部群

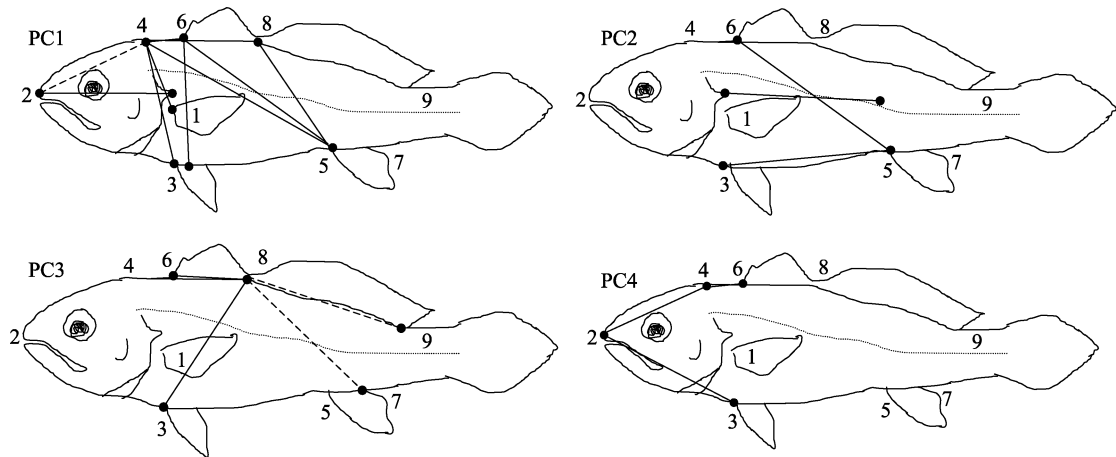


图 7 非生殖期小黄鱼 PC1-PC4 重要负荷形态变量鱼体轮廓图

正相关为实线, 负相关为虚线.

Fig. 7 Morphometric variables with important loadings (± 0.5) on PC1-PC4 diagrammed on the fish outlines in non-reproductive period of *Larimichthys polyactis*
Positive correlations are indicated with solid lines, and negative correlations are indicated with dashed lines on the fishes outlines.

的体高和头长较大,而头部上缘长度较小;PC2均值为负值,背鳍前端基点、腹鳍前端基点与臀鳍前端基点较近,表明躯干和腹部较短。两个种群体型特征与生殖群体相似,反映出两个地理种群呈现不同的形态分化。

2.3 典型形态特征差异系数

对生殖期进行主成分分析时,发现两个地理种群在 PC2 和 PC3 上存在一定程度的分离,且检验结果达到显著差异,所以生殖期在 PC2 和 PC3 选取因子负荷值大于 0.5 的 9 个性状,同理,非生殖期在 PC1 和 PC2 选取 11 个性状进行差异系数分析。结果见表 5,两地理种群测量性状的差异系数均小于 1.28,群体分化未达到亚种水平。

表 5 小黄鱼两个地理种群在生殖期和非生殖期的差异系数

Tab. 5 Difference coefficients of *Larimichthys polyactis* from the two geographic locations in reproductive period (RP) and non-reproductive period (NRP)

生殖期性状 trait in RP	差异系数 coefficient of difference	非生殖期性状 trait in NRP	差异系数 coefficient of difference
16	0.90	3	0.50
17	0.61	4	0.12
18	0.22	7	0.36
19	0.52	15	0.39
22	0.14	17	0.84
23	0.40	18	0.30
25	0.63	19	0.40
26	0.41	22	0.27
28	0.51	23	0.67
		24	0.03
		26	0.21

3 讨论

3.1 形态地理差异及分化程度

表型特征在个体发育早期由遗传决定并外显表达,但这种模式并不固定,也会受到环境因素的诱导,称为表型可塑性^[14]。表型重塑是种群内部和种群之间的普遍现象,这是由于种群在特定环境中的地理隔离所导致^[38]。本研究评估了小黄鱼的表型性状变异,发现南黄海群和东海中南部群在头部和躯干形态上存在明显差异。形态特征

