

1 材料和方法

1.1 采集的时间和地点

茎柔鱼样本委托专业航船采集，样本的采集时间为 2018 年 7 月-2020 年 12 月，采样地点为东太平洋公海海域 (79°26'W - 120°32'W, 02°19'N - 20°24'S)。

1.2 生物学测定和角质颚提取

样本采集时，每一采集站点的样本从渔获物中随机获得，将茎柔鱼样本带回实验室并解冻，测量茎柔鱼的胴长 (mm)、体重 (g)，对其性别和性腺成熟度进行鉴定，其中性成熟个体共计 661 尾，雌、雄样本数分别为 154 和 507 尾，根据性成熟胴长来划分大、中、小三个种群。角质颚位于头部口器中，下颚盖嵌上颚，因此，提取角质颚时应先用镊子取出下颚，再取上颚，对取出的角质颚进行编号，用清水先冲洗干净，尽量去除附在表面的有机物质，并将其保存在 70% 的乙醇溶液中。

1.3 角质颚形态测量

测量时，使用数显游标卡尺对角质颚的 12 个形态参数进行长度测量[16] (图 1)。首先在水平和垂直方向上对卡尺进行校准，然后对角质颚的外部形态进行测量，测量结果精确至 0.01mm。测量完存放于装有 75% 乙醇溶液的 50 mL 离心管中。

1.4 数据处理方法

$$Y_i^* = Y_i \left(\frac{ML_0}{ML_i} \right)^b$$

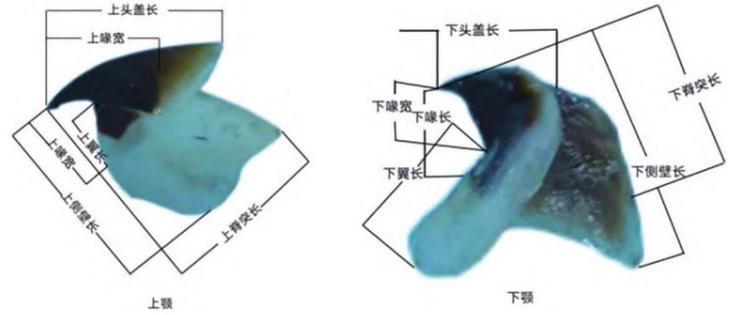


图 1 角质颚外部形态测量示意图
Fig.1 Scheme of morphometric measurements of beak

2 结果

在雌、雄个体的角质颚差异性方面,t-检验结果显示(表1),除了下头盖长(LHL),小、中种群雌、雄间的角质颚形态参数差异均显著(P<0.05);除了上翼长(UWL)、下头盖长(LHL),大种群雌、雄间的角质颚形态参数差异均显著(P<0.05)。3个种群的雌性个体的角质颚形态参数均大于雄性。主成分分析结果显示(表2),第一主成分特征值为4.975,主要反映在 LRLs,解释总变异的41.46%;第二主成分特征值为3.713,主要反映在 UHLs这一形态参数中,解释总变异的30.95%,第三主成分特征值为1.426,主要反映在 UCLs,因此在角质颚所有形态参数中 LRLs形态参数对主成分分析贡献最大。角质颚形态在雌、雄之间存在差异,与中种群相比,大、小种群雌、雄间的主成分散点重叠更少(图2)。

Table 1: The variability of beak morphometrics between males and females for three populations (mean ± standard deviation). Columns include population, parameter, mean, standard deviation, and P-value.

Table 2: Principal Component Analysis of the Morphology of beaks with the Traditional Measurements. Columns include parameter, component 1, component 2, component 3, and variance.

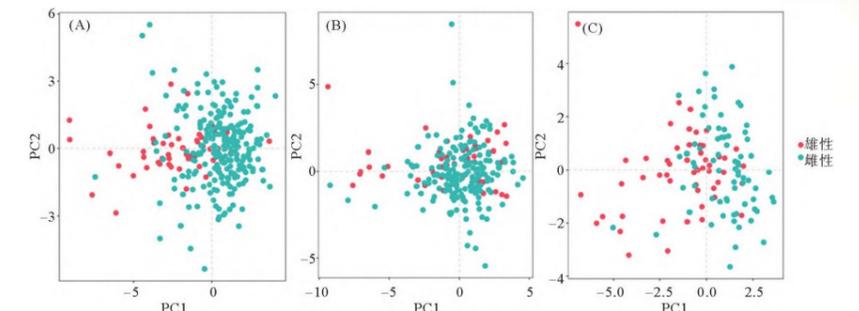


图 2 3 个种群雌、雄角质颚形态参数的主成分分析:(A)小种群、(B)中种群、(C)大种群
Fig.2 Results of principal component analysis of morphological variables of male and female beaks for small, medium and large populations; (A) Small population, (B) Medium population, (C) Large population

