

日本海舍氏贝乌贼角质颚形态特征分析

陈炫妤^① 陆化杰^{①②*} 何静茹^① 王洪浩^①

刘凯^① 陈子越^① 陈新军^{①②}

① 上海海洋大学海洋科学学院 上海 201306; ② 国家远洋渔业工程技术研究中心,
大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室, 农业农村部大洋渔业开发重点实验室,
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: 角质颚作为头足类的摄食器官, 蕴含丰富的生态信息。根据 2018 年中国鱿钓船在日本海采集的 303 尾舍氏贝乌贼 (*Beryteuthis magister shevtsovi*) 样本, 对其角质颚形态特征进行了分析。主成分分析显示, 上头盖长、上喙长和上喙宽可解释舍氏贝乌贼上颚形态特征 80.71% 的信息, 选为上颚的外形表征参数, 下头盖长、下脊突长和下喙长可解释形态特征 81.57% 的信息, 选为下颚的外形表征参数。协方差分析表明, 舍氏贝乌贼角质颚外形表征参数与胴长和体重的关系均不存在性别间显著性差异。方程拟合和赤池信息准则结果表明, 上头盖长与胴长的生长关系最适合用线性方程表示, 而上喙长、上喙宽、下头盖长、下脊突长和下喙长与胴长的生长关系均最适用对数方程表示。上头盖长与体重的生长关系最适合用线性方程表示, 而上喙长、上喙宽、下头盖长、下脊突长、下喙长与体重的生长关系均最适用对数方程表示。表征参数及其与胴长 (或体重) 关系式的确定, 为后续利用角质颚外形进行种群鉴定和资源评估打下了基础。

关键词: 舍氏贝乌贼; 角质颚; 形态特征; 生长特性; 日本海

中图分类号: Q954 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2021) 06-918-11

Analysis of Beak Morphological Characteristic of *Beryteuthis magister shevtsovi* in Japan Sea

CHEN Xuan-Yu^① LU Hua-Jie^{①②*} HE Jing-Ru^① WANG Hong-Hao^①

LIU Kai^① CHEN Zi-Yue^① CHEN Xin-Jun^{①②}

① *China College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306;* ② *National Distant-water Fisheries Engineering Research Center; Ministry of Education Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources; Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Scientific Observing and Experimental Station of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 201306, China*

Abstract: Beaks contain a lot of ecological information as feeding organ of cephalopods. According to the

基金项目 国家重点研发计划项目 (No. 2019YFD090402), 国家自然科学基金青年基金项目 (No. 41506184);

* 通讯作者, E-mail: hjlu@shou.edu.cn;

第一作者介绍 陈炫妤, 女, 硕士研究生; 研究方向: 渔业资源; E-mail: xychen19@163.com。

收稿日期: 2021-03-23, 修回日期: 2021-09-14 DOI: 10.13859/j.cjz.202106014

measurement of the morphological parameters of the beak from 303 *Berryteuthis magister shevtsovi* samples collected by Chinese jigging vessels in the Japan Sea in January 2018, the morphologic growth characteristic of beaks was studied. A total of 12 external morphological parameters of upper and lower beaks were analyzed by using SPSS. When the cumulative contribution rate of principal components was greater than 75%, the external morphological parameters with high coefficient were selected as the characterization parameters. Linear, exponential, power and logarithmic mathematical models were used to fit the relationship between external morphological parameters of beaks and mantle length (ML) and body weight (BW) by Excel. Akachi Information Criterion and correlation coefficient were used to compare the growth models. The principal component analysis showed the upper hood length (UHL), upper rostrum length (URL) and upper rostrum width (URW) could account for 80.71% of morphological characteristics of upper beak, and were selected main morphological parameters of upper beak and lower hood length (LHL), lower crest length (LCL) and lower rostrum length (LRL) could account for 81.57% of morphological characteristics of lower beak, and were selected main morphological parameters of lower beak (Table 2 and 3). Results of the analysis of covariance (ANCOVA) showed that there was no significant gender difference in the relationships between all morphological characteristic parameters and mantle length and body weight. According to equation fitting and Akaike's information criterion, the relationship between UHL and ML was most suitable to be expressed by a linear equation, while the relationship between URL, URW, LHL, LCL and LRL and ML was most suitable for a logarithmic equation; the relationship between UHL and BW was described by linear function (Fig. 4), and logarithm functions were best for URL, URW, LHL, LCL and LRL. The determination of characteristic parameters and growth equation laid the foundation of population identification and resource assessment by using beak morphology in the further.

Key words: *Berryteuthis magister shevtsovi*; Beak; Morphological characteristic; Growth characteristic; Japan Sea

舍氏贝乌贼 (*Berryteuthis magister shevtsovi*) 属头足纲 (Cephalopoda) 鞘亚纲 (Coleoidea) 枪形目 (Teuthida) 开眼亚目 (Oegopsida) 魷乌贼科 (Sepiidae) 贝乌贼属, 主要分布于日本海 (Nesis 1995, Katugin 2000, Jereb et al. 2010), 为冷水性大洋性物种 (Katugin 2000)。舍氏贝乌贼体型小, 鳍长, 触腕穗上中央和边缘的吸盘几乎不存在区别 (Katugin 2000)。舍氏贝乌贼为春生群, 产卵量少, 生长缓慢 (Katugin 2000), 生命周期短 (Katugin 2000, Katugin et al. 2013), 通常为 1 至 2 年 (Jefferts 1986)。角质颚作为头足类的摄食器官, 具有形态结构稳定、耐腐蚀等特点 (Kubodera et al. 1984)。与耳石相比, 头足类角质颚更易获取, 形态参数更易测量, 被广泛应用于头足类种群判别 (Chen et

al. 2012, 方舟等 2019)、日龄鉴定 (Castanhari et al. 2012) 和资源评估 (Lu et al. 2002) 等研究。国内外学者对部分头足类角质颚形态特征进行了研究 (George et al. 1996, 陆化杰等 2012, 陈子越等 2019, 宁欣等 2019), 本研究利用 2018 年我国鱿钓船在日本海生产调查期间采集的舍氏贝乌贼样本, 对其角质颚外部形态特征进行分析, 旨在为后续利用角质颚形态特征进行种群判别、资源评估等提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 样本采集