检验结果显示,生殖期南黄海群的体型偏小,属于瘦长型,其眼径、头部和腹部偏长,胸鳍至腹鳍距离更短;东海中南部群的体型偏大,腹部较宽。在非生殖期,形态差异表现亦明显,东海中南部群的体高和头长较大,而头部上缘长度较小,躯干和腹部较短。主成分分析结果表明,生殖期群体前 4 个主成分反映了身体形态和头部形态特征,东海中南部群头部较高,而头部上缘和腹部较短。而在非生殖期,东海中南部群体高和头长较大,躯干和腹部较短。两种分析方法结果较为一致,显示出两个地理种群在头部和躯干部位的表型性状出现了分化,表明头部和躯干方面的性状可以作为区分小黄鱼地理种群的重要形态指标。本研究对非生殖期进行研究,主要是考虑到有学者认为小黄鱼南黄海群和东海群在索饵期可能存在混栖现象^[31]。对生殖期和非生殖期的主成分分析结果显示,其在一定程度上可以区分两个地理种群,但是要进一步证明两个地域不存在混栖还需要借助遗传学、同位素标记等方法。根据差异系数结果,两地理种群形态参数的差异系数均小于 1.28,说明形态差异属于种内差异,未达到亚种水平。有学者提出差异系数方法并没有完全考虑到其他生物学和生物地理学的因素对亚种确证的影响^[39],要准确界定形态差异是否达到亚种水平,抑或仍属于种间差异,还需借助遗传学技术进行佐证^[13]。根据现有的研究结果^[28-29,40],东海群和南黄海群无论是 2 种群还是 3 种群学说,仍属于种间差异,尚无亚种观点提出。

3.2 形态地理变异规律

种群个体表型重塑是物种的重要适应性之一,其形态差异保障种群能更加多样化地利用资源、繁殖后代和适应环境。表型性状对于不同生态因子变化的反映有所不同,产生了不同的地理变异趋势。例如,为提高在水流中的机动性和稳定性,美洲红点鲑(*Salvelinus fontinalis*)洄游种群比定居种群拥有更具流线型的体型和更短的胸鳍和腹鳍^[41]。河流定居驼背太阳鱼(*Lepomis gibbosus*)比湖泊种群具有更长和更宽的胸鳍、背鳍以及更小的体高^[42]。三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)对不同盐度梯度和捕食压力的反应发生了

遗传分化^[43-44]。本研究选定的种群在地理上是相互隔离的, 这可能会阻碍种群混合。因此, 不同的地理位置、遥远的距离以及每个种群所经历的环境的可变性, 通过遗传变异和表型可塑性导致了局部适应性变化。本研究发现, 小黄鱼在进化过程中发生了种群分化, 与栖息环境有关的头部和躯体横轴性状起关键作用。南黄海和东海中南部小黄鱼在洄游生活史策略上具有不同的行为特征, 因此, 与游泳相关的性状在种群分化上占主导地位, 分化的形态特征主要位于身体前部, 包括头长、头高、眼径、躯干长、体高、背鳍、腹鳍长度等。红鲑在处于长距离洄游和艰险的上溯环境时会呈现出体型偏小、头尾渐尖的形态^[45]; 生活在不同海域的刀鲚(*Coilia nasus*)^[45]、凤鲚(*Coilia mystus*)^[34]都存在躯干和尾部差异较大的现象, 这些特征都代表着对环境因素的适应性响应, 如运动和捕食模式等。在流速比较大或者海流复杂的环境, 鱼类有更高的游泳速度来增加捕食机会或者提高捕食成功率^[46-47]。Nofrita 等^[48]认为海洋生态系统的流速效应是鱼类形态差异的重要影响因素。南黄海群小黄鱼具有长距离洄游习性, 从越冬到生殖洄游需要经历黄海暖流、长江冲淡水、沿岸流等更为复杂多变的流系, 较长的头部上缘、较短的体高和细长体型等分化过程可以减少水动力阻力。东海中南部群迁移距离较短, 栖息生境为岛礁生态系统, 环境异质性低; 此外, 岛礁生态系统提供了丰富的饵料供给保障, 小黄鱼在降低游泳能力的同时, 觅食能力并不会受到影响, 但生态位宽度会低于南黄海种群。因此, 东海中南部群形态特征分化较低, 种群形态指标变异程度低于南黄海种群也证实了这种现象。Mahe 等^[49]在比斯开湾和东英吉利海峡纵带羊鱼(*Mullus surmuletus*)形态变化研究中, 指出能够占据几种栖息地的底层类型的物种可能会发展出更广泛的食物宽度和形态变异, 从而可能导致物种的头部形状发生改变^[49]。本研究中南黄海群头部上缘延长、吻部至腹鳍前端基点较短、头部更具水动力等特征符合 Mahe 等^[49]的基本结论。许多研究也证实洄游性鱼类在头部、躯干和鳍部会受到水流的影响^[48]。“迁移成本”假说认为^[50], 洄游

