



东太平洋赤道海域茎柔鱼角质颚形态差异

高小迪¹, 方舟^{1,2}, 陈新军^{1,2}, 李云凯^{1,2,3,4*}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 上海海洋大学, 大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室, 上海 201306;

3. 中国水产科学研究院东海水产研究所, 农业农村部远洋与极地渔业创新重点实验室, 上海 200090;

4. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266071)

摘要: 海洋生物的表型与其栖息环境密切相关, 了解其与资源利用相关的表型特征有助于理解其资源利用方式及生态位特征。茎柔鱼广泛分布于东太平洋, 是该海域生态系统的关键种, 其个体形态受环境影响变化明显。为探究不同环境条件是否会对茎柔鱼的重要摄食器官角质颚的形态产生影响, 本研究对东太平洋赤道海域加拉帕戈斯群岛东、西部两个群体共 244 尾茎柔鱼的角质颚进行了形态学分析。采用传统形态方法测量了角质颚的 12 项外部形态参数, 并利用几何形态测量方法对其上、下角质颚图像分别设置 20 个地标点并进行数字化分析。结果显示, 不同群体的茎柔鱼角质颚的 11 项外部形态参数均存在显著差异, 但差异系数均小于 1.28。几何形态分析显示, 不同群体茎柔鱼角质颚的整体大小及形状均差异显著, 并具有不同的异速生长模式, 形状差异主要体现在上颚的喙部与侧壁、下颚的喙部与翼部。不同群体的上、下角质颚均具有较高的判别成功率, 平均判别正确率分别为 89.61% 和 85.88%。加拉帕戈斯群岛以东海域的茎柔鱼具有较小的角质颚、较弯曲和尖锐的喙部、较大的侧壁及较短较宽的翼部, 可能与该栖息地的环境及食物类型有关。这些与资源利用相关的表型可塑性反映了茎柔鱼对于不同栖息环境的适应, 有利于提高其生存能力。

关键词: 茎柔鱼; 角质颚; 环境; 几何形态; 东太平洋赤道海域

中图分类号: S 917.4

文献标志码: A

生物体的表型差异与环境密切相关^[1]。栖息环境的差异, 如食物可获得性、海流、温度等的差异, 可能会导致不同群体之间在个体生长发育过程中遵循不同的策略, 从而产生不同的表型特征, 反映了其对栖息环境的适应性^[2-4]。对于短生命周期种类而言, 其种群动态极易受环境因子影响^[5-6], 在遗传差异较小的情况下, 研究短生命周期种类不同群体之间的表型差异能够反映其在

不同栖息环境中的生存策略, 有助于理解种群特征变化的内在机制, 并提供了一种群体识别的方法^[7]。

茎柔鱼 (*Dosidicus gigas*) 隶属柔鱼科 (Ommastrephidae), 广泛分布于东太平洋, 遗传多样性低, 生命周期较短 (通常为 1 年), 是大型捕食者的重要饵料, 同时以中上层鱼类 (如灯笼鱼类)、甲壳类和其他无脊椎动物为食^[8-9]。角质颚是茎柔鱼的主要摄食器官, 其形状、大小等形态特征随栖息

收稿日期: 2021-01-14 修回日期: 2021-04-08

资助项目: 国家自然科学基金 (31872573); 上海市自然科学基金 (19ZR1423000); 青岛海洋科学与技术海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室开放课题 (2017-1A03); 农业农村部远洋与极地渔业创新重点实验室开放课题 (2019-3)

第一作者: 高小迪 (照片), 从事摄食生态学研究, E-mail: xd_gao@foxmail.com

通信作者: 李云凯, 从事海洋生态学和濒危物种保护生物学研究, E-mail: ykli@shou.edu.cn



环境的不同及个体生长过程中的食性转换而变化^[10-13]。研究发现, 摄食器官的形态可以用于表征生物的摄食功能, 反映其功能生态位^[6, 14]。

东太平洋赤道海域受信风影响, 加拉帕戈斯群岛 (Galapagos Archipelago) 以东水域具有较为复杂的环流系统, 处于洪堡寒流 (Humboldt Current)、赤道暖流 (Equatorial Current)、巴拿马暖流 (Panama Current) 及赤道潜流 (Equatorial Undercurrent) 的交汇处^[15-17], 而加拉帕戈斯群岛以西水域常年受到赤道暖流的主导^[18-19] (图 1)。环境的差异可能导致与茎柔鱼摄食相关的角质颚形态产生分化。了解不同环境下茎柔鱼角质颚的形态差异有助于了解其差异化的生存策略及生活史特征, 为茎柔鱼不同群体的生态功能定位及资源管理提供科学依据。

本研究采用传统的形态测量方法和基于地标点的几何形态测量法, 量化比较东太平洋加拉帕戈斯群岛以东和以西海域茎柔鱼角质颚的 12 项外部形态参数、整体大小、形状及异速生长模式, 旨在探究沿东太平洋赤道海域不同栖息环境分布的茎柔鱼摄食器官的形态特征及其是否存在形态分化现象, 并探究驱动其形态分化的潜在因素。

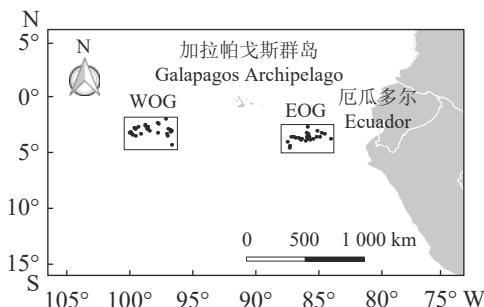


图 1 东太平洋赤道海域茎柔鱼采样点

WOG. 加拉帕戈斯群岛以西海域, EOG. 加拉帕戈斯群岛以东海域, 下同。

Fig. 1 Sampling sites of *D. gigas* in the eastern equatorial Pacific

WOG. west of Galapagos Islands, EOG. east of Galapagos Islands, the same below.

表 1 东太平洋赤道海域茎柔鱼样本生物学参数

Tab. 1 Information of the *D. gigas* samples taken from the waters of eastern equatorial Pacific

海域 area	采样时间 sampling data	经度 longitude	纬度 latitude	样本量/尾 number	胴长/mm mantle length			P
					均值±SD mean±SD	最小值 min	最大值 max	
WOG	2017-06—2017-08	96°45'~101°44'W	01°15'~04°23'S	129	257±46	182	379	0.134
EOG	2017-06—2017-08	84°37'~87°32'W	02°50'~04°41'S	115	250±40	186	388	

1 材料与方 法

1.1 样品采集

茎柔鱼样品由中国远洋鱿钓渔船在东太平洋赤道海域采集, 采集范围包括加拉帕戈斯群岛以西海域 (west of Galapagos Islands, WOG) 与加拉帕戈斯群岛以东海域 (east of Galapagos Islands, EOG), 采集时间为 2017 年 6—8 月 (图 1, 图内方框为采样的经纬度范围, 黑点为具体的采样点; 表 1)。样本经低温冷冻保存运回实验室, 存于 -20 °C 冰箱以备实验分析。共采集 244 尾茎柔鱼, 其中, WOG 129 尾, EOG 115 尾。实验过程中操作人员严格遵守实验动物相关伦理规范。

1.2 生物学及传统形态测定

茎柔鱼样本在实验室自然解冻后, 测定胴长 (mantle length, ML), 精确至 1 mm, 记录其性别、性腺成熟度指标。参照 Arkhipkin 等^[20] 的标准将性腺成熟度划分为 5 级, 其中 1~2 级为性未成熟个体, 3~5 级为性成熟个体。使用镊子取出角质颚, 洗净表面残留的黏液及杂质, 使用校准后的游标卡尺分别测量上、下角质颚的头盖长、脊突长、喙长、喙宽、侧壁长和翼长等 12 项形态学指标, 测量结果精确至 0.01 mm (图 2)。

