

南海 3 种小型砗磲的外壳形态差异分析

钞琪琪¹, 杨毅¹, 顾志峰^{1,2}, 王爱民^{1,2}, LÓPEZ Violeta³, 刘春胜^{1,2}

(1. 海南大学 海洋学院, 海南 海口 570228; 2. 海南大学 南海海洋资源利用国家重点实验室, 海南 海口 570228; 3. 西班牙国家自然科学博物馆, 西班牙 马德里 28006)

摘要: 本研究对中国南海 3 种小型砗磲(*Tridacna* spp.)[番红砗磲(*Tridacna crocea*, 包括 2 种外壳形态)、长砗磲(*Tridacna maxima*)和诺亚砗磲(*Tridacna noae*)]的外壳形态性状进行生物统计学差异分析。研究表明, 4 组砗磲外壳存在显著形态学差异。单因素方差分析发现 9 个外壳比例性状能够较好区分 3 种砗磲, 且 2 种不同外壳形态的番红砗磲在壳宽/壳长、足丝孔宽/壳长、壳质量/壳长和左右壳厚比壳长存在显著性差异($P < 0.05$); 在基于欧氏距离 Ward 法且指定聚类数 $k = 4$ 的条件下, 4 组砗磲层次聚类效果较好; 主成分分析提取 3 个主成分建立散点图, 累计主成分贡献率 73.85%, 各主成分贡献率依次为 50.47%, 13.78%和 9.60%; 线性判别分析得出 3 个判别函数, 方差解释率依次为 70.13%, 20.97%和 8.90%。3 种多元统计方法从不同角度解释各组砗磲的外壳形态差异, 结果均显示两组番红砗磲的外壳形态更为接近, 同时长砗磲与诺亚砗磲的外壳形态较为接近。

关键词: 砗磲(*Tridacna* spp.); 外壳形态; 多元统计分析; 南海

中图分类号: Q179

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2022)10-0024-08

DOI: 10.11759/hyxx20210925005

砗磲(*Tridacninae*)隶属于软体动物门(Mollusca)、双壳纲(*Bivalvia*)、帘蛤目(*Veneroida*)、砗磲科(*Tridacnidae*), 目前已发现的砗磲有 2 个属共 12 种, 其中砗磲属(*Tridacna*)有 10 种, 砗蚝属(*Hippopus*)有 2 种^[1]。砗磲是海洋中最大的双壳贝类, 生活在印度太平洋地区的热带和亚热带珊瑚礁海域。砗磲与虫黄藻建立了互利共生关系, 为获得足够光照进行光合作用, 其大部分种类分布于 20 m 以浅的珊瑚礁或泻湖区^[2-4]。砗磲在珊瑚礁生态系统中发挥着重要作用, 对砗磲种类鉴定及生物多样性分析是开展砗磲相关研究的前提^[5]。然而不同种类的砗磲外部形态极其相近, 国内外亦少有关于砗磲形态学系统分类的报道^[6]。

贝类物种鉴定主要有分子学和形态学两大手段, 当前形态学与分子学相结合的鉴定方法依旧是砗磲分类的重要依据。SU 等^[6]基于外壳形态之间的显著性差异, 同时结合分子手段, 确定砗磲属内一个正式新种—诺亚砗磲(*T. noae*)。西印度洋隐存种 *T. rosewateri* 和 *T. lorenzi* 的发现也是利用外壳形态结合基因鉴定技术^[7]。双壳贝类的传统形态鉴别方法主要依据各项外壳形态指标进行多元统计分析, 进而鉴定不同类群或推断种间或种内类群之间的差异^[8]。

魏开建等^[9-10]运用聚类分析、主成分分析和判别分析对蚌的外壳形态差异进行研究; 张永普^[11]同样运用这 3 种方法分析泥蚶种内形态变异特点与地理分化规律。吴杨平^[12]通过单因素方差分析、聚类分析、主成分分析、判别分析及 Mantel 检验对 3 种文蛤进行地理种群形态差异性研究。MEI^[13]对不同处理组干壳重量和壳强度均值进行方差分析和典型判别分析。

在中国, 砗磲分布于台湾澎湖列岛和海南岛以南热带海域。迄今已发现有 8 种, 包括砗磲属的番红砗磲(*Tridacna crocea*)、大砗磲(*Tridacna gigas*)、无鳞砗磲(*Tridacna derasa*)、鳞砗磲(*Tridacna squamosa*)、长砗磲(*Tridacna maxima*)、诺亚砗磲(*Tridacna noae*)和砗蚝属的砗蚝(*Hippopus hippopus*)和瓷口砗磲(*Hippopus porcellanus*), 其中小型的番红砗磲、长

收稿日期: 2021-09-25; 修回日期: 2021-12-03

基金项目: 国家自然科学基金项目(42266003); 海南省重点研发项目(ZDYF2019153)

[Foundation: National Natural Science Foundation of China, No. 42266003; Key Research and Development Project of Hainan Province, No. ZDYF2019153]

