

基于耳石地标点法的南黄海和东海小黄鱼种群关系研究

梁 龙^{1,2}, 宋大德^{2,3}, 康中杰^{1,2}, 张琥顺^{1,2}, 李国东^{1,2}, 吴晓睿^{1,2}, 李冬佳^{1,2}, 王淑艳^{1,2},
闫欣², 祝斐², 熊瑛²

1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306
2. 江苏省海洋水产研究所, 江苏南通 226007
3. 华东师范大学河口海岸国家重点实验室, 上海 200241

摘要: 为比较不同地理群体的小黄鱼 (*Larimichthys polyactis*) 矢耳石形态特征, 进一步明晰其种群划分问题, 首次应用长于提取形态特征的地标点法探究了南黄海和东海小黄鱼群体的耳石形态学差异。2022 年 3—12 月, 于海州湾、吕泗、长江口和舟山渔场各采集 30 尾 1 龄小黄鱼, 统一摘取其左矢耳石样本, 在耳石外轮廓和耳石内听沟上分别提取了 7 和 4 个地标点, 进行地标点法分析。结果显示: 1) 耳石听沟上的地标点 8—11 相对扭曲贡献率总计为 91.88%, 耳石外轮廓上的地标点 1—7 的总贡献率为 8.12%, 表明 4 个地理群体小黄鱼的耳石形态差异主要来源于耳石听沟; 2) 主成分分析散点图显示, 部分海州湾群体明显可划分为 1 个类群, 剩余海州湾群体和其他 3 个渔场所有群体高度重叠聚集为另一个类群, 表明南黄海海域可能存在两个小黄鱼种群, 即南黄海-东海群和北黄海-渤海群, 同时也表明海州湾渔场存在着小黄鱼混栖群体。该现象可能是由于小黄鱼早期鱼卵、仔幼鱼阶段被动扩散和后期主动洄游造成的生境差异, 从而诱导其耳石形态表型性状不同。研究结果证实了耳石地标点法在鱼类种间识别的可行性, 从耳石形态学角度为中国近海小黄鱼的种群划分提供参考。

关键词: 小黄鱼; 耳石形态; 种群划分; 地标点法; 黄海南部海域; 东海

中图分类号: S 931

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Otolith landmark-based relationship analysis of two *Larimichthys polyactis* subpopulations in Southern Yellow Sea and East China Sea

LIANG Long^{1,2}, SONG Dade^{2,3}, KANG Zhongjie^{1,2}, ZHANG Hushun^{1,2}, LI Guodong^{1,2}, WU Xiaorui^{1,2}, LI Dongjia^{1,2},
WANG Shuyan^{1,2}, YAN Xin², ZHU Fei², XIONG Ying²

1. College of Marine Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China
2. Jiangsu Marine Fisheries Research Institute, Nantong 226007, China
3. State Key Laboratory of Estuarine and Coastal Research, East China Normal University, Shanghai 200241, China

Abstract: To compare the otolith morphology of different *Larimichthys polyactis* populations, and to further clarify their population division, we applied the landmark method better at extracting morphological features for the first time, to explore the morphological differences of otoliths from *L. polyactis* populations in the Southern Yellow Sea and East China Sea. From March to December 2022, 30 individuals of 1-year old fish had been collected from each from Haizhou Bay (HZB), Lyusi (LS), Yangtze Estuary (YTE) and Zhoushan (ZS) fishing grounds. After extracting the left sagittal otoliths, we selected even landmarks in otolith contour and four landmarks in sulcus acusticus for the landmark analysis. Results show that: 1) Among the 11 landmarks,

收稿日期: 2023-06-22; 修回日期: 2023-08-23

基金项目: 南通市科技项目 (MS12022008, MS12022029, MS12021085); 国家自然科学基金青年基金项目 (31802297)

作者简介: 梁 龙 (2000—), 男, 硕士研究生, 研究方向为渔业生物学。E-mail: 2434544663@qq.com

通信作者: 熊 瑛 (1979—), 女, 研究员, 博士, 研究方向为渔业资源。E-mail: yxiongshfu@126.com

those in sulcus acusticus (Landmark 8–11) had main contribution (91.88%) in explaining the main source of morphological variation, while those in otolith contour (Landmark 1–7) just had 8.12%, which reveals that the differences in otolith morphology among the four geographical groups mainly came from the auditory sulcus of otolith. 2) According to the scatter plot of principal component analysis, part of the Haizhou Bay population was significantly divided into one group, while the remaining Haizhou Bay fishing grounds and all other three fishing grounds had highly overlapped and clustered into another group, indicating that there might be two *L. polyactis* populations in the Southern Yellow Sea area, namely the Southern Yellow Sea-East China Sea group and the Northern Yellow Sea-Bohai Sea group. This also indicates that there were mixed *L. polyactis* populations in the Haizhou Bay fishing grounds. This may be explained by the long-term egg and larval dispersal process controlled by the current and active migratory routes during feeding and overwintering period. The results verified the potential of otolith morphology in delineating the populations of *L. polyactis*, providing valuable references for their spatiotemporal distribution.

Keywords: *Larimichthys polyactis*; Otolith morphology; Population division; Landmark-based method; Southern Yellow Sea; East China Sea