2.2 不同种群角质颚形态的差异

方差分析(ANOVA)结果显示,两种种群间差异极显著(P<0.01)(表4),大种群的角质颚最大,其次是中种群,小种群最小,大型种群角质颚的上脊突长(UCL)、上头盖长(UHL)、上喙长(URL)是中种群两倍左右;逐步判别分析结果显示(表5),10个标准化后的角质颚参数被选择用于最终的判别分析,分别是上头盖长(UHLs)、下脊突长(LCLs)、上喙宽(URWs)、下侧壁长(LLWLs)、上侧壁长(ULWLs)、上喙长(URLs)、上脊突长(UCLs)、上翼长(UWLs)、下头盖长(LHLs)、下喙长(LRLs),其中上头盖长(UHLs)、下脊突长(LCLs)、上喙宽(URWs)贡献了绝大部分的种间差异。大、中、小3个种群的判别正确率分别为100%、93.2%和98.6%,综合判别正确率为97.3%,交叉验证的结果与初始判别相似,大、中、小3个种群的判别正确率分别是100%、92.8%、98.6%,3个种群总判别正确率为97.13%(表6,图3)。

Table 4: Difference of the beak morphometrics of population for D. gigas (mean ± standard deviation). Columns include parameter, small population, medium population, large population, and P-value.

Table 5: Results of stepwise discriminant analysis of beaks morphology of D. gigas. Columns include step, parameter, Wilk's lambda, F, df, and significance.

Table 6: The successful discrimination rates of three populations for D. gigas. Columns include population, discrimination rate, and number of samples.

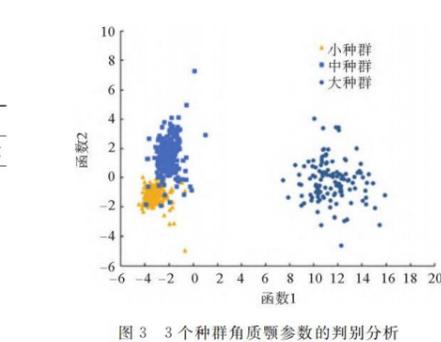


图 3 3 个种群角质颚参数的判别分析
Fig.3 The discriminant analysis diagram of beak indices of three populations for D. gigas.

3 讨论

3.1 角质颚形态的性别差异

角质颚作为头足类的重要硬组织,在头足类种类中,雌、雄个体之间的异速生长普遍存在。本研究发现,除了上翼长和下头盖长,3个种群角质颚参数值雌性均显著大于雄性。相关论文同样研究表明 雌性的角质颚大于雄性,例如,方舟等研究2个种群外部形态和生长结果显示北太平洋柔鱼(Ommastrephes bartramii)角质颚形态参数雌性均大于雄性,且冬春生种群雌、雄差异大于秋生种群。

Bolstad 等研究认为,强壮柔槲乌贼(Moroteuthis ingens)雌、雄角质颚的生长存在差异,且雌性大于雄性,成熟的雌性角质颚整体颜色较深,侧壁增厚且有褶皱。

胡贯宇等研究显示,不同胴长、性成熟阶段,雌雄个体角质颚存在差异。

Fang等利用角质颚微结构对柔鱼进行日龄鉴定并研究其生长,发现雌性的日龄大于雄性,随着年龄增长,胴长和体重之间的线性关系能很好用于描述雌、雄间年龄变化。

李建华等研究认为,东太平洋公海海域茎柔鱼雌、雄个体年龄结构、性成熟胴长、生长率等差异明显,随着性腺的逐渐成熟,茎柔鱼雌、雄个体角质颚上脊突长(UCL)增长最快。

许嘉锦等分析发现台湾产砂蛸(Octopus aegina)与边蛸(Omarinus)雌、雄个体的角质颚没有明显差异。大种群雌、雄的下头盖长(LHL)、上翼长(UWL)差异不显著(P>0.1),说明大种群雌、雄间下头盖长(LHL)、上翼长(UWL)存在较高的相似程度,不易被区分开。

