

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20210315002

<http://www.yykxjz.cn/>

欧利国, 顾心雨, 王冰妍, 刘必林. 6种大型海洋掠食性鱼类胃含物角质颚分类研究. 渔业科学进展, 2022, 43(4): 105–115
OU L G, GU X Y, WANG B Y, LIU B L. Systematic classification of Cephalopod beaks from stomach contents of six large marine predatory fishes. Progress in Fishery Sciences, 2022, 43(4): 105–115

6种大型海洋掠食性鱼类胃含物角质颚分类研究*

欧利国¹ 顾心雨¹ 王冰妍² 刘必林^{1,3①}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院 上海 201306; 2. 上海海洋大学信息学院 上海 201306;
3. 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
大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室 上海 201306)

摘要 为了研究大型海洋掠食性鱼类胃含物中角质颚的分类效果,于2017年10月,2018年3、5和11月,收集了南大西洋、中东太平洋和西印度洋海域的大型海洋掠食性鱼类的36个胃并分析其残留角质颚的形态。对采集的角质颚形态侧视图和顶视图进行种类鉴定,建立检索表,提取椭圆傅里叶描述子(EFDs)系数进行聚类分析。结果显示,通过对胃含物角质颚形态进行种类鉴定,共发现头足类2目10科17种。根据角质颚形态分类检索分析,17种头足类角质颚形态种间差异明显。枪形目(Teuthoidea)的13种头足类角质颚喙部形态分别为三角形和等腰三角形,侧壁为近似菱形,翼部发达;八腕目(Octopoda)的4种头足类角质颚有喙部发育,侧壁近似长四边形,有翼部发育。角质颚形态信息聚类分析在目级别区分效果显著。通过对胃含物角质颚形态进行分类研究,不仅可佐证胃含物头足类的识别,而且丰富了胃含物头足类的鉴定内容,也为大型海洋掠食性鱼类胃含物头足类分类鉴定体系奠定基础。

关键词 头足类; 角质颚下颚; 大型海洋掠食性鱼类; 胃含物; 分类检索; 聚类分析

中图分类号 Q958.8; S917.4 文献标识码 A 文章编号 2095-9869(2022)04-0105-11

角质颚为几丁质组织,由上颚(upper beak)和下颚(lower beak)组成(刘必林等, 2009)。角质颚是头足类的摄食器官,是头足类存储生活信息的重要硬组织(刘必林等, 2009),具有稳定的结构和抗腐蚀性强等特性(Clarke, 1962),因此,角质颚具有十分广泛的研究意义和应用价值。角质颚主要应用在头足类的年龄与生长(刘必林等, 2010、2014)、栖息环境重建(刘必林等, 2018)、色素沉着变化(林静远等, 2020a)和机械强

度(林静远等, 2020b)等研究。此外,角质颚还因其形态具有类似鱼类耳石形态的特异性(欧利国等, 2019a、2020),在种类鉴定方面得到了很好的应用,如基于传统形态测量法对5种近海头足类角质颚进行识别研究,其判别分析效果显著(刘必林等, 2015);运用不同的形态学研究方法对2种大洋性柔鱼(*Ommastrephes bartramii*)角质颚进行识别比较(苏杭等, 2016)。而在不同的头足类群体识别应用方面,利

*国家重点研发计划(2019YFD0901404)、国家自然科学基金面上项目(NSFC41876141)、上海市“浦江人才”计划项目(18PJ1404100)、上海市高校特聘教授“东方学者”岗位计划项目(0810000243)和上海市科技创新行动计划(10DZ1207500)共同资助 [This work was supported of National Key Research and Development Program of China (2019YFD0901404), National Nature Science Foundation of China (NSFC 41876141), Shanghai Pujiang Program under Contract (18PJ1404100), Program for Professor of Special Appointment (Eastern Scholar) at Shanghai Institutions of Higher Learning under Contract (0810000243), and Shanghai Science and Technology Innovation Action Plan (10DZ1207500). 欧利国, E-mail: 919989412@qq.com]

①通信作者: 刘必林, 教授, E-mail: bl-liu@shou.edu.cn

收稿日期: 2021-03-15, 收修改稿日期: 2021-06-11

用角质颚和耳石对阿根廷滑柔鱼(*Illex argentinus*)的2个群体进行了分析,在群体划分过程中,部分形态指标存在差异(方舟等,2012);在不同海域短蛸(*Amphioctopus fangsiao*)的角质颚形态研究分析中,不同的摄食和栖息环境下,短蛸角质颚形态存在较大差异(方舟等,2018)。