1.3 地标点设置

在同一焦距下, 采用尼康 D750 相机对东太平洋赤道海域茎柔鱼角质颚样品拍照, 获得其二维影像。采用 R 软件中的 geomorph 程序包对角质颚建立地标点并测量。本研究参考 Fang 等^[7] 的方法, 在上颚和下颚分别设置了 20 个地标点, 以更好地表征角质颚外部形态轮廓 (图 2)。各地标点定义如表 2 所示。每个样本的地标点进行 3 次重复标记, 以减小实验误差, 得到二维坐标化数据。

1.4 统计分析

传统形态测量分析 采用单因素方差分析 (One-Way ANOVA) 比较茎柔鱼不同群体的胴

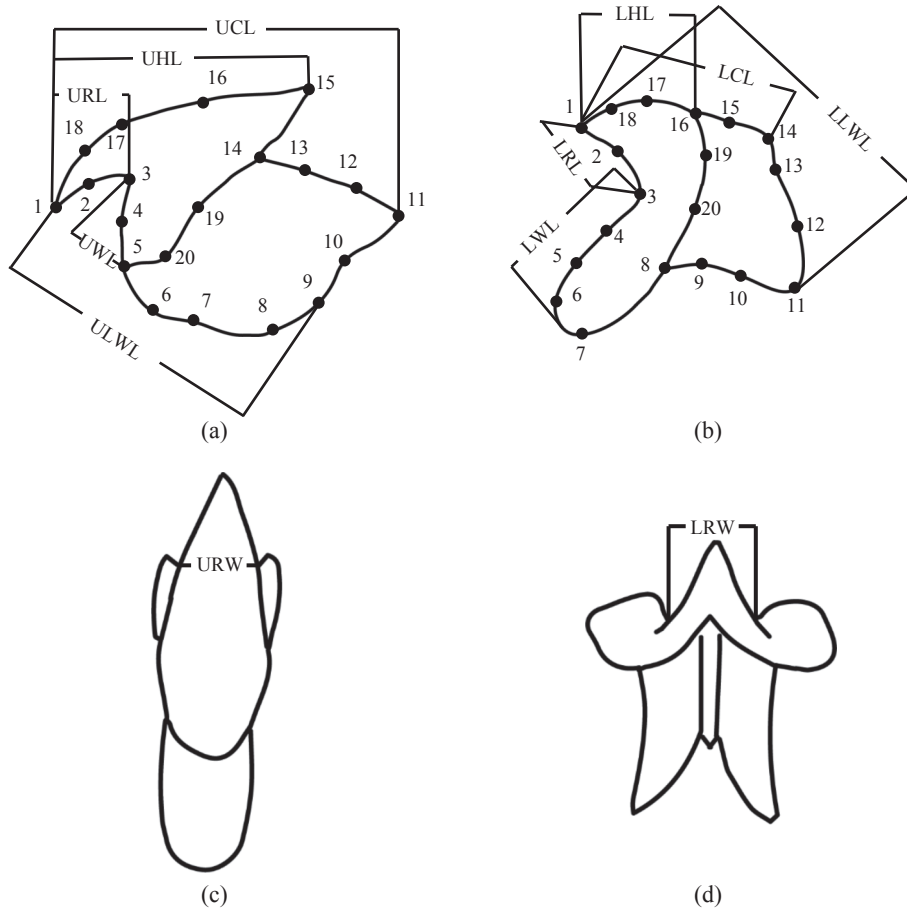


图2 角质颚传统形态测量及地标点示意图^[7,21]

(a) 上角质颚侧视图, (b) 下角质颚侧视图, (c) 上角质颚俯视图, (d) 下角质颚俯视图。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; LHL.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。

Fig. 2 Scheme of morphometric measurements and digitized landmarks of *D. gigas* beak ^[7,21]

(a) lateral view of upper beak, (b) lateral view of lower beak, (c) dorsal view of upper beak, (d) dorsal view of lower beak. 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.

长 ($\alpha=0.05$)。为消除个体大小对形态值的影响, 采用标准化公式对所有角质颚参数进行标准化:

$$Y_i^* = Y_i \left[\frac{ML_m}{ML_i} \right]^b \quad (1)$$

式中, Y_i 为原始角质颚形态参数, Y_i^* 为标准化后的角质颚形态参数, ML_m 为所有个体胴长的均值, ML_i 为个体 i 的胴长值。 b 值根据线性回归估算得出。采用 t 检验 ($\alpha=0.05$) 对不同群体角质颚标准化后的各项参数进行差异比较。

参照 Mayr 等^[22] 的方法计算存在显著差异的角质颚形态参数的差异系数 (coefficient of difference, CD):

$$CD = \frac{|M_W - M_E|}{SD_W + SD_E} \quad (2)$$

式中, M_W 与 M_E 分别为 WOG 与 EOG 群体角质颚存在显著差异的参数的均值; SD_W 与 SD_E 为两个群体上述所选角质颚参数的标准差。当 $CD > 1.28$ 时, 可划分为两个亚种或种水平。

基于地标点的几何形态测量分析 利用广义普式分析法 (GPA) 基于最小二乘法去除由于实验操作过程中的误差造成的非形态变异 (尺寸、位置、方向等) 对分析结果的影响。采用多元方差分析 (MANOVA) 比较不同海域茎柔鱼的角质颚形态是否存在显著差异。采用主成分分析法 (PCA) 进行组间形态差异比较。采用 t 检验比较不同群体角质颚经对数转换后的质心大小, 以表征角质颚的整体大小^[23]。采用多元回归模型建立角质颚形态变量 (形态得分和预测分数) 和经校正后的大

表 2 角质颚 20 个地标点的定义
Tab. 2 Definition of 20 landmarks for beak

地标点 landmarks	地标点定义 landmark definition	
	上颚 upper beak	下颚 lower beak
1	喙部端点	喙部端点
2	喙部最大弯曲处	喙部最大弯曲处
3	颞角所在位置	颞角所在位置
4	喙部与翼部连接处最凸点	翼部内凹点
5	翼部与侧壁前端连接处	4、6 两点间最凸点
6	5、7 两点间最凸点	肩部最大弯曲处
7	6、8 两点间最凹点	翼部最低点
8	与 1、15 点直线平行的侧壁相切点	翼部与侧壁腹部交点
9	8、10 两点间最凸点	8、11 两点间的侧壁内凹点
10	9、11 两点间侧壁内凹点	9、11 两点间最凹点
11	侧壁顶部最末端	与 1、16 点直线平行的侧壁相切点
12	11 与 13 两点间最凸点	11、13 两点间最凸点
13	脊突最凸点	11、14 两点间侧壁内凹点
14	翼部与侧壁背部交点	侧壁顶部最末端
15	头盖最末端	14、16 两点间最凸点
16	15、17 两点间最凸点	翼部与侧壁背部交点
17	与 1、15 点直线平行的头盖相切点	与 1、16 点直线平行的头盖相切点
18	1、17 两点间最凸点	1、17 两点间最凸点
19	翼部前端最凸点	翼部背部弯曲程度最大处
20	14、20 两点间最凹点	地标点 8 沿翼部背部切线的交点

