



个体发育对黄海南部金乌贼角质颚形态的影响

黎婷婷¹, 周敏华¹, 王超¹, 方舟^{1,2,3,4,5*}

(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教育部重点实验室, 上海 201306;

3. 上海海洋大学, 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306;

4. 上海海洋大学, 农业农村部大洋渔业开发重点实验室, 上海 201306;

5. 上海海洋大学, 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: 为了探究个体发育和食性对金乌贼角质颚形态的影响。实验采用几何形态测量学地标点法对 2018 年 11 月—2019 年 3 月在黄海南部采集的金乌贼角质颚进行形态分析, 共对 138 对金乌贼的上、下颚分别定义了 27 个地标点进行分析。结果显示, ①不同发育阶段的金乌贼上、下颚的大小、形态及异速生长模式均存在显著差异, 并且不同性别上颚形态存在显著差异。②未成熟期的金乌贼角质颚的喙部较弯曲和尖锐, 亚成熟期的角质颚头盖和翼部变宽, 喙部也较尖锐, 而成熟期的角质颚喙部短钝, 侧壁较尖长, 下颚翼部宽大。研究表明, 不同发育阶段角质颚的发育机制可能是为更好地适应摄食对象变更, 满足摄食需求做出的响应。这些与个体生长发育和摄食习性相关的表型可塑性反映了金乌贼角质颚的生长规律和金乌贼对食物资源的适应性利用。本研究通过分析金乌贼角质颚形态的生长变化, 完善了金乌贼的基础生物学信息, 为金乌贼资源的合理利用提供一定的科学依据。

关键词: 金乌贼; 角质颚; 形态变化; 个体发育; 几何形态测量学; 黄海南部

中图分类号: S 931.1

文献标志码: A

金乌贼 (*Sepia esculenta*) 隶属于头足纲 (Cephalopoda) 乌贼目 (Sepioidea) 乌贼科 (Sepiidae) 乌贼属 (*Sepia*), 广泛分布于西太平洋^[1], 常活动在中下层海域, 是 1 年生的洄游性头足类物种。因为其世代更新快、营养丰富, 是我国北方沿海重要的经济品种。而由于环境污染、过度捕捞等原因, 金乌贼资源量已严重减少^[2], 为此, 我国采取了增殖放流、人工养殖和种质修复等措施, 但目前, 金乌贼仍以野生种群为主^[3], 资源量的补充和修复问题需投入更多的努力。

角质颚是头足类的主要摄食器官, 具有形态结构稳定、耐腐蚀等特点, 是有效记录头足类在

不同生长发育阶段信息的载体^[4], 其形态特征和微结构被广泛用于年龄生长^[5]、摄食生态^[6]、种类鉴定^[7]、种群划分^[8]和资源评估等研究。相关研究发现, 角质颚的形态特征会随着头足类的生长发育而改变, 且在不同发育阶段各有其变化特点^[9]。这些形态变化往往能反映出头足类个体的年龄生长、摄食、发育阶段和栖息环境等的差异^[10]。

对于生活在黄海南部海域的金乌贼, 其角质颚的形态变化可由多种因素影响: ①性成熟。头足类进入性成熟和繁殖期后, 胴体生长明显滞缓甚至停止^[11], 这是由于头足类在未成熟期通过摄食所获取的能量大多用于个体生长; 而性成熟后,

收稿日期: 2022-09-27 修回日期: 2023-02-14

资助项目: 国家重点研发计划 (2019YFD0901404); 国家自然科学基金 (NSFC41876141); 上海市科技创新行动计划 (19DZ1207502); 农业农村部海外渔业开发重点实验室开放课题 (LOF 2018-02)

第一作者: 黎婷婷 (照片), 从事海洋生物学研究, E-mail: 2673118623@qq.com;

周敏华, 从事海洋生物硬组织研究, E-mail: 751504314@qq.com

通信作者: 方舟, 从事海洋生物硬组织研究, E-mail: zfang@shou.edu.cn



摄食的主要目的是促使性腺的发育和生殖^[12-13]。
 ②发育阶段。③食性转变^[14-15]。金乌贼在仔稚期多捕食端足类和其他小型甲壳类, 幼年期多摄食小鱼, 如日本鳀(*Engraulis japonicus*)、黄鲫(*Setipinna tenuifilis*)等, 成体则以扇蟹(Xanthidae)、口虾蛄(*Squilla orarotia*)等为食, 并有同类相残的现象^[16]。
 ④环境。我国东海和黄海是金乌贼群体洄游路线中重要的产卵场和越冬场^[17], 在黄海南部采集的金乌贼生物样本, 对了解个体发育和食性转变对金乌贼角质颚形态的影响具有重要意义。

因此, 本研究通过传统的形态测量方法和几何形态测量学中的地标点法, 比较了不同发育阶段的黄海南部金乌贼角质颚 12 项外部形态参数、大小和形态差异, 建立了多元回归树, 以了解个体发育和摄食对角质颚形态变化的影响程度, 从而探究金乌贼角质颚的生长规律以及背后的生态学意义, 为金乌贼资源的可持续利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 样本来源

本研究中的金乌贼样本由“浙岭渔 23860 号”

渔船在我国黄海南部海域进行随机采样获取, 采样点集中的海域为 123°~127°E, 31°~34°N, 采样时间为 2018 年 11 月—2019 年 3 月。样本在船上进行低温冷冻保存运回实验室, 以备实验分析。

1.2 几何形态测量分析

实验过程中操作人员严格遵守上海海洋大学实验动物伦理规范, 并按照上海海洋大学伦理委员会制定的规章制度执行。将金乌贼样本在实验室中自然解冻后进行生物学实验。首先测定金乌贼的胴长(mantle length, ML), 测量结果精确至 1 mm, 并记录其性别、性腺成熟度。将金乌贼样本进一步划分为未成熟期(性成熟 I 和 II 期)、亚成熟期(性成熟 III 期)和成熟期(性成熟 IV 和 V 期)^[18-19]共 3 个发育阶段, 并标注各发育阶段的食性。最后用镊子从口球取出角质颚, 洗净表面残留的黏液及杂质后, 用校准的游标卡尺分别测量上、下颚的头盖长、脊突长、喙长、喙宽、侧壁长和翼长等 12 项形态指标(图 1), 测量结果精确至 0.01 mm(表 1, 表 2)。