马迪等对东海2种常见乌贼类研究,结果认为,下头盖长(LHL)差异不显著,该结果与本文结果相反。茎柔鱼不同生长发育摄食习性不同,雌、雄角质颚不同形态参数在摄食过程起的作用也不同,同时雌、雄角质颚差异显著的部位主要是脊突和侧壁,形态差异可能会促进被捕食者的大小和种类的转变。

3.2 不同种群角质颚形态的差异

头足类角质颚物质的沉积是连续的、稳定的、不可逆的,可用于记录头足类整个生活史,并广泛用于摄食生态学研究、种类的鉴定及种群的划分。3个种群角质颚差异结果显示,各形态参数在3个种群间差异极显著(P<0.01),大种群的角质颚最大,其次是中种群,小种群最小。相关研究认为,角质颚大小与胴长的生长基本是同步调的。

Lefkaditou等对地中海东北地区尖盘爱尔兰蛸(Eledone cirrhosa)的角质颚特征进行研究,发现角质颚各形态参数和胴长、体重的关系均呈幂函数关系。角质颚的长度也会随着食性的改变而改变。角质颚大的茎柔鱼其机能各方面游泳速度快、反应灵敏能够摄取更广泛的食物,促进食物的高效利用[50]。

本文茎柔鱼角质颚脊突(CL)、盖长(HL)普遍比其他形态参数大,且大种群角质颚的上脊突长(UCL)、上头盖长(UHL)、上喙长(URL)是中种群两倍左右。由于上下角质颚外形特点不同,上脊突长(UHL)、上头盖长(UCL)可看作是上角质颚水平方向的生长标志,上喙长(URL)可看作是上角质颚在垂直方向上的生长标志。近年来许多研究者尝试用角质颚形态来鉴别种类相近、栖息环境相似的头足类。

Liu 等将茎柔鱼软体组织用于种群判别分析结果为77.3%,而用角质颚原始数据形态参数判别结果达到 89.5%,甚至用标准化后的角质颚形态参数判别结果能达到100%。

Martinez等用角质颚进行种群的判别率(83.0%)显著高于软体组织的判别率(72.3%)。之后相关研究者进一步对角质颚长度进行研究,表示标准化后的角质颚长度能够更好地消除个体大小差异的影响,判定效果会更准确、更有效。

刘必林等在进行标准化处理时,选用上头盖长作为自变量,将其余的长度参数和上头盖长建立线性关系,进而进行后续分析,得到了所有种类的判别正确率都达到100%的结果。

陈芄等对秋生群体、冬生群体的柔鱼进行角质颚逐步判别分析,判别率达到90.9%。

方舟等对中国枪乌贼(Loligo chinensis)、杜氏枪乌贼(Uroteuthis duvauceli)等6科类进行角质颚原始数据和胴长标准化数据判别分析对比,发现标准化后的判别正确率比原始数据高,同时阐述了结合胴长数据对角质颚长度进行标准化处理,可获得更准确地判别结果。

同理,本文利用标准化后的角质颚形态参数对3个种群进行判别分析,3个种群判别正确率均在93%以上。综上所述,标准化后的角质颚长度用于判别分析效果会更准确、更有效,可以广泛运用于头足类的种类和种群的判别。

4 讨论

东太平洋海域茎柔鱼雌、雄之间差异显著,雌性角质颚各形态参数长度显著大于雄性。3个种群角质颚各形态参数差异极显著,本研究利用标准化的角质颚形态参数进行判别,效果显著。在今后的研究中,通过对茎柔鱼3个不同的种群进行划分,进一步分析不同种群的生物学特征及其差异,研究不同种群的生长、摄食生态和洄游特性,可以为茎柔鱼的资源评估和管理提供科学依据。

李金桢¹,赵振方¹,刘必林^{1,2,3,4,5},方舟^{1,2,3,4,5},胡贯宇^{1,2,3,4,5*},陈新军^{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.农业农村部大洋渔业资源环境科学观测实验站,上海 201306)