采样时间为 2018 年 12 月 1 日至 31 日, 地点为日本海海域 (图 1), 共采集舍氏贝乌贼 303 尾。采样渔船为鱿钓船, 船只参数为: 船长

51.6 m, 船宽 8.5 m, 形深 4.2 m, 总吨位 688 t, 主机功率 1 300 kW, 副机功率 650 kW。

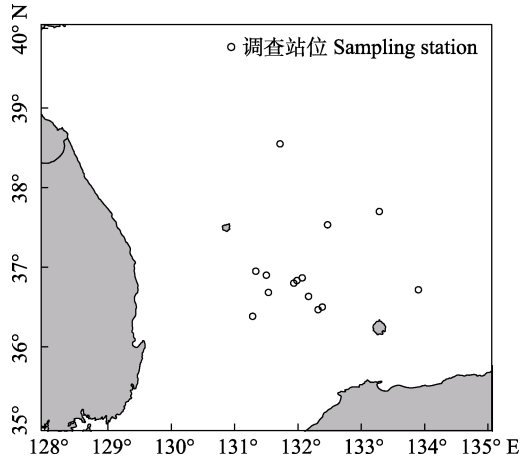


图 1 采样站位示意图

Fig. 1 Schematic diagram of sampling station

1.2 数据测量

1.2.1 生物学数据测定 样本经冷冻保存运回实验室, 在实验室对样品进行解冻, 使用卷尺和弹簧秤分别测量舍氏贝乌贼的胴长 (mantle length, ML) 和体重 (body weight, BW)。其中, 胴长精确至 1 mm, 体重精确至 1 g。

1.2.2 角质颚提取和角质颚外部形态测量 从口球中提取舍氏贝乌贼角质颚, 编号后存放于 70% 的乙醇溶液中, 使用尖嘴镊剔除包裹在角质颚表面的有机物质, 实验共取得 195 对有效角质颚样本, 其中, 雌性 115 对, 雄性 80 对。将角质颚外部清洗干净后, 用游标卡尺 (MNT-150T, 德国美耐特; 量程 0 ~ 100 mm, 精度 0.01 mm) 对角质颚的上头盖长 (upper hood length, UHL)、上脊突长 (upper crest length, UCL)、上喙长 (upper rostrum length, URL)、上喙宽 (upper rostrum width, URW)、上侧壁长 (upper lateral wall length, ULWL)、上翼长 (upper wing length, UWL)、下头盖长 (lower hood length, LHL)、下脊突长 (lower crest length, LCL)、下喙长 (lower rostrum length, LRL)、下喙宽 (lower rostrum width, LRW)、下侧壁

长 (lower lateral wall length, LLWL) 和下翼长 (lower wing length, LWL) 共 12 项外部形态进行测量提取 (图 2)。角质颚外部形态参数精确至 0.1 mm。

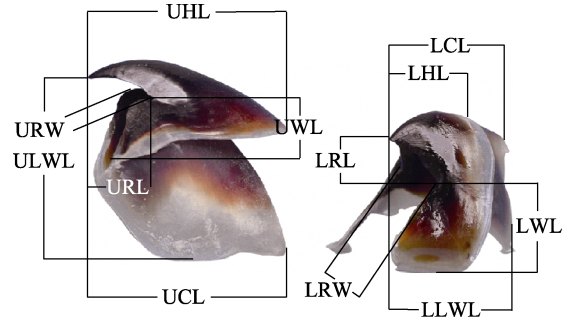


图 2 角质颚外形参数测量示意图

Fig. 2 Scheme of morphometric measurements for beaks

UHL. 上头盖长; UCL. 上脊突长; URL. 上喙长; URW. 上喙宽; ULWL. 上侧壁长; UWL. 上翼长; LWL. 下头盖长; LCL. 下脊突长; LRL. 下喙长; LRW. 下喙宽; LLWL. 下侧壁长; LWL. 下翼长
UHL. Upper hood length; UCL. Upper crest length; URL. Upper rostrum length; URW. Upper rostrum width; ULWL. Upper lateral wall length; UWL. Upper wing length; LHL. Lower hood length; LCL. Lower crest length; LRL. Lower rostrum length; LRW. Lower rostrum width; LLWL. Lower lateral wall length; LWL. Lower wing length

1.3 研究方法

1.3.1 角质颚特征参数分析 采用 SPSS 对上、下角质颚共 12 项外部形态参数进行主成分分析, 当主成分累积贡献率大于 75% 时, 选取载荷系数高的角质颚外部形态参数作为表征参数 (陆化杰等 2012, 陈子越等 2019)。

1.3.2 角质颚生长方程选取 在 EXCEL 中采用线性、指数、幂函数和对数四项数学模型拟合日本海舍氏贝乌贼角质颚外部形态参数与胴长或体重的关系式 (George et al. 1996, 陆化杰等 2012, 陈子越等 2019)。线性方程 $L = ax + b$, 指数方程 $L = ae^{bx}$, 幂函数方程 $L = ax^b$, 对数函数方程 $L = a \ln x + b$, 式中, L 为角质颚外部特征参数 (单位 mm), x 为胴长 (单位 mm) 或

体重 (单位 g), a、b 为常数。

选用赤池信息准则 (akaike's information criterion, AIC) 和相关系数 R^2 比较生长模型, 综合 AIC 最小值选取最适生长模型 (George et al. 1996, Imai et al. 2010)。