地标点的建立与提取 在同一焦距下, 用

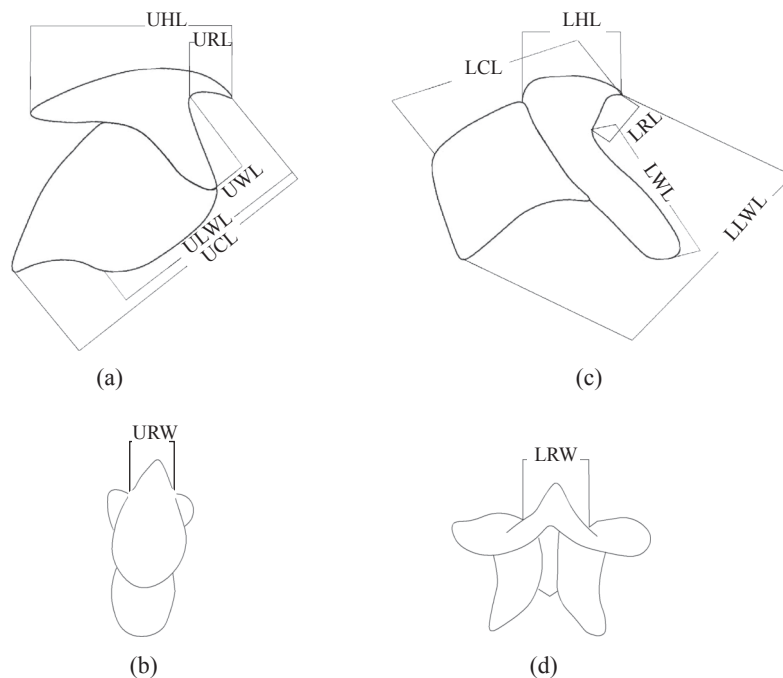


图 1 金乌贼角质颚形态测量示意图

(a)(c) 为上颚, (b)(d) 为下颚; 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, 下同。

Fig. 1 Scheme of morphometric measurements of *S. esculenta* beak

(a) (c) upper beak, (b) (d) 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, the same below.

表 1 不同个体发育阶段的金乌贼样本信息及其摄食习性

Tab. 1 Sample information and feeding habits of *S. esculenta* at different developmental stages

个体发育阶段 ontogenetic stage	样本数量(F, M)/只 sample number	角质颚数量(F, M)/对 beak sample number	胴长范围(F, M)/mm mantle length	摄食习性 feeding habits
未成熟期 immature	58 (28, 30)	58 (28, 30)	51~99, 57~99	端足类
亚成熟期 maturing	49 (22, 27)	49 (22, 27)	71~145, 87~162	鱼类
成熟期 mature	31(26, 5)	31(26, 5)	79~160, 87~158	虾类

注: F. 雌性, M. 雄性。
Notes: F. female, M. male.

表 2 不同个体发育阶段的金乌贼的角质颚形态参数

Tab. 2 Beak morphologic parameters of *S. esculenta* at different ontogenetic stages

角质颚形态参数 beak morphologic parameters	未成熟期 immature		亚成熟期 maturing		成熟期 mature	
	范围/mm range	平均值±标准差 mean±SD	范围/mm range	平均值±标准差 mean±SD	范围/mm range	平均值±标准差 mean±SD
上头盖长 upper hood length	3.31~13.83	9.66±2.02	8.79~16.31	13.09±1.98	9.09~16.69	12.93±1.98
上脊突长 upper crest length	6.49~19.27	13.22±2.53	11.49~23.75	17.64±2.98	11.82~22.88	17.41±3.01
上喙长 upper rostrum length	0.96~8.57	3.02±1.22	2.04~5.40	4.13±0.69	2.35~5.21	3.92±0.82
上喙宽 upper rostrum width	0.64~3.90	2.33±0.78	1.16~5.56	3.47±1.04	1.12~5.23	3.47±0.85
上侧壁长 upper lateral wall length	2.44~13.31	9.62±1.83	9.13~17.19	13.00±2.05	7.30~17.08	12.80±2.26
上翼长 upper wing length	2.87~7.74	4.62±1.11	3.7~16.08	6.33±2.17	3.60~8.13	5.80±0.99
下头盖长 lower hood length	2.09~10.67	3.84±1.12	3.1~10.51	5.47±1.33	3.60~6.04	5.03±0.65
下脊突长 lower crest length	4.03~10.83	7.39±1.21	6.80~13.05	10.64±1.56	4.69~13.27	10.38±1.83
下喙长 lower rostrum length	0.84~4.51	2.58±0.97	1.29~6.41	3.81±1.29	1.09~6.01	4.16±1.23
下喙宽 lower rostrum width	0.65~5.22	2.62±1.15	0.81~6.63	3.88±1.43	0.48~6.38	4.19±1.33
下侧壁长 lower lateral wall length	5.13~13.36	9.77±1.58	7.93~16.64	13.13±2.15	8.39~16.14	13.16±2.07
下翼长 lower wing length	2.79~9.80	7.11±1.33	6.84~12.72	9.37±1.36	7.46~11.46	9.47±1.21

尼康 D750 相机对金乌贼角质颚样品拍照, 获得其二维影像。利用 R 软件中的 geomorph 程序包对角质颚建立地标点。为了更好地表征角质颚外部形态轮廓, 展示角质颚的形态变异程度, 地标点的设置数量需与样本数较好地对应起来^[20]。本研究金乌贼角质颚样本数量为 138 对, 因此参照王超等^[21]的方法, 分别在上颚和下颚设置 27 个地标点 (图 2)。每个角质颚重复标记 2 次地标点, 以减小实验误差, 获取的地标点坐标数据取平均值后用于下一步形态分析。

数据分析 使用广义普鲁克提斯分析 (generalized procrustes analysis, GPA), 消除实验操作过程中产生的误差导致的影响。质心大小 (centroid size) 是指所有地标点到质心距离的平方和开方后的值, 可表示生物体结构的大小^[22], 因此本研究将其作为金乌贼角质颚的大小指标, 比较不同发育阶段角质颚的大小差异。基于形态变量进行多元协方差分析 (multivariate analysis of covariance, MANCOVA), 分析金乌贼角质颚在个体大小、不

同发育阶段和性别间其形态的差异显著性。利用地标数据点进行主成分分析 (principal component analysis, PCA), 对不同个体发育阶段的金乌贼角质颚形态差异进行比较。使用薄板样条变形网格 (thin-plate spline, TPS) 将不同发育阶段角质颚的形态变化可视化。利用多元回归模型 (multivariate regression) 分析角质颚形态的多元变化模式, 即通过角质颚形态与质心大小的关系来比较不同发育阶段角质颚的异速生长模式。利用角质颚形态和金乌贼食性信息 (表 1), 建立多元回归树 (multivariate regression trees, MRT), 分析金乌贼胴长、质心大小和摄食偏好对角质颚形态变化的影响程度^[23]。以上分析分别在 R 4.0.5 “geomorph”、“mvpart”程序包和 Excel 软件中完成。

2 结果

2.1 不同发育阶段角质颚质心大小变化

根据质心大小计算结果, 金乌贼角质颚上颚

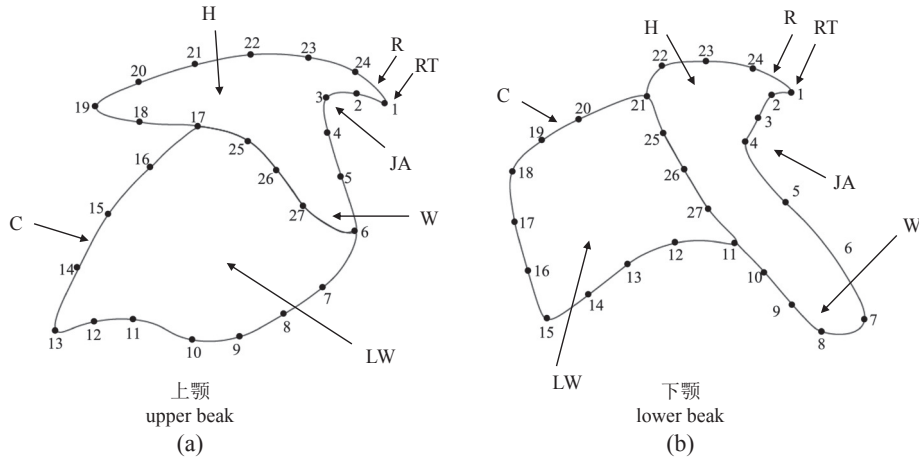


图2 金乌贼上、下颚形态描述及地标点示意图

(a) 上颚, (b) 下颚, 下同。RT. 喙顶点, JA. 颚角, W. 翼部, LW. 侧壁, C. 脊突, H. 头盖, R. 喙部。数字代表地标点编号。

Fig. 2 Upper and lower beak morphology description and landmark positions of *S. esculenta*

(a) upper beak, (b) lower beak, the same below. RT. rostral tip, JA. jaw angle, W. wing, LW. lateral wall, C. crest, H. hood, R. rostrum. The figure represents the landmark number.