头足类是鲸鱼(Clarke, 1998)、海豚(Cremer et al, 2012)和鲨鱼(Smale et al, 1998)等大型海洋掠食者的主要食物来源之一,因此,头足类生物是海洋食物链的重要组成部分,在大型海洋掠食者的胃含物研究中具有十分重要的意义。而在这些大型海洋掠食者的胃含物分析过程中,由于角质颚具有不易被消化和形态特异性的特点,使头足类角质颚成为胃含物研究的一个重要标志。科研人员通过鉴定角质颚形态,对其掠食者进行胃含物分析,如通过分析抹香鲸(*Physeter macrocephalus*)胃含物组成时发现,头足类残留以及角质颚较多,Evans等(2004)研究表明,澳大利亚南部的抹香鲸主要以海洋头足类生物为食。在国内头足类角质颚应用于种类鉴定和种群识别研究较多,而在大型海洋掠食性鱼类胃含物角质颚分类应用研究中却未见报道。因此,本研究以白色四鳍旗鱼

(*Tetrapturus albidus*)、大眼金枪鱼(*Thunnus obesus*)、黄鳍金枪鱼(*Thunnus albacares*)、剑鱼(*Xiphias gladius*)、沙氏刺鲅(*Acanthocybium solandri*)、小吻四鳍旗鱼(*Tetrapturus angustirostris*)共6种大型海洋掠食性鱼类的胃含物角质颚为实例,基于角质颚形态特异性识别其胃含物中头足类种类,建立角质颚形态分类检索,并对鉴定的角质颚进行科级别的聚类分析,旨在为大型海洋掠食性鱼类胃含物研究提供基础资料和为完善胃含物头足类分类鉴定体系奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究采集了6种共36尾大型海洋掠食性鱼类,分别是白色四鳍旗鱼、大眼金枪鱼、黄鳍金枪鱼、剑鱼、沙氏刺鲅、小吻四鳍旗鱼。样品在甲板上鉴定鱼种后,测量叉长(fork length, FL)精确到1 cm。将胃样品运回实验室解冻后进行分析,并采集角质颚样品。将采集的角质颚清洗后,放入盛有75%乙醇的瓶中保存。获得角质颚上颚71个、下颚82个(表1)。

表1 大型海洋掠食性鱼类采样信息
Tab.1 The sampling information of large marine predatory fishes

种类 Species	采样海域 Sampling location	采样日期 Sampling date	叉长范围 Fork length /cm	鱼胃样品数 Sample number of fish stomach	上颚样品数 Sample number of upper beak	下颚样品数 Sample number of lower beak
白色四鳍旗鱼 <i>T. albidus</i>	07°44'S, 19°19'W	2017-10 October 2017	163~163	1	6	8
大眼金枪鱼 <i>T. obesus</i>	10°15'~30°22'S 114°29'~117°33'W	2018-03; 2018-04 March and April 2018	86~162	9	18	27
大眼金枪鱼 <i>T. obesus</i>	00°09'~10°14'N 00°09'~08°29'S 45°48'~68°44'E	2018-05; 2018-11 May and November 2018	151~190	7	13	14
黄鳍金枪鱼 <i>T. albacares</i>	10°15'~30°22'S 114°29'~117°33'W	2018-03 March 2018	88~112	7	16	8
黄鳍金枪鱼 <i>T. albacares</i>	00°09'~10°14'N 00°09'~08°29'S 45°48'~68°44'E	2018-05; 2018-11 May and November 2018	131~135	2	4	4
剑鱼 <i>X. gladius</i>	00°09'~10°14'N 00°09'~08°29'S 45°48'~68°44'E	2018-05; 2018-11 May and November 2018	121~184	3	7	10
沙氏刺鲅 <i>A. solandri</i>	10°15'~30°22'S 114°29'~117°33'W	2018-03; 2018-04 March and April 2018	120~154	6	6	9
小吻四鳍旗鱼 <i>T. angustirostris</i>	10°15'~30°22'S 114°29'~117°33'W	2018-03 March 2018	148~148	1	1	2

1.2 角质颚形态分析

1.2.1 形态信息和分类检索 角质颚下颚共82个, 使用Olympus SZX16显微镜(日本)对较小的角质颚下颚进行拍摄, 同时, 使用佳能EOS 6D Mark II单反照相机(日本)对较大的角质颚进行拍照, 分别采集角质颚下颚侧视图和顶视图二维数字图像。角质颚种类鉴定参考Xavier等(2009)、Smale等(2010)、陈新军等(2019)、Takashi(2015)和刘必林等(2017)的研究方法(表2); 角质颚形态特异性及形态术语参考刘必林等(2009、2017)、Clarke(1962)和方舟(2016)的相关研究, 并结合相关形态术语描述角质颚形态特异性。通过ImageJ图像处理软件测量角质颚形态其颚角的喙部与翼部交汇处颚角角度。利用角质颚形态信息特异性及相关形态术语编制角质颚形态信息分类检索表。

1.2.2 形态聚类分析 对2目10科17种角质颚侧面形态图像提取椭圆傅里叶描述子(Elliptic Fourier Descriptors, EFDs)归一化系数, 并对角质颚形态信息系数在科级别进行聚类分析(Cluster Analysis, CA), 采用系统聚类分析角质颚形态信息。对角质颚形态信息提取的EFDs系数参考欧利国(2019b)的研究方法。首先, 运行ChainCoder程序把角质侧面形态图像中提取其整体轮廓, 并存储链码信息; 然后运行Chc2Nef程序把角质颚侧面整体形态轮廓链码转换成为EFDs