距离代表了与迁移期间的能量消耗或死亡率相关的迁移成本, 高度洄游鱼类增加了水动力阻力、能量损失和死亡率。为降低迁移成本, 长距离洄游的种群将调整其生活史特征, 降低体高被认为是提高游泳持续能力的重要功能特征。流线型形态的个体表现出更强的运动能力。因此, 流线型的身体形态在物理-化学生境参数变化梯度较大的复杂栖息地更具适应性。

洄游生活史策略促使小黄鱼表型性状对不同环境条件的特化, 为适应栖息地提供了适合度优势, 增加了对环境变化的适应能力。然而, 形态变异与鱼类生态的诸多方面相关, 包括运动、空间资源限制和觅食策略, 且在功能机制上存在差异^[51], 需要进一步的研究工作来确定驱动形态学变化的其他机制。此外, 虽然外部环境常常导致表型的非遗传变异, 但这可能由亚稳态表观遗传调控^[52]。表型性状特化与形态可塑性、遗传差异或两种机制相互作用的结果是否相关, 目前尚无定论。因此, 为了确定遗传学在形态学差异中的贡献, 可以进一步开展表观遗传学研究。并采用更广泛的地理取样范围, 更详细的几何形态和框架网络体系来提高结果的精确度。

参考文献:

- [1] Peterson D A, Hilborn R, Hauser L. Local adaptation limits lifetime reproductive success of dispersers in a wild salmon metapopulation[J]. *Nature Communications*, 2014, 5: 3696.
- [2] Bocedi G, Atkins K E, Liao J S, et al. Effects of local adaptation and interspecific competition on species' responses to climate change[J]. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2013, 1297: 83-97.
- [3] Zhao M L. Analysis on ecological adaptation and survival strategy[J]. *Journal of Jishou University (Natural Science Edition)*, 2002, 23(3): 40-43. [赵明莲. 生态适应与生存策略分析[J]. 吉首大学学报(自然科学版), 2002, 23(3): 40-43.]
- [4] Colihueque N, Corrales O, Yáñez M. Morphological analysis of *Trichomycterus areolatus* Valenciennes, 1846 from southern Chilean rivers using a truss-based system (*Siluriformes*, *Trichomycteridae*)[J]. *ZooKeys*, 2017, 695: 135-152.
- [5] Løstrom S, Evans J P, Grierson P F, et al. Linking stream ecology with morphological variability in a native freshwater fish from semi-arid Australia[J]. *Ecology and Evolution*, 2015, 5(16): 3272-3287.
- [6] Bernatchez L. On the maintenance of genetic variation and adaptation to environmental change: Considerations from population genomics in fishes[J]. *Journal of Fish Biology*,