质心大小数值总体比下颚大, 上、下颚的质心大小从未成熟期到亚成熟期的增长比亚成熟期到成

熟期的跨度大, 雌性的角质颚比雄性略大(图3)。

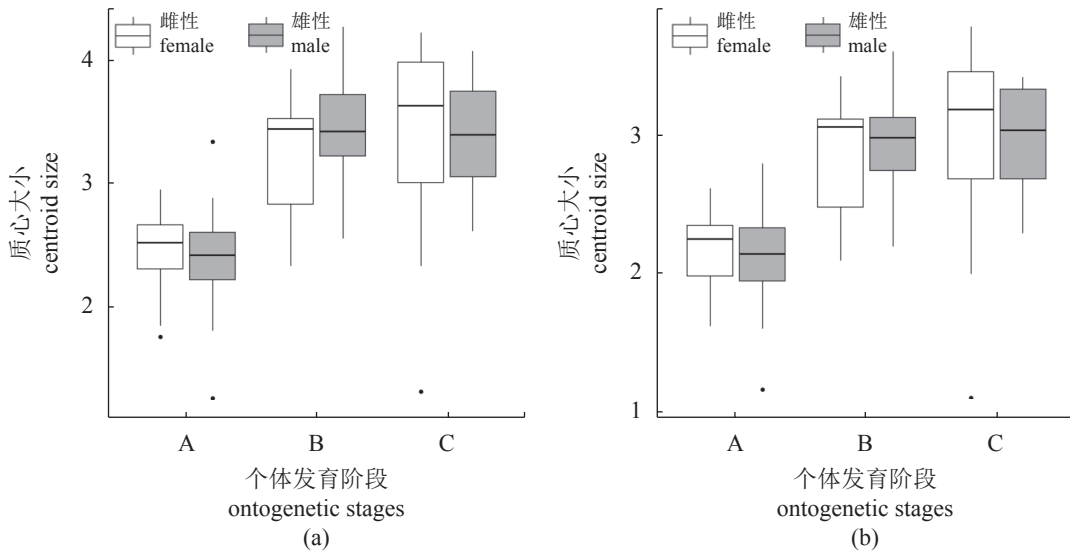


图3 金乌贼不同发育阶段角质颚质心大小变化

A. 未成熟期, B. 亚成熟期, C. 成熟期, 下同。黑点为异常值。

Fig. 3 Beak centroid size variation in different ontogenetic stages of *S. esculenta*

A. immature, B. maturing, C. mature, the same below. Black dot is an abnormal value.

2.2 不同个体发育阶段角质颚的形态变化

多元协方差分析 黄海南部海域金乌贼的上、下颚在大小、发育阶段及两个因子的相互作用上, 均存在显著差异 ($P < 0.05$)。而金乌贼上颚在性别上存在显著差异 ($P < 0.05$), 下颚的性别差异不显著 ($P > 0.05$), 即上颚存在性二态性现象, 下颚则不存在该现象。此外, “大小”的效应因子

(Z) 最大 ($Z = 5.237$), 说明个体大小是解释角质颚形态差异的最重要因子(表3)。由于金乌贼下颚形态不存在性二态性现象, 因此后续下颚形态的生长变化研究将不考虑雌雄之间的差异。

主成分分析 根据主成分分析, 以贡献率最大的第一与第二主成分(PC1与PC2)绘制主成分散点图, 根据图4可以看出, 金乌贼雌性上颚

表 3 金乌贼在不同发育阶段角质颚形态的多元协方差分析

Tab. 3 MANCOVA of the beak morphology in different developmental stages of *S. esculenta*

项目 items	df	SS	MS	F	Z	P
上颚 upper beak						
大小 size	1	0.052	0.052	18.823	5.237	0.001*
发育阶段 ontogenetic stages	2	0.026	0.013	4.669	4.469	0.001*
性别 sex	1	0.008	0.008	2.840	2.437	0.009*
大小×发育阶段 size × ontogenetic stages	2	0.010	0.005	1.843	2.033	0.025*
大小×性别 size × sex	1	0.004	0.004	1.399	0.956	0.176 ^{ns}
发育阶段×性别 ontogenetic stages × sex	2	0.009	0.005	1.720	1.891	0.029*
大小×发育阶段×性别 size × ontogenetic stages × sex	2	0.005	0.002	0.905	-0.139	0.561 ^{ns}
残差 residuals	128	0.351	0.003			
总和 total	139	0.464				
下颚 lower beak						
大小 size	1	0.017	0.016	5.133	4.277	0.001*
发育阶段 ontogenetic stages	2	0.025	0.012	3.864	4.662	0.001*
性别 sex	1	0.003	0.003	1.070	0.393	0.356 ^{ns}
大小×发育阶段 size × ontogenetic stages	2	0.016	0.008	2.457	3.041	0.001*
大小×性别 size × sex	1	0.003	0.003	0.974	0.166	0.447 ^{ns}
发育阶段×性别 ontogenetic stages × sex	2	0.006	0.003	0.897	-0.235	0.586 ^{ns}
大小×发育阶段×性别 size × ontogenetic stages × sex	2	0.007	0.004	1.157	0.596	0.281 ^{ns}
残差 residuals	128	0.411	0.003			
总和 total	139	0.488				

注: df: 自由度, SS. 平方和, MS. 均方, F. 检验统计量; Z. 效应大小。ns. 无显著差异, *. 有显著的统计学差异($P < 0.05$), **. 有极显著的统计学差异($P < 0.01$)。

Notes: df: degrees of freedom, SS. sum of squares, MS. mean squares, F. test statistics, Z. effect size. ns. no significant difference, *. significant statistical differences ($P < 0.05$), **. extremely significant statistical differences ($P < 0.01$).