系数, 最后, 将得到各个种形态信息归一化系数进行科级别的形态信息系数均值化处理, 并用于聚类分析。聚类方法采用组间联接法和欧氏距离进行分析。

以上所有数据的分析处理使用SPSS 20.0软件和Excel 2016软件完成。

2 结果

通过大型海洋掠食性鱼类中胃含物食性鉴定出角质颚下颚种类有2目10科17种, 其中, 枪形目(Teuthoidea)13种, 八腕目(Octopoda)4种。

2.1 头足类角质颚形态

头足纲(Cephalopoda)内头足类生物的角质颚下颚形态均有头盖, 侧壁和翼部发育。枪形目角质颚下颚侧面形态其喙部发育较好, 且其形态近似三角形, 侧壁为四边形, 近似菱形, 其两侧翼部发达。八腕目角质颚下颚侧面形态有喙部发育, 侧壁发育较好近似长四边形, 且侧壁后部上方远离头盖处, 其两侧均有翼部发育(图1和图2)。

2.1.1 夏威夷双柔鱼(*N. hawaiiensis*) 夏威夷双柔鱼隶属枪形目、柔鱼科(Ommastrephidae)、双柔鱼属(*Nototodarus*) (图1A)。夏威夷双柔鱼角质颚下颚侧面形态其喙部呈等腰三角形, 喙长和头盖长的长度基本

表2 下颚样品鉴定
Tab.2 Identification of sample of lower beak

目 Order	科 Family	属 Genus	种 Species	下颚样品数 Sample number of lower beak
枪形目 Teuthoidea	柔鱼科 Ommastrephidae	双柔鱼属 <i>Nototodarus</i>	夏威夷双柔鱼 <i>Nototodarus hawaiiensis</i>	15
		鸟柔鱼属 <i>Ornithoteuthis</i>	鸟柔鱼 <i>Ornithoteuthis volatilis</i>	1
		鸾鸟贼属 <i>Sthenoteuthis</i>	鸾鸟贼 <i>Sthenoteuthis oualaniensis</i>	13
		玻璃鸟贼属 <i>Hyaloteuthis</i>	玻璃鸟贼 <i>Hyaloteuthis pelagica</i>	2
		发光柔鱼属 <i>Eucleoteuthis</i>	发光柔鱼 <i>Eucleoteuthis luminosa</i>	1
	小头乌贼科 Cranchiidae	纺锤乌贼属 <i>Liocranchia</i>	纺锤鸟贼 <i>Liocranchia reinhardti</i>	14
		欧文乌贼属 <i>Teuthowenia</i>	透明欧文乌贼 <i>Teuthowenia pellucida</i>	12
	帆乌贼科 Histioteuthidae	帆乌贼属 <i>Histioteuthis</i>	赛拉斯帆乌贼 <i>Histioteuthis cerasina</i>	2
			太平洋帆乌贼 <i>Histioteuthis pacifica</i>	1
			大帆乌贼 <i>Histioteuthis macrohista</i>	3
			网纹武装乌贼 <i>Enoplateuthis reticulata</i>	2
	武装乌贼科 Enoplateuthidae	武装乌贼属 <i>Enoplateuthis</i>	南爪乌贼属 <i>Notonychia nesis</i>	4
	爪乌贼科 Onychoteuthidae			
	鱼钩乌贼科 Ancistrocheiridae	鱼钩乌贼属 <i>Ancistrocheirus</i>	鱼钩乌贼 <i>Ancistrocheirus lesueurii</i>	2
八腕目 Octopoda	单盘蛸科 Bolitaenidae	乍波蛸属 <i>Japetella</i>	乍波蛸 <i>Japetella diaphana</i>	1
	快蛸科 Ocythoidae	快蛸属 <i>Ocythoe</i>	快蛸 <i>Ocythoe tuberculata</i>	1
	船蛸科 Argonautidae	船蛸属 <i>Argonauta</i>	扁船蛸 <i>Argonauta argo</i>	7
	水孔蛸科 Tremoctopodidae	水孔蛸属 <i>Tremoctopus</i>	薄肌水孔蛸 <i>Tremoctopus gracilis</i>	1