- 2016, 89(6): 2519-2556.
- [7] Drinan T J, McGinnity P, Coughlan J P, et al. Morphological variability of Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta* in different river environments[J]. Ecology of Freshwater Fish, 2012, 21(3): 420-432.
- [8] Senay C, Harvey-Lavoie S, MacNaughton C J, et al. Morphological differentiation in northern pike (*Esox lucius*): The influence of environmental conditions and sex on body shape [J]. Canadian Journal of Zoology, 2017, 95(6): 383-391.
- [9] Scharnweber K, Watanabe K, Syväranta J, et al. Effects of predation pressure and resource use on morphological divergence in omnivorous prey fish[J]. BMC Evolutionary Biology, 2013, 13: Article No. 132.
- [10] Prado A V R, Goulart E, Pagotto J P A, et al. Ecomorphology and use of food resources: Inter- and intraspecific relationships of fish fauna associated with macrophyte stands[J]. Neotropical Ichthyology, 2016, 14(4): 140-150.
- [11] Kelley J L, Davies P M, Collin S P, et al. Morphological plasticity in a native freshwater fish from semiarid Australia in response to variable water flows[J]. Ecology and Evolution, 2017, 7(16): 6595-6605.
- [12] Schoenfuss H L, Blob R W. The importance of functional morphology for fishery conservation and management: Applications to Hawaiian amphidromous fishes[J]. Biology of Hawaiian Streams and Estuaries, 2007, 3: 125-141.
- [13] Wang Y Y, Yang T Y, Meng W, et al. Multivariate analysis of *Harpadon nehereus* populations from coastal areas of China based on morphological characters[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2020, 27(10): 1234-1242. [王莹莹, 杨天燕, 孟玮, 等. 中国沿海龙头鱼群体多变量形态特征比较[J]. 中国水产科学, 2020, 27(10): 1234-1242.]
- [14] Jearranaiprepame P. Morphological differentiation among isolated populations of dwarf snakehead fish, *Channa gachua* (Hamilton, 1822) using truss network analysis[J]. Acta Biologica Szegediensis, 2017, 61(2): 119-128.
- [15] Cadrin S X. Advances in morphometric identification of fishery stocks[J]. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 2000, 10: 91-112.
- [16] Rawat S, Benakappa S, Kumar J, et al. Identification of fish stocks based on Truss Morphometric: A review[J]. Journal of Fisheries and Life Sciences, 2017, 2(1): 9-14.
- [17] Liu C Z, Yan L P, Li J S, et al. Morphological differences between breeding stocks of chub mackerel (*Scomber japonicus*) in the East China and Yellow seas[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2011, 18(4): 908-917. [刘楚珠, 严利平, 李建生, 等. 基于框架法的东黄海日本鲭产卵群体形态差异分析[J]. 中国水产科学, 2011, 18(4): 908-917.]
- [18] Pan Y Z, Liu H P, Zhu T B. Morphological variations between two wild groups of *Glyptosternum maculatum* in Tibet[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2019, 26(5): 823-833. [潘瑛子, 刘海平, 朱挺兵. 西藏黑斑原鲃两个野生群体的形态差异[J]. 中国水产科学, 2019, 26(5): 823-833.]
- [19] He J, Xu P, Dong Z J, et al. Morphological variation and differentiation in GIFT strains Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2009, 16(1): 54-60. [何杰, 徐跑, 董在杰, 等. 吉富品系尼罗罗非鱼 (GIFT) 群体内的形态差异与分化[J]. 中国水产科学, 2009, 16(1): 54-60.]
- [20] Mohaddasi M, Shabanipour N, Abdolmaleki S. Morphometric variation among four populations of Shemaya (*Alburnus chalcoides*) in the south of Caspian Sea using truss network [J]. The Journal of Basic & Applied Zoology, 2013, 66(2): 87-92.
- [21] Mahfuj S E, Rahman S U, Samad A. Landmark-based truss morphometrics delineate the stock structure of *Lepidocephalichthys guntea*[J]. Journal of Fisheries and Aquatic Science, 2019, 14(1): 25-32.
- [22] Liu C X, Peng Z G, He S P. Studies on species classification for genus *Cranoglanis* Peters with the method of morphometrics[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2005, 29(5): 507-512. [刘彩霞, 彭作刚, 何舜平. 长臂鲃属鱼类多变量形态分析及物种有效性研究[J]. 水生生物学报, 2005, 29(5): 507-512.]
- [23] Li J S, Lin L S, Cheng J H. Distribution characteristic of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis* Bleeker) and its relationship with bottom water temperature and salinity in the northern East China Sea in autumn[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2009, 16(3): 348-356. [李建生, 林龙山, 程家骅. 东海北部秋季小黄鱼分布特征及其与底层温度和盐度的关系[J]. 中国水产科学, 2009, 16(3): 348-356.]
- [24] Bureau of Fishery Administration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, National Fisheries Technology Extension Center, China Society of Fisheries. China Fishery Statistical Yearbook 2019[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2019. [农业农村部渔业渔政管理局, 全国水产技术推广总站, 中国水产学会. 2019 中国渔业统计年鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 2019.]
- [25] Liu F, Lou B, Chen R Y, et al. Analysis of grey relationship between morphological traits and body weight in the small yellow croaker (*Pseudosciaena polyactis*)[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2017, 26(1): 131-137. [刘峰, 楼宝, 陈睿毅, 等. 小黄鱼形态性状与体质量的灰色关联分析[J]. 上海海洋大学学报, 2017, 26(1): 131-137.]
- [26] Sun C, Wang Z L, Liu F, et al. Analysis of morphological variation among four geographic populations of *Larimichthys polyactis*[J]. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science), 2016, 35(3): 186-194, 232. [孙琛, 王肇霖, 刘峰, 等. 小黄鱼 4 个地理群体形态差异分析[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2016, 35(3): 186-194, 232.]
- [27] Huang H. Morphological variation and genetic diversity of five populations of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*)[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2011. [黄昊. 小黄鱼五个地理群体形态变异和遗传多样性研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2011.]
- [28] Lin L S, Ying Y P, Han Z Q, et al. AFLP analysis on genetic diversity and population structure of small yellow croaker