在成熟期分布相对分散, 而雄性上颚在亚成熟期的 95% 置信椭圆面积相比于其他发育阶段最大, 说明金乌贼雌性上颚在成熟期和雄性上颚在亚成熟期, 具有较高的形态多样性。对于金乌贼的下颚, 可以看出其在亚成熟期的分布面积较大, 说明亚成熟期对金乌贼下颚的形态变化影响相较于其他发育阶段大。

形态可视化分析 薄板样图显示, 在未成熟期, 金乌贼上颚的形态差异主要体现在颚角(地标点 1、2、3)和侧壁部分位置(地标点 8、11)。下颚的形态变化主要发生在翼部(地标点 5、8、9)和喙部(地标点 25)。雌性上颚具有较钝的颚角, 雄性上颚的颚角和脊突尾部较尖锐, 翼部较宽大(图 5-a)。在亚成熟期, 上颚喙部缩短, 翼部膨大, 下颚的侧壁和头盖发育得更宽大(图 5-b)。成熟期, 上颚脊突和侧壁后部变尖长。其中, 雌性上颚的颚角变钝、头盖向上翘起, 雄性则相反。而下颚翼部愈加膨大, 侧壁后部变得尖锐(图 5-c)。

多元回归分析 多元回归分析表明, 金乌贼角质颚在不同发育阶段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)。不同性别上颚具有较为相似的形态变化趋势(图 6-b), 并且在各发育阶段的形态预测值均为正。其中亚成熟期的上颚相较于另外两个发育阶段的形态变化速率是最快的, 表明这一时期的上颚具有最大程度的形态变化。对于下颚, 各阶段的形态变化趋势差异较大, 未成熟期和亚成熟期的形态预测值为正, 成熟期的为负, 说明在成熟期中, 金乌贼下颚的形态变化程度较小(图 6-d)。

多元回归树分析 多元回归树结果显示, 胴长是影响上颚形态变化的重要因子(图 7-a), 胴长较大($ML \geq 108$ mm)的金乌贼个体偏向于摄食虾类和鱼类, 胴长较小($108 \text{ mm} > ML \geq 78.5$ mm)的偏向于摄食端足类。说明在特定的胴长条件下, 不同的摄食偏好会导致上颚的形态发生变化。影响下颚形态变化的重要因子是金乌贼的摄食偏好

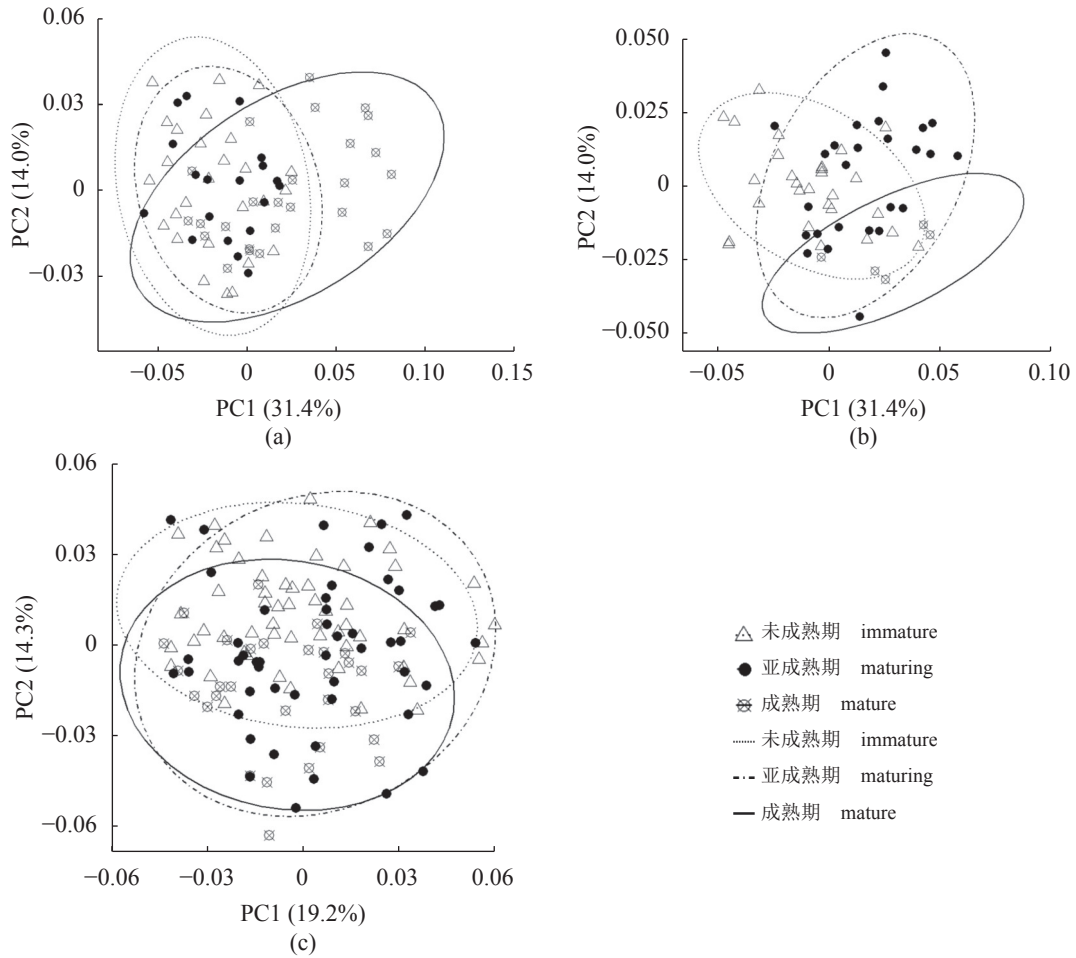


图 4 金乌贼角质颚主成分分析

(a) 上颚雌性 PC1 与 PC2 图; (b) 上颚雄性 PC1 与 PC2 图; (c) 下颚不区分性别 PC1 与 PC2 图。椭圆表示 95% 置信区间。

Fig. 4 Main component analysis for beak of *S. esculenta*

(a) the first principal component PC1 versus PC2 for female upper beak; (b) the first principal component PC1 versus PC2 for male upper beak; (c) the gender-neutral view of first principal component PC1 versus PC2 for lower beak. Ellipses represent 95% confidence intervals.

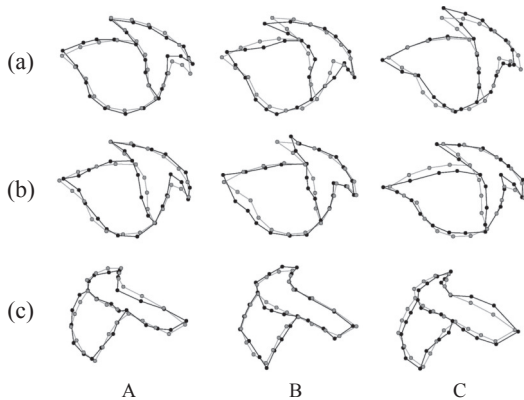


图 5 金乌贼不同发育阶段角质颚的形态变化

(a) 雌性上颚, (b) 雄性上颚, (c) 下颚。

Fig. 5 Variation of beak morphology in different ontogenetic stages of *S. esculenta*

(a) female upper beak, (b) male upper beak, (c) lower beak.