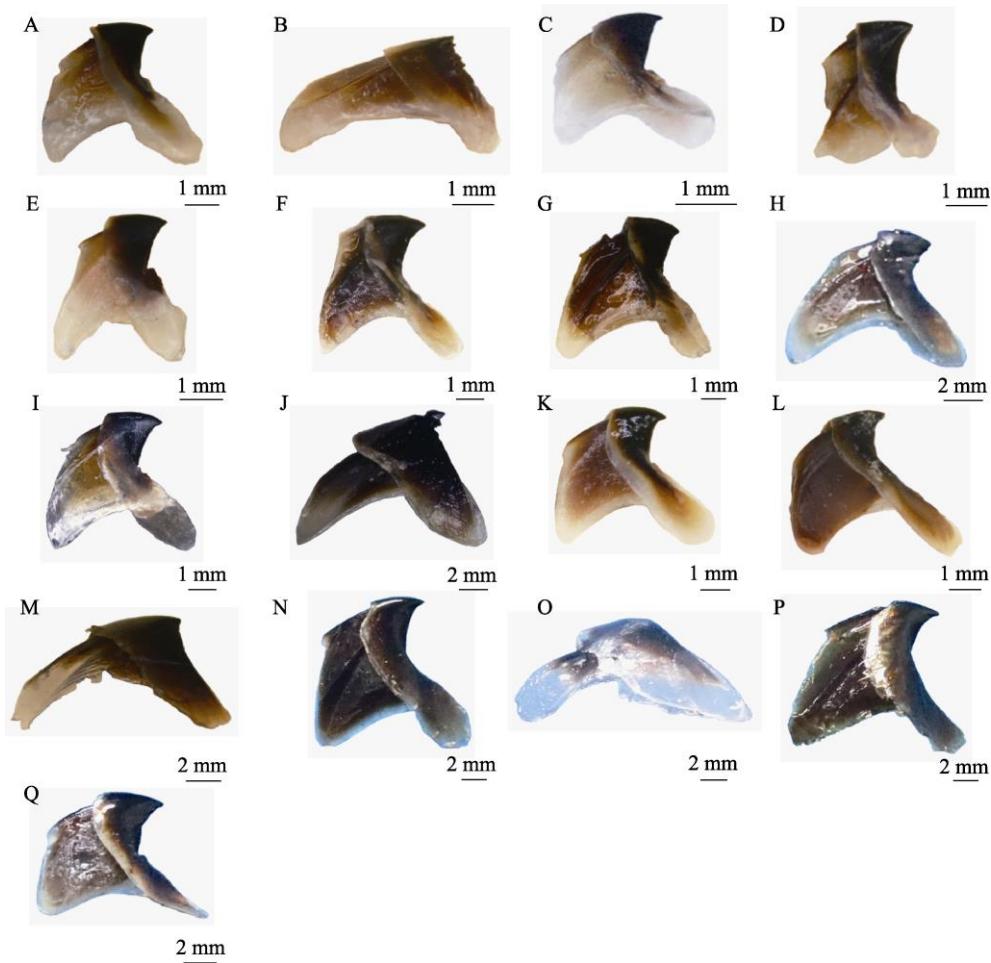


图1 大型海洋掠食性鱼类胃含物头足类角质颚(侧视)

Fig.1 Cephalopod beaks from stomachs of large marine predatory fishes (side view)

A: 夏威夷双柔鱼；B: 乍波蛸；C: 纺锤乌贼；D: 赛拉斯帆乌贼；E: 鸟柔鱼；F: 网纹武装乌贼；G: 太平洋帆乌贼；H: 南爪乌贼；I: 鱼钩乌贼；J: 快蛸；K: 鸢乌贼；L: 玻璃乌贼；M: 扁船蛸；N: 透明欧文乌贼；O: 薄肌水孔蛸；P: 大帆乌贼；Q: 发光柔鱼。下同

A: *N. hawaiiensis*; B: *J. diaphana*; C: *L. reinhardtii*; D: *H. cerasina*; E: *O. volatilis*; F: *E. reticulata*; G: *H. pacifica*; H: *N. africanae*; I: *A. lesueurii*; J: *O. tuberculata*; K: *S. oualaniensis*; L: *H. pelagica*; M: *A. argo*; N: *T. pellucida*; O: *T. gracilis*; P: *H. macrohista*; Q: *E. luminosa*. The same as below.

相当，喙顶点呈钩状。侧壁后部弯曲向下，并有侧壁皱发育，侧壁皱偏离侧壁斜对角线发育，侧壁后部上方往头盖方向收缩。翼部发达，并有翼齿发育(图2A)。角质颚下颚颤缘处在喙顶点处钩状弯曲，其余发育较平直，喙部与翼部交汇处颤角角度大约为120°。

2.1.2 乍波蛸(*J. diaphana*) 乍波蛸隶属八腕目、单盘蛸科(Bolitaenidae)、乍波蛸属(*Japetella*)(图1B)。乍波蛸角质颚下颚侧面形态其喙部只有小小凸起，并且喙顶点较钝。侧壁发育很好且较长，侧壁皱发育不明显，侧壁后部上方远离头盖。翼部发育明显，无翼齿发育。角质颚下颚颤缘处呈锯齿状(图2B)。

2.1.3 纺锤乌贼(*L. reinhardtii*) 纺锤乌贼隶属枪形目、小头乌贼科(Cranchiidae)、纺锤乌贼属(*Liocranchia*)

(图1C)。纺锤乌贼角质颚下颚侧面形态其喙部呈等腰三角形，喙长和头盖长的长度基本相当，喙顶点呈钩状。侧壁后部弯曲向下，无侧壁皱发育且其侧壁较平坦。翼部发达，有翼齿发育(图2C)。角质颚下颚颤缘处在喙顶点处钩状弯曲，其余发育较平直，喙部与翼部交汇处颤角角度大约为110°。