小(质心大小的对数)的关系,以检验不同群体与大小相关的形状变化比例(异速生长模式)。利用薄板条样(TPS)变形网格建立不同区域茎柔鱼角质颚的平均表型,以直观反映其形态差异。以上分析在 R 3.6.1 软件中完成。最后选取所有主成分,并根据所有样本的扭曲得分进行逐步判别分析(SDA)及交叉验证,从而计算群体间分类的正确率,逐步判别分析在 SPSS 25.0 软件中完成。

2 结果

2.1 传统形态测量

东太平洋赤道海域茎柔鱼不同群体胴长组成不存在显著差异($P=0.134$) (表 1)。单因素方差分析结果表明,角质颚经标准化后的 11 项外部形态均差异显著($P<0.05$) (图 3)。EOG 群体的角质颚 ULWLs 和 LLWLs 参数显著大于 WOG 群体,但

其余形态参数均小于 WOG 群体(图 3, 表 3),说明在相同个体大小的情况下,WOG 群体茎柔鱼的上颚具有较长的脊突(UCLs);较长、较宽的喙部(URLs 和 URWs)和较长的翼部(UWLs)。在下颚的形态参数比较中也发现了类似的结果。此外,WOG 群体茎柔鱼的下颚具有较长的头盖(LHLs)。

不同群体的角质颚形态参数差异系数均小于 1.28 (表 3),表明赤道海域不同群体的角质颚形态应属于地理种群内的差异,未达到亚种水平。

2.2 基于地标点的几何形态测量

多元方差分析 多元方差分析结果表明,东太平洋赤道海域茎柔鱼的上、下颚在大小、群体及两个因子的交互作用上均存在显著差异($P<0.05$),而性别、性成熟的影响不显著($P>0.05$)。其中,“群体”的效应因子(Z)最大($Z=5.668$),说明群体是解释角质颚形态差异的最重要因子(表 4)。

质心大小 根据校正后的质心大小计算结果,WOG 群体茎柔鱼上、下角质颚质心大小的对数值均极显著大于 EOG 群体($P<0.001$) (图 4),说明从整体大小而言,WOG 群体的茎柔鱼具有较大的角质颚。

PCA 分析 根据相对扭曲主成分分析,共提取了 40 个主成分。以贡献率最大的 PC1 与 PC2 绘制主成分散点图。EOG 群体较为集中,而 WOG 群体相对分散,且 WOG 群体的 95% 置信椭圆面积大于 EOG 群体(图 5),说明 WOG 海域的茎柔鱼的角质颚具有较高的形态多样性。

多元回归分析结果表明,茎柔鱼的上、下颚形态和大小均具有显著相关性($P<0.05$)。不同群体的角质颚具有不同的异速生长模式,并且这一特征在下颚中更为突出(图 6)。不同群体的上颚在生长过程中具有相似的形态变化趋势(图 6-b)。相较于 EOG 群体,WOG 群体下颚的形态随大小变化比例较为平缓,说明 WOG 群体在生长过程中角质颚形态变化程度较小(图 6-d)。

薄板条样图可视化分析 基于薄板条样图分析显示,东太平洋赤道不同海域的茎柔鱼群体上颚的形态差异主要体现在喙部(地标点 2、3、4、17、18)和侧壁(地标点 6、7、8、9) (图 7)。WOG 群体的上颚喙部较为笔直和粗钝,而 EOG 海域茎柔鱼的上颚具有尖锐和弯曲的喙部及较大的侧壁。下颚的差异则主要体现在喙部(1、2、18)和翼部(地标点 7、8、19、20),WOG 群体的

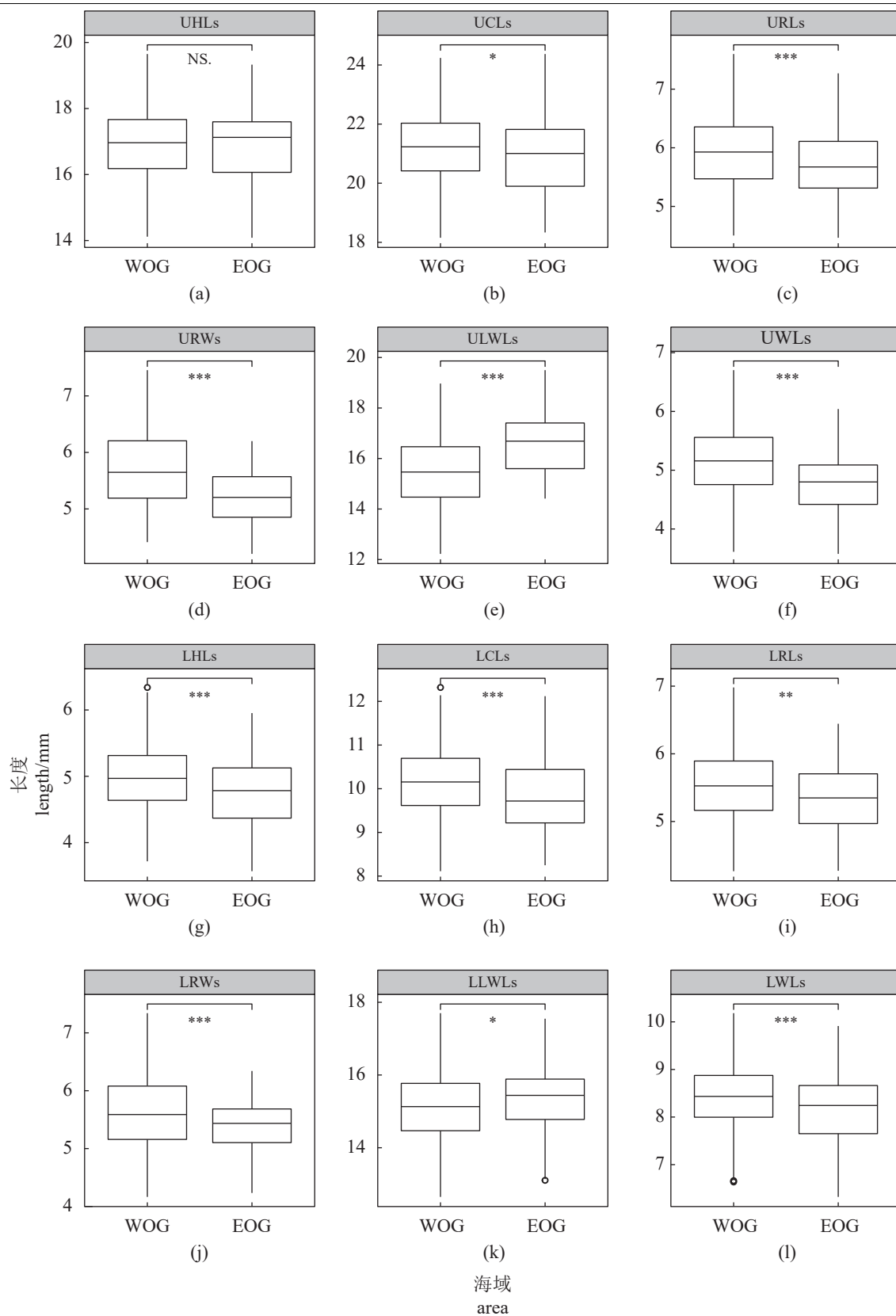


图3 东太平洋赤道海域茎柔鱼角质颚标准化参数比较

NS. 无显著差异, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, 下同。

Fig. 3 Comparison of standardized beak morphology of *D. gigas* in the eastern equatorial Pacific

NS. no significance, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, the same below.