(图 7-b)。摄食偏向于端足类的金乌贼具有较为相似的下颚, 而摄食偏向鱼类和虾类的金乌贼, 其胴长和下颚形态有较为明显的差异。

3 讨论

本研究对黄海南部海域的不同个体发育阶段的金乌贼角质颚的外部形态、大小、形状、异速生长模式进行了分析与比较。结果显示, 处于不同发育阶段的金乌贼上、下角质颚的大小、形状及异速生长模式均存在显著差异。有研究发现, 黄海南部海域的金乌贼繁殖群体的遗传分化水平较低 ($F_{st} < 0.05$), 没有明显的群体分化^[24]。因此, 可以基本排除种群分化对金乌贼角质颚形态的影响。而金乌贼在不同发育阶段的捕食对象区别明显, 作为金乌贼摄食器官的角质颚, 其形态的变

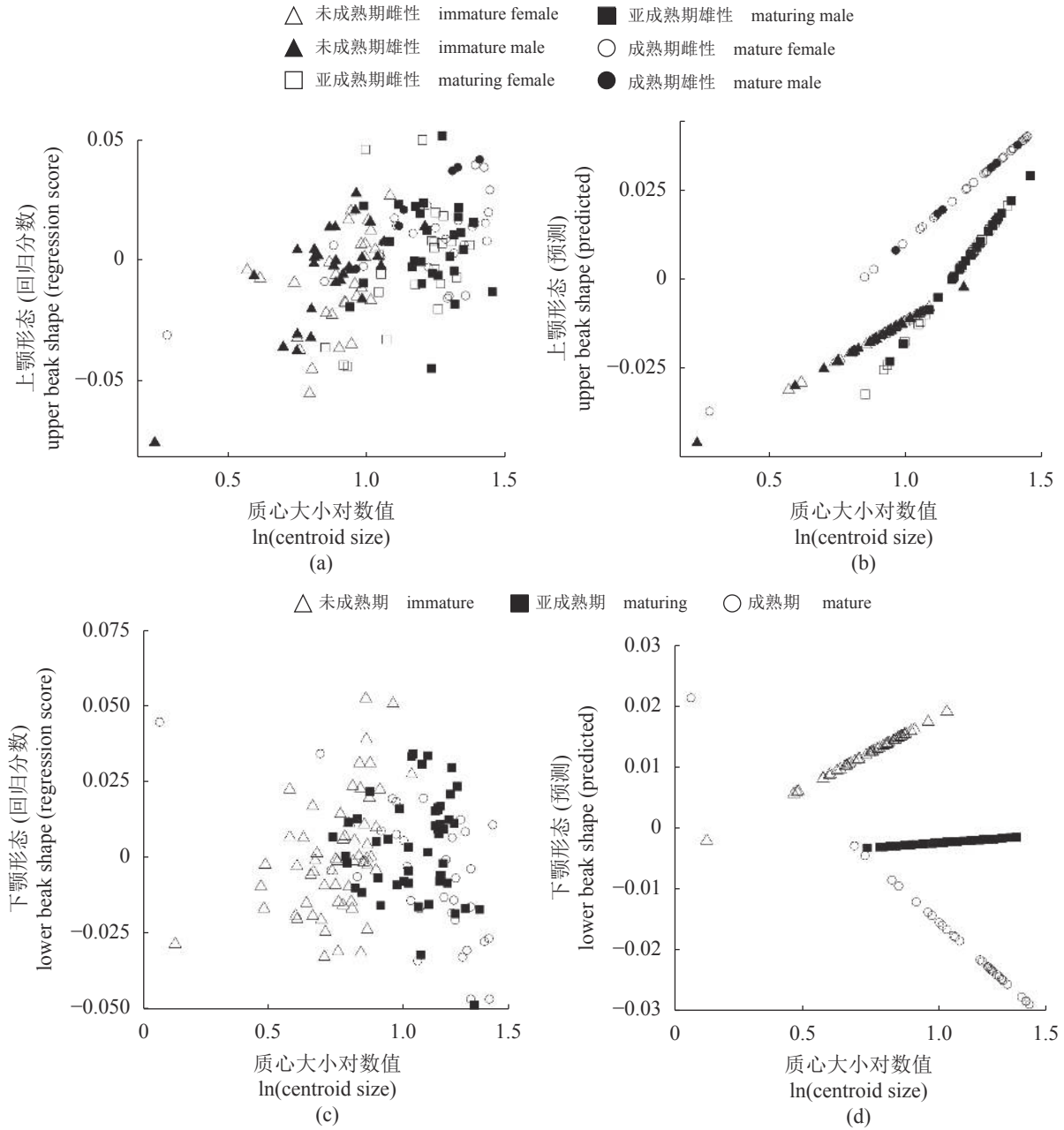


图 6 金乌贼角质颚形态回归分数和预测值与质心大小对数值的相关关系

(a) (b) 上颚, (c) (d) 下颚; ln 是以 e 为底的对数。

Fig. 6 Correlativity of the regression scores of beak morphology and predicted values versus ln(centroid size) of *S. esculenta*

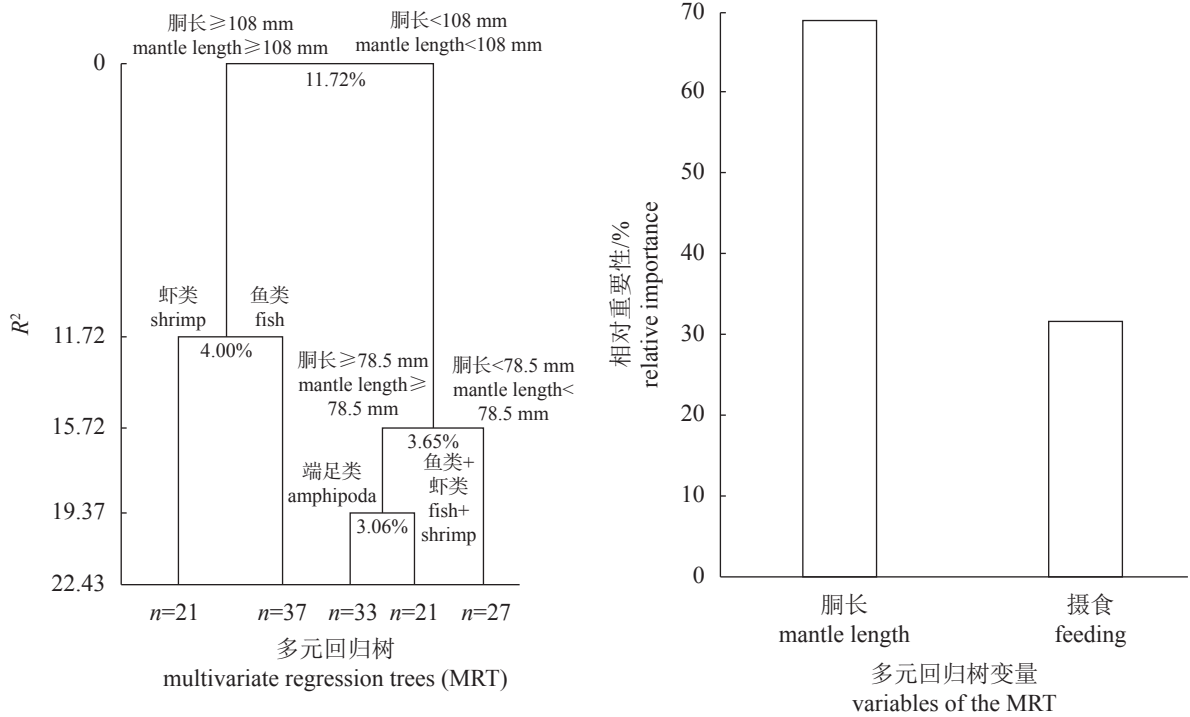
(a) (b) upper beak, (c) (d) lower beak; the ln is the logarithm base natural number.