作者简介: 钞琪琪(1997—), 女, 河南安阳人, 硕士研究生, 主要从事砗磲遗传多样性研究, 电话: 18089769063, E-mail: 1962162966@qq.com; 刘春胜(1984—), 通信作者, 电话: 13086002911, E-mail: lcs5113@163.com

砗磲以及诺亚砗磲分布最为广泛^[6, 14-15]。本研究以中国 3 种常见小型砗磲为对象, 采用单因素方差分析、秩和检验、聚类分析、主成分分析以及判别分析对其外壳性状进行描述分类统计, 研究不同外形和品种的砗磲在各个外壳形态指标的差异, 探讨各指标在砗磲的分类鉴定方面的综合影响, 为砗磲的形态分类提供支撑。

1 材料方法

1.1 实验样品

在中国南海采集 3 种砗磲, 其中番红砗磲中存在外壳形态扁平 and 圆钝两类, 分别命名为 *T. crocea*-1 组(32 只)和 *T. crocea*-2 组(22 只)、长砗磲(*T. maxima*, 17 只)、诺亚砗磲(*T. noae*, 3 只)(图 1)。

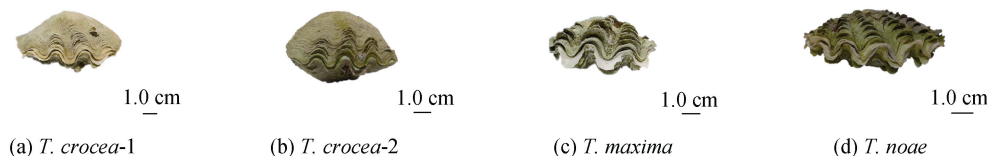


图 1 4 组砗磲外壳

Fig. 1 Shells of the four giant clam groups

1.2 外壳性状指标测量

根据 NORTON 等^[16]对砗磲各外壳形态学测量方法, 对所有砗磲样品的壳长(SL)、壳高(SH)、壳宽(SW)、铰合线长(HLL)、足丝孔长(BHL)、足丝孔宽

(BHW)、壳质量(SM)、左壳厚(LST)、右壳厚(RST)和最大放射肋宽(MRW)等可量性状以及放射肋数目(NRR)和铰合齿数目(NHT)等可数性状进行测量, 如图 2。

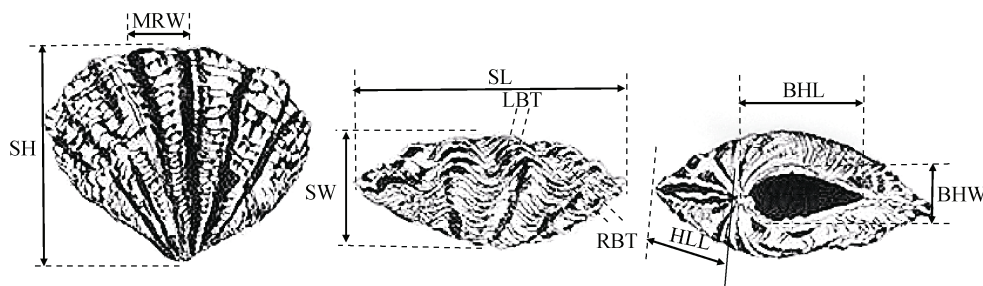


图 2 砗磲可量性状示意图^[16]

Fig. 2 Diagram of measurable trait indicators of giant clam^[16]

1.3 数据处理

1.3.1 描述统计

首先将 9 个砗磲外壳的可量性状与壳长相除, 进行标准化处理, 获得校正值。在 SPSS 25.0 中, 对 9 个比例性状分别进行单因素方差分析(one-way ANOVA), 若数据偏正态分布可采用秩和检验(Kruskal-Wallis Test)。单因素方差分析前方差齐性检验结果 $P > 0.05$ 时采用 ANOVA 描述各因素组间多重比较的差异显著性, $P < 0.05$ 时, 采用韦奇尔(Welch)的 P 值描述各因素组间差异显著性水平。

1.3.2 聚类分析

确定使 WGSS 足够小的聚类数 k , 运用 Ward 法在 R Studio 4.1.1 中对 4 组砗磲的 9 个比例性状进行

层次聚类分析(Hierarchical Clustering, HC)^[17], 距离计算依据欧式距离, 公式如下:

$$d(x, y) = \sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - y_i)^2},$$

表示两个个体在 n 维空间的距离, 其中每两个个体的 9 个比例性状均可用坐标 $(x_1, x_2, \dots, x_9)$ 和 $(y_1, y_2, \dots, y_9)$ 表示, 即计算个体两两之间欧式距离矩阵。