小黄鱼 (*Larimichthys polyactis*) 属鲈形目、石首鱼科、黄鱼属, 广泛分布于我国东海、黄海和渤海海域^[1]。小黄鱼曾为我国“四大海产”之一, 近十年其全球年产量稳定保持在 30 万吨以上^[2], 是中国、朝鲜和韩国近海海域的重要经济鱼类之一^[1,3]。小黄鱼是典型的海洋洄游型鱼类^[4], 以南黄海为例: 每年 3—5 月, 小黄鱼迁徙至苏北近海(水深 10~20 m) 海域产卵; 6—9 月, 向外洄游至机轮拖网禁渔区线附近(水深 30 m 左右) 海域索饵; 10—11 月, 开始逐步游向外海越冬; 12 月至翌年 2 月在济州岛西南、东海中南部海域越冬^[5-6], 栖息海域温度是驱使其洄游的重要因素^[7-8]。正因小黄鱼多样的生境履历且不同种群的洄游路线不尽相同^[9], 其总体上呈现出复杂的族群结构, 不同的地理族群之间具有相对独立的种群动态, 但彼此之间也存在个体的迁入与迁出^[10]。迄今, 针对小黄鱼地理族群划分特别是黄海南部海域的小黄鱼群体划分尚未有统一的定论。林新濯等^[11] 通过对比不同海域小黄鱼的生物学特征指标, 认为中国近海海域的小黄鱼可以分为 3 个地理种群, 分别是黄-渤海、南黄海和东海群; 在 21 世纪初之前, 这一结论广受学界认可^[12-13], 但之后, 徐兆礼和陈佳杰^[9] 剖析了 1971—1982 年我国十几家渔业公司的渔捞日志, 发现南黄海和东海的小黄鱼在地理分布上未表现出明显的地理隔离现象, 认为中国近海海域小黄鱼可划分为两个群体, 即渤海-北黄海群和东海-南黄海群, 后期研究也支撑了这一结果^[10,14]; Zhang 等^[15]、Xiao 等^[16] 和 Zheng 等^[17] 利用基因组学探究黄海和东海北部小黄鱼的种群结构, 发现地理族群间的基因差异不显著, 且存在高度的基因流现象。造成以上观点分歧的主要原因是所用方法不同, 因

此, 采用当前的鱼类群体划分方法厘清小黄鱼的地理族群, 对其资源科学管理及种群恢复具有重要意义。

耳石存在于硬骨鱼类内耳中, 是由钙经生物矿化形成的一种碳酸钙结晶, 随鱼类个体生长每日沉积且不易代谢^[18]。耳石内侧面具有明显的“听沟 (Sulcus acusticus)” 凹槽, 起到控制鱼体平衡和听觉的功能^[19]。耳石及其“听沟”的形态具有种间差异, 常被用于区分种间的近似种^[20-21] 和种内的不同地理族群^[22-23]。宋大德等^[6] 利用耳石微化学中的耳石、锶 (Sr)/钙 (Ca) 探究了南黄海小黄鱼早期发育阶段的连通性, 对连云港、盐城和南黄海外海的小黄鱼产卵群体进行了有效划分。耳石形态学作为划分鱼类群体的方法, 得到了广泛应用。目前, 框架分析法 (Framework analysis method) 和几何形态测量法 (Geometric morphometrics) 是耳石形态分析领域两种主要的研究方法。框架分析法主要是通过度量耳石形状参数 (长、宽、最长半径、最短半径和厚度等) 并结合耳石质量和面积, 从而获得一些形态指标^[24], 但该方法不能有效提取耳石的一些关键形态指标信息, 因此对种间区分不同地理族群的效果甚微^[25-26]。几何形态测量法主要包括基于耳石轮廓的傅里叶分析法 (轮廓法) 和基于笛卡尔地标的地标点法。其中, 傅里叶分析法是对耳石二维投影后通过椭圆傅里叶分析提取表征耳石轮廓信息的傅里叶系数, 然后通过判别分析和主成分分析等方法区分鱼类种类或种群^[24], 该方法受限于耳石完整度和轮廓规则度, 在耳石轮廓较不规则或有所缺损的情况下, 会表现出一定的不适宜性^[27]; 地标点法是通过分析耳石轮廓和听沟等重要区域的形态信息, 将形态差异与变化定量描述和可视化,

且利用多变量技术来研究多维关系的一种方法, 在鱼类种类和种群区分中已得到广泛应用^[24-26]。关于小黄鱼个体和耳石形态的已有研究主要采用框架分析法^[28-29]和傅里叶分析法^[29], 尚未见有采用地标点法的研究报道。

本研究基于2022年采自海州湾、吕泗、长江口和舟山渔场的1龄小黄鱼样品, 利用地标点法分析其耳石样本的形态特征, 探究了南黄海和东海海域小黄鱼不同地理族群之间的连通性, 以期完善小黄鱼的空间分布格局, 为其管理单元的合理规划提供参考。

1 材料与方法

1.1 样品采集

为减少鱼体体长和年龄效应引起的耳石形态变化的干扰, 避免因小黄鱼种群洄游而造成不同海域样本交叉带来的误差, 本研究选取1龄鱼为研究对

象。康中杰等^[30]比较了国内近30年小黄鱼的 von Bertalanffy 生长方程退算 (Back-calculate) 鱼体年龄的精度, 发现生长方程 $L_t=366[1-e^{-0.11777(t+1.76429)}]$ ^[31] 的退算年龄效果最佳, 退算出1龄鱼个体的体长范围为100~120 mm。为确保采集的样品历经的洄游周期一致, 2022年分别在海州湾、吕泗、长江口和舟山渔场(图1), 通过捕捞渔获筛选采集了30尾体长符合以上退算范围的1龄小黄鱼样品。将冷冻保存的样品运送至陆基实验室, 参照 GB/T 12763.6—2007《海洋调查规范》中的生物学测定方法对所选样品进行体长(精确到0.01 mm)、体质量(精确到0.01 g)等测定(表1)。对4个海域小黄鱼体长进行单因素方差分析(One-way ANOVA)。