2 结果

2.1 外部形态参数

日本海舍氏贝乌贼 12 项角质颚形态参数值见表 1。

2.2 主成分分析

对上、下角质颚共 12 项形态参数进行主成

分分析 (表 2 和表 3)。对于角质颚上颚, 其第一、第二和第三成分因子解释形态参数的贡献率分别为 54.02%、14.06% 和 12.64%, 累积贡献率为 80.71%。第一主成分因子与上头盖长、上脊突长、上喙长、上喙宽、上侧壁长和上翼长 6 项形态参数呈正相关, 且载荷系数均大于 0.56, 其中载荷系数最大的形态参数分别为上头盖长、上喙长和上喙宽; 第二主成分因子与上脊突长和上翼长呈近似相等的正相关关系, 而与上头盖长、上喙长、上喙宽和上侧壁长呈负相关; 第三主成分因子与上侧壁长、上翼长呈正相关, 载荷系数分别为 0.48 和 0.59 (表 2)。

表 1 舍氏贝乌贼 12 项角质颚形态参数范围 (单位: mm)

Table 1 The range of the morphometric parameters of *Berryteuthis magister shevtsovi* beak (Unit: mm)

形态参数 Morphologic indices	雌性 Female (n = 115)			雄性 Male (n = 80)		
	最小值 Min	最大值 Max	平均值 ± 标准差 Mean ± SD	最小值 Min	最大值 Max	平均值 ± 标准差 Mean ± SD
上头盖长 Upper hood length	6.27	11.44	8.15 ± 0.92	6.29	10.64	8.16 ± 0.92
上脊突长 Upper crest length	6.63	12.90	10.25 ± 1.07	8.22	12.51	10.25 ± 1.06
上喙长 Upper rostrum length	2.08	3.85	2.95 ± 0.34	2.16	3.73	2.95 ± 0.34
上喙宽 Upper rostrum width	1.78	3.31	2.63 ± 0.30	1.97	3.33	2.63 ± 0.30
上侧壁长 Upper lateral wall length	2.84	12.45	8.32 ± 1.12	6.14	10.92	8.32 ± 1.12
上翼长 Upper wing length	1.43	4.68	2.59 ± 0.81	1.41	5.92	2.59 ± 0.58
下头盖长 Lower hood length	1.68	4.47	3.38 ± 0.42	2.10	4.03	3.38 ± 0.42
下脊突长 Lower crest length	4.60	8.46	6.48 ± 0.67	4.76	7.91	6.48 ± 0.67
下喙长 Lower rostrum length	1.34	4.35	2.84 ± 0.51	1.55	3.96	2.84 ± 0.51
下喙宽 Lower rostrum width	1.06	4.37	2.55 ± 0.57	1.03	4.65	2.55 ± 0.57
下侧壁长 Lower lateral wall length	5.16	11.85	8.63 ± 1.04	6.02	11.18	8.63 ± 1.04
下翼长 Lower wing length	2.20	6.08	4.51 ± 0.80	2.59	7.43	4.51 ± 0.80

表 2 舍氏贝乌贼角质颚上颚 6 个形态参数 6 个主成分负荷值和贡献率

Table 2 Loading of six principal components for 6 morphometric parameters of *Berryteuthis magister shevtsovi* upper beak

外形参数 Morphologic indices	主成分分析 Principle component					
	1	2	3	4	5	6
上头盖长 Upper hood length	0.87	- 0.04	- 0.22	- 0.00	- 0.08	- 0.43
上脊突长 Upper crest length	0.66	0.53	- 0.28	0.44	0.07	0.13
上喙长 Upper rostrum length	0.84	- 0.16	- 0.12	- 0.18	- 0.41	0.23
上喙宽 Upper rostrum width	0.81	- 0.21	- 0.19	- 0.30	0.41	0.12
上侧壁长 Upper lateral wall length	0.61	- 0.48	0.48	0.40	0.05	0.02
上翼长 Upper wing length	0.56	0.52	0.59	- 0.26	0.01	- 0.03
贡献率 Contribution rate (%)	54.02	14.06	12.64	8.99	5.77	4.53
累积贡献率 Cumulative rate (%)	54.02	68.07	80.71	89.71	95.48	100.00

对于角质颚下颚，第一、第二和第三成分因子解释形态参数的贡献率分别为 57.28%、14.06%和 10.22%，累积贡献率为 81.57%。第一主成分因子与六项形态参数均呈正相关，其中下头盖长、下脊突长和下喙长的载荷系数均大于 0.80；第二主成分因子与下侧壁长和下翼长呈正相关，载荷系数分别为 0.23 和 0.71，而与下头盖长、下脊突长、下喙长、下喙宽呈负相关；第三主成分因子与下头盖长、下脊突长和下喙长呈负相关，与下喙宽、下侧壁长和下翼长呈正相关，但载荷系数存在差距，载荷系数最小值为 0.16，最大值为 0.58（表 3）。

综上，选取上头盖长、上喙长、上喙宽、

下头盖长、下脊突长和下喙长作为表征角质颚外表的形态参数，用于描述日本海舍氏贝乌贼角质颚外形表征参数特性。

2.3 角质颚外部形态参数与胴长的相关关系

协方差分析表明，角质颚表征参数上头盖长 ($P=0.862$)、上喙长 ($P=0.713$)、上喙宽 ($P=0.680$)、下头盖长 ($P=0.370$)、下脊突长 ($P=0.718$)、下喙长 ($P=0.686$) 和胴长的相关关系不存在性别间显著性差异，因此合并研究。综合方程拟合及 AIC 值选取最适模型（表 4），上头盖长与胴长的关系最适合用线性函数拟合，上喙长、上喙宽、下头盖长、下脊突长、下喙长与胴长的关系最适合用对数函数拟合（图 3）。

表 3 舍氏贝乌贼角质颚下颚 6 个形态参数 6 个主成分负荷值和贡献率

Table 3 Loading of six principal components for 6 morphometric parameters of *Berryteuthis magister shevtsovi* lower beak