1.3.3 主成分分析

在 R Studio 4.1.1 中对数据进行 KMO 检验和 Bartlett 球形检验, 通过检验(KMO 检验各项 $MSA \geq 0.49$, 总体 $MSA = 0.78$; Bartlett 球形检验 $P = 2.06e^{-50}$) 后进行主成分分析(Principal Component Analysis, PCA)^[18-21]。我们从 9 个比例性状中提取贡献率最高

的 3 个主成分建立 3D 立体坐标系可视化 4 组砗磲的分布差异。

1.3.4 判别分析

判别分析描述 4 组砗磲在 9 个外壳比例性状方面的相关性结构。线性判别分析的综合判别率公式：

$P = \sum_{i=1}^k A_i \sum_{j=1}^k B_j$, A_i 表示群体判别正确的个数, B_j 表示实测的群体样本数, k 为群体数^[22]。

2 结果分析

2.1 4 组砗磲外壳性状描述统计

2.1.1 4 组砗磲外壳形态描述

番红砗磲-1 组壳型扁长, 整体呈等腰扇形, 正对壳边缘观呈梭形, 放射肋 4~5 个, 略微突出; 番红砗磲-2 组壳型圆钝, 整体轮廓为等边三角形, 正对

壳边缘形状似元宝, 有 4~5 个不突出放射肋。长砗磲组个体壳型比番红砗磲长, 放射肋宽但数目少, 一般为 4 个, 第五个不明显, 放射肋上鳞片十分立体, 排列最为紧密。诺亚砗磲组壳型细长, 放射肋数目多且形状突出, 放射肋上鳞片立体, 排列疏松。

2.1.2 单因素方差分析

单因素方差分析的多重比较见表 1, 结果表明番红砗磲-2 组的足丝孔宽以及左右壳厚最大, 与其他 3 组砗磲存在显著差异($P<0.05$); 壳宽、壳质量与足丝孔长方面, 番红砗磲-1 组和番红砗磲-2 组之间存在显著差异($P<0.05$)。3 种砗磲的壳高存在显著差异($P<0.05$), 均值大小依次为番红砗磲>长砗磲>诺亚砗磲; 长砗磲的最大放射肋宽最大, 与另外 2 种砗磲差异显著($P<0.05$); 除铰合线长、壳质量和放射肋数目外, 诺亚砗磲各项外壳形态指标均最小。

表 1 4 组砗磲外壳形态指标校正均值

Tab. 1 Corrected mean values of shell morphology of the four giant clam groups

性状	番红砗磲-1	番红砗磲-2	长砗磲	诺亚砗磲
壳高/壳长	0.72±0.04 ^a	0.73±0.07 ^a	0.62±0.05 ^b	0.50±0.04 ^c
壳宽/壳长	0.52±0.04 ^b	0.57±0.05 ^a	0.51±0.04 ^b	0.42±0.07 ^c
铰合线长/壳长	0.41±0.03 ^a	0.44±0.05 ^a	0.34±0.05 ^{ab}	0.37±0.06 ^b
足丝孔长/壳长	0.45±0.04 ^b	0.47±0.03 ^a	0.37±0.04 ^c	0.32±0.02 ^c
足丝孔宽/壳长	0.20±0.03 ^b	0.26±0.10 ^a	0.16±0.03 ^b	0.11±0.04 ^b
壳质量/壳长	1.14±0.50 ^b	2.10±0.53 ^a	1.24±0.89 ^b	1.92±1.18 ^{ab}
左壳厚/壳长	0.08±0.01 ^b	0.10±0.02 ^a	0.06±0.01 ^b	0.05±0.01 ^b
右壳厚/壳长	0.07±0.01 ^b	0.10±0.02 ^a	0.06±0.02 ^b	0.05±0.01 ^b
最大放射肋宽/壳长	0.24±0.03 ^b	0.22±0.02 ^b	0.30±0.06 ^a	0.22±0.02 ^b
放射肋数目	4~5	4~5	3~5	5~8
铰合齿数目	2~10	4~9	4~8	6~8

注: 上标不同英文字母表示组间存在显著性差异, 相同字母组表示无显著性差异($P<0.05$), 2 个可数性状“放射肋数目”与“铰合齿数目”不进行方差分析

2.2 4 组砗磲外壳性状多元统计分析

2.2.1 层次聚类

如图 3 所示, 聚类数为 4 时(灰色虚线框表示), 番红砗磲-1 组和番红砗磲-2 组聚为一支, 同时长砗磲组和诺亚砗磲组聚为一支, 两大支最后汇聚为一支。分支长度解释 4 组砗磲之间外壳形态聚类距离的远近。与番红砗磲-1 组支系相比, 番红砗磲-2 组与“长砗磲组+诺亚砗磲组”支的聚类距离更近; 与长砗磲组支系相比, 诺亚砗磲组与“番红砗磲-1 组+番红砗磲-2 组”大支的聚类距离接近。聚类结果表明番红砗磲-2 组与番红砗磲-1 组外壳形态的确存在差异。

