



基于几何形态测量法的剑尖枪乌贼角质颚形态变化研究

王超^a, 方舟^{a, b}, 陈新军^{a, b}

^a上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

^b大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室, 国家远洋渔业工程技术研究中心, 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, 中国

摘要: 研究生物体的个体发育有助于我们充分认识其个体形态变化规律, 从而了解生物体结构的功能性与形态间的相关关系。剑尖枪乌贼属于近海暖温性种类, 是我国东海海域重要的经济头足类之一。本研究使用几何形态测量学方法来探究剑尖枪乌贼摄食器官角质颚的生长变化规律。研究结果表明, 剑尖枪乌贼不同性别个体的角质颚大小在发育过程中存在一定差异, 雌性个体角质颚大于雄性, 但不同性别角质颚形态差异不显著($P>0.05$); 主成分分析和薄板样条变形网格显示角质颚形态由未成熟至成熟期呈现渐变规律, 在发育过程中上、下颚的头盖和翼部变得更大, 脊突更加凸出, 颚角夹角逐渐变小, 上颚喙部更加尖锐, 但下颚喙部逐渐变的迟钝。剑尖枪乌贼在发育过程中, 角质颚形态随着其个体发育呈现渐变规律, 可能与剑尖枪乌贼发育过程中摄食和环境变化有关。

材料与与方法:

本研究共选出230对角质颚样本用于形态研究, 样本信息见表1。上、下颚各选取27个地标点(图1), 使用R软件“geomorph”包获取地标点坐标数据; 并使用广义普鲁克提斯分析(Generalized procrustes analysis, GPA)对所有样本的地标点进行旋转、平移、缩放(Rohlf *et al.*, 1990); 计算角质颚的质心大小(Centroid size)比较角质颚大小变化; 多元协方差分析(Multivariate analysis of covariance, MANCOVA)揭示角质颚在不同发育阶段和性别间的差异性(Adams *et al.*, 2018); 主成分分析(Principal component analysis, PCA)降低数据的空间维数, 去除多余的形态信息(Dryden *et al.*, 1998); 薄板样条变形网格(Thin-plate spline, TPS)可视化角质颚的形态变化(Claude, 2008)。

表1 剑尖枪乌贼不同发育阶段的样本信息

个体发育阶段	样本数量(雌, 雄)	角质颚数量(雌, 雄)	胴长范围(毫米)(雌, 雄)
Ontogenetic stage	sample number (F, M)	Beak sample number (F, M)	Mantle length (mm) (F, M)
未成熟期 Immature	68(10, 58)	62 (9, 53)	61-76, 54-77
亚成熟期 Maturing	101(46, 55)	101 (46, 55)	96-142, 101-125
成熟期 Mature	77(33, 44)	67 (29, 38)	174-284, 174-257

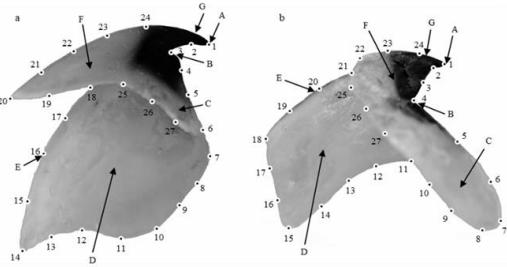


图1 剑尖枪乌贼角质颚形态描述和地标点示意图

a: 上颚; b: 下颚

A: 喙顶点; B: 颚角; C: 翼部; D: 侧壁; E: 脊突; F: 头盖; G: 喙部

结果:

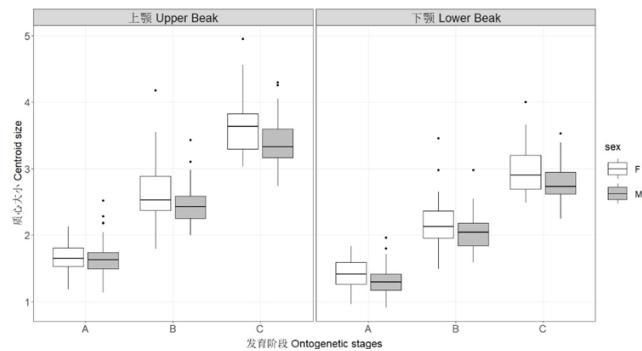


图2 剑尖枪乌贼不同发育阶段角质颚质心大小变化
A: 未成熟期; B: 亚成熟期; C: 成熟期

表2 剑尖枪乌贼在不同发育阶段角质颚形态的多元协方差分析

因子factor	Df	SS	MS	上颚upper beak			
				Rsq	F	Z	P
大小size	1	0.063	0.063	0.070	18.780	5.930	0.001**
发育阶段ontogenetic stages	2	0.069	0.034	0.076	10.168	6.246	0.001**
大小×发育阶段size × ontogenetic stages	2	0.017	0.008	0.018	2.477	2.892	0.004**
大小×性别size × sex	1	0.003	0.003	0.003	0.831	-0.223	0.575**
发育阶段×性别ontogenetic stages × sex	2	0.006	0.003	0.007	0.927	-0.003	0.512**
大小×发育阶段×性别size × ontogenetic stages × sex	2	0.011	0.006	0.012	1.670	1.656	0.052**
残差residuals	218	0.734	0.003	0.810			
总和total	229	0.906					