外形参数 Morphologic indices	主成分分析 Principle component					
	1	2	3	4	5	6
下头盖长 Lower hood length	0.84	- 0.14	- 0.31	0.10	- 0.18	0.36
下脊突长 Lower crest length	0.85	- 0.08	- 0.17	- 0.13	- 0.35	- 0.31
下喙长 Lower rostrum length	0.81	- 0.12	- 0.27	0.21	0.44	- 0.15
下喙宽 Lower rostrum width	0.63	- 0.50	0.58	0.13	- 0.02	0.02
下侧壁长 Lower lateral wall length	0.78	0.23	0.16	- 0.52	0.18	0.09
下翼长 Lower wing length	0.59	0.71	0.23	0.31	- 0.07	- 0.01
贡献率 Contribution rate (%)	57.28	14.06	10.22	7.63	6.47	4.34
累积贡献率 Cumulative rate (%)	57.28	71.34	81.57	89.19	95.67	100.00

表 4 舍氏贝乌贼角质颚外形与胴生长模型的参数比较

Table 4 Comparison of parameters of beak and mantle length growth models of *Berryteuthis magister shevtsovi*

外形参数 Morphologic indices	生长模型 Growth model	a	b	R^2	赤池信息准则 Akaike's information criterion
上头盖长 Upper hood length	指数 Exponential	2.417 6	0.010 5	0.696 7	114.95
	线性 Linear	0.087 6	- 1.930 3	0.711 3	114.90
	对数 Logarithm	10.197 0	- 40.206 0	0.705 2	115.58
	幂 Power	0.023 9	1.228 0	0.696 3	127.03
上喙长 Upper rostrum length	指数 Exponential	0.871 1	0.010 5	0.622 1	- 271.06
	线性 Linear	0.031 2	- 0.639 0	0.643 7	- 272.77
	对数 Logarithm	3.668 5	- 14.452 0	0.648 4	- 273.32
	幂 Power	0.008 0	1.245 1	0.631 9	16.03
上喙宽 Upper rostrum width	指数 Exponential	0.850 4	0.009 7	0.544 1	- 307.91
	线性 Linear	0.025 8	- 0.350 3	0.563 6	- 309.25
	对数 Logarithm	3.038 2	- 11.785 0	0.565 8	- 309.54
	幂 Power	0.011 3	1.147 7	0.549 6	17.38

续表 4

外形参数 Morphologic indices	生长模型 Growth model	a	b	R^2	赤池信息准则 Akaike's information criterion
下头盖长 Lower hood length	指数 Exponential	0.948 5	0.011 0	0.527 3	- 199.60
	线性 Linear	0.035 7	- 0.741 4	0.560 8	- 202.90
	对数 Logarithm	4.236 3	- 16.720 0	0.572 3	- 204.44
	幂 Power	0.006 8	1.350 6	0.544 8	17.04
下脊突长 Lower crest length	指数 Exponential	2.368 1	0.008 7	0.526 4	37.07
	线性 Linear	0.056 3	0.019 5	0.537 7	35.95
	对数 Logarithm	6.660 4	- 25.121 0	0.545 9	35.18
	幂 Power	0.048 4	1.030 9	0.539 1	133.57
下喙长 Lower rostrum length	指数 Exponential	0.416 1	0.016 5	0.621 1	- 234.08
	线性 Linear	0.047 3	- 2.616 3	0.668 4	- 237.52
	对数 Logarithm	5.540 9	- 23.449 0	0.665 7	- 236.78
	幂 Power	0.000 3	1.946 6	0.626 9	4.92

a 和 b. 常数; R^2 . 相关系数 a and b. Constant; R^2 . Correlation coefficient

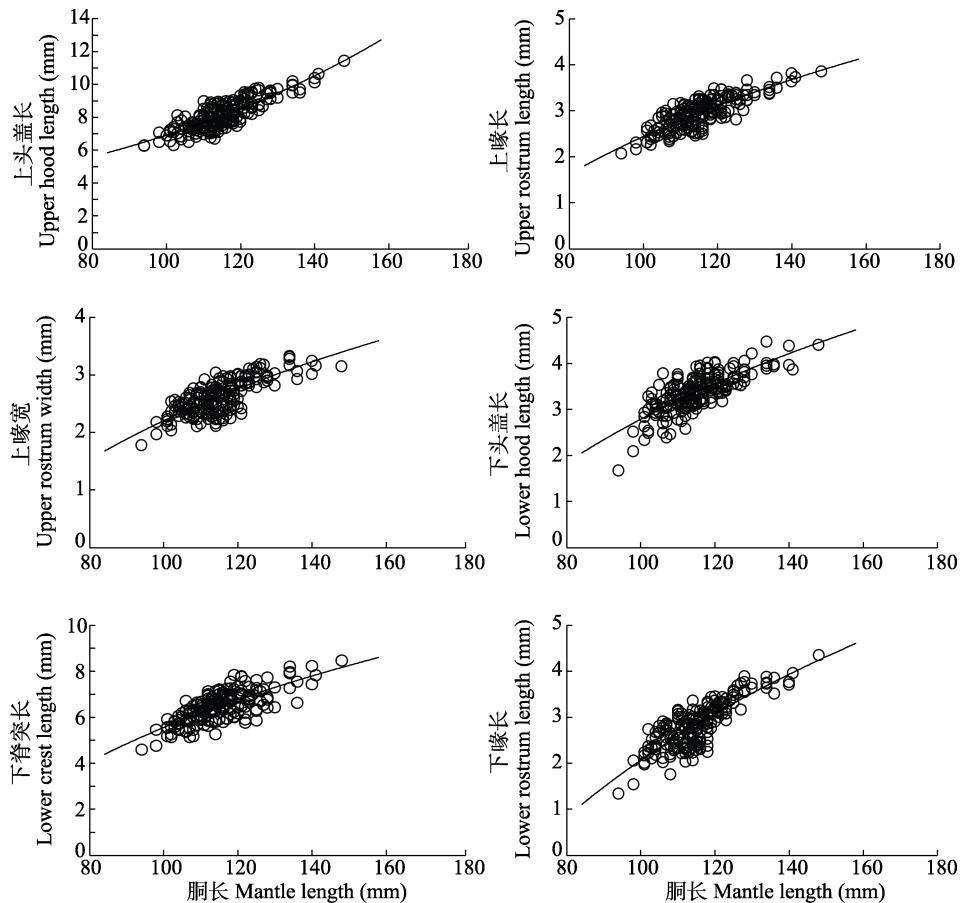


图 3 舍氏贝乌贼角质颚外形参数与胴长的关系

Fig. 3 Relationship between morphological parameters of beak and mantle length of *Berryteuthis magister shevtsovi*