2.2.2 主成分分析

以 4 组砗磲的 9 个外壳比例性状进行主成分分析, 主成分与各比例性状的相关系数和主成分贡献率见表 2。结果显示: 第一主成分 PC1 贡献率为 50.47%, 第二主成分 PC2 贡献率为 13.78%, 第三主成分 PC3 贡献率为 9.60%, 累积贡献率为 73.85%。主成分特征向量绝对值表明 PC1 主要反映左右壳厚(左壳厚/壳长和右壳厚/壳长)两个性状并仅与最大放射肋宽(最大放射肋宽/壳长)的大小成反比, PC2 主要反映壳质量(壳质量/壳长)并与之成反比, PC3 主要反映壳高和壳质量(与壳高/壳长呈正相关, 与壳质量/壳长呈负相关)两个性状。

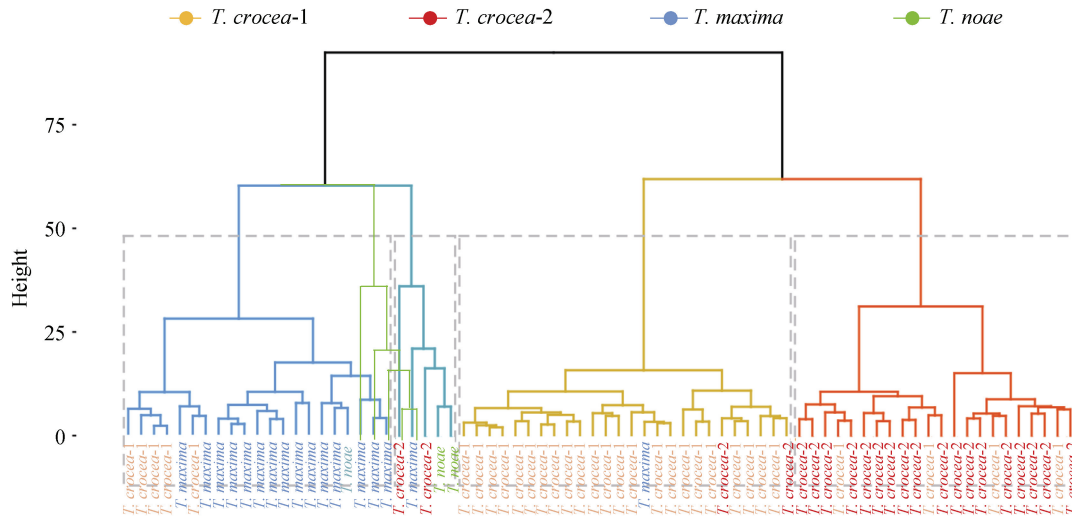


图 3 4 组砵磔外壳比例性状层次聚类系谱图

Fig. 3 A hierarchical cluster dendrogram of nine measurable shell proportional traits of the four giant clam groups

表 2 4 组砵磔 9 个比例性状 3 个主成分特征向量与主成分贡献率

Tab. 2 Eigenvectors and cumulative contribution rates of three principal components from the nine traits of the four giant clam groups

性状	主成分		
	PC1	PC2	PC3
壳高/壳长	0.36	—	0.45*
壳宽/壳长	0.35	-0.25	0.33
绞合线长/壳长	0.35	0.19	-0.14
足丝孔长/壳长	0.36	0.27	—
足丝孔宽/壳长	0.36	—	0.20
壳质量/壳长	0.19	-0.52*	-0.65*
左壳厚/壳长	0.40*	-0.14	-0.12
右壳厚/壳长	0.39*	-0.22	-0.12
最大放射肋宽/壳长	-0.16	-0.70	0.43
各主成分贡献率/%	50.47	13.78	9.60
累积贡献率/%	50.47	64.25	73.85

注: 上标 “*” 表示主成分反映的主要性状, “—” 表示此性状与该主成分无相关性

提取的 3 个主成分虽然不能高度反映所有性状, 但三者累积贡献率最高, 最能综合展示 4 组砵磔的 9 个外壳性状特征。因此, 以 PC1、PC2 和 PC3 建立三维立体坐标系如图 4。结果表明: 番红砵磔-1 组和番红砵磔-2 组主成分分布综合接近, 且左右壳厚(左壳厚/壳长和右壳厚/壳长)最大, 说明番红砵磔的壳厚度最大; 长砵磔组与诺亚砵磔组的最大放射肋宽(最大放射肋宽/壳长)较两组番红砵磔更大, 即长砵磔和诺亚砵磔拥有更宽的放射肋; 诺亚砵磔