1.2 耳石处理

小黄鱼生物学测定完成后, 解剖鱼体并用镊子摘取其耳石, 然后去除表面有机质, 乙醇清洗, 烘箱干燥, 最后编号保存于离心管待拍照。本研究

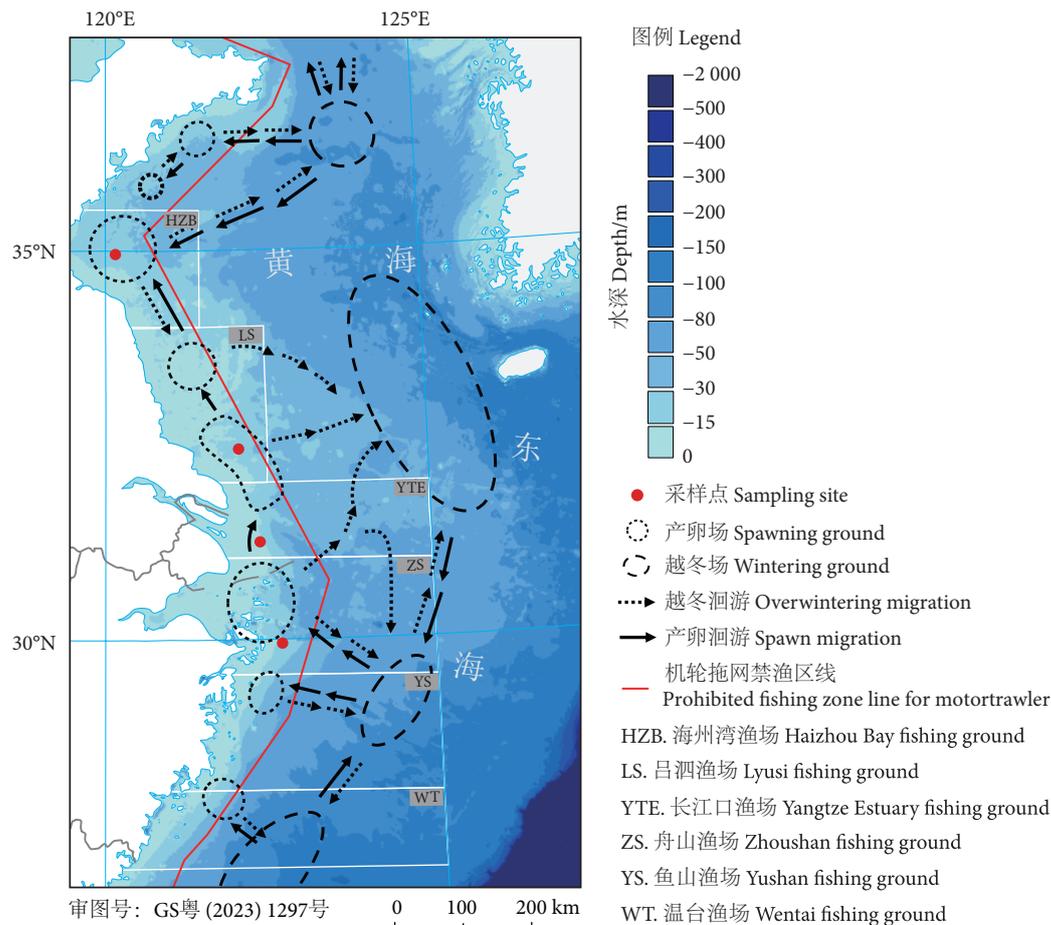


图1 小黄鱼采样站点及其洄游路线

注: 洄游路线图参考文献 [32]。

Fig. 1 Map of sampling sites and migratory routine of *L. polyactis*

Note: Migration route map sees Reference [32].

表1 4个渔场小黄鱼样本详细信息
Table 1 Detailed information of *L. polyactis* sampled from four fishing grounds

| 采样海域 Sampling sea area | 样本数 Number of samples/尾 | 采样时间 Sampling time | 体长 Body length/mm | 体质量 Body mass/g | 年龄 Age |
|--|----------------------------|-----------------------|--------------------------|-------------------------|----------------|
| 海州湾渔场 Haizhou Bay Fishing Ground, HZB | 30 | 2022年6—7月 | 108.30±4.54 ^a | 19.35±3.70 ^a | 1 ⁺ |
| 吕泗渔场 Lyusi Fishing Ground, LS | 30 | 2022年3—5月 | 107.90±6.65 ^a | 19.20±3.85 ^a | 1 ⁺ |
| 长江口渔场 Yangtze Estuary Fishing Ground, YTE | 30 | 2022年8月 | 106.13±5.47 ^a | 18.50±3.24 ^a | 1 ⁺ |
| 舟山渔场 Zhoushan Fishing Ground, ZS | 30 | 2022年11月 | 105.50±5.10 ^a | 18.15±3.15 ^a | 1 ⁺ |

注：同列相同上标字母表示数据间无显著性差异 ($P>0.05$)。

Note: The same superscript letters within the same column represent no significant differences among the data ($P>0.05$).

统一选取小黄鱼左矢耳石为研究对象，首先将耳石具听沟的一侧（内侧面）朝上放置并沿耳石最长轴水平固定，然后用体式显微镜 [Nikon-SMZ800N，

尼康精机（上海）有限公司；配套软件 NIS-Elements D 5.20.00 64-bit] 在同一放大倍率下对耳石形态进行拍摄和图像采集（图 2）。

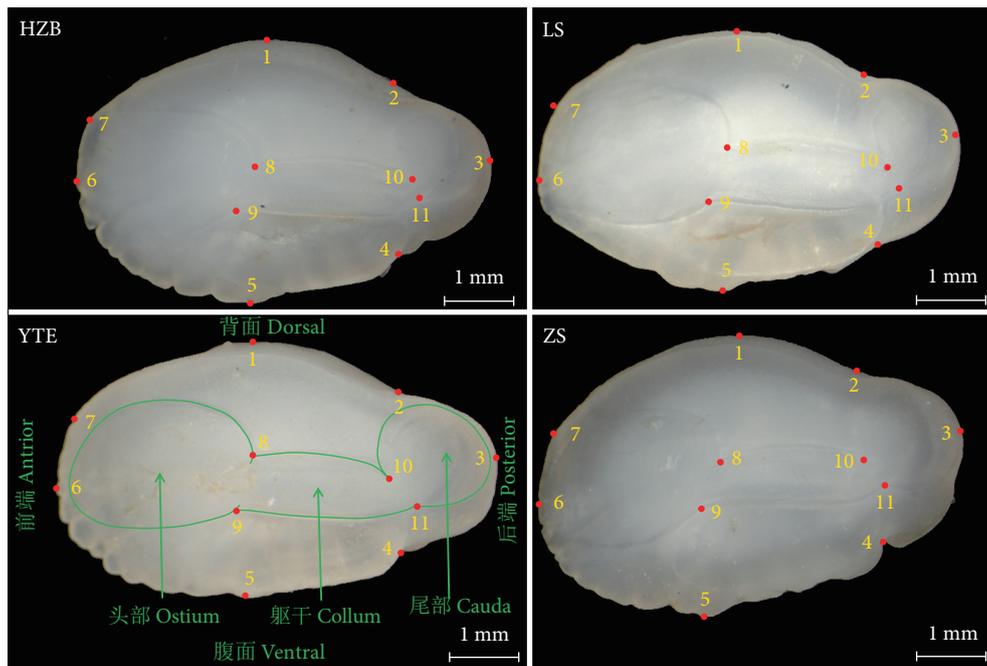


图2 海州湾、吕泗、长江口和舟山渔场的小黄鱼左矢耳石内侧面 11 个地标点位置图

Fig. 2 Positions of 11 landmarks on inner profile of left otolith morphology of *L. polyactis* sampled in Haizhou Bay (HZB), Lyusi (LS), Yangtze Estuary (YTE) and Zhoushan (ZS) fishing grounds