- Larimichthys polyactis*[J]. African Journal of Biotechnology, 2009, 8(12): 2700-2706.
- [29] Meng Z N, Zhuang Z M, Jin X S, et al. Genetic diversity in small yellow croaker (*Pseudosciaena polyactis*) by RAPD analysis[J]. Chinese Biodiversity, 2003, 11(3): 197-203. [蒙子宁, 庄志猛, 金显仕, 等. 黄海和东海小黄鱼遗传多样性的 RAPD 分析[J]. 生物多样性, 2003, 11(3): 197-203.]
- [30] Ikedu K. The study of fishery biology in the East China Sea and the Yellow Sea[D]. Japan: Kyushu University, 1963. [池田郁夫. 东海、黄海におけるキグチの漁業生物学的研究[D]. ふくおかし: きゆうしゅうだいがく, 1963.]
- [31] Xu Z L, Chen J J. Population division of *Larimichthys polyactis* in China sea[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(11): 2856-2864. [徐兆礼, 陈佳杰. 再议中国近海小黄鱼种群的划分问题[J]. 应用生态学报, 2010, 21(11): 2856-2864.]
- [32] Wu R X, Liu S F, Zhuang Z M, et al. Population genetic structure of *Larimichthys polyactis* in the Yellow Sea and East China Sea based on the Cyt *b* gene of mitochondria[J]. Progress in Natural Science, 2009, 19(9): 924-930. [吴仁协, 柳淑芳, 庄志猛, 等. 基于线粒体 Cyt *b* 基因的黄海、东海小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)群体遗传结构[J]. 自然科学进展, 2009, 19(9): 924-930.]
- [33] East China Sea Fishing Area Command Headquarters of the Fisheries Bureau of the Ministry of Agriculture, Animal Husbandry and Fisheries. Fishery Resources Investigation Division of the East China Sea[M]. Shanghai: East China Normal University Press, 1987. [农牧渔业部水产局农牧渔业部东海渔区指挥部. 东海区渔业资源调查区划[M]. 上海: 华东师范大学出版社, 1987.]
- [34] Yang Q, Zhao F, Song C, et al. Analysis of morphological variations among four different geographic populations of *Coilia mystus* in the Yangtze River Estuary and its adjacent waters[J]. Marine Fisheries, 2019, 41(3): 294-303. [杨琴, 赵峰, 宋超, 等. 长江口及邻近海域凤鲚 4 个不同地理群体的形态差异[J]. 海洋渔业, 2019, 41(3): 294-303.]
- [35] Min R, Ye L, Chen X Y, et al. Morphometrics analysis of *Sinocyclocheilus grahami* (Cypriniformes: Cyprinidae)[J]. Zoological Research, 2009, 30(6): 707-712. [闵锐, 叶莲, 陈小勇, 等. 滇池金线鲃形态度量学分析(Cypriniformes: Cyprinidae)[J]. 动物学研究, 2009, 30(6): 707-712.]
- [36] Lombarte A, Gordo A, Whitfield A K, et al. Ecomorphological analysis as a complementary tool to detect changes in fish communities following major perturbations in two South African estuarine systems[J]. Environmental Biology of Fishes, 2012, 94(4): 601-614.
- [37] Mayr E, Gorton Linsley E, Usinger R L. Methods and Principles of Systematic Zoology[M]. New York: McGraw-Hill Book Company, 1953.
- [38] Hanif M A, Siddik M A B, Islam M A, et al. Multivariate morphometric variability in sardine, *Amblygaster clupeioides* (Bleeker, 1849), from the Bay of Bengal Coast, Bangladesh [J]. The Journal of Basic and Applied Zoology, 2019, 80: Article No. 53.