组壳高/壳长比另外 3 组的小, 证明诺亚砵磔壳高小, 壳型狭长。

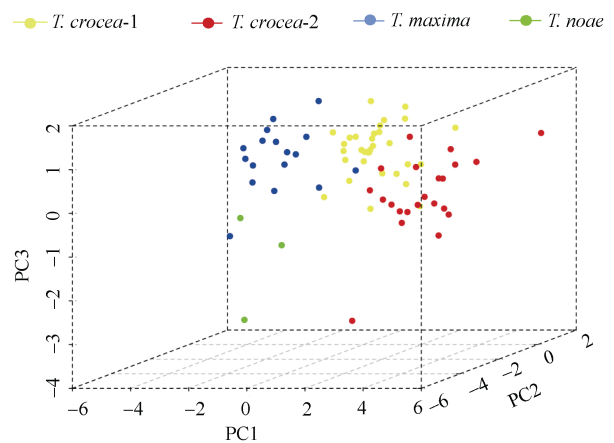


图 4 4 组砵磔主成分分析分布散点图

Fig. 4 Principal component analysis scatter diagram of the four giant clam groups

2.2.3 线性判别分析

Fisher 线性判别分析法进行预测分类得到 3 个线性组合 LD1、LD2 和 LD3, 方差解释率依次为 70.13%, 20.97% 和 8.90%。3 个线性判别函数的公式依次为:

$$LD1 = -0.5920X1 + 0.1257X2 - 0.3689X3 - 0.7262X4 - 0.0218X5 - 0.3555X6 - 0.1051X7 - 0.3037X8 + 0.9796X9;$$

$$LD2 = 1.0996X1 - 0.3771X2 + 0.0727X3 + 0.7089X4 - 0.2103X5 - 0.8253X6 + 0.2744X7 - 0.8904X8 + 0.6409X9;$$

$$LD3 = 0.4575X1 - 1.0211X2 + 0.4873X3 - 0.4395X4 - 0.0108X5 + 0.2509X6 - 0.1654X7 - 0.3210X8 - 0.6496X9;$$

其中, X1~X9 依次为壳高/壳长、壳宽/壳长等 9 个外壳比例性状。以方差解释率最高的 LD1 和 LD2 为轴建立分布坐标系如下图 5。

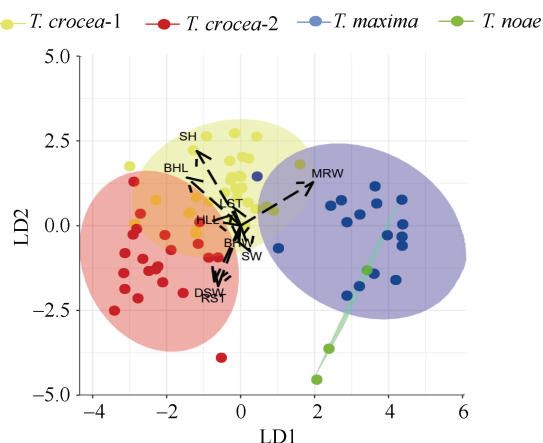


图 5 4 组砗磲的线性判别分析

Fig. 5 Linear discriminant analysis of the four giant clam groups

线性判别结果表明, 在壳宽(壳宽/壳长)和最大放射肋宽(最大放射肋宽/壳长)方面, 番红砗磲最小, 并且两组番红砗磲也存在差异(番红砗磲-2 组较小), 长砗磲与诺亚砗磲两者表现相似。番红砗磲的壳高(壳高/壳长)、足丝孔长(足丝孔长/壳长)、左右壳厚(左右壳厚/壳长)和壳质量(壳质量/壳长)在 3 种砗磲中最大; 值得一提的是番红砗磲-2 组的壳质量(壳质量/壳长)大于番红砗磲-1 组。

3 讨论

3.1 4 组砗磲形态差异比较分析

2 组番红砗磲单因素方差分析、秩和检验和判别分析均表明某些外壳形态指标存在差异, 如壳宽/壳长、足丝孔宽/壳长、壳质量/壳长、左壳厚/壳长和右壳厚/壳长。4 组砗磲主成分分析和判别分析结果均支持彼此外壳形态存在差异, 即 2 组番红砗磲分布相近, 4 组砗磲能够明显区分。诺亚砗磲主成分分析 PC3 方面分布与其他类群差异大, 结合描述性统计分析表明体现在壳质量/壳长(相关系数-0.116)与铰合线长/壳长(相关系数-0.142)方面, 铰合线长/壳长可能与闭壳肌形状有关^[23], 壳质量/壳长可能是其壳长与壳高的综合表现有别于番红砗磲和长砗磲导致^[24]。