因子factor	Df	SS	MS	下颚lower beak			
				Rsq	F	Z	P
大小size	1	0.040	0.040	0.039	10.692	4.591	0.001**
发育阶段ontogenetic stages	2	0.125	0.063	0.121	16.623	5.215	0.001**
性别sex	1	0.005	0.005	0.005	1.282	0.804	0.215**
大小×发育阶段size × ontogenetic stages	2	0.023	0.011	0.029	2.987	3.789	0.001**
大小×性别size × sex	1	0.008	0.008	0.007	2.005	1.801	0.038*
发育阶段×性别ontogenetic stages × sex	2	0.007	0.004	0.007	0.956	-0.002	0.510**
大小×发育阶段×性别size × ontogenetic stages × sex	2	0.006	0.003	0.006	0.790	-0.564	0.704**
残差residuals	218	0.822	0.004	0.794			
总和total	229	1.036					

ns代表无显著性差异, *代表有显著的统计学差异, **代表有极显著的统计学差异。ns represents no significant difference, * represents has significant statistical differences, ** represents extremely significant statistical differences.

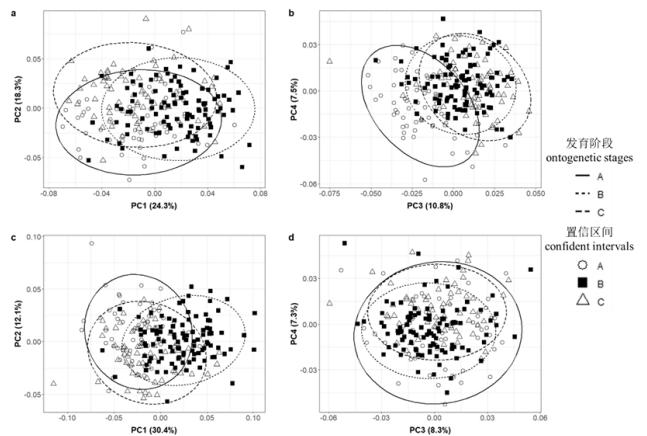


图3 剑尖枪乌贼角质颚主成分分析

a, b: 上颚; c, d: 下颚;

A: 未成熟期; B: 亚成熟期; C: 成熟期; 椭圆表示95%置信区间

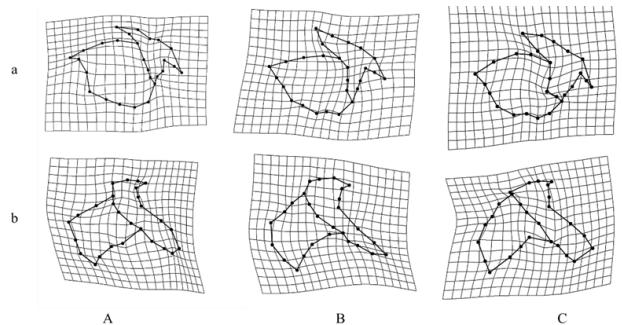


图4 剑尖枪乌贼不同发育阶段角质颚的形态变化

a: 上颚; b: 下颚; A: 未成熟期; B: 亚成熟期; C: 成熟期

结论:

- 地标点法对于分析不同发育阶段剑尖枪乌贼角质颚的形态变化模式是十分有效的, 能够揭示角质颚的发育变化规律。
- 剑尖枪乌贼在发育过程中未有显著的性二态性现象, 不同发育阶段角质颚形态差异显著 ($P<0.05$), 随着个体发育角质颚形态呈现渐变规律。
- 由于剑尖枪乌贼的摄食习性在不同发育阶段有所区别, 幼体阶段主要以小型甲壳类(Crustacean)等无脊椎动物为食, 性成熟期主要以鳀科幼鱼为食, 成体后多以鱼类的仔稚幼鱼及同属的小型鱿鱼为食(Li *et al.*, 2020), 摄食差异可能导致角质颚形态的适应性变化。剑尖枪乌贼洄游范围较广(Jia *et al.*, 2004), 其发育过程中栖息环境多变, 因此不同发育阶段角质颚形态所产生的变化也是对不同时期海洋环境的适应过程, 这也是头足类类型可塑性的体现之一。