1.3 地标点法分析

本研究地标点软件的使用参考姜涛等^[33]。1) 利用 tpsdig 2.12 软件，建立小黄鱼耳石照片上地标点的坐标位置（图 2），选取小黄鱼耳石形态上的耳石轮廓端点 7 个（1—7）和内侧面“听沟”轮廓拐点 4 个（8—11），并生成相应的坐标数据文件；2) 使用 tpsmall 1.2 软件对获取的数据文件进行最小平方和法则回归分析，以检验所选取地标点的有效性；3) 利用 tpsRelw 1.46 软件进行普式叠加，并对

地标点的坐标值进行一系列旋转和放大，计算平均形和相对扭曲得分；4) 利用 tpsRegr 1.36 软件进行薄板样条分析，生成小黄鱼耳石形态网格图，并比较分析其平均形态之间的形扭曲和变化差异。

1.4 数据分析

使用 Origin 2023 软件进行数据处理、主成分分析和聚类分析，对样本的体长、体质量作单因素方差分析，数据以“平均值±标准误 ($\bar{x}\pm s_{\bar{x}}$)”表示，显著性水平为 $P<0.05$ 。

2 结果

2.1 矢耳石形态地标点分析

对矢耳石地标点的数据文件进行最小平方回归分析, 结果显示, 其切空间距离 (Distance in tangent space, y 轴) 与普式距离 (Procrustes distance, x 轴) 之间的回归系数是 0.99, 验证了所选取地标点的有效性。通过 tpsRelw 软件对 4 个渔场 120 个样本的小黄鱼矢耳石地标点分析, 可以计算出

11 个地标点的平均形和 4 个渔场小黄鱼矢耳石地标点的重叠图。相对扭曲分析显示 (表 2), 在所选 11 个地标点中, 小黄鱼耳石听沟“尾端部”和“口端部”与中间“颈状部”的交点 (地标点 8—11) 的相对扭曲贡献率占比较大 (91.88%)。其中, 地标点 11 的贡献率最高 (45.40%), 其次为地标点 10 (36.86%), 表明听沟区域的地标点在 4 个渔场小黄鱼的矢耳石形态区分中作用最大。

表2 不同地标点的相对扭曲贡献率与定义

Table 2 Relative contribution and definitions of different landmarks

| 地标点 Landmark | 贡献率 Contribution rate/% | 定义 Definition | 地标点 Landmark | 贡献率 Contribution rate/% | 定义 Definition |
|-----------------|-------------------------------|------------------|-----------------|-------------------------------|--------------------|
| 1 | 0.54 | 耳石背面的最宽点 | 7 | 0.54 | 听沟背面和前端之间突出的点 |
| 2 | 2.20 | 耳石背面和后端之间凹陷的点 | 8 | 4.71 | 听沟口端部和颈状部的靠耳石背面的交点 |
| 3 | 0.52 | 耳石后端的最长点 | 9 | 4.91 | 听沟口端部和颈状部的靠耳石腹面的交点 |
| 4 | 3.22 | 耳石腹面和后端之间凹陷的点 | 10 | 36.86 | 听沟尾端部和颈状部的靠耳石背面的交点 |
| 5 | 0.64 | 耳石腹面的最宽点 | 11 | 45.40 | 听沟尾端部和颈状部的靠耳石腹面的交点 |
| 6 | 0.45 | 耳石前端的最长点 | | | |

2.2 几何形态分析

基于相对扭曲的方法对 4 个渔场的小黄鱼矢耳石形态地标点进行主成分分析后, 共提取了 18 个主成分 (表 3)。其中, 前 3 个主成分对耳石形态总体变异的贡献率分别为 89.93%、2.21%、1.96%, 累计贡献率为 94.10%。从二维主成分分析图 (图 3) 可以看出, 第 1、第 2 主成分散点图中部分海州湾渔场的群体被显著地隔离为一个单独类群, 剩余部分海州湾渔场群体和其他渔场 (吕泗、长江口和舟山) 的群体高度重叠为一个类群, 无法区分。从前 3 个主成分的三维分析图 (图 4) 可以看出, 第 1、第 2 主成分的效果与二维散点图一致, 并且部分海州湾渔场的小黄鱼和其余 3 个渔场高度重叠的部分从第 2、第 3 主成分也未得到明显的区分。

利用 tpsRegr 软件对 4 个渔场的小黄鱼矢耳石形态进行地标点可视化分析, 并在此基础上将结果放大 10 倍后, 可以清晰地看出每个地标点在网格中的变化趋势和程度 (图 3)。其中, 变化最明显的为耳石外轮廓上的地标点 3、4、6 和耳石听沟区域的地标点 8、9、10, 具体表现为海州湾渔场和吕泗渔场耳石外轮廓有向外变化的趋势, 且海州湾渔场更加明显。耳石听沟的整体区域有向右变化的趋

势。长江口渔场和舟山渔场耳石形态向内变化, 且舟山渔场变化更加明显。

2.3 聚类分析

基于耳石地标点的相对扭曲得分进行的聚类分析结果显示, 4 个渔场的小黄鱼群体聚为两个类群, 即吕泗、长江口和舟山渔场聚为一个类群, 海州湾渔场单独聚为一个类群, 其个体的欧式距离为 0.9 (图 5)。

结合主成分分析的结果, 本研究表明海州湾渔场存在 2 个小黄鱼种群, 即海州湾渔场代表的北黄海-渤海群, 吕泗、长江口和舟山渔场代表的南黄海-东海群。

3 讨论

3.1 耳石形态在种间及种内识别能力分析

鱼类种间和种内不同群体的识别是种群生物学研究的基础, 而随着鱼体的生长, 其耳石形态趋于稳定。自从耳石形态应用于鱼类种群划分之后, 其逐步发展成为鱼类种群研究的重要手段之一^[24]。同时, 鱼类形态分析方法也得到长足发展, 且对鱼类群体的识别能力不断提升。据 Xiong 等^[34]报道当小黄鱼体长达到 130 mm 时, 其矢耳石形态趋于