本研究对 4 组小型砗磲的外壳形态学分析发现长砗磲与诺亚砗磲更为相近, 并且两组番红砗磲外

壳存在显著差异。然而利用 COI 和 16S 基因建立系统发育进化树结果显示 3 种砗磲各自形成分支且番红和长砗磲亲缘关系较近, 且两组番红砗磲 COI 和 16S 基因序列无差异^[25]。一方面, 养殖密度、海水流速、底质和捕食者等诸多环境差异因素均能导致贝类外壳形态变化。如鳞砗磲(*T. squamosa*)在有无捕食者处理下, 其形态发生显著改变^[13]; LUTTIKHUIZEN^[26]证明捕食者会选择性捕食不同外壳形态的荷兰白樱蛤(*Macoma balthica*); 在低密度环境下, 降低食物浓度可致贝壳变得更狭窄^[27]; 此外, EMERSON^[28]对实验室海水养殖沙蚬(*Mya arenaria*)的研究发现水流速度越大, 贝壳外形越圆钝, 然而美国 ORTMANN 等^[29]在俄亥俄和田纳西河对淡水蛤(*Naiades*)的调查显示, 存在水流湍急上游的个体壳型不及水流缓慢下游个体圆钝的现象; HINCH 等^[30]将沙滩和泥滩珠蚌群体进行交换环境养殖发现二者形态发生改变, 说明转移底质环境养殖对壳型产生影响。另一方面, 尽管 COI 与 16S 基因已被证实能够较好地地区分不同砗磲种类, 但其对同种砗磲的不同群体的区分性却未见报道^[25]。截至目前, 微卫星技术已在水产动物不同种群鉴定中被广泛应用, 如田镇^[31]利用微卫星标记了 7 个不同种群文蛤(*Meretrix meretrix*)间的基因差异; ESTOUP 等^[32]发现地中海和大西洋群体的虹鲑鱼(*Salmo trutta*)之间存在等位基因差异。对于本研究中发现的两种形态差异番红砗磲的具体原因有待进一步验证。

3.2 统计分析方法在砗磲形态鉴别上的应用

3 种多元统计分析方法将中国南海 3 种小型砗磲进行了有效区分。聚类分析将个体进行初步归类, 量化类群之间的差异^[33], 结果侧重表现 4 组砗磲之间的聚类距离, 但存在个别样本的错聚现象, 可能由于层次聚类作为无监督算法无法将个体进行二次聚类。主成分分析 3 个主成分累计贡献率仅为 73.85%, 表明由本研究 9 个比例性状提取出的 3 个主成分与砗磲品种的相关性不足(<85%), 后续可尝试利用诸如椭圆傅里叶分析法等其他更精细的形态指标进行分析^[34]。线性判别分析 LD1 和 LD2 的方差解释率高达 91.1%, 4 组砗磲在 9 个外壳比例性状方面的综合分布差异几乎可以由这两个判别函数全面展示, 是 3 种多元统计方法中的最优解。层次聚类对 4 组砗磲的分类结果最为直观, 主成分分析和判别分析侧重展示 4 组砗磲外壳综合比例性状的差异。主

成分分析与线性判别分析均使用降维思想(即以 9 个外壳比例性状为依据将样本点投影在具有良好分类特征的低维空间),但线性判别分析考虑砵磔分组信息,因此本研究中判别分析效果优于主成分分析。然而即使在已知品种的情况下,判别分析也不总是最准确的多元统计分析方法,对于样本量较少的情况,主成分分析性能优于线性判别分析^[35],从这个方面可以解释作者的砵磔样本量足够大。

参考文献:

- [1] NEO M L, COLETTE C C W, RICHARD D B, et al. Giant clams (Bivalvia: Cardiidae: Tridacninae): A comprehensive update of species and their distribution, current threats and conservation status: an annual review[J]. *Oceanography and Marine Biology*, 2017, 55: 2-303.
- [2] ZHANG Y H, ZHOU Z H, QIN Y P, et al. Phenotypic traits of two boring giant clam (*Tridacna crocea*) populations and their reciprocal hybrids in the South China Sea[J]. *Aquaculture*, 2020, 519: 734890.
- [3] HERNAWAN U E. Taxonomy of Indonesian giant clams (Cardiidae, Tridacninae)[J]. *Biodiversitas*, 2012, 13(3): 118.
- [4] LIU C S, YANG X Y, SUN Y, et al. Effects of the daily light/dark cycle on photosynthetic performance, oxidative stress and illumination-related genes in boring giant clam *Tridacna crocea*[J]. *Marine Biology*, 2021, 168(5): 71.
- [5] LIU C S, LI X B, WU C L, et al. Effects of three light intensities on the survival, growth performance and biochemical composition of two size giant clams *Tridacna crocea* in the Southern China Sea[J]. *Aquaculture*, 2020, 528: 735548.
- [6] SU Y, HUNG J H, LIU L L, et al. *Tridacna noae* (Röding, 1798) – a valid giant clam species separated from *T. maxima* (Röding, 1798) by morphological and genetic data[J]. *Raffles Bulletin of Zoology*, 2014, 62: 124-135.
- [7] FAUVELOT C, ZUCCON D, BORSA P, et al. Phylogeographical patterns and a cryptic species provide new insights into Western Indian Ocean giant clams phylogenetic relationships and colonization history[J]. *Journal of Biogeography*, 2020, 47(5): 1086-1105.
- [8] 刘括, 李晓彤, 车宗豪, 等. 贝类种群壳形态性状多态性研究进展[J]. *海洋科学*, 2021, 45(4): 213-221.
LIU Kuo, LI Xiaotong, CHE Zonghao, et al. Current trends in population research on shell morphological polymorphism of mollusks[J]. *Marine Sciences*, 2021, 45(4): 213-221.
- [9] 魏开建, 熊邦喜, 赵小红, 等. 五种蚌的形态变异与判别分析[J]. *水产学报*, 2003, 1: 13-18.
WEI Kaijian, XIONG Bangxi, ZHAO Xiaohong, et al. Morphological variations and discriminant analysis of five freshwater unionid species (Bivalvia: Unionidae)[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2003, 1: 13-18.
- [10] 钱荣华, 李家乐, 董志国, 等. 中国五大湖三角帆蚌形态差异分析[J]. *海洋与湖沼*, 2003, 34(4): 436-443.
QIAN Ronghua, LI Jiale, DONG Zhiguo, et al. Morphological variations analysis among populations of *Hyriopsis cumingii* in five large lakes of China[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2003, 34(4): 436-443.
- [11] 张永普, 林志华, 应雪萍. 不同地理种群泥蚶的形态差异与判别分析[J]. *水产学报*, 2004, 28(3): 339-342.
ZHANG Yongpu, LIN Zhihua, YING Xueping, et al. Morphological variations and discriminant analysis of different geographical populations of *Tegillarca granosa*[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2004, 28(3): 339-342.
- [12] 吴杨平, 姚国兴, 陈爱华, 等. 文蛤属 2 种贝类多变量形态分析及日本文蛤的物种有效性[J]. *水产学报*, 2011, 35(9): 1410-1418.
WU Yangping, YAO Guoxing, CHEN Aihua, et al. Multivariate morphometric analysis of two species of *Meretrix*, with notes on Japanese *Meretrix lusoria*'s validity[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2011, 35(9): 1410-1418.
- [13] MEI L N, TODD P A. Predator-induced changes in fluted giant clam (*Tridacna squamosa*) shell morphology[J]. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 2011, 397(1): 21-26.
- [14] OTHMAN A S B, GOH G H S, TODD P A. The distribution and status of giant clams (family Tridacnidae)—a short review[J]. *Raffles B. Zool.*, 2010, 58(1): 103-111.
- [15] 刘春胜, 吴川良, 李秀保, 等. 三亚近海诺亚砵磔分布特征及底质对其外套膜颜色的影响[J]. *水生生物学报*, 2021, 45(3): 645-651.
LIU Chunsheng, WU Chuanliang, LI Xiubao, et al. Distribution and the influence of substrate on its mantle color of giant clam *Tridacna noae* in coastal waters of Sanya[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2021, 45(3): 645-651.
- [16] NORTON J H, JONES G W. The giant clam: an anatomical and histological atlas[R]. Canberra: Australian Centre for Agriculture Research, 1992, 142.
- [17] 徐金明, 龚克峰, 鲁辰达. 黏性土层位的聚类与判别分析[J]. *地下空间与工程学报*, 2009, 5(6): 1138-1144, 1150.
XU Jinming, GONG Kefeng, LU Chenda. Clustering and discriminant analysis of cohesive soils[J]. *Chinese Journal of Underground Space and Engineering*, 2009,