表 3 东太平洋赤道海域不同群体差异显著的角质颌形态参数的差异系数

Tab. 3 Difference coefficient for morphometric characters of *D. gigas*' beak with significant differences between cohorts in the eastern equatorial Pacific

参数 parameter	WOG		EOG		CD	P
	平均值±SD mean±SD	最小值~最大值 min-max	平均值±SD mean±SD	最小值~最大值 min-max		
UCLs	21.27±1.51	17.16~26.60	21.02±1.39	17.90~24.37	0.11	*
URLs	5.92±0.70	3.91~8.39	5.77±0.64	4.47~7.73	0.13	***
URWs	5.70±0.69	4.01~8.07	5.22±0.46	4.20~6.23	0.42	***
ULWLs	15.53±1.48	12.07~21.01	16.66±1.22	14.41~19.50	0.42	***
UWLs	5.15±0.63	3.31~7.05	4.78±0.59	3.35~6.19	0.30	***
LHLs	4.99±0.52	3.58~6.52	4.80±0.58	3.29~6.16	0.18	***
LCLs	10.15±0.87	7.68~12.85	9.86±0.93	7.79~12.37	0.16	***
LRLs	5.53±0.62	4.05~7.39	5.34±0.52	4.14~6.44	0.15	**
LRWs	5.66±0.68	3.70~8.14	5.41±0.57	4.08~6.76	0.20	***
LLWLs	15.11±1.06	11.97~18.61	15.41±0.98	13.10~17.70	0.11	*
LWLs	8.34±0.72	6.34~10.71	8.17±0.82	6.33~10.41	0.13	***

表 4 东太平洋赤道海域茎柔鱼角质颌多元方差分析 (MANCOVA)

Tab. 4 MANCOVA of different effects on beak shape by cohorts of *D. gigas* in the eastern equatorial Pacific

因子 factor	df	上颌 upper beak					下颌 lower beak				
		SS	MS	F	Z	P	SS	MS	F	Z	P
大小 size	1	0.019	0.019	4.099	3.678	0.001	0.033	0.033	4.860	3.869	0.001
群体 cohort	1	0.043	0.043	9.218	5.668	0.001	0.052	0.052	7.693	4.883	0.001
性别 sex	1	0.005	0.005	0.993	0.187	0.411	0.014	0.007	1.027	0.198	0.428
性成熟 maturity	1	0.004	0.004	0.909	-0.025	0.508	0.012	0.012	1.708	1.518	0.078
大小×群体 size × cohort	1	0.013	0.013	2.806	2.802	0.002	0.015	0.015	2.175	2.254	0.020
大小×性别 size × sex	1	0.007	0.007	1.533	1.377	0.085	0.005	0.005	0.800	-0.347	0.628
群体×性别 cohort × sex	1	0.005	0.005	1.014	0.347	0.360	0.003	0.003	0.471	-1.529	0.945
大小×群体×性别 size × cohort × sex	1	0.007	0.007	1.507	1.425	0.081	0.004	0.004	0.579	-0.894	0.841
残差 residuals	235	1.077	0.005				1.517	0.007			
总和 total	243	1.200					1.710				

注: df. 自由度, SS. 平方和, MS. 均方, F. 检验统计量, Z. 效应大小, 粗体表示具有统计学显著差异。

Notes: df. degree of freedom, SS. sum of squares, MS. mean squares, F. test statistics; Z. effect size, statistically significant results are in bold.

下颌的形态与上颌对应, 但具有较窄的翼部。

逐步判别分析 对不同群体茎柔鱼角质颌逐步判别分析结果表明, 上、下颌分别有 13 个和 9 个主成分纳入判别函数 (表 5)。在上颌的初始判别中, WOG 群体茎柔鱼角质颌判别正确率为 92.25%, EOG 群体的判别正确率为 86.69%; 交叉验证正确率分别为 86.82% 和 83.48% (表 6)。在下颌的初始判别中, WOG 群体茎柔鱼角质颌判别正确率为 89.15%, EOG 群体的判别正确率为 82.61%, 交叉验证正确率分别为 87.60% 和 80.00% (表 6)。上颌的判别成功率略高于下颌。

3 讨论

本研究采用传统形态测量及基于地标点的几何形态测量方法, 对东太平洋赤道海域不同群体的茎柔鱼角质颌的外部形态、整体大小、形状及异速生长模式进行了比较分析。东太平洋赤道海域不同群体的茎柔鱼的角质颌各项形态参数的差异系数均远小于 1.28, 未达到亚种水平; 不同海域茎柔鱼的角质颌大小、形状及异速生长模式均存在显著差异。研究表明, 东太平洋茎柔鱼具有较低的遗传多样性 (标准化的群体间基因频率方

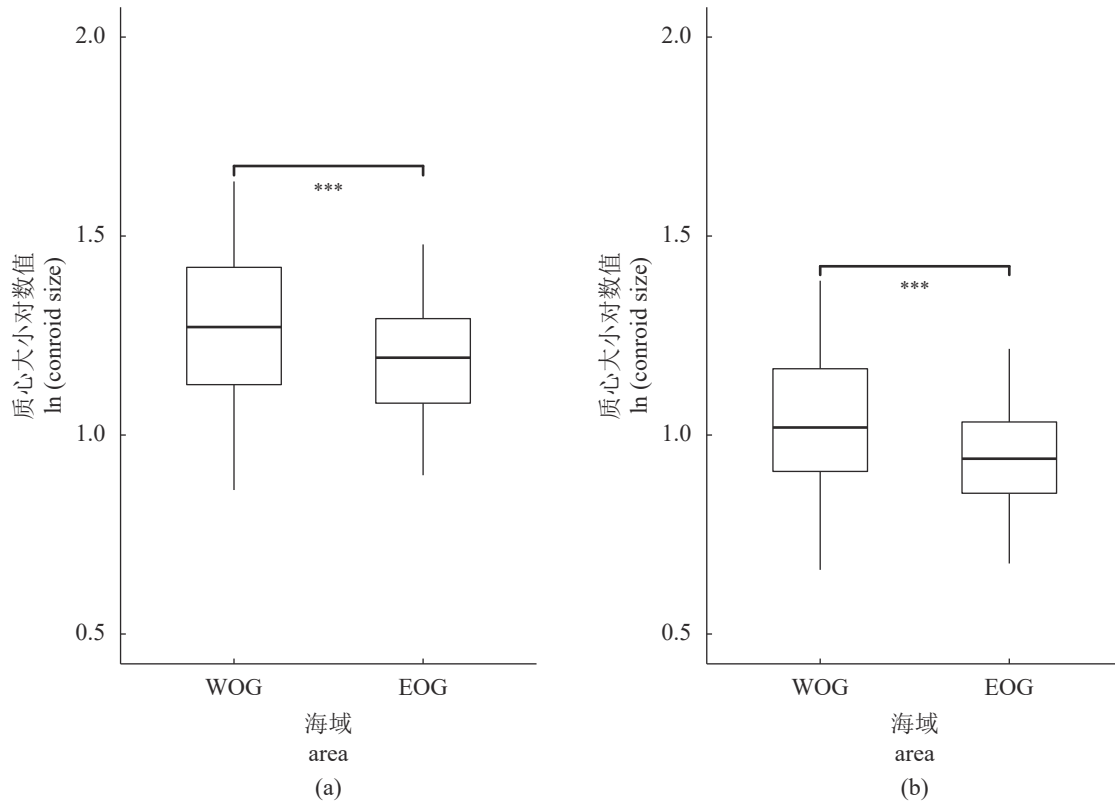


图 4 东太平洋赤道海域不同群体茎柔鱼上颚 (a) 和下颚 (b) 质心大小对数值

Fig. 4 Boxplot showing differences in log-transformed centroid size of upper beak (a) and lower beak (b) between the two cohorts of *D. gigas* in the eastern equatorial Pacific