表3 18个相对扭曲得分的特征值和贡献率
Table 3 Eigenvalues and contribution rates of 18 relative warps scores

| 主成分 Principal component | 特征值 Eigenvalue | 贡献率 Contribution rate/% | 累计贡献率 Cumulative contribution rate/% |
|----------------------------|-----------------------|----------------------------|---|
| 1 | 2.49×10^{-2} | 89.93 | 89.93 |
| 2 | 7.23×10^{-4} | 2.21 | 92.13 |
| 3 | 6.43×10^{-4} | 1.96 | 94.10 |
| 4 | 4.04×10^{-4} | 1.23 | 95.33 |
| 5 | 3.38×10^{-4} | 1.03 | 96.36 |
| 6 | 2.08×10^{-4} | 0.64 | 97.00 |
| 7 | 1.93×10^{-4} | 0.59 | 97.59 |
| 8 | 1.83×10^{-4} | 0.56 | 98.15 |
| 9 | 1.33×10^{-4} | 0.41 | 98.55 |
| 10 | 1.16×10^{-4} | 0.35 | 98.91 |
| 11 | 8.70×10^{-5} | 0.26 | 99.17 |
| 12 | 5.30×10^{-5} | 0.16 | 99.33 |
| 13 | 5.00×10^{-5} | 0.15 | 99.49 |
| 14 | 4.80×10^{-5} | 0.15 | 99.64 |
| 15 | 4.00×10^{-5} | 0.12 | 99.76 |
| 16 | 3.30×10^{-5} | 0.10 | 99.86 |
| 17 | 2.80×10^{-5} | 0.09 | 99.95 |
| 18 | 1.80×10^{-5} | 0.05 | 100.00 |
| 总方差 Total variance | | | 0.032 74 |

稳定,推测耳石形态可能于首次性成熟时发生了显著变化。Jiang等^[35]研究指出小黄鱼第一次性成熟

发生在1龄左右,根据本文所用公式反演推算出1龄小黄鱼体长为100~120 mm,而体长为130 mm时小黄鱼已经达到2龄。因此,笔者认为小黄鱼耳石形态的显著变化可能发生于2龄左右,并非在第一次性成熟时。究其原因,可能是以往报道中体长约130 mm的1龄小黄鱼使用了不同的年龄鉴定方法及生长方程所致。

本文利用地标点法对南黄海和东海小黄鱼耳石形态进行分析,结果发现在海州湾渔场存在两个耳石形态差异明显的小黄鱼群体,即北黄海-渤海群体和南黄海-东海群体,且发现其耳石形态差异主要来源于耳石听沟区域,对比这两个小黄鱼群体的耳石形态发现,北黄海-渤海群体小黄鱼耳石听沟上的地标点8、9、11均有向耳石“颈状部”内部变化的趋势,说明该群体小黄鱼耳石听沟的“颈状部”相较于南黄海-东海群体有变短的趋势。Jiang等^[10]通过比较海州湾渔场的小黄鱼成鱼的耳石形态和鱼卵大小发现,在海州湾渔场存在两个小黄鱼种群,且耳石形态总判别率达91.7%。耳石形态不仅在种内具有高识别能力,对鱼类种类也具有较好的识别效果。姜涛等^[33]采用地标点法分析九龙江口和珠江口的凤鲚(*Coilia mystus*)与七丝鲚(*C. grayii*)的耳石形态差异,结果显示两个鱼种的总正确判别率高达100.0%。张申增等^[36]对红鳍笛鲷(*Lutjanus erythropterus*)和紫红笛鲷(*L. argentimaculatus*)的耳石形态进行分析,其物种总判别率达82.8%。不同群体之间显著的耳石形态差异是取得

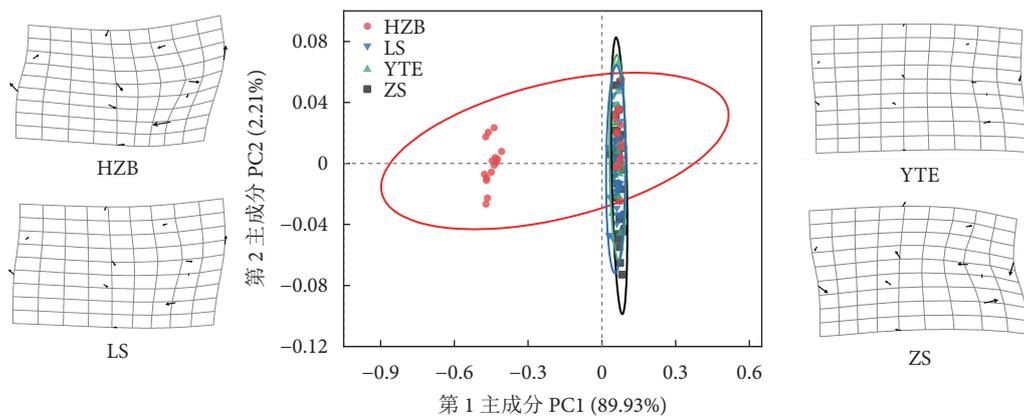


图3 相对扭曲分数第1、第2主成分散点图(主成分得分 $\times 10^2$)和网格变形图(变异扩大10倍)

注: HZB. 海州湾渔场; LS. 吕泗渔场; YTE. 长江口渔场; ZS. 舟山渔场。图4 同此。

Fig. 3 Scatterplots of relative warp scores on 1st and 2nd principal component (Principal component scores are enlarged 10^2 times) and grid deformation of otolith (Variation are enlarged 10 times)

Note: HZB. Haizhou Bay fishing ground; LS. Lyusi fishing ground; YTE. Yangtze Estuary fishing ground; ZS. Zhoushan fishing ground. The same case in Fig. 4.