- 5(6): 1138-1144, 1150.
- [18] 吴姗姗, 张凤成, 曹可. 基于集对分析和主成分分析的中国沿海省海洋产业竞争力评价[J]. 资源科学, 2014, 36(11): 2386-2391.
WU Shanshan, ZHANG Fengcheng, CAO Ke. Marine industry competitiveness of coastal provinces in China based on set pair analysis and principal component analysis[J]. Resources Science, 2014, 36(11): 2386-2391.
- [19] 杨运萍, 郭荣发. 施磷施钙处理下花生农艺性状的相关分析及主成分分析[J]. 广东农业科学, 2014, 41(5): 119-122, 133.
YANG Yunping, GUO Rongfa. Analysis on correlation and principal component of major agronomic traits of peanut in calcium and phosphorus treatment[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2014, 41(5): 119-122, 133.
- [20] ROBBINS K A, BURKHARDT C. Intra-and inter- platform renormalization and analysis of microarray data from the NCBI GEO database[M]. Texas: Department of Computer Science, University of Texas at San Antonio, 2007.
- [21] HAIR J F, BLACK B, BABIN B J, et al. Multivariate Data Analysis[M]. Beijing: China Machine Press, 2011.
- [22] 马爱军, 王新安, 孙志宾, 等. 红鳍东方鲀(*Takifugu rubripes*)三个不同群体的形态差异分析[J]. 海洋与湖沼, 2016, 47(1): 166-172.
MA Aijun, WANG Xinan, SUN Zhibin, et al. Morphological variations among three different populations of *Takifugu rubripes*[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2016, 47(1): 166-172.
- [23] BALLA S A, WALKER K F. Shape variation in the Australian freshwater mussel *Alathyria jacksoni* Iredale (Bivalvia, Hyriidae)[J]. Hydrobiologia, 1991, 220(2): 89-98.
- [24] 陈亭君, 何旭盟, 申玉春, 等. 20 月龄尖紫蛤壳形态性状对体质量的影响[J]. 广东海洋大学学报, 2019, 6: 23-29.
CHEN Tingjun, HE Xumeng, SHEN Yuchun, et al. Effects of morphological traits on body weight of 20-month-old *Soletellina acuta*[J]. Journal of Ocean University of Guangdong, 2019, 6: 23-29.
- [25] CHAO Q Q, GU Z F, WANG A M, et al. Diversity of three small type giant clams and their associated endosymbiotic Symbiodiniaceae at Hainan and Xisha Islands, South China Sea[J]. Frontiers in Marine Science, 8: 774925.
- [26] LUTTIKHUIZEN P C, DRENT J, VAN D W, et al. Spatially structured genetic variation in a broadcast spawning bivalve: quantitative vs. molecular traits[J]. Journal of Evolutionary Biology, 2003, 16(2): 260-272.
- [27] ALUNNO B M, BOURGET E, FRÉCHETTE M. Shell allometry and length-mass-density relationship for *Mytilus edulis* in an experimental food-regulated situation[J]. Marine Ecology Progress Series, 2001, 219(1): 177-188.
- [28] EMERSON C W. Influence of sediment disturbance and water flow on the growth of the soft-shell clam, *Mya arenaria* L.[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1990, 47(9): 1655-1663.
- [29] ORTMANN A E. Correlation of shape and station in fresh-water mussels (Naiades)[J]. Proceedings of the American Philosophical Society, 1920, 59(4): 269-312.
- [30] HINCH S G, BAILEY R C, GREEN R H. Growth of *Lampsilis radiata* (Bivalvia: Unionidae) in sand and mud: A reciprocal transplant experiment[J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1986, 43(3): 548-552.
- [31] 田镇. 文蛤(*Meretrix meretrix*)7 个群体遗传多样性分析[D]. 上海: 上海海洋大学, 2021.
TIAN Zhen. Genetic diversity analysis of 7 populations of *Meretrix meretrix*[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2021.
- [32] ESTOUP A, PRESA P, KRIEG F, et al. (CT)n and (GT)n microsatellites: a new class of genetic markers for *Salmo trutta* L.(brown trout)[J]. Heredity, 1993, 71(5): 488-496.
- [33] 李勤生, 蔡庆华. 东湖异养细菌群落的分类结构和聚类分析[J]. 水生生物学报, 1991, 15(3): 242-254.
LI Qinsheng, CAI Qinghua. The taxonomic structure and cluster analysis of heterotrophic bacterial communities from the Donghu lake[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1991, 15(3): 242-254.
- [34] COSTA C, MENESATTI P, AGUZZI J, et al. External shape differences between sympatric populations of commercial clams *Tapes decussatus* and *T. Philippinarum*[J]. Food and Bioprocess Technology, 2010, 3(1): 43-48.
- [35] MARTINEZ A M, KAK A C. PCA versus LDA[J]. IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence, 2001, 23(2): 228-233.

Morphological variation in shells of three small giant clam species in the South China Sea

CHAO Qi-qi¹, YANG Yi¹, GU Zhi-feng^{1, 2}, WANG Ai-min^{1, 2}, LÓPEZ Violeta³,
LIU Chun-sheng^{1, 2}

(1. Ocean College, Hainan University, Haikou 570228, China; 2. Key Laboratory of Tropical Biological Resources of Ministry of Education, Hainan University, Haikou 570228, China; 3. Spanish National Museum of Natural Sciences, Madrid 28006, Spain)

Received: Sep. 25, 2021

Key words: giant clams; shell morphology; multivariate statistical analysis; South China Sea

Abstract: In this study, biostatistical analysis was conducted on the shell morphological traits of three small giant clam species: *Tridacna maxima*, *T. noae*, and two shell-shape groups of *T. crocea* native to the South China Sea. Noteworthy variations in shell morphological traits were observed among the four giant clam groups. Analysis of variance showed that there were significant differences in the ratio of SW/SL, BHW/SL, SM/SL, LBT/SL, and RBT/SL between the two groups of *T. crocea* ($P < 0.05$). Hierarchical clustering of these four giant clam groups was found to be more effective under the conditions of the Euclidean distance Ward method and the specified cluster number was $k = 4$. Total three principal components were extracted from PCA to establish a scatterplot. The cumulative contribution rate of principal components was 73.85%, and the contribution rates of each principal component were 50.47%, 13.78%, and 9.60%. Three discriminant functions were obtained by LDA, and the variance explanation rates were 70.13%, 20.97%, and 8.90%, respectively. These three multivariate statistical methods could explain the differences in the shell morphology of four giant clam groups from various perspectives. Moreover, results showed that the shell morphology of the two *T. crocea* groups and of *T. maxima* and *T. noae* were more similar compared with other species.

(本文编辑: 谭雪静)