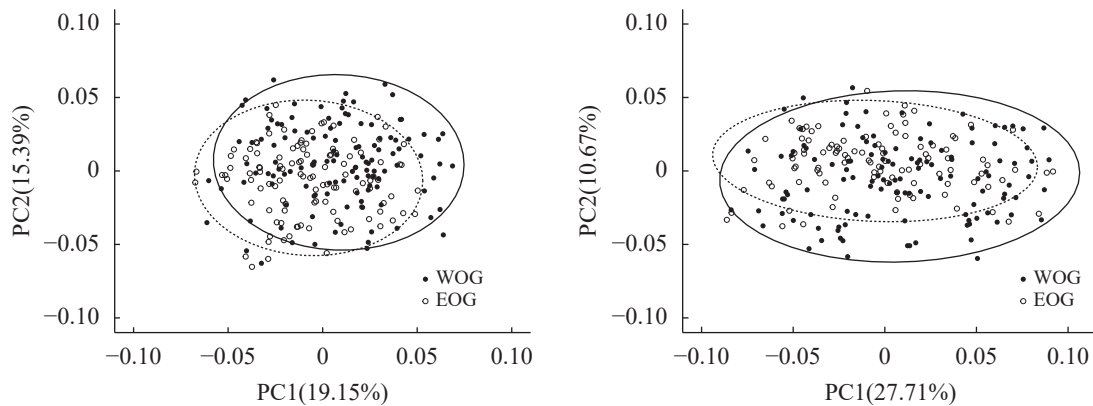


图 5 东太平洋赤道海域不同群体茎柔鱼上颚 (a) 和下颚 (b) 第一和第二主成分散点图

椭圆表示 95% 置信区间。

Fig. 5 The first principal component PC1 versus PC2 for upper beak (a) and lower beak (b) of different cohorts of *D. gigas* in the eastern equatorial Pacific

Ellipses represent 95% confident intervals.

差 $F_{st} < 0.01$)^[9], 因此, 赤道海域茎柔鱼角质颚形态的差异可能是对不同环境及食物资源的适应性响应。茎柔鱼的生长对环境因子具有较高的敏感性, 其摄食器官形态与其栖息地环境、摄食方式及食物可利用性有关, 以适应其栖息地的环境^[5, 24]。

食物资源是生物生存的关键资源, 海洋生物通过摄食获取能量, 调节个体的生长、生存、繁殖能力和死亡率^[25]。因此, 海洋生物所采用的觅食机制(觅食行为、外部形态等)反映了其对于特定饵料生物类型的适应性^[26]。海洋动物的摄食器

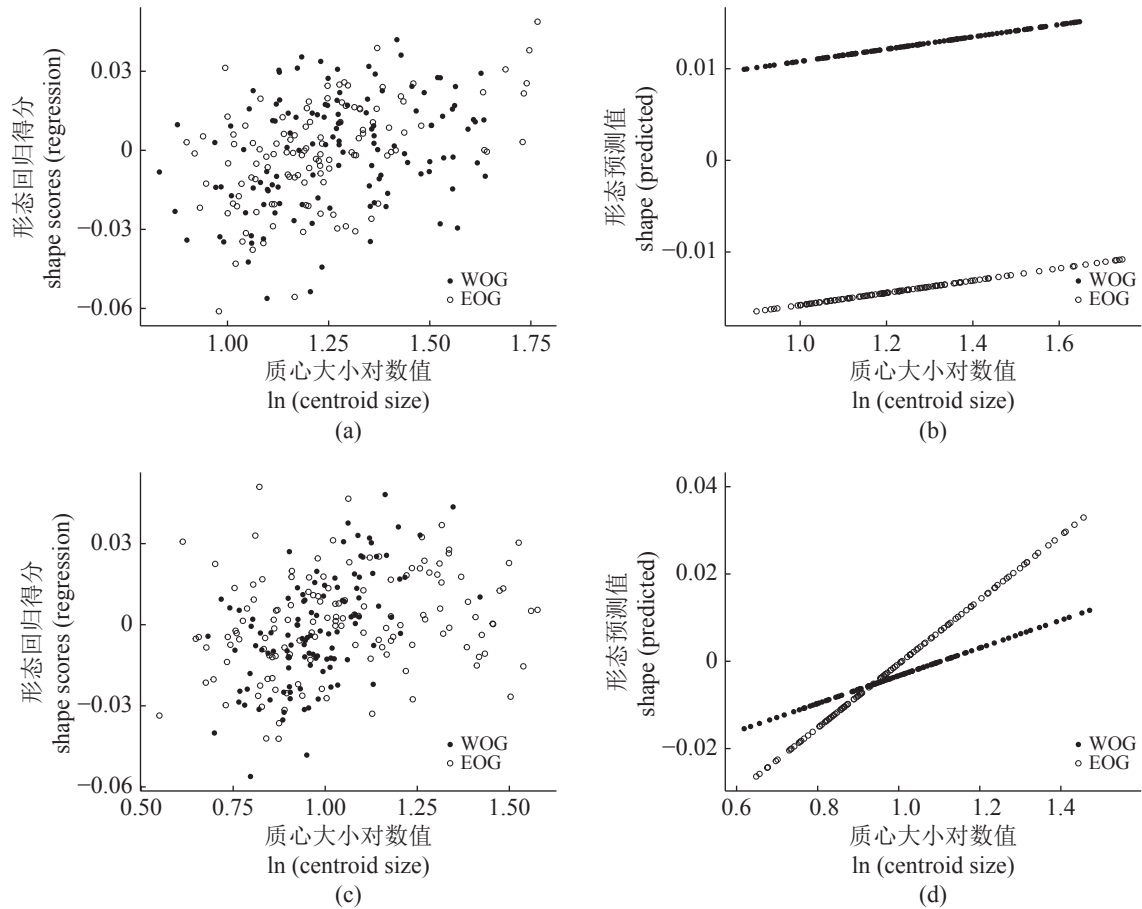


图 6 东太平洋赤道海域不同群体茎柔鱼上颚 (a, b) 及下颚 (c, d) 形态回归得分及形态预测值与质心大小对数值的关系

Fig. 6 Results of regression score and predicted values of the upper beaks (a, b) and lower beaks (c, d) of the *D. gigas* versus log centroid size in the eastern equatorial Pacific

官形态与其食物类型密切相关^[6, 13-14]。例如, 摄食软质和硬质食物的同种鱼类具有不同的下牙、下颌及内骨结构^[27]。东太平洋赤道海域以加拉帕戈斯群岛为分界, 具有较为明显的环境差异, 加拉帕戈斯群岛以东水域受到洪堡寒流的影响, 由北向南输送的冷水给厄瓜多尔海域带来了大量的富营养盐, 为浮游生物提供了丰富的食物, 初级生产力高, 因此是许多中上层鱼类的良好栖息地^[15, 17, 28]; 而加拉帕戈斯群岛以西水域洪堡寒流的影响减弱, 常年主要受到赤道暖流的影响, 生产力水平相对较低^[18-19]。环境的差异直接影响不同海域潜在饵料生物的分布差异, 因此, 加拉帕戈斯群岛以东及以西水域具有不同物种组成, 从而导致茎柔鱼的食物可利用性存在差异^[28]。

喙部是上、下角质颚形态变异的主要部位。根据传统形态测量结果, WOG 群体角质颚的喙长和喙宽均显著大于 EOG 群体 ($P < 0.001$), 说明 WOG 群体具有更强壮的喙部; 薄板条样图显示,