化也印证了金乌贼食性的转变^[25]。

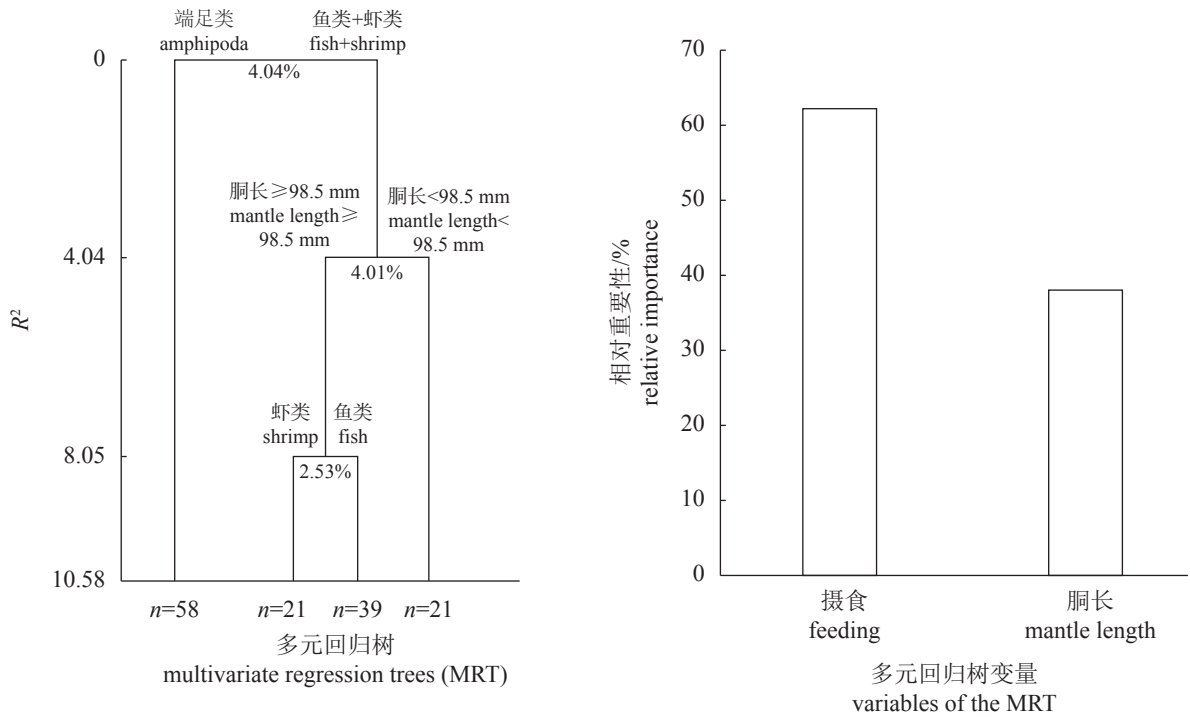
3.1 个体发育和摄食习性对角质颚大小的影响

个体发育对角质颚大小的影响 性成熟对于头足类这一短生命周期的海洋生物来说是重要的生命节点, 为此头足类往往需要经历几个发育阶段, 其个体生长会有所不同。仔鱼期和稚鱼

期, 头足类摄食的能量主要用于增加个体大小和体重; 临近性成熟时, 能量集中于性腺的发育; 进入繁殖期, 对于类似金乌贼的具分批产卵习性的头足类雌性个体来说, 需不断摄食以满足生殖能量的支出^[26]。相关研究发现, 金乌贼角质颚会随个体发育逐渐增大。本研究结果也显示, 亚成熟期和成熟期的金乌贼具有更大的角质颚, 并且



(a)



(b)

图 7 金乌贼胴长与摄食偏好的多元回归树 (左) 及相对重要性指数 (右)

(a) 上颚, (b) 下颚。多元回归树节点上方的标签为拆分的因子。在每次分割下有 R^2 的百分比, 左边数轴标记为 R^2 的累计百分比。 n 表示样本的数量。

Fig. 7 Multiple regression tree (left) and relative importance index (right) of mantle length and feeding preference in *S. esculenta*

(a) upper beak, (b) lower beak. Labels above nodes specify the factor selected for splitting. Regression tree with percentage of explained variance under each split and cumulative R^2 on the left scale. n represents the number of measures.

雌性个体的上、下颚比雄性个体的更大, 可能是由于雌性性腺的分化比雄性早^[27], 从而个体和角质颚具有更多的时间来发育。

摄食习性对角质颚大小的影响 角质颚的大小通常与摄食能力有关, 较大的角质颚给予了头足类摄食较大和硬的食物类型的条件^[28]。这是因为上、下颚之间缺少连接点, 角质颚的咬合主要由肌肉来带动^[29], 较大的角质颚附带有更大的肌肉, 能提供更大的咬合力以咬碎坚硬的食物^[30]。此外, 较大较宽的喙部能抵抗更大的反作用力, 减少结构被破坏的程度和可能性^[31]。

金乌贼个体在发育阶段不断增长, 消耗的能量也逐渐增加, 为更好地满足自身活动所需的能量, 金乌贼会倾向摄食营养价值更高的猎物。仔鱼期, 营养需求有限, 摄食营养价值较低的端足类^[32]。稚鱼期, 个体快速生长, 需摄食具有丰富营养的鱼类。成体期, 个体发育逐渐趋于成熟, 摄食对象转变为甲壳类。金乌贼为了应对猎物体型的增大和外壳变硬, 其捕食器官发育变大, 捕食能力加强, 且角质颚长大的速率与个体生长速率呈正比, 研究中角质颚从未成熟期至亚成熟期快速增长, 也恰好说明了这一点。随着个体发育趋向稳定以及食性相对固定, 角质颚发育的速率也逐渐下降^[33]。

3.2 个体发育和摄食习性对角质颚形态的影响

个体发育对角质颚形态的影响 多元协方差结果显示, 金乌贼的上颚存在性二态性现象, 而下颚不存在(表3)。所谓性二态性现象, 是指不同性别的同种生物在个体生长发育过程的形态分化^[34]。头足类中雌、雄个体的异速生长较为常见^[35], 这可能是导致雌、雄个体角质颚具有形态差异的原因。而金乌贼只有上颚具有性二态性现象, 可能是由于金乌贼上颚的形态对个体大小变化的影响比下颚更敏感。

主成分分析结果显示, 雄性上颚在成熟期的形态多样性比雌性的少, 可能是因为本研究中, 处于成熟期的雄性个体角质颚样本较少, 难以完全展示其在成熟期的形态多样性。金乌贼角质颚在亚成熟期和成熟期的形态多样性较高, 可能是由于采样时间和这两个发育阶段正值金乌贼的洄游期和越冬期, 黄海南部海域的金乌贼幼体从近岸的产卵场洄游至外海的越冬场^[24], 环境中可利用的摄食对象发生变化, 因此角质颚发生更多的

形变^[36]。而且相较于近岸, 金乌贼洄游的外海的平均水温更高^[37], 水温升高会促使头足类硬组织生长^[38], 因此这可能是其角质颚在亚成熟期、成熟期具有更大的质心数值的原因之一。另外, 随着金乌贼个体增大, 摄食的食物类型更多样, 也会引起角质颚形态发生变化。