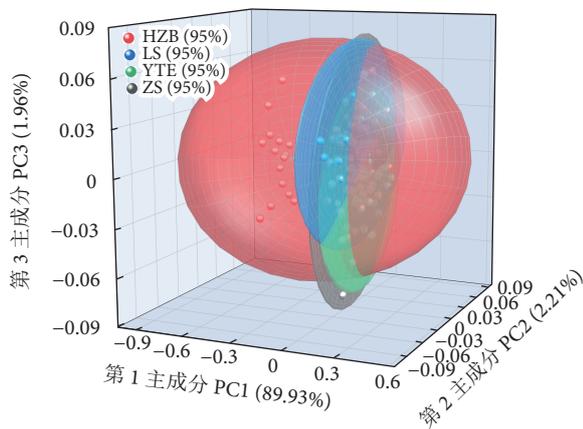


图4 相对扭曲分数第1、第2、第3主成分3D散点图
Fig. 4 3D scatterplots of relative warp scores on 1st, 2nd and 3rd principal component

较高识别效果的基础,耳石形态差异除了与耳石不同的年轮宽度增量和轮廓因子有关外,还与耳石内侧面的听沟区域形态有较大关系。侯刚等^[37]在基于地标点法对北部湾4种白姑鱼矢耳石形态识别中,选取位于听沟区域的地标点总贡献率(95.08%)远高于外轮廓上地标点总贡献率(4.12%),其矢耳石形态差异主要表现在听沟的“颈部”、“头部”和“尾部”。本文中所选取听沟区域地标点8—11的总体贡献率(91.88%)也远高于耳石轮廓上地标点1—7的总体贡献率(8.12%),其矢耳石形态差异主要来源于听沟两端“口端部”和“尾端部”与中间“颈状部”的交点(地标点8—11)。

耳石形态受到遗传和环境的共同作用^[38]。目前,利用分子生物学手段来区分鱼类物种已被广泛认可和使用,但是对遗传分化不明显的同一物种不同地理群体,采用分子生物学手段来划分群体有一定的局限性^[16-17,39],而对这类群体利用鱼类耳石形态学来划分种群则相对容易且更具优势^[24-26]。地标点法可以有效提取耳石的大部分形态信息,目前鱼类种内和种间的识别效果可基本满足需求。然而,该方法只是分析鱼类耳石具有听沟区域的一个面,限制于二维平面,对耳石整体形态信息无法提取和分析。随着现代高精度仪器的涌现和3D技术的逐步成熟,提取鱼类耳石整体形态信息已成为可能。Gu等^[40]基于X射线微计算机断层扫描技术(Micro-CT)和扫描电子显微镜(SEM)分析了黄唇鱼(*Bahaba taipingensis*)矢耳石,发现其背面具有许多细长的棱柱晶体构成晶体簇,初步揭示了黄唇鱼耳石的声学功能结构。Martí-Puig等^[41]使用三维耳石

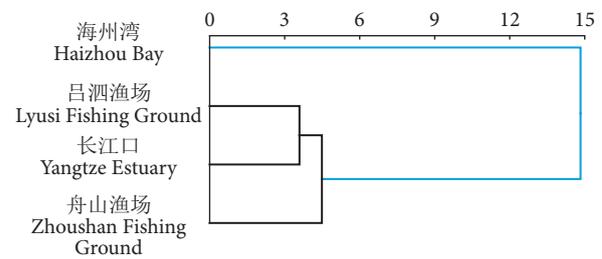


图5 海州湾、吕泗、长江口和舟山渔场小黄矢耳石形态聚类分析结果

Fig. 5 Dendrogram for hierarchical cluster analysis by otolith morphology of *L. polyactis* population in Haizhou Bay, Lyusi, Yangtze Estuary and Zhoushan fishing grounds

图像分析方法,将耳石的整体形态信息以数据集的形式呈现,形态学与三维模型的结合将为鱼类形态学研究提供深层次的分析和更有力的依据。

3.2 南黄海和东海的小黄鱼种群划分

本研究基于在耳石外轮廓和听沟上建立的11个地标点提取耳石形态特征信息,经分析显示南黄海和东海海域存在两个在耳石内侧面听沟区域形态差异显著的小黄鱼种群,即北黄海-渤海群和南黄海-东海群,且在海州湾渔场存在这两个种群的混栖群体。

每年随着水温的上升,小黄鱼便逐渐向近岸产卵洄游,产卵高峰期存在着自南向北的纬向滞后差异,例如舟山渔场小黄鱼的产卵高峰期一般在3月,吕泗渔场则在4月^[32]。小黄鱼产卵后会向外海洄游至机轮拖网禁渔区线附近索饵,小黄鱼鱼卵此时完全不具备自主游泳能力,其鱼卵—仔鱼阶段基本是处于“随波逐流”的状态^[42],因此,分析当时的海洋动力环境对深入理解小黄鱼种群结构具有重要意义。2018年3—7月,对长江口邻近海域的小黄鱼鱼卵、仔稚鱼的调查结果显示:3月其鱼卵主要分布在机轮拖网禁渔区线内舟山渔场北部水域(水深10~30 m),4月鱼卵遍布禁渔区线内长江口渔场,5月鱼卵和仔鱼重心偏移至吕泗渔场,从整体看小黄鱼鱼卵、仔鱼的分布重心是逐渐北移的^[43]。物理海洋动力机制分析可知:3月,高温高盐的台湾暖流北上至舟山渔场,为小黄鱼产卵创造了良好的环境^[44];4月,随着长江口渔场水温的上升,受台湾暖流输送影响,小黄鱼鱼卵、仔鱼遍布在禁渔区线内的长江口渔场^[45];5月,在强劲的东海潮汐和盛行的东亚季风共同作用下,一部分长江冲淡水会持续北上至苏北浅滩邻近海域,此时禁渔区线内的长江口渔场和吕泗渔场便成了南黄海-东

海小黄鱼种群的主要育幼场^[46]。综上可知,南黄海-东海小黄鱼种群鱼卵、仔鱼阶段主要受台湾暖流和长江冲淡水等流系控制,并不存在长江冲淡水会在此形成一道隔离东海和南黄海小黄鱼群体的屏障。