WOG 群体角质颚的喙部较直和粗钝, 而 EOG 群体具有弯曲和尖锐的喙部, 可能与不同海域茎柔鱼的摄食习性的差异有关。由于头足类在摄食过程中, 通常会利用角质颚切断猎物的脊髓神经, 以降低猎物逃跑的风险^[29], 因此, EOG 群体独特的喙部形态特征可能与该海域灯笼鱼类丰度较高有关^[28], 弯曲和尖锐的喙部有助于其快速而精准地固定猎物, 并增强茎柔鱼角质颚处理食物的灵活性。而在初级生产力相对匮乏的 WOG 海域, 茎柔鱼主要以低营养级生物 (甲壳目、翼足目和小型头足类) 为食, 较直较宽的喙部有利于其碾碎甲壳类或翼足目坚硬的外壳, 并提供较大的咬合力^[30-31]。PCA 结果显示, WOG 群体的角质颚形态多样性较高, 可能由于 WOG 海域的茎柔鱼食性泛化程度较高所致^[6, 30]。此外, 环境差异会导致生物在生长过程中呈现不同的异速生长模式, 进而导致形态的分化^[32]。

摄食器官的大小通常与摄食能力有关, 较大

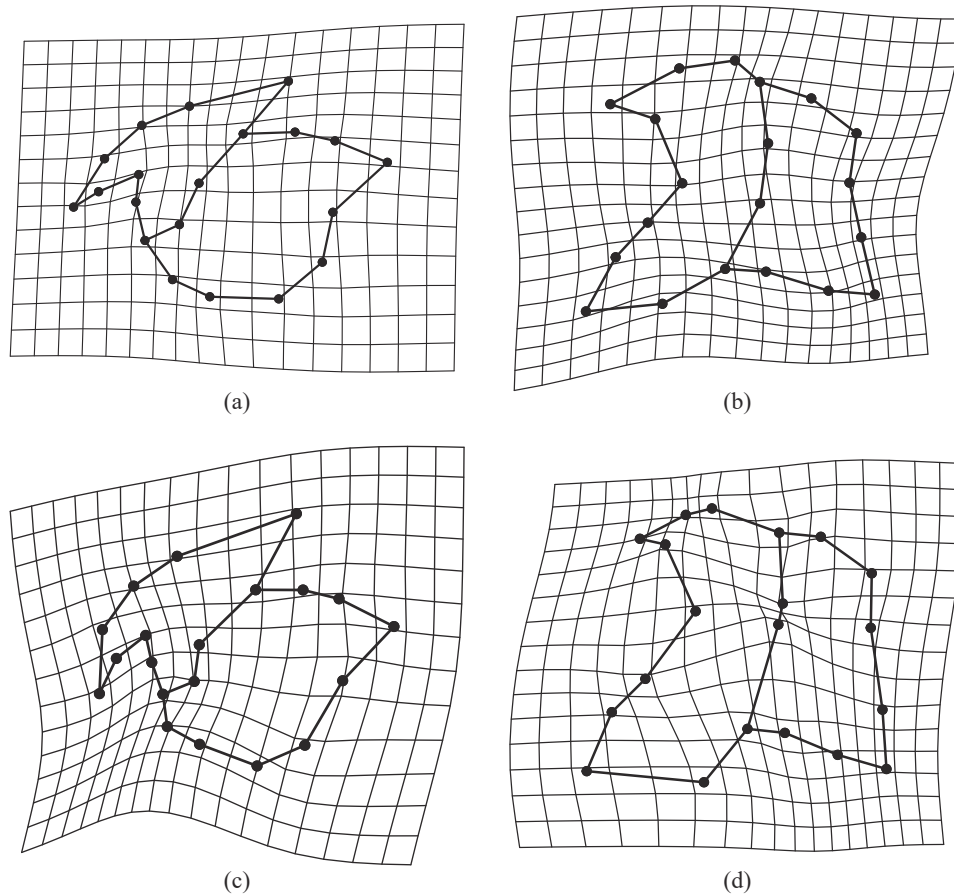


图 7 东太平洋赤道海域 WOG 群体 (a, b) 与 EOG 群体 (c, d) 茎柔鱼上颚 (a, c) 与下颚 (b, d) 薄板条样图
 Fig. 7 Thin-plate spline wireframe deformation grids of *D. gigas* upper beaks (a, c) and lower beaks (b, d) from WOG (a, b) and EOG (c, d) water in the eastern equatorial Pacific

表 5 东太平洋赤道海域不同群体茎柔鱼上颚及下颚逐步判别分析

Tab. 5 Stepwise discriminant analysis (SDA) of selected principal components (PCs) of upper beak and lower beak shape for different cohorts of *D. gigas* in the eastern equatorial Pacific

步骤 step	上颚 upper beak						下颚 lower beak					
	输入 input	Wilks' λ	F	自由度1 df1	自由度2 df2	P	输入 input	Wilks' λ	F	自由度1 df1	自由度2 df2	P
1	PC5	0.803	59.501	1	242.000	0.000	PC9	0.841	45.035	1	238.000	0.000
2	PC1	0.740	42.363	2	241.000	0.000	PC7	0.766	36.156	2	237.000	0.000
3	PC2	0.703	33.744	3	240.000	0.000	PC3	0.705	32.927	3	236.000	0.000
4	PC16	0.671	29.340	4	239.000	0.000	PC2	0.644	32.412	4	235.000	0.000
5	PC11	0.642	26.581	5	238.000	0.000	PC6	0.608	30.217	5	234.000	0.000
6	PC33	0.617	24.527	6	237.000	0.000	PC8	0.575	28.681	6	233.000	0.000
7	PC14	0.595	22.909	7	236.000	0.000	PC5	0.552	26.910	7	232.000	0.000
8	PC13	0.576	21.633	8	235.000	0.000	PC1	0.530	25.584	8	231.000	0.000
9	PC3	0.559	20.471	9	234.000	0.000	PC12	0.513	24.246	9	230.000	0.000
10	PC15	0.545	19.421	10	233.000	0.000						
11	PC35	0.532	18.564	11	232.000	0.000						
12	PC7	0.519	17.860	12	231.000	0.000						
13	PC36	0.506	17.290	13	230.000	0.000						

表 6 东太平洋赤道海域不同群体茎柔鱼角质颚上颚及下颚判别结果

Tab. 6 Discrimination results of the upper beaks and lower beaks for different cohorts of *D. gigas* in the eastern equatorial Pacific

角质颚 beak	逐步判别分析 SDA	群体 cohort	群体 cohort		总计 total	正确率/% accuracy	平均正确率/% mean accuracy
			WOG	EOG			
上颚 upper beak	初始判别 original	WOG	119	10	129	92.25	89.61
		EOG	15	100	115	86.96	
	交叉验证 cross-validation	WOG	112	17	129	86.82	85.15
		EOG	19	96	115	83.48	
下颚 lower beak	初始判别 original	WOG	115	14	129	89.15	85.88
		EOG	20	95	115	82.61	
	交叉验证 cross-validation	WOG	113	16	129	87.60	83.80
		EOG	23	92	115	80.00	