- [39] Meng Y X, Wang G H, Xiong D M, et al. The validity of subspecies of *Brachymystax lenok tsinlingensis* Li based on morphological difference analysis[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2018, 42(3): 550-560. [蒙彦晓, 王桂华, 熊冬梅, 等. 基于形态学差异探讨秦岭细鳞鲴亚种有效性问题[J]. 水生生物学报, 2018, 42(3): 550-560.]
- [40] Xiong Y, Zheng Y J, Tang J H, et al. Advances in survey methods for population identification in marine fishes and their application to small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*)[J]. Marine Fisheries, 2018, 40(1): 117-128. [熊瑛, 郑元甲, 汤建华, 等. 海洋鱼类种群划分的研究方法及其在小黄鱼上的应用进展[J]. 海洋渔业, 2018, 40(1): 117-128.]
- [41] Morinville G R, Rasmussen J B. Distinguishing between juvenile anadromous and resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*) using morphology[J]. Environmental Biology of Fishes, 2007, 81: 171-184.
- [42] Brinsmead J, Fox M G. Morphological variation between lake- and stream-dwelling rock bass and pumpkinseed populations[J]. Journal of Fish Biology, 2002, 61: 1619-1638.
- [43] Jones F C, Grabherr M G, Chan Y F, et al. The genomic basis of adaptive evolution in threespine sticklebacks[J]. Nature, 2012, 484(7392): 55-61.
- [44] Miller S E, Metcalf D, Schluter D. Intraguild predation leads to genetically based character shifts in the threespine stickleback[J]. Evolution, 2015, 69(12): 3194-3203.
- [45] Wang D T, Yang J, Jiang T, et al. A comparative study of the morphology of different geographical populations of *Coilia nasus*[J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(1): 78-90. [王丹婷, 杨健, 姜涛, 等. 不同水域刀鲚形态的分析比较[J]. 水产学报, 2012, 36(1): 78-90.]
- [46] Harvey-Lavoie S, Cooke S J, Guénard G, et al. Differences in movements of northern pike inhabiting rivers with contrasting flow regimes[J]. Ecohydrology, 2016, 9(8): 1687-1699.
- [47] de Assumpção L, Makrakis M C, Makrakis S, et al. Morphological differentiation among migratory fish species from the Paraná River basin[J]. Biota Neotropica, 2012, 12(4): 41-49.
- [48] Nofrita, Dahelmi, Syandri H, et al. Morphological differentiation between Bilih Fish (Cyprinidae: *Mystacoleucus padanensis*, Bleeker) in Singkarak Lake and Anai River, West Sumatra, Indonesia[J]. Journal of Entomology and Zoology Studies, 2015, 3(5): 171-175.
- [49] Mahe K, Villanueva M C, Vaz S, et al. Morphological variability of the shape of striped red mullet *Mullus surmuletus* in relation to stock discrimination between the Bay of Biscay and the eastern English Channel[J]. Journal of Fish Biology, 2014, 84(4): 1063-1073.
- [50] Sahashi G, Yoshiyama T. A hump-shaped relationship between migration distance and adult pink salmon morphology suggests interactive effects of migration costs and bear predation[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 2016, 73(3): 427-435.