每年的 4 和 5 月分别是吕泗渔场和海州湾渔场小黄鱼的产卵高峰期^[34],此时,在北向的潮致余流输运下^[47-48],吕泗渔场会有部分小黄鱼鱼卵、仔鱼被输送至海州湾邻近水域,在海州湾渔场形成两地的小黄鱼混栖群体。黄康康等^[49]通过水动力物理模型模拟吕泗渔场小黄鱼鱼卵输运路径发现,在吕泗渔场不同年份释放的粒子,其输运走向基本偏北朝向海州湾渔场;Zhang 等^[50]通过比较海州湾渔场小黄鱼耳石年轮宽度变量和耳石轮廓等因子发现,在海州湾渔场存在两个来自不同越冬场的小黄鱼群体。由此可知,北黄海-渤海种群和南黄海-东海种群之间并未形成真正的地理隔离,且存在较高的个体交流现象,说明海州湾渔场是小黄鱼不同群体之间个体交流的主要海域之一。这与众多探究小黄鱼种群基因结构的发现一致,即各小黄鱼地理群体间不存在显著的基因差异^[16-17,38]。除了两个种群栖息水域环境造成的影响外,笔者认为,两个种群摄食特征差异也可能是导致其耳石形态存在显著性差异的原因。例如:在长江口渔场,小黄鱼主要以甲壳类和鱼类为食,优势种包括糠虾、磷虾、七星底灯鱼(*Benthosem pterotum*)、脊腹褐虾(*Crangon affinis*)和鹰爪糙对虾(*Trachysalambria curvirostris*)等;而在海州湾渔场,小黄鱼主要以太平洋磷虾(*Euphausia pacifica*)、脊腹褐虾(*C. affinis*)、细螯虾(*Leptochela gracilis*)和赤鼻棱鳀(*Thryssa kammalensis*)等为食^[51]。

参考文献:

- [1] 毛锡林,俞积楚,秦忆芹. 东海渔业资源调查与区划 [M]. 上海:华东师范大学出版社,1987:339-356.
- [2] FAO. Fishery and Aquaculture Statistics. Global capture production 1950–2022. Updated 2023[R/OL]. Rome: FAO Fisheries and Aquaculture Department, 2022.
- [3] CHOI M, KIM D. Assessment and management of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) stocks in South Korea[J]. Sustainability, 2020, 12(19): 8257.
- [4] 农牧渔业部水产局. 东海区渔业资源调查和区划 [M]. 上海:华东师范大学出版社,1987:318-356.
- [5] SONG D D, XIONG Y, JIANG T, et al. Isotopic evidence of population connectivity at multiple life stages for *Larimichthys polyactis* in the Southern Yellow Sea and East China Sea[J]. Fishes, 2023, 8(3): 133.
- [6] SONG D D, XIONG Y, JIANG T, et al. Early life migration and population discrimination of the small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) from the Yellow Sea: inferences from otolith Sr/Ca ratios[J]. J Oceanol Limnol, 2022, 40: 818-829.
- [7] LI G D, XIONG Y, ZHONG X M, et al. Changes in overwintering ground of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) based on MaxEnt and GARP models: a case study of the Southern Yellow Sea stock[J]. J Fish Biol, 2023, 102(6): 1358-1372.
- [8] 刘勇,程家骅. 东海区小黄鱼海底水温分布特征及分析方法比较 [J]. 中国水产科学, 2018, 25(2): 423-435.
- [9] 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.
- [10] JIANG Y Q, ZHANG C, YE Z J, et al. Analyses of egg size, otolith shape, and growth revealed two components of small yellow croaker in Haizhou Bay spawning stock[J]. J Oceanol Limnol, 2018, 37(4): 1423-1429.
- [11] 林新濯,邓思明,黄正一. 小黄鱼种族生物学测定的研究 [C]//海洋渔业资源论文选集. 北京:农业出版社,1965:84-108.
- [12] 林龙山,姜亚洲,刘尊雷,等. 黄海南部和东海小黄鱼资源分布差异性研究 [J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2010, 40(3): 1-6.
- [13] HAN Z Q, LIN L S, SHUI B N, et al. Genetic diversity of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) revealed by AFLP markers[J]. Afr J Agric Res, 2009, 4(7): 605-610.
- [14] LIU B J, ZHANG B D, XUE D X, et al. Population structure and adaptive divergence in a high gene flow marine fish: the small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) [J]. PLoS One, 2016, 11(4): e0154020.
- [15] ZHANG B D, LI Y L, XUE D X, et al. Population genomic evidence for high genetic connectivity among populations of small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) in inshore waters of China[J]. Fish Res, 2020, 225: 105505.
- [16] XIAO Y S, ZHANG Y, GAO T X, et al. Genetic diversity in the mtDNA control region and population structure in the small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) [J]. Environ Biol Fishes, 2009, 85(4): 303-314.
- [17] ZHENG J, ZHAO L, ZHAO X, et al. High genetic connectivity inferred from whole-genome resequencing provides insight into the Phylogeographic pattern of *Larimichthys polyactis* [J]. Mar Biotechnol, 2022, 24: 671-680.
- [18] PANNELLA G. Fish Otoliths: daily growth layers and periodical patterns [J]. Science, 1971, 173(4002): 1124-1127.
- [19] SCHULZ-MIRBACH T, LADICH F, PLATH M, et al. Enigmatic ear stones: what we know about the functional role and evolution of fish otoliths [J]. Biol Rev, 2019, 94: 457-482.
- [20] DUNCAN R, BROPHY D, ARRIZABALAGA H. Otolith shape analysis as a tool for stock separation of albacore tuna feeding in