摄食习性对角质颚形态的影响 根据薄板条样图, 可明显地观察到金乌贼角质颚在各发育阶段和食性转变时的形态变化。未成熟期金乌贼角质颚具有弯曲和尖锐的喙部, 利于快速地咬住较小的端足类。亚成熟期的金乌贼在面对游泳速度快, 行动灵活的鱼类时, 该角质颚较尖锐的喙部和较宽的头盖、翼部有助于精准捕捉猎物, 并切断猎物的脊髓神经, 以防猎物逃脱^[39]。成熟期的金乌贼角质颚有钝直的喙部和宽大的翼部, 能提供较大的咬合力以碾碎甲壳类动物坚硬的外壳^[40-41]。

多元回归树结果表明, 黄海南部海域金乌贼的上颚形态分类比下颚的形态分类更多, 这可能是因为上颚比下颚多了性别对形态的影响, 且更容易受胴长和摄食偏好变换的影响。另外, 上颚中胴长对形态影响的占比大, 可能是由于上颚的形态对金乌贼个体大小的变化响应较快, 适应摄食对象的改变相对滞后, 而下颚的形态则对不同发育阶段食性改变的响应更快。

本研究利用传统形态测量和基于地标点的几何形态测量法, 初步了解了个体发育和摄食习性对黄海南部金乌贼角质颚形态的影响。发现不同发育阶段的金乌贼角质颚具有不同的形态分化, 其大小、形状和异速生长模式均有差异, 这与其食性的转变有很大关系。本研究仅获得2018年11月—2019年3月的金乌贼角质颚样本, 且成熟期的雄性角质颚样本数量较少, 未能对长时间的和各发育阶段数量较为平均的样本进行研究。因此, 后续的研究可以增加金乌贼样本的数量和代表性, 获得更全面或者完整生活史周期的金乌贼角质颚形态变化信息, 以及关注金乌贼角质颚在面对摄食对象转变而产生形变的内在机制, 还有摄食量和环境(气候)变化可能对其形态的影响。其次, 将来对角质颚形态的研究可尝试用三维技术来呈现, 了解角质颚三维结构的形态特点。深入展开对金乌贼角质颚形态的研究, 可为完善金乌贼人工养殖技术、提高增殖放流效果和资源合理利用提供更全面的科学依据。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] 李战军, 李伟亚, 王四杰, 等. 山东省金乌贼增殖放流现状与资源养护对策[J]. 水产学杂志, 2019, 32(6): 64-68.
- Li Z J, Li W Y, Wang S J, *et al.* The enhancement & releasing status and maintenance countermeasure of golden cuttlefish (*Sepia esculenta*) in Coastal Shandong Province[J]. Chinese Journal of Fisheries, 2019, 32(6): 64-68 (in Chinese).
- [2] 崔春辉, 王力, 王兴强, 等. 金乌贼人工养殖技术[J]. 现代农业科技, 2018(14): 229-230, 233.
- Cui C H, Wang L, Wang X Q, *et al.* Artificial aquaculture techniques of *Sepia esculenta*[J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2018(14): 229-230, 233 (in Chinese).
- [3] 韩松. 金乌贼 (*Sepia esculenta*) 繁殖行为及交配模式的分子鉴定 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2010.
- Han S. The studies on reproductive behavior and molecular identification of mating pattern in *Sepia esculenta* (Mollusca: Cephalopoda) [D]. Qingdao: Ocean University of China, 2010 (in Chinese).
- [4] Clarke M R. The identification of cephalopod "beaks" and the relationship between beak size and total body weight[J]. Bulletin of the British Museum (Natural History), 1962, 8(10): 421-480.
- [5] 刘必林, 陈新军, 方舟, 等. 利用角质颚研究头足类的年龄与生长[J]. 上海海洋大学学报, 2014, 23(6): 930-936.
- Liu B L, Chen X J, Fang Z, *et al.* Study of age and growth of cephalopod using their beaks[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2014, 23(6): 930-936 (in Chinese).
- [6] Fang Z, Thompson K, Jin Y, *et al.* Preliminary analysis of beak stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) stock variation of neon flying squid, *Ommastrephes bartramii*, in the North Pacific Ocean[J]. Fisheries Research, 2016, 177: 153-163.
- [7] Fang Z, Fan J T, Chen X J, *et al.* Beak identification of four dominant octopus species in the East China Sea based on traditional measurements and geometric morphometrics[J]. Fisheries Science, 2018, 84(6): 975-985.
- [8] 陈芑, 方舟, 陈新军. 基于角质颚外部形态学的柔鱼种群判别[J]. 海洋渔业, 2015, 37(1): 1-9.
- Chen P, Fang Z, Chen X J. Population identification of *Ommastrephes bartramii* based on beak's external morphological characters[J]. Marine Fisheries, 2015, 37(1): 1-9 (in Chinese).
- [9] 何静茹, 陆化杰, 陈炫好, 等. 西北印度洋鸢乌贼角质颚外形变化的影响因素[J]. 应用生态学报, 2021, 32(5): 1881-1889.
- He J R, Lu H J, Chen X Y, *et al.* Factors influencing beak morphology of *Sthenoteuthis oualaniensis* in the Northwest Indian Ocean[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(5): 1881-1889 (in Chinese).
- [10] 卜心宇, 刘必林, 欧利国, 等. 富山武装乌贼个体发育期角质颚表型变化分析[J]. 南方水产科学, 2022, 18(1): 144-152.
- Bu X Y, Liu B L, Ou L G, *et al.* Analysis of ontogenetic phenotype changes of *Enoploteuthis chunii* beak[J]. South China Fisheries Science, 2022, 18(1): 144-152 (in Chinese).
- [11] 郑小东, 韩松, 林祥志, 等. 头足类繁殖行为学研究现状与展望[J]. 中国水产科学, 2009, 16(3): 459-465.
- Zheng X D, Han S, Lin X Z, *et al.* Research progress in Cephalopod reproductive behaviors[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2009, 16(3): 459-465 (in Chinese).
- [12] Rosa R, Costa P R, Nunes M L. Effect of sexual maturation on the tissue biochemical composition of *Octopus vulgaris* and *O. defilippi* (Mollusca: Cephalopoda)[J]. Marine Biology, 2004, 145(3): 563-574.
- [13] 韩飞. 东太平洋赤道茎柔鱼组织能量积累及生殖投入分配研究 [D]. 上海: 上海海洋大学, 2020.
- Han F. The energy accumulation and reproductive investment for *Dosidicus gigas* in the equatorial water of eastern Pacific[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2020 (in Chinese).
- [14] 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).
- [15] 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.
- [16] 董正之. 中国动物志 软体动物门 头足纲 [M]. 北京: 科学出版社, 1988.
Dong Z Z. Fauna Sinica Phylum Mollusca Class Cephalopoda[M]. Beijing: Science Press, 1988 (in Chinese).
- [17] 徐杰, 刘尊雷, 李圣法, 等. 东海剑尖枪乌贼角质颚的外部形态及生长特性[J]. *海洋渔业*, 2016, 38(3): 245-253.
Xu J, Liu Z L, Li S F, *et al.* Morphology and growth characteristics of *Uroteuthis edulis* beak in the East China Sea[J]. *Marine Fisheries*, 2016, 38(3): 245-253 (in Chinese).
- [18] 陈新军, 刘必林, 方舟, 等. 头足纲 [M]. 北京: 海洋出版社, 2019: 68-69.
Chen X J, Liu B L, Fang Z, *et al.* Cephalopoda [M]. Beijing: China Ocean Press, 2019: 68-69 (in Chinese).
- [19] 尹亚南, 刘长琳, 胡鹏, 等. 养殖金乌贼卵子发生和卵巢发育的组织学观察[J]. *中国水产科学*, 2018, 25(3): 503-511.
Yin Y N, Liu C L, Hu P, *et al.* Histology of oogenesis and ovarian development in cultured *Sepia esculenta*[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2018, 25(3): 503-511 (in Chinese).
- [20] 王超, 方舟. 头足类角质颚地标点定量初步研究: 以剑尖枪乌贼为例[J]. *动物学杂志*, 2021, 56(5): 756-769.
Wang C, Fang Z. A preliminary study on the quantitative of beak landmark of cephalopod: *Uroteuthis edulis* as a case[J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2021, 56(5): 756-769 (in Chinese).
- [21] 王超, 方舟, 陈新军. 基于几何形态测量法的剑尖枪乌贼角质颚形态变化研究[J]. *渔业科学进展*, 2023, 44(1): 58-69.
Wang C, Fang Z, Chen X J. Beak morphology variation of *Uroteuthis edulis* based on geometric morphometrics [J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2023, 44(1): 58-69 (in Chinese).
- [22] 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).
- [23] De 'ath, G. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species-environment relationships[J]. *Ecology*, 2002, 83(4): 1105-1117.
- [24] 王林龙, 张秀梅, 王展等. 青岛近岸金乌贼繁殖群体形态特征及遗传分化[J]. *中国水产科学*, 2019, 26(2): 342-352.
Wang L L, Zhang X M, Wang Z, *et al.* Morphological characteristics and genetic differentiation of a breeding population of *Sepia esculenta* in Qingdao[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2019, 26(2): 342-352 (in Chinese).
- [25] 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.
- [26] McGrath B, Jackson G. Egg production in the arrow squid *Nototodarus gouldi* (Cephalopoda: Ommastrephidae), fast and furious or slow and steady?[J]. *Marine Biology*, 2002, 141(4): 699-706.
- [27] 雷舒涵. 金乌贼胚胎与幼体发育生物学研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2013.
Lei S H. Studies on embryonic and larval development of golden cuttlefish (*Sepia esculenta*)[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2013 (in Chinese).
- [28] 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.
- [29] 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.
- [30] 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.
- [31] 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.
- [32] Choe S, Ohshima Y. Rearing of cuttlefishes and squid[J]. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 1963, 29: 307-327.
- [33] 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.
- [34] Giri f, Collins P A. A geometric morphometric analysis of two sympatric species of the family Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura) from the La Plata basin[J]. *Italian Journal of Zoology*, 2004, 71(1): 85-88.
- [35] Liu B L, Chen X J, Chen Y, *et al.* Age, maturation, and population structure of the Humboldt squid *Dosidicus gigas* off the Peruvian Exclusive Economic Zones[J]. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2013, 31(1): 81-91.
- [36] 高小迪, 方舟, 陈新军, 等. 东太平洋赤道不同海域茎柔鱼角质颚形态差异[J]. *水产学报*, 2023, 47(5): 059108.
- Gao X D, Fang Z, Chen X J, *et al.* Variation in beak morphology of *Dosidicus gigas* in different waters of the eastern equatorial Pacific[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2023, 47(5): 059108 (in Chinese).
- [37] 袁承仪. 黄海水温与环流变化特征及机制研究 [D]. 青岛: 中国海洋大学, 2011.
- Yuan C Y. Forcing mechanisms of seasonal to decadal variations of oceanic temperature and circulation in the Yellow Sea[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2011 (in Chinese).
- [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] Hanlon R T, Messenger J B. Cephalopod behaviour[M]. 2nd ed. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2018: 74-96.
- [40] 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.
- [41] 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).