2.1.4 赛拉斯帆乌贼(*H. cerasina*) 赛拉斯帆乌贼隶属枪形目、帆乌贼科(Histioteuthidae)、帆乌贼属(*Histioteuthis*)(图1D)。赛拉斯帆乌贼角质颚下颚侧面形态其喙部呈三角形，喙长大于头盖长。侧壁后部倾斜向下，有侧壁皱发育，其侧壁皱沿侧壁斜对角线发育，侧壁后部上方往头盖方向收缩明显。翼部发达，无翼齿发育(图2D)。

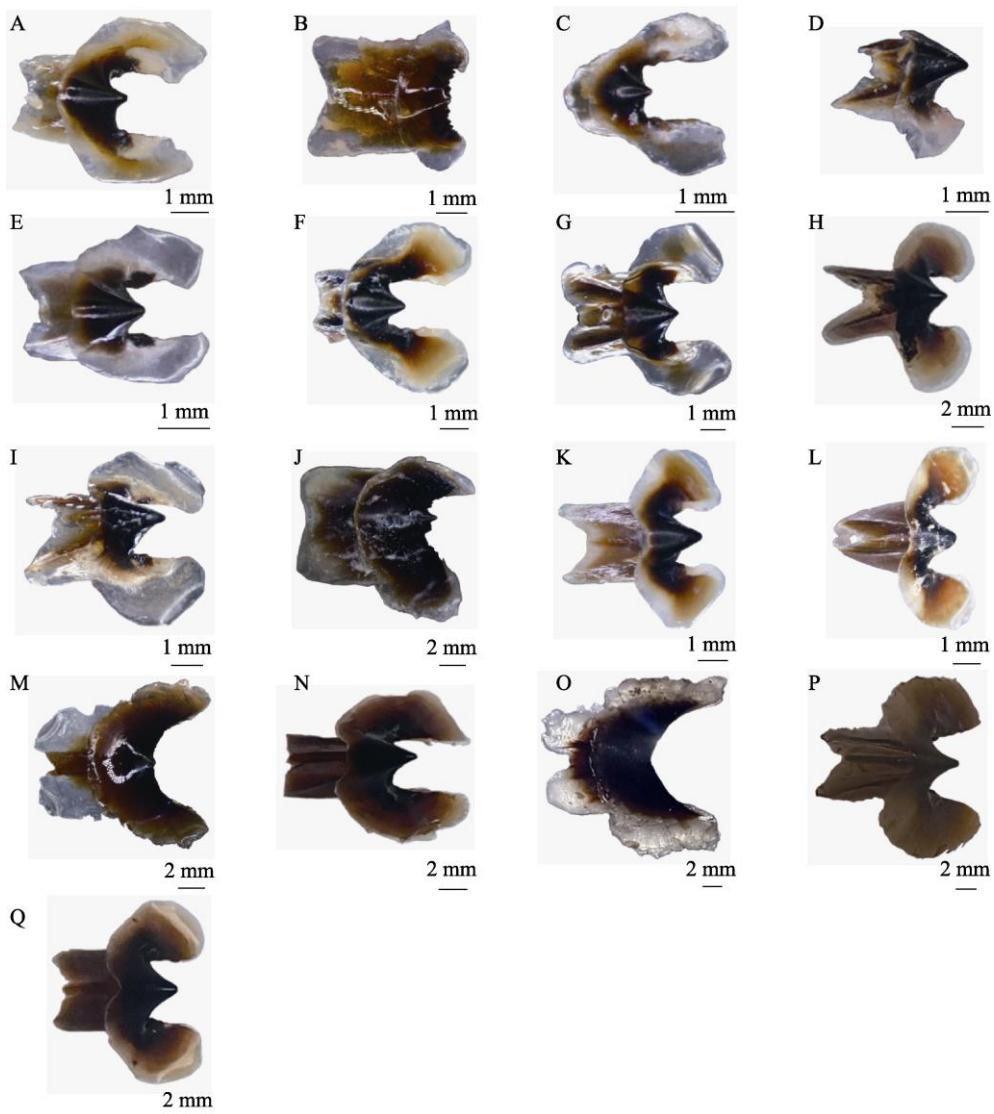


图2 大型海洋掠食性鱼类胃含物头足类角质颤(顶视)
Fig.2 Cephalopod beaks from stomachs of large marine predatory fishes (Top view)

颤缘在靠近喙顶点处向内弯曲，其余均较为笔直，喙部与翼部交汇处颤角角度约为130°。

2.1.5 鸟柔鱼(*O. volatilis*) 鸟柔鱼隶属枪形目、柔鱼科(Ommastrephidae)、鸟柔鱼属(*Ornithoteuthis*) (图1E)。鸟柔鱼角质颤下颤侧面形态其喙部呈等腰三角形，喙长和头盖长的长度基本相当，喙顶点呈钩状。侧壁后部倾斜向下，侧壁皱发育，并偏离侧壁斜对角线发育，侧壁后部上方往头盖方向收缩明显。两侧翼部发达，有翼齿发育(图2E)。角质颤下颤颤缘处向内弯曲，喙部与翼部交汇处颤角角度为120°左右。