2.4 角质颚外部形态参数与体重的相关关系

协方差分析表明,角质颚表征参数上头盖长 ($P=0.364$)、上喙长 ($P=0.885$)、上喙宽 ($P=0.504$)、下头盖长 ($P=0.595$)、下脊突长 ($P=0.510$)、下喙长 ($P=0.550$) 和体重的相关关系不存在性别间显著性差异,因此不区分性别研究二者关系。经方程拟合和 AIC 值选取最适模型 (表 5),上头盖长与体重的关系最适合用线性函数拟合,上喙长、上喙宽、下头盖长、下脊突长、下喙长与体重的关系最适合用对数函数拟合 (图 4)。

3 讨论

3.1 角质颚外形特征对比

研究表明,角质颚外部形态参数除侧壁外,

其他形态参数均表现为上颚大于下颚。Boletzky (2007) 研究认为,头足类角质颚下颚由特化细胞分泌形成,并晚于上颚,所以下颚通常短于上颚。本研究主成分分析发现,可选取角质颚的上头盖长、上喙长、上喙宽、下头盖长、下脊突长、下喙长作为表征参数,用于描述日本海舍氏贝乌贼角质颚的形态特征。不同学者分别对柔鱼 (*Ommastrephes bartramii*) (金岳等 2015)、阿根廷滑柔鱼 (*Illex argentinus*) (陆化杰等 2012)、鸢乌贼 (*Sthenoteuthis oualaniensis*) (Fang et al. 2015, 陈子越 等 2019, 何静茹等 2020)、北方拟贻乌贼 (*Gonatopsis borealis*) (宁欣等 2019)、剑尖枪乌贼 (*Uroteuthis edulis*) (徐杰等 2016)、中国枪乌贼 (*U. chinensis*) (韩青鹏等 2017)、杜氏枪乌贼 (*U. duvaucelii*)

表 5 舍氏贝乌贼角质颚外形与体重生长模型的参数比较

Table 5 Comparison of parameters of beak and mantle body weight models of *Berryteuthis magister shevtsovi*

外形参数 Morphologic indices	生长模型 Growth model	a	b	R^2	赤池信息准则 Akaike's information criterion
上头盖长 Upper hood length	指数 Exponential	5.610 8	0.005 9	0.521 4	134.10
	线性 Linear	0.049 9	5.054 8	0.544 4	133.34
	对数 Logarithm	3.256 1	- 5.219 3	0.535 9	134.28
	幂 Power	1.635 9	0.389 6	0.522 3	1447.58
上喙长 Upper rostrum length	指数 Exponential	2.081 6	0.005 5	0.412 1	- 247.67
	线性 Linear	0.016 4	1.928 7	0.434 7	- 248.80
	对数 Logarithm	1.088 1	- 1.519 9	0.440 7	- 249.50
	幂 Power	0.647 2	0.367 6	0.425 6	379.20
上喙宽 Upper rostrum width	指数 Exponential	1.830 2	0.005 7	0.453 9	- 297.55
	线性 Linear	0.015 2	1.680 4	0.474 7	- 299.18
	对数 Logarithm	1.016 3	- 1.548 4	0.489 2	- 300.83
	幂 Power	0.537 9	0.384 4	0.476 4	307.70
下头盖长 Lower hood length	指数 Exponential	2.321 9	0.005 9	0.370 4	- 180.08
	线性 Linear	0.019 5	2.164 2	0.405 0	- 182.30
	对数 Logarithm	1.312 4	- 2.015 2	0.424 3	- 184.86
	幂 Power	0.641 5	0.402 2	0.399 5	411.46
下脊突长 Lower crest length	指数 Exponential	4.781 6	0.004 8	0.388 4	49.05
	线性 Linear	0.031 4	4.522 6	0.405 2	48.30
	对数 Logarithm	2.093 3	- 2.125 6	0.416 7	47.23
	幂 Power	1.710 9	0.322 6	0.407 9	1221.73
下喙长 Lower rostrum length	指数 Exponential	1.603 8	0.008 9	0.438 1	- 180.70
	线性 Linear	0.025 8	1.233 2	0.481 3	- 185.93
	对数 Logarithm	1.700 5	- 4.150 3	0.484 4	- 186.80
	幂 Power	0.240 0	0.597 0	0.455 6	177.82