的摄食器官允许生物摄食较大和较硬的食物^[33]。这可能与生物的咬合力有关, 较大的摄食器官通常对应于较大的肌肉, 从而可以提供更大的咬合力^[34]。同时, 较大较宽的喙部可承受的反作用力更强, 以使结构免受破坏^[35]。对于头足类而言, 由于上下颚之间缺乏连接点, 因此, 上下颚的运动主要由肌肉控制, 以完成对食物的“剪切”^[10]。与上脊突(UC)相连的上颚肌是控制角质颚剪切食物的主要力量来源^[36]。WOG 群体具有相对较大的角质颚及较长的 UCLs, 因此可以为其提供较大的咬合力, 从而对应于具有较宽的喙部分散反作用力^[10, 37]。此外, 温度可能是不同海域茎柔鱼角质颚大小差异的影响因子之一。研究表明, 较高的海表温度有利于促进头足类硬组织的生长^[38], 也可能是导致栖息于较暖水域的 WOG 海域茎柔鱼具有较大角质颚的原因。

多元回归分析表明, 不同海域茎柔鱼的角质颚具有其特殊的生长发育模式。不同群体上颚生长过程中的形态变化趋势相似。在下颚中, EOG 群体的角质颚生长过程中形态变化较大, 可能与该群体栖息环境多变有关^[39]。厄瓜多尔沿岸及附近水域(加拉帕戈斯群岛以东海域)是东太平洋的一个特殊过渡区, 受季风影响, 其物理海洋条件具有较高的时空异质性^[18]。厄瓜多尔海域季节性的环境差异导致该海域食物组成具有较强的季节性差异^[40], 可能是导致 EOG 群体生长过程中具有较大形态变化(回归曲线斜率较大, 图 6-d)的原因。

传统形态测量和几何形态测量是形态学特征的重要描述方法。基于地标点的几何形态测量方法可以量化异速生长的形态变化以及表征与大小无关的形态特征, 有效提取生物形态信息, 并反

映出不同个体间形态及异速生长模式, 可以更好地表征形态的整体^[23, 41-42]。而传统形态测量可提供无法从几何形态测量中获得的线性距离(长度)信息。本研究表明, 传统的形态测量提供了茎柔鱼角质颚 12 项外部形态特征长度上的直接依据, 而基于地标点的几何形态学测量方法可有效区分不同群体的角质颚形状及异速生长模式差异, 并有效划分不同海域的茎柔鱼群体。因此, 传统形态学和几何形态学测量的结合使用更完整地诠释了不同海域茎柔鱼角质颚的外部形态特征。

综上所述, 东太平洋赤道海域不同生境中茎柔鱼的角质颚形态存在分化现象, 其大小、形状及异速生长模式均具有差异, 可能与其栖息环境的食物可利用性、温度及环境因子的时空异质性有关, 体现了茎柔鱼的摄食器官形态与栖息环境的适应性。上颚具有较高的判别成功率, 可能是由于茎柔鱼的摄食活动主要通过上颚的运动完成^[11], 说明上颚的形态可更有效地表征茎柔鱼的摄食功能。而茎柔鱼的下颚在生长过程中形态变化程度较大, 说明下颚对于环境的变化可能更敏感。因此, 后续的研究中应关注引起茎柔鱼角质颚表型变异的内在机制及其应对环境(气候)变化的响应, 以及生长过程中角质颚的形态变化趋势。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] Hammami I, Bahri-Sfar L, Kaouache M, et al. Morphological characterization of striped seabream (*Lithognathus mormyrus*, Sparidae) in some Mediterranean lagoons[J]. Cybium: International Journal of Ichthyology. 中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- ology, 2013, 37(1-2): 127-139.
- [2] Sajina A M, Chakraborty S K, Jaiswar A K, *et al.* Stock structure analysis of *Megalaspis cordyla* (Linnaeus, 1758) along the Indian coast based on truss network analysis[J]. *Fisheries Research*, 2011, 108(1): 100-105.
- [3] Abaunza P, Gordo L S, Santamaria M T G, *et al.* Life history parameters as basis for the initial recognition of stock management units in horse mackerel (*Trachurus trachurus*)[J]. *Fisheries Research*, 2008, 89(2): 167-180.
- [4] Levin S A, Carpenter S R, Godfray H C J, *et al.* The princeton guide to ecology[M]. Princeton: Princeton University Press, 2009: 65-71.
- [5] Ruiz-Cooley R I, Ballance L T, McCarthy M D. Range expansion of the jumbo squid in the NE Pacific: $\delta^{15}\text{N}$ decrypts multiple origins, migration and habitat use[J]. *PLoS One*, 2013, 8(3): e59651.
- [6] Gong Y, Li Y K, Chen X J, *et al.* Trophic niche and diversity of a pelagic squid (*Dosidicus gigas*): a comparative study using stable isotope, fatty acid, and feeding apparatuses morphology[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2020, 7: 642.
- [7] Fang Z, Chen X J, Su H, *et al.* Evaluation of stock variation and sexual dimorphism of beak shape of neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*, based on geometric morphometrics[J]. *Hydrobiologia*, 2017, 784(1): 367-380.
- [8] Rosas-Luis R, Salinas-Zavala C A, Koch V, *et al.* Importance of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) in the pelagic ecosystem of the central Gulf of California[J]. *Ecological Modelling*, 2008, 218(1-2): 149-161.
- [9] Sanchez G, Kawai K, Yamashiro C, *et al.* Patterns of mitochondrial and microsatellite DNA markers describe historical and contemporary dynamics of the Humboldt squid *Dosidicus gigas* in the Eastern Pacific Ocean[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2020, 30(3): 519-533.
- [10] Kear A J. Morphology and function of the mandibular muscles in some coleoid cephalopods[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1994, 74(4): 801-822.
- [11] Uyeno T A, Kier W M. Functional morphology of the cephalopod buccal mass: a novel joint type[J]. *Journal of Morphology*, 2005, 264(2): 211-222.
- [12] 胡贯宇, 陈新军, 方舟. 个体生长对秘鲁外海茎柔鱼角质颚形态变化的影响[J]. *水产学报*, 2016, 40(1): 36-44.
- Hu G Y, Chen X J, Fang Z. Effect of individual growth on beak morphometry of jumbo flying squid, *Dosidicus gigas* off the Peruvian Exclusive Economic Zone[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2016, 40(1): 36-44 (in Chinese).
- [13] Franco-Santos R M, Vidal E A G. Beak development of early squid paralarvae (Cephalopoda: Teuthoidea) may reflect an adaptation to a specialized feeding mode[J]. *Hydrobiologia*, 2014, 725(1): 85-103.
- [14] Olsen A M. Feeding ecology is the primary driver of beak shape diversification in waterfowl[J]. *Functional Ecology*, 2017, 31(10): 1985-1995.
- [15] Asto C, Chaigneau A, Gutiérrez D. Spatio-temporal variability of the equatorial front in the eastern tropical Pacific from remote sensing salinity data (2010-2015)[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2019, 169-170: 104640.
- [16] Bendix A, Bendix J. Heavy rainfall episodes in Ecuador during El Niño events and associated regional atmospheric circulation and SST patterns[J]. *Advances in Geosciences*, 2006, 6(1): 43-49.
- [17] Rincón-Martínez D, Lamy F, Contreras S, *et al.* More humid interglacials in Ecuador during the past 500 kyr linked to latitudinal shifts of the equatorial front and the Intertropical Convergence Zone in the eastern tropical Pacific[J]. *Paleoceanography*, 2010, 25(2): PA2210.
- [18] Alvarado J J, Solis-Marin F A. Echinoderm research and diversity in Latin America[M]. Heidelberg: Springer-Verlag, 2013: 183-216.
- [19] Fiedler P C, Philbrick V, Chavez F P. Oceanic upwelling and productivity in the eastern tropical Pacific[J]. *Limnology and Oceanography*, 1991, 36(8): 1834-1850.
- [20] Arkhipkin A I, Laptikhovskiy V. Seasonal and interannual variability in growth and maturation of winter-spawning *Illex argentinus* (Cephalopoda, Ommastrephidae) in the Southwest Atlantic[J]. *Aquatic Living Resources*, 1994, 7(4): 221-232.
- [21] Fang Z, Xu L L, Chen X J, *et al.* Beak growth pattern of purpleback flying squid *Sthenoteuthis oualaniensis* in the eastern tropical Pacific equatorial waters[J]. *Fisheries Science*, 2015, 81(3): 443-452.
- [22] Mayr E, Linsley E G, Usinger R L. Methods and principles of systematic zoology[M]. New York: McGraw Hill, 1953.
- [23] Klingenberg C P. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics[J]. *Development*