Effects of ontogenesis on the morphology of beaks of *Sepia esculenta* from southern Yellow Sea

LI Tingting¹, ZHOU Minhua¹, WANG Chao¹, FANG Zhou^{1,2,3,4,5*}

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

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

3. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

4. Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

5. Scientific Observing and Experimental Station of Oceanic Fishery Resources, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: *Sepia esculenta* belongs to Cephalopoda, Sepioidea, Sepiidae, and *Sepia*, which has become an essential economic seafood species along the northern coast of China. The beak is the main feeding organ of cephalopods, its morphology and internal structure can record biological information on cephalopods at different stages of growth. In addition, there are differences in the feeding objects of cuttlefish at different stages of individual development, which may affect the morphology of beaks. In order to investigate the effects of ontogeny and feeding habits on the beaks of cuttlefish, 138 pairs of beaks of cuttlefish were collected from the southern Yellow Sea from November 2018 to March 2019. Using the landmark point method of geometric morphometry, the upper and lower beaks images were defined and analyzed by 27 marks. The results showed that ① The upper beaks are slightly larger than the lower beaks. And the transition from immature to maturing may be a transgressive period in the growth of the beaks. ② There were significant differences in the size, morphology, and allometric growth pattern of upper and lower beaks in different developmental stages ($P < 0.05$), and there were significant differences in the morphology of upper beaks in different genders ($P < 0.05$), but lower beaks were not the case ($P > 0.05$). ③ The female upper beaks have a high morphological diversity in the mature stage, while the male upper beaks show this in the immature stage. And the maturing stage has a greater influence on the lower beaks. ④ In the immature stage, the beak of cuttlefish was curved and sharp, which facilitated a quick bite on small amphipods. While in maturing stage, the beak's hood and wing became wider and the beak's rostrum was sharp, which helped cuttlefish to capture prey precisely of the fast-swimming and agile fish. However, in the mature stage, the beak's rostrum was short and blunt, the lateral wall was longer and the beak's wing was wide, which provided a large bite force to crush the hard shell of crustaceans. The development mechanism of beaks at different developmental stages may be a response to better adapt to the changes of feeding objects and satisfy feeding needs. In addition, environmental factors in the southern Yellow Sea may also lead to morphological changes in the beaks of the cuttlefish. Future studies should focus on the internal mechanism of beak deformation in response to the transformation of feeding objects and environmental change. These are associated with individual growth and feeding habit of phenotypic plasticity reflecting the cuttlefish beak growth regularity and the adaptive use of food resources of cuttlefish. This study, through the analysis of the growth of cuttlefish's beak shape change, improved the basic biology of cuttlefish information, and may provide a certain scientific basis for reasonable use of resources.

Key words: *Sepia esculenta*; beak; morphologic change; ontogenesis; geometric morphometrics; the southern Yellow Sea

Corresponding author: FANG Zhou. E-mail: zfang@shou.edu.cn

Funding projects: National Key R & D Program of China (2019YFD0901404); National Nature Science Foundation of China (NSFC41876141); Shanghai Science and Technology Innovation Action Plan (19DZ1207502); Funding for the Opening of Key Laboratories for Offshore Fisheries Development by the Ministry of Agriculture and Rural Affairs (LOF 2018-02)]