a 和 b. 常数; R^2 . 相关系数 a and b. Constant; R^2 . Correlation coefficient

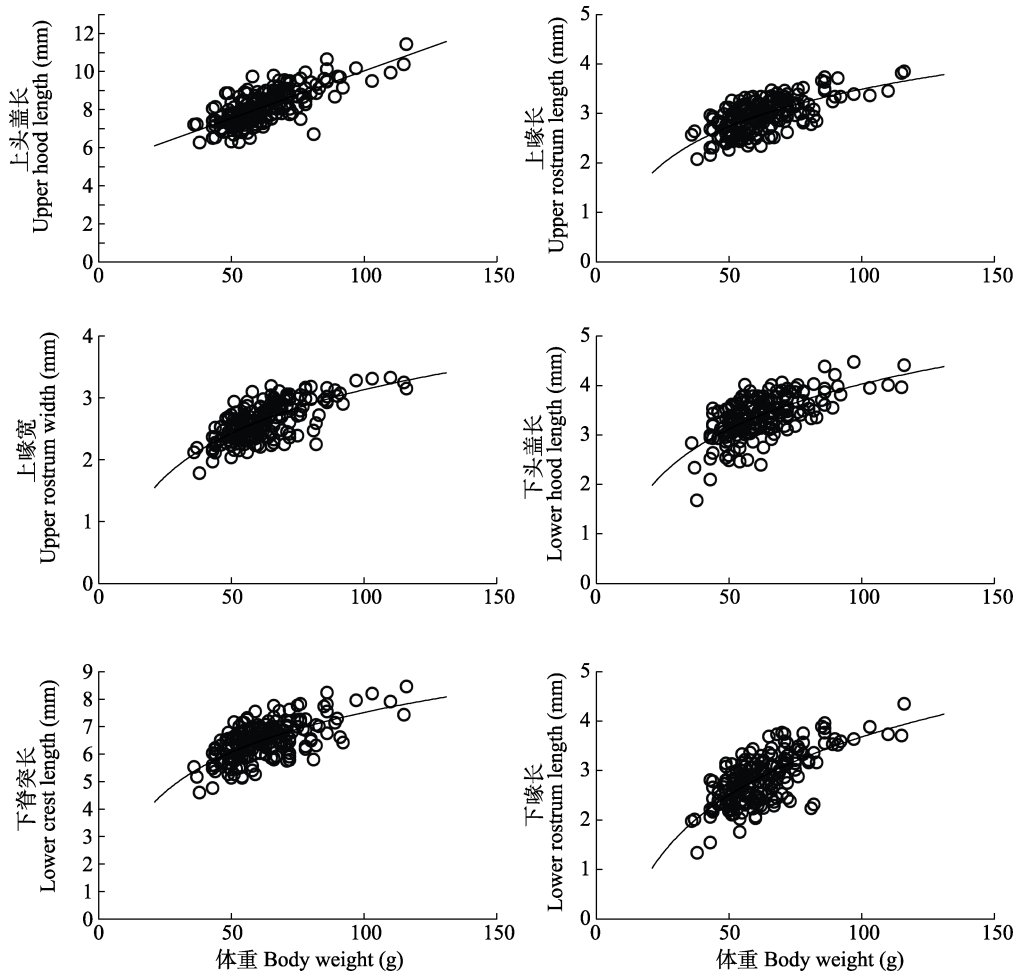


图 4 舍氏贝乌贼角质颚外形参数与体重的关系

Fig. 4 Relationship between morphological parameters of beak and body weight of *Berryteuthis magister shevtsovi*

(方舟等 2018)、茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*) (胡贯宇等 2017) 的角质颚外部形态参数进行了主成分分析, 并均选取上头盖长、下侧壁长和下喙长作为角质颚表征参数 (表 6)。角质颚构造差异可能造成了上、下角质颚选取的表征参数不同。角质颚作为头足类的摄食器官, 不同部位承担了不同的功能, 上脊突和上侧壁侧重于增强角质颚咬合力量, 下侧壁和下喙则更侧重于撕裂食物 (Castro et al. 1995)。日本舍氏贝乌贼角质颚外形参数的确定为后续利用其进行种群鉴定和资源评估打下了基础。

3.2 角质颚外形参数与胴长的关系

本研究协方差分析表明, 日本海舍氏贝乌

贼角质颚表征参数上头盖长、上喙长、上喙宽、下头盖长、下脊突长、下喙长与胴长的相关关系均不存在性别间显著性差异, 这与同属于魷乌贼科的西北太平洋的北方拟魷乌贼 (宁欣等 2019) 和东海的剑尖枪乌贼 (徐杰等 2016) 的研究结果相同。研究表明, 上头盖长与胴长的相关关系最适合用线性方程表示, 而上喙长、上喙宽、下头盖长、下脊突长、下喙长与胴长的相关关系均最适用对数方程表示。宁欣等 (2019) 研究发现, 同属于魷乌贼科的西北太平洋的北方拟魷乌贼只有下脊突长最适合用线性函数拟合, 而上头盖长、上喙长和下喙长与胴长的关系最适合用对数函数拟合。陈子越等