- the Northeast Atlantic[J]. Fish Res, 2018, 200: 68-74.
- [21] 欧利国, 刘必林. 基于地标点法的4种鲹科鱼类矢耳石形态分类[J]. 大连海洋大学学报, 2020, 35(1): 114-120.
- [22] SADEGHI R, ESMARILI R, ZAREI F, et al. Population structure of the ornate goby, *Istigobius ornatus* (Teleostei: Gobiidae), in the Persian Gulf and Oman Sea as determined by otolith shape variation using ShapeR[J]. Environ Biol Fish, 2020, 103: 1217-1230.
- [23] IBÁÑEZ L, HERNÁNDEZ-FRAGA K, ALVAREZ-HERNÁNDEZ S. Discrimination analysis of phenotypic stocks comparing fish otolith and scale shapes[J]. Fish Res, 2017, 185: 6-13.
- [24] 叶振江, 孟晓梦, 高天翔, 等. 两种花鲈 (*Lateolabrax* sp.) 耳石形态的地理变异[J]. 海洋与湖沼, 2007, 38(4): 356-360.
- [25] REIG-BOLAÑO R, MARTI-PUIG P, RODRIGUEZ S, et al. Otoliths identifiers using image contours EFD[M]//de LEON F, de CARVALHO A P, RODRÍGUEZ-GONZÁLEZ S, et al. Distributed computing and artificial intelligence. Advances in intelligent and soft computing, vol 79. Berlin, Heidelberg: Springer, 2010: 9-16.
- [26] 潘晓哲, 高天翔. 基于耳石形态的鳊属鱼类鉴别[J]. 动物分类学报, 2010, 35(4): 799-805.
- [27] CAMPANA E, CASSELMAN M. Stock discrimination using otolith shape analysis[J]. Can J Fish Aquat Sci, 1993, 50(5): 1062-1083.
- [28] 王旭, 韩志强, 朱柏军, 等. 东海小黄鱼耳石形态特征研究[J]. 浙江海洋学院学报(自然科学版), 2012, 31(6): 492-496.
- [29] 方聪, 郭治明, 线薇薇, 等. 耳石形态在长江口小黄鱼生活史研究及群体识别中的应用[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2018, 48(08): 57-67.
- [30] 康中杰, 宋大德, 李纲, 等. 基于耳石不同切面的小黄鱼年龄鉴定及其生长方程年龄反演比较[J]. 海洋渔业, 2022, 44(5): 543-554.
- [31] 水柏年. 黄海南部、东海北部小黄鱼的年龄与生长研究[J]. 浙江海洋学院学报, 2003, 22(1): 16-20.
- [32] 徐兆礼, 陈佳杰. 小黄鱼洄游路线分析[J]. 中国水产科学, 2009, 16(6): 931-940.
- [33] 姜涛, 郑朝臣, 黄洪辉, 等. 基于地标点法的九龙江口和珠江口凤鲚和七丝鲚耳石形态学特征比较[J]. 南方水产科学, 2018, 14(6): 10-16.
- [34] XIONG Y, YANG J, ZHANG Z H, et al. Factors affecting morphological development of the sagittal otolith in juvenile and adult small yellow croaker (*Larimichthys polyactis* Bleeker, 1877)[J]. J Appl Ichthyol, 2015, 31: 1023-1028.
- [35] JIANG Y Z, CHENG J H, LI S F. Temporal changes in the fish community resulting from a summer fishing moratorium in the northern East China Sea[J]. Mar Ecol Prog Ser, 2009, 387: 265-273.
- [36] 张申增, 麦广铭, 陈志劼, 等. 红鳍笛鲷和紫红笛鲷种类和群体的矢耳石地标点法识别[J]. 广东海洋大学学报, 2020, 40(2): 35-43.
- [37] 侯刚, 刘丹丹, 冯波, 等. 基于地标点几何形态测量法识别北部湾4种白姑鱼矢耳石形态[J]. 中国水产科学, 2013, 20(6): 1293-1302.
- [38] VIGNON M. Ontogenetic trajectories of otolith shape during shift in habitat use: interaction between otolith growth and environment[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 2012, 420/421: 26-32.
- [39] WANG L, LIU S F, ZHUANG Z M, et al. Population genetic studies revealed local adaptation in a high gene-flow marine fish, the small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*)[J]. PLoS One, 2013, 8(12): e83493.
- [40] GU Y G, HUANG H H, LIANG Y, et al. Micro-CT and SEM investigation of sound absorption structure and chambers in the otoliths of giant panda fish species-Chinese Bahaba (*Bahaba tai-pingensis*)[J]. Micron, 2022: 103342.
- [41] MARTÍ-PUIG P, DANÉS J, MANJABACAS A, et al. New parameterisation method for three-dimensional otolith surface images[J]. Mar Freshw Res, 2016, 67(7): 1059.
- [42] REN S, JIN X S, YANG T, et al. A dynamic energy budget model for small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*): parameterisation and application in its main geographic distribution waters[J]. Ecol Model, 2020, 427: 109051.
- [43] XIONG Y, ZHONG X M, TANG J H, et al. Migration and population structure characteristics of the small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) in the Southern Yellow Sea[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2016, 35(6): 34-41.
- [44] XIONG Y, YANG J, JIANG T, et al. Early life history of the small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) in sandy ridges of the South Yellow Sea[J]. Mar Biol Res, 2017, 13(9): 993-1002.
- [45] XU M, WANG Y H, LIU Z L, et al. Seasonal distribution of the early life stages of the small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) and its dynamic controls adjacent to the Changjiang River Estuary[J]. Fish Oceanogr, 2023, 32(4): 390-404.
- [46] LIN N, CHEN Y G, JIN Y, et al. Distribution of the early life stages of small yellow croaker in the Yangtze River estuary and adjacent waters[J]. Fish Sci, 2018, 84(2): 357-363.
- [47] LIAN E G, WANG S, ARTIGUE L, et al. Unraveling the synoptic-scale penetration of the Yellow Sea coastal water into the Changjiang River Estuary[J]. J Geophys Res-Oceans, 2022, 127: e2022JC018773.
- [48] 韦钦胜, 于志刚, 冉祥滨, 等. 黄海西部沿岸流系特征分析及其对物质运输的影响[J]. 地球科学进展, 2011, 26(2): 145-156.
- [49] 黄康康, 叶振江, 于海庆, 等. 基于拉格朗日粒子追踪的南海中南部小黄鱼幼体早期输运初步研究[J]. 浙江海洋大学学报(自然科学版), 2020, 39(6): 538-543.
- [50] ZHANG C, YE Z J, PANHWAR S K, et al. Stock discrimination of the Japanese Spanish mackerel (*Scomberomorus niphonius*) based on the otolith shape analysis in the Yellow Sea and Bohai Sea[J]. J Appl Ichthyol, 2013, 29: 368-373.
- [51] 严利平, 李建生, 沈德刚, 等. 黄海南部、东海北部小黄鱼饵料组成和摄食强度的变化[J]. 海洋渔业, 2006, 28(2): 117-123.