2.1.6 网纹武装乌贼(*E. reticulata*) 网纹武装乌贼隶属枪形目、武装乌贼科(Enoploctenidae)、武装乌贼属(*Enoploctenoides*)(图1F)。网纹武装乌贼角质颤下颤侧面形态其喙部呈三角形，喙长大于头盖长。侧

壁后部倾斜向下，侧壁皱发育，并偏离侧壁斜对角线发育，侧壁后部上方往头盖方向收缩明显。翼部发达，无翼齿发育(图2F)。角质颤下颤颤缘处向内弯曲明显，喙部与翼部交汇处颤角角度约为120°。

2.1.7 太平洋帆乌贼(*H. pacifica*) 太平洋帆乌贼隶属枪形目、帆乌贼科、帆乌贼属(图1G)。太平洋帆乌贼角质颤下颤侧面形态其喙部呈等腰三角形，喙长和头盖长的长度基本相当，喙顶点呈钩状。侧壁后部倾斜向下，并有侧壁皱发育明显，其侧壁皱沿侧壁斜对角线发育，侧壁后部上方往头盖方向收缩。翼部发达，翼齿发育不明显(图2G)。角质颤下颤颤缘处在喙顶点处钩状弯曲，其余发育较平直，喙部与翼部交汇处颤角角度约为120°。

2.1.8 南爪乌贼(*N. africanae*) 南爪乌贼隶属枪

形目、爪乌贼科(Onychoteuthidae)、南爪乌贼属(*Notonykia nesis*)(图 1H)。南爪乌贼角质颤下颚侧面形态其喙部呈等腰三角形, 喙长和头盖长的长度基本相当。侧壁后部倾斜向下, 并有侧壁皱发育, 其侧壁皱偏离侧壁斜对角线发育, 侧壁后部上方往头盖方向收缩。翼部发达, 无翼齿发育(图 2H)。角质颤下颚颤缘处较平直, 喙部与翼部交汇处颤角角度约为 100°。

2.1.9 鱼钩乌贼(*A. lesueurii*) 鱼钩乌贼隶属枪形目、鱼钩乌贼科(Ancistrocheiridae)、鱼钩乌贼属(*Ancistrocheirus*)(图 1I)。鱼钩乌贼角质颤下颚侧面形态其喙部呈等腰三角形, 喙长和头盖长的长度基本相当, 喙顶点呈钩状。侧壁后部弯曲向下, 侧壁皱发育, 并偏离侧壁斜对角线发育, 侧壁后部上方往头盖方向收缩。翼部发达, 有翼齿发育, 在翼齿附近有翼沟形成(图 2I)。角质颤下颚颤缘处在喙顶点处钩状弯曲, 其余发育较平直, 颤缘与翼部交汇处颤角角度约为 110°。

2.1.10 快蛸(*O. tuberculata*) 快蛸隶属八腕目、快蛸科(Ocythoidae)、快蛸属(*Ocythoe*)(图 1J)。快蛸角质颤下颚侧面形态其喙部只有小凸起且喙顶点较尖。侧壁发育很好且较长, 无侧壁皱发育, 侧壁后部上方远离头盖。翼部发育显著, 无翼齿发育。角质颤下颚喙顶点发育出显著的小尖凸, 颤缘处呈锯齿状(图 2J)。

2.1.11 鸮乌贼(*S. oualaniensis*) 鸮乌贼隶属枪形目、柔鱼科、鸮乌贼属(*Sthenoteuthis*)(图 1K)。鸮乌贼角质颤下颚侧面形态其喙部呈等腰三角形, 喙长和头盖长的长度基本相当, 喙顶点呈钩状。侧壁后部弯曲向下, 无侧壁皱发育且侧壁较平坦。翼部发达, 翼齿发育(图 2K)。角质颤下颚颤缘处在喙顶点钩状弯曲, 其余发育较平直, 喙部与翼部交汇处颤角角度约为 120°。

2.1.12 玻璃乌贼(*H. pelagica*) 玻璃乌贼隶属枪形目、柔鱼科、玻璃乌贼属(*Hyaloteuthis*)(图 1L)。玻璃乌贼角质颤下颚侧面形态其喙部呈等腰三角形, 喙长和头盖长的长度基本相当, 喙顶点呈钩状。侧壁后部弯曲向下, 并有侧壁皱发育, 其侧壁皱偏离侧壁斜对角线发育, 侧壁后部上方往头盖方向收缩。翼部发达, 翼齿发育不明显(图 2L)。角质颤下颚颤缘处向内弯曲明显, 喙部与翼部交汇处颤角角度约为 120°。