表 6 不同头足类角质颚外形表征参数

Table 6 Morphologic characteristic parameters of cephalopods beak

种类 Species	表征参数 Characteristic parameter	文献 Reference
西南大西洋的阿根廷滑柔鱼 <i>Illex argentinus</i>	上头盖长 Upper hood length 上脊突长 Upper crest length	陆化杰等 2012
	上翼长 Upper wing length 下头盖长 Lower hood length	
	下脊突长 Lower crest length 下翼长 Lower wing length	
北太平洋东部海域的柔鱼 <i>Ommastrephes bartramii</i>	上头盖长 Upper hood length 上脊突长 Upper crest length	金岳等 2015
	上侧壁长 Upper lateral wall length 下喙长 Lower rostrum length	
	下喙宽 Lower rostrum width 下侧壁长 Lower lateral wall length	
东太平洋的鸢乌贼 <i>Sthenoteuthis oualaniensis</i>	上头盖长 Upper hood length 上脊突长 Upper crest length	Fang et al. 2015
	上侧壁长 Upper lateral wall length 下脊突长 Lower crest length	
	下喙长 Lower rostrum length 下侧壁长 Lower lateral wall length	
东海的剑尖枪乌贼 <i>Uroteuthis edulis</i>	上头盖长 Upper hood length 上脊突长 Upper crest length	徐杰等 2016
	下脊突长 Lower crest length 下侧壁长 Lower lateral wall length	
南海北部的中国枪乌贼 <i>U. chinensis</i>	上头盖长 Upper hood length 上脊突长 Upper crest length	韩青鹏等 2017
	上侧壁长 Upper lateral wall length 上喙宽 Upper rostrum width	
	下喙长 Lower rostrum length 下侧壁长 Lower lateral wall length	
秘鲁外海的茎柔鱼 <i>Dosidicus gigas</i>	上头盖长 Upper hood length 上脊突长 Upper crest length	胡贯宇等 2017
	上侧壁长 Upper lateral wall length 下喙长 Lower rostrum length	
	下翼长 Lower wing length 下侧壁长 Lower lateral wall length	
南海北部的杜氏枪乌贼 <i>U. duvaucelii</i>	上头盖长 Upper hood length 上脊突长 Upper crest length	方舟等 2018
	上侧壁长 Upper lateral wall length 下头盖长 Lower hood length	
	下脊突长 Lower crest length 下侧壁长 Lower lateral wall length	
南海西沙群岛海域的鸢乌贼 <i>S. oualaniensis</i>	上头盖长 Upper hood length 上脊突长 Upper crest length	陈子越等 2019
	上翼长 Upper wing length 上侧壁长 Upper lateral wall length	
	下头盖长 Lower hood length 下脊突长 Lower crest length	
	下翼长 Lower wing length 下侧壁长 Lower lateral wall length	
西北太平洋的北方拟鬃乌贼 <i>Gonatopsis borealis</i>	上头盖长 Upper hood length 上脊突长 Upper crest length	宁欣等 2019
	上喙长 Upper rostrum length 下头盖长 Lower hood length	
	下脊突长 Lower crest length 下喙长 Lower rostrum length	
西北印度洋的鸢乌贼 <i>S. oualaniensis</i>	上脊突长 Upper crest length 上头盖长 Upper hood length	何静茹等 2020
	上侧壁长 Upper lateral wall length 下脊突长 Lower crest length	
	下翼长 Lower wing length 下侧壁长 Lower lateral wall length	
日本海的舍氏贝乌贼 <i>Berryteuthis magister shevtsovi</i>	上头盖长 Upper hood length 上头盖长 Upper hood length	本研究 This study
	上喙宽 Upper rostrum width 下头盖长 Lower hood length	
	下脊突长 Lower crest length 下喙长 Lower rostrum length	

(2019)对中国南海西沙群岛海域鸢乌贼的研究发现, 上头盖长(雌性)和上侧壁长与胴长的关系最适合用线性函数拟合, 而其余的特征参数最适合用指数函数。何静茹等(2020)对西北印度洋的鸢乌贼研究发现, 上头盖长(雄性)、上翼长(雌性)、上侧壁长(雄性)与胴长的关系最适合用幂函数拟合, 下头盖长(雄性)、下侧壁长(雄性)、下翼长(雄性)与胴长的关系最适合用对数函数拟合, 下脊突长、

上脊突长、上侧壁长(雌性)、下侧壁长(雌性)与胴长的关系则最适合用线性函数拟合。由此可见, 不同物种或不同海域的同一物种间, 角质颚特征参数最适方程均可能存在不同, 这可能是由于不同头足类生长特性不同(Querios et al. 2018)或生长环境存在差异(Chen 2012, Guerreiro et al. 2015), 从而导致最适方程选择不同。徐杰等(2016)研究发现, 东海的剑尖枪乌贼角质颚的所有特征参数与胴长的关系均

最适合用线性函数拟合，结果与本研究存在差异，这可能是因为作者直接选用线性方程进行拟合，没用 AIC 值比较选择最适模型。不同头足类角质颚特征参数与胴长的生长模型存在差异，这为后期利用角质颚判别头足类种类提供了依据（方舟等 2019）。

3.3 角质颚外形参数与体重的关系

本研究协方差分析表明，角质颚表征参数上头盖长、上喙长、上喙宽、下头盖长、下脊突长、下喙长与体重的生长关系均不存在性别间显著性差异，这与秘鲁外海的茎柔鱼（胡贯宇等 2017）、西北太平洋的北方拟贻乌贼（宁欣等 2019）、东海的剑尖枪乌贼（徐杰等 2016）的研究结果相同。本研究表明，上头盖长与体重的关系最适合用线性函数拟合，而上喙长、上喙宽、下头盖长、下脊突长、下喙长与体重的关系最适合用对数函数拟合，这与西北太平洋的北方拟贻乌贼（宁欣等 2019）和南海西沙群岛海域的鸢乌贼（陈子越等 2019）雌性个体的研究结果相似。国内学者对不同头足类角质颚进行分析，研究发现，秘鲁外海的茎柔鱼上侧壁长与体重的关系最适合用指数函数拟合，其余特征参数最适合用幂函数拟合（胡贯宇等 2017）；北太平洋东部海域的柔鱼所有特征参数与体重的关系均适合用指数函数拟合（金岳等 2015）；东太平洋的鸢乌贼（Fang et al. 2015）和东海的剑尖枪乌贼（徐杰等 2016）的所有特征参数则均最适合用幂函数拟合；西北印度洋的鸢乌贼（何静茹等 2020）雌性个体所有特征参数与体重的关系最适合用幂函数拟合，雄性个体除上侧壁长与体重的关系最适合幂函数外，均最适合用对数函数拟合。Chen 等（2012）认为，不同生长环境中头足类硬组织的生长存在差异。同时不同海域、种类头足类摄食生态存在差别，如巴塔哥尼亚海域的阿根廷滑柔鱼主要捕食甲壳类（Ivanovic et al. 1994），巴西南部海域的阿根廷滑柔鱼则主要捕食鱼类（Santos et al. 1997）；茎柔鱼在稚鱼期主要以甲壳类和灯笼鱼科物种为食，成熟后开始捕食海洋生物