- Genes and Evolution*, 2016, 226(3): 113-137.
- [24] Hourston M, Platell M E, Valesini F J, *et al.* Factors influencing the diets of four morphologically divergent fish species in nearshore marine waters[J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2004, 84(4): 805-817.
- [25] Stergiou K I, Karpouzi V S. Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2002, 11(3): 217-254.
- [26] Labropoulou M, Eleftheriou A. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection[J]. *Journal of Fish Biology*, 1997, 50(2): 324-340.
- [27] Gunter H M, Fan S H, Xiong F, *et al.* Shaping development through mechanical strain: the transcriptional basis of diet-induced phenotypic plasticity in a cichlid fish[J]. *Molecular Ecology*, 2013, 22(17): 4516-4531.
- [28] Van Noord J E, Olson R J, Redfern J V, *et al.* Oceanographic influences on the diet of 3 surface-migrating myctophids in the eastern tropical Pacific Ocean[J]. *Fishery Bulletin*, 2016, 114(3): 274-287.
- [29] Hanlon R T, Messenger J B. *Cephalopod behaviour*[M]. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2018: 74-96.
- [30] Portner E J, Markaida U, Robinson C J, *et al.* Trophic ecology of Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in conjunction with body size and climatic variability in the Gulf of California, Mexico[J]. *Limnology and Oceanography*, 2020, 65(4): 732-748.
- [31] 方舟, 金岳, 胡飞飞, 等. 秋季我国近海不同海域短蛸角质颚形态学研究[J]. *水产学报*, 2018, 42(7): 1050-1059.
- Fang Z, Jin Y, Hu F F, *et al.* Beak morphometrics of short arm octopus (*Amphioctopus fangsiao*) in different sea areas of China in autumn[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2018, 42(7): 1050-1059 (in Chinese).
- [32] Jaekel M, Wake D B. Developmental processes underlying the evolution of a derived foot morphology in salamanders[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(51): 20437-20442.
- [33] Castilla A C, Hernández-Urcera J, Gouraguine A, *et al.* Predation behaviour of the European squid *Loligo vulgaris*[J]. *Journal of Ethology*, 2020, 38(3): 311-322.
- [34] Van Der Meij M A A, Bout R G. Scaling of jaw muscle size and maximal bite force in finches[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2004, 207(16): 2745-2753.
- [35] Navalón G, Bright J A, Marugán-Lobón J, *et al.* The evolutionary relationship among beak shape, mechanical advantage, and feeding ecology in modern birds[J]. *Evolution*, 2019, 73(3): 422-435.
- [36] Uyeno T A, Kier W M. Electromyography of the buccal musculature of octopus (*Octopus bimaculoides*): a test of the function of the muscle articulation in support and movement[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2007, 210(1): 118-128.
- [37] Franco-Santos R M, Iglesias J, Domingues P M, *et al.* Early beak development in *Argonauta nodosa* and *Octopus vulgaris* (Cephalopoda: Incirrata) paralarvae suggests adaptation to different feeding mechanisms[J]. *Hydrobiologia*, 2014, 725(1): 69-83.
- [38] 王岩, 陈新军, 方舟. 海洋环境变化对北太平洋柔鱼耳石形态的影响[J]. *上海海洋大学学报*, 2021, 30(2): 301-310.
- Wang Y, Chen X J, Fang Z. Effects of marine environment variation on the statolith morphology of neon flying squid (*Ommastrephes bartramii*) in the north Pacific Ocean[J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2021, 30(2): 301-310 (in Chinese).
- [39] Bolnick D I, Svanbäck R, Araujo M S, *et al.* Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(24): 10075-10079.
- [40] Fernández-Álamo M A, Färber-Lorda J. Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: a review[J]. *Progress in Oceanography*, 2006, 69(2-4): 318-359.
- [41] 陈新军, 方舟, 苏杭, 等. 几何形态测量学在水生动物中的应用及其进展[J]. *水产学报*, 2013, 37(12): 1873-1885.
- Chen X J, Fang Z, Su H, *et al.* Review and application of geometric morphometrics in aquatic animals[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2013, 37(12): 1873-1885 (in Chinese).
- [42] Mitteroecker P, Gunz P. Advances in geometric morphometrics[J]. *Evolutionary Biology*, 2009, 36(2): 235-247.

Variation in beak morphology of *Dosidicus gigas* in the eastern equatorial Pacific

GAO Xiaodi¹, FANG Zhou^{1,2}, CHEN Xinjun^{1,2}, LI Yunkai^{1,2,3,4*}

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

3. Key Laboratory of Oceanic and Polar Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai 200090, China;

4. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Pilot National Laboratory for Marine Science and Technology (Qingdao), Qingdao 266071, China)

Abstract: Phenotypic variation within a species can be associated with varying environmental conditions in their habitats. Understanding the variations in species' phenotypes helps to understand their resource utilization and ecological niche. The jumbo squid, *Dosidicus gigas*, is a keystone species of the Eastern Pacific Ocean, which is widely distributed and exhibits large phenotypic variation under environmental influences. To investigate whether different environmental conditions lead to morphological changes in the beak of *D. gigas*, the animal's important feeding apparatus, a total of 244 *D. gigas*' beaks were collected from the eastern equatorial Pacific Ocean from Jun to August in 2017, 129 and 115 specimens were from the western and eastern waters of the Galapagos Archipelago, respectively. Traditional morphometrics and geometric morphometrics methods were applied to quantify the external morphology of the beak. A total of twelve external morphological parameters were measured through traditional morphometrics, and twenty landmarks were set on the one-side image of upper and lower beaks and digitized for geometric morphometrics analysis. The results showed that 11 external standard morphological parameters of beaks were significantly different between different cohorts except for upper hood length (UCLs) ($P < 0.05$). Although the coefficients of difference were all less than 1.28. Geometric morphometric analysis showed significant differences ($P < 0.001$) in the size and shape of upper and lower beaks between the two cohorts, with different allometric growth patterns. The morphological differences were mainly reflected in the rostrum and lateral wall of the upper beak, and the rostrum and wing of the lower beak. Stepwise discrimination analysis based on land-mark geometric morphometrics showed high success rates for both upper and lower beaks, which were 89.61% and 85.88%, respectively. *D. gigas* from the eastern waters had smaller beaks with more curved and sharper rostrum, larger lateral walls, and wider but shorter wings compared to those from the western waters, which may be attributed to the environmental conditions and food types of the habitat. Such resource allocation-related phenotypic plasticity could be considered as a response to the environmental characteristics of their habitats, which may likely facilitate their survival.

Key words: *Dosidicus gigas*; beak; environment; geometric morphology; eastern equatorial Pacific

Corresponding author: LI Yunkai. E-mail: ykli@shou.edu.cn

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (31872573); Natural Science Foundation of Shanghai (19ZR1423000); Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology (2017-1A03); Open Research Fund from Key Laboratory of Oceanic and Polar Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs (2019-3)