2.1.13 扁船蛸(*A. argo*) 扁船蛸隶属八腕目、船蛸科(Argonautidae)、船蛸属(*Argonauta*)(图 1M)。扁船蛸角质颤下颚侧面形态其喙部只有小小凸起, 并且喙顶点较钝。侧壁发育很好且较长, 无侧壁皱发育, 侧壁后部上方远离头盖。翼部发育显著, 无翼齿发育。从两侧翼部沿颤缘到喙顶点形似残月(图 2M)。

2.1.14 透明欧文乌贼(*T. pellucida*) 透明欧文乌

贼隶属枪形目、小头乌贼科、欧文乌贼属(*Teuthowenia*)(图 1N)。透明欧文乌贼角质颤下颚侧面形态其喙部呈三角形, 喙长大于头盖长的长度。侧壁后部倾斜向下, 并有侧壁皱发育, 侧壁皱沿侧壁斜对角线发育, 侧壁后部上方往头盖方向收缩。翼部发达, 无翼齿发育(图 2N)。角质颤下颚颤缘处向内弯曲, 喙部与翼部交汇处颤角角度约为 120°。

2.1.15 薄肌水孔蛸(*T. gracilis*) 薄肌水孔蛸隶属八腕目、水孔蛸科(Tremoctopodidae)、水孔蛸属(*Tremoctopus*)(图 1O)。薄肌水孔蛸角质颤下颚侧面形态其喙部极短且发育不明显。侧壁发育很好且较长, 无侧壁皱发育, 侧壁后部上方远离头盖。翼部发育显著, 无翼齿发育。从两侧翼部沿颤缘到喙顶点形似残月(图 2O)。

2.1.16 大帆乌贼(*H. macrohista*) 大帆乌贼隶属枪形目、帆乌贼科、帆乌贼属(图 1P)。大帆乌贼角质颤下颚侧面形态其喙部呈三角形, 喙长大于头盖长。侧壁后部倾斜向下, 并有侧壁皱发育, 其侧壁皱沿侧壁斜对角线发育, 侧壁后部上方往头盖方向收缩。翼部发达, 无翼齿发育(图 2P)。角质颤下颚颤缘处向内弯曲显著, 喙部与翼部交汇处颤角角度大约为 110°。

2.1.17 发光柔鱼(*E. luminosa*) 发光柔鱼隶属枪形目、柔鱼科、发光柔鱼属(*Eucleoteuthis*)(图 1Q)。发光柔鱼角质颤下颚侧面形态其喙部呈三角形, 喙长大于头盖长。侧壁后部弯曲向下, 无侧壁皱发育且其侧壁较平坦。翼部发达, 有翼齿发育(图 2Q)。角质颤下颚在颤缘大约 1/2 处向内弯折明显, 喙部与翼部交汇处颤角角度约为 105°。

2.2 形态信息分类及聚类

2.2.1 角质颤形态信息分类检索 通过大型海洋掠食性鱼类中胃含物食性鉴定出角质颤下颚种类有 2 目 10 科 17 种; 其中, 枪形目 13 种, 八腕目 4 种(图 1 和图 2)。根据头足类角质颤形态特异性结合角质颤形态术语, 编制角质颤形态信息分类检索(表 3)。

2.2.2 角质颤形态信息聚类分析 通过角质颤形态信息在头足类级别进行聚类分析显示, 由科聚到目之间的聚类效果显著。角质颤整体形态的聚类关系中, 10 个科的头足类生物主要被分为 2 组, 分别是枪形目和八腕目。而在目级别之下的聚类过程中, 枪形目的柔鱼科和鱼钩乌贼科、帆乌贼科和爪乌贼科、小头乌贼科和武装乌贼科分别先聚为一组, 其欧式距离分别为 0.1、0.251、0.165; 八腕目的单盘蛸科和船蛸科先聚为一组, 其欧式距离为 0.117(图 3)。