（Parry 2006，李建军等 2018），因此不同头足类角质颚形态参数与体重的关系有所差别。

参 考 文 献

- Boletzky S V. 2007. Origin of the lower jaw in cephalopods: a biting issue. *Palontologische Zeitschrift*, 81(3): 328–333.
- Castanhari G, Tomás A R G. 2012. Beak increment counts as a tool for growth studies of the common octopus *Octopus vulgaris* in Southern Brazil. *Boletim Do Instituto De Pesca*, 38(4): 323–331.
- Castro J J, Hernández-García V. 1995. Ontogenetic changes in mouth structures, foraging behavior and habitat use of *Scomber japonicus* and *Illex coindetii*. *Scientia Marina*, 59(3/4): 347–355.
- Chen X J, Lu H J, Liu B L, et al. 2012. Species identification of *Ommastrephes bartramii*, *Dosidicus gigas*, *Sthenoteuthis oualaniensis* and *Illex argentine* (Ommastrephidae) by beak morphological variables. *Scientia Marina*, 76(3): 473–481.
- Fang Z, Xu L L, Chen X J, et al. 2015. Beak growth pattern of purpleback flying squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in the eastern tropical Pacific equatorial waters. *Fisheries Science*, 81(3): 443–452.
- George D J, Jean F M. 1996. Beak length analysis of arrow squid *Nototodarus sloanii* (Cephalopoda: Ommastrephidae) in southern New Zealand waters. *Polar Biology*, 16(3): 227–230.
- Guerreiro M, Phillips R A, Cherel Y, et al. 2015. Habitat and trophic ecology of Southern Ocean cephalopods from stable isotope analyses. *Marine Ecology Progress Series*, 530(18): 119–134.
- Imai C, Sakai H, Katsura K, et al. 2010. Growth model for the endangered cyprinid fish *Tribolodon nakamurai* based on otolith analyses. *Fisheries Science*, 68(4): 843–848.
- Ivanovic M L, Brunetti N E. 1994. Food and feeding of *Illex argentinus*. *Antarctic Science*, 6(2): 185–193.
- Jefferts K. 1986. Cephalopod fisheries of the North Pacific and their management. *Canadian Species Publication Fisheries and Aquatic Sciences*, 92: 34–56.
- Jereb P, Roper C F E. 2010. *Cephalopods of the World*. Rome: FAO Species Catalogue for Fishery Purposes, Food and Agriculture Organization of the United Nations, 209–211.
- Katugin O N. 2000. A new subspecies of the schoolmaster gonate squid, *Beryteuthis magister* (Cephalopoda: Gonatidae), from

- the Japan Sea. *Veliger* Berkeley, 43(1): 82–97.
- Katugin O N, Shevtsov G A, Zuev M A, et al. 2013. *Berryteuthis magister*, Schoolmaster Gonate Squid. *Advances in Squid Biology, Ecology and Fisheries. Part II—Oegopsid Squids*. New York: Nova Science Publishers, 1–48.
- Kubodera T, Jefferts K. 1984. Distribution and abundance of the early life stages of Squid, Primarily Gonatidae (Cephalopoda, Oegopsida), in the Northern North Pacific (Part 1). *Bulletin of the National Museum of Nature and Science: Series A, Zoology*, 10(3): 91–106.
- Lu C C, Ickeringill R. 2002. Cephalopod beak identification and biomass estimation techniques: tools for dietary studies of southern Australian finfishes. Victoria: Museum Victoria Science, 6: 1–65.
- Nesis K N. 1995. Population dynamics of the commander squid, *Berryteuthis magister* (Berry) in the Western Bering Sea during the autumn spawning season. *Ruthenica*, 5(1): 55–69.
- Parry M. 2006. Feeding behavior of two ommastrephid squids *Ommastrephes bartramii* and *Sthenoteuthis oualaniensis* off Hawaii. *Marine Ecology Progress*, 318(8): 229–235.
- Querios J P, Cherel Y, Ceia F R, et al. 2018. Ontogenic changes in habitat and trophic ecology in the Antarctic squid *kondakovia longimana* derived from isotopic analysis on beaks. *Polar Biology*, 41(12): 2409–2421.
- Santos R A, Haimovici M. 1997. Food and feeding of the short-finned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil. *Fisheries Research*, 33(1/3): 139–147.
- 陈子越, 陆化杰, 童玉和, 等. 2019. 中国南海西沙群岛海域鳶乌贼角质颚生长特性. *上海海洋大学学报*, 28(3): 373–383.
- 方舟, 陈新军, 金岳. 2019. 基于角质颚的东、黄海头足类科类别. *上海海洋大学学报*, 28(3): 365–372.
- 方舟, 金岳, 胡飞飞, 等. 2018. 南海北部秋季杜氏枪乌贼角质颚形态和生长特征. *南方水产科学*, 14(4): 17–26.
- 韩青鹏, 陆化杰, 陈新军, 等. 2017. 南海北部海域中国枪乌贼角质颚的形态学分析. *南方水产科学*, 13(4): 122–130.
- 何静茹, 陆化杰, 陈炫好, 等. 2020. 冬春季西北印度洋鳶乌贼角质颚外部形态及生长特性. *应用生态学报*, 31(8): 2775–2784.
- 胡贯宇, 金岳, 陈新军. 2017. 秘鲁外海茎柔鱼角质颚的形态特征及其与个体大小和日龄的关系. *海洋渔业*, 39(4): 361–371.
- 金岳, 方舟, 李云凯, 等. 2015. 北太平洋东部柔鱼群体角质颚生长特性分析. *海洋渔业*, 37(2): 103–105.
- 李建华, 陈新军, 陈芄. 2018. 赤道海域茎柔鱼角质颚形态及生长特征分析. *海洋渔业*, 40(4): 385–393.
- 陆化杰, 陈新军, 方舟. 2012. 西南大西洋阿根廷滑柔鱼 2 个不同产卵群间角质颚外形生长特性比较. *中国海洋大学学报: 自然科学版*, 42(10): 33–40.
- 宁欣, 陆化杰, 张旭, 等. 2019. 西北太平洋北方拟鳶乌贼角质颚外部形态生长特性. *应用生态学报*, 30(12): 4259–4266.
- 徐杰, 刘尊雷, 李圣法, 等. 2016. 东海剑尖枪乌贼角质颚的外部形态及生长特性. *海洋渔业*, 38(3): 245–253.