- [51] Bell A J, Jacquemin S J. Evidence of morphological and functional variation among Bluegill *Lepomis macrochirus* populations across Grand Lake St Mary's watershed area[J]. Journal of Freshwater Ecology, 2017, 32(1): 415-432.
- [52] Wong A H C, Gottesman I I, Petronis A. Phenotypic differences in genetically identical organisms: The epigenetic perspective[J]. Human Molecular Genetics, 2005, 14(1): R11-R18.

Morphological differentiation of small yellow croaker populations in the south Yellow Sea and the south-central East China Sea

XUE Yanhui^{1,2,3}, LIU Zunlei^{2,3}, LI Shengfa^{2,3}, WU Lei⁴, LU zhanhui⁵, CHENG Jiahua^{2,3}

1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
2. East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai 200090, China;
3. Key Laboratory of East China Sea Fishery Resources Development and Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 200090, China;
4. Jiangsu Marine Fisheries Research Institute, Nantong 226007, China;
5. Zhejiang Institute of Marine Fisheries, Zhoushan 316004, China

Abstract: Small yellow croaker, *Larimichthys polyactis* is one of the most important fishery resources in China. The phenotypes of different geographical groups are influenced by their migration patterns and may exhibit adaptive changes. To explore the morphological differentiation of small yellow croaker in different geographic populations, the reproductive and non-reproductive populations in the south Yellow Sea and the south-central East China Sea were used as the research objects. The analysis methods t-test, principal component analysis and the difference coefficient were used to systematically analyze 31 phenotypic traits of the small yellow croaker populations. The results indicated that the phenotypic traits of the south Yellow Sea population and the south-central East China Sea population vary widely. The average coefficients of variation during the reproductive period were 7.77% and 6.48%, respectively, and the coefficients of variation during the non-reproductive period were 8.65% and 7.62%, respectively. The variation intensity of the south Yellow Sea population was higher than that of the south-central East China Sea population, and the difference coefficient was primarily measured on the horizontal axis. Significant differences were detected between 15 traits in the reproductive periods and 16 traits in the non-reproductive periods ($P < 0.05$). There were significant differences among 7 traits in both periods, while the differences of these traits remained relatively stable within the population. The results of principal component analysis indicated that the cumulative contribution rate of the four principal component variances during the reproductive period was 48%, and the scores of PC2 and PC3 reached extremely significant levels ($P < 0.01$) when detecting population difference, and the traits with higher factor loading were primarily head, dorsal fin, anal fin, and abdomen. The cumulative contribution rate of the four principal component variances in the non-reproductive period was 46.61%, and the scores of PC1 and PC2 reached extremely significant levels ($P < 0.01$) when detecting population difference. The traits with higher factor loading were primarily head, body height, dorsal/pelvic fins, and anal fin length. The head and trunk traits of the two populations could be differentiated, as the dorsal and anal fins were longer and the upper margin and abdomen were shorter in the south-central East China Sea group than in the Yellow Sea group. This morphological variation may be attributed to the specialization of phenotypic traits induced by migratory life history strategies. The results of this study support the theory that migration behavior and complex habitats improve environmental adaptability, and aid in improving our understanding of the ecological characteristics and evolutionary trends of species.

Key words: *Larimichthys polyactis*; reproductive population; morphological difference; frame method; principal component analysis

Corresponding author: CHENG Jiahua. E-mail: ziyuan@sh163.net