表3 角质颤形态分类检索

Tab.3 Classification retrieval of beak morphology

序号 Number	角质颤形态特征 Feature of beak morphology
1(26)	侧壁为四边形近似菱形, 侧壁后部上方往头盖方向收缩
2(11)	喙部呈三角形, 喙长大于头盖长的长度
3(4)	颤缘处向内弯折发光柔鱼(<i>E. luminosa</i>)
4(3)	颤缘处向内弯曲
5(8)	喙顶点较尖锐
6(7)	侧壁后部倾斜明大帆乌贼(<i>H. macrohista</i>)
7(6)	侧壁后部倾斜不明显....透明欧文乌贼(<i>T. pellucida</i>)
8(5)	喙顶点稍微尖
9(10)	颤角角度为130°左右....赛拉斯帆乌贼(<i>H. cerasina</i>)
10(9)	颤角角度为120°左右....网纹武装乌贼(<i>E. reticulata</i>)
11(2)	喙部呈等腰三角形, 喙长和头盖长的长度基本相当
12(13)	喙顶点无钩状....南爪乌贼(<i>N. africanae</i>)
13(12)	喙顶点呈钩状
14(15)	喙顶点呈钩状尖锐....纺锤乌贼(<i>L. reinhardtii</i>)
15(14)	喙顶点呈钩状略尖
16(19)	翼齿发育明显
17(18)	翼齿近似三角形....夏威夷双柔鱼(<i>N. hawaiiensis</i>)
18(17)	翼齿近似梯形....鸟柔鱼(<i>O. volatilis</i>)
19(16)	翼齿发育不明显
20(21)	翼齿附近有翼沟....鱼钩乌贼(<i>A. lesueurii</i>)
21(20)	翼齿附近无翼沟
22(23)	无侧壁皱发育....鸢乌贼(<i>S. oualaniensis</i>)
23(22)	有侧壁皱发育
24(25)	侧壁皱沿对角线发育....太平洋帆乌贼(<i>H. pacifica</i>)
25(24)	侧壁皱偏离对角线发育....玻璃乌贼(<i>H. pelagica</i>)
26(1)	侧壁为近似长四边形, 侧壁后部上方远离头盖处
27(28)	喙部无凸起....薄肌水孔蛸(<i>T. gracilis</i>)
28(27)	喙部有凸起
29(30)	喙部凸起明显且较尖....快蛸(<i>O. tuberculata</i>)
30(29)	喙部凸起不明显且较钝
31(32)	颤缘呈锯齿状....乍波蛸(<i>J. diaphana</i>)
32(31)	颤缘无锯齿状且较平滑....扁船蛸(<i>A. argo</i>)

注: 角质颤形态相互区别的特征用不同序号表示, 其中加括号以表示它们是相对的特征。

Note: The distinct features of the beaks morphology are represented by different serial numbers, with brackets added to indicate that they are relative features.

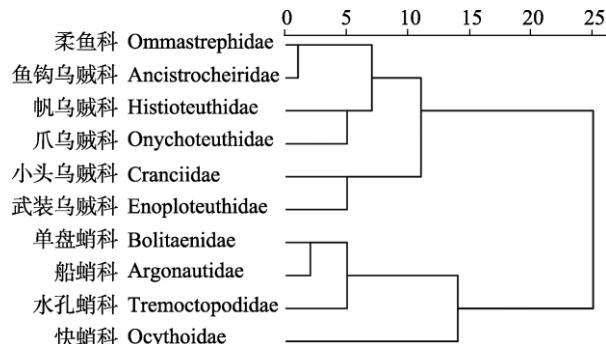


图3 基于角质颤形态信息的头足类聚类分析

Fig.3 Clustering analysis of Cephalopod based on morphological information of beaks

3 讨论

3.1 基于角质颤分析胃含物的可行性

角质颤具有较好的抗腐蚀性和结构稳定性。大型海洋掠食性鱼类胃含物中采集的角质颤下颚, 由于长时间在胃里会受到胃液侵蚀, 其角质颤形态最外围会受到一定的影响, 但是其整体形态特异性基本保留。角质颤为几丁质组织(刘必林等, 2017), 其角质颤的机械强度与其化学成分相关(Miserez *et al.*, 2008), 在机械性能变化中, 其喙部具有很高的机械强度(林静远等, 2020a、b), 从翼部到喙部机械强度逐渐变大, 而在角质颤各个部分中, 喙部受到胃液影响变化最小, 本研究中, 喙部在角质颤鉴定中起到十分重要的作用。因此, 在分类过程中将角质颤侧面形态分为喙部、侧壁、翼部3个部分。

角质颤具有显著的形态特异性, 并具有很好的三维空间立体感。角质颤与鱼类耳石(欧利国等, 2019a、2020)在形态分析中, 虽然都具有种的特异性, 但是, 耳石形态特异性明显仅在内侧面和外侧面, 立体感明显不如角质颤明显。以往国内角质颤形态研究都主要集中在其侧视形态分析上, 而忽视角质颤立体形态特性。通过角质颤侧面形态测量形态参数, 从而进行角质颤形态分析(瞿俊跃等, 2018), 以及利用角质颤侧面形态进行地标点标记(方舟, 2016), 进而提取相关形态信息等。因此, 本研究对胃含物角质颤形态进行分析过程中, 分析了其侧视形态和顶视形态。通过对角质颤进行多维面的分析, 使胃含物角质颤在鉴定过程中, 能准确观察到各个种之间的形态差异。

此外, 以往的大型海洋掠食性鱼类胃含物分析中, 直接利用头足类躯体进行种类鉴定存在一定的局限性。鉴定胃含物头足类种类是通过其躯体等其他外部

特征进行种类鉴定，然而在某些情况时，大型海洋掠食性鱼类在摄食头足类生物后，如消化时间过长，外部形态特征会变得很难辨识。如在帆蜥鱼(*Alepisaurus ferox*)食性分析研究中，虽然通过躯体特征鉴定出多种头足类生物，但仍然存在一定数量的未鉴定头足类(刘攀等, 2019)。基于采集样品的稀缺性和不可重复性，应用头足类内部硬组织角质颤形态进行鉴定，不仅可以对其外部形态进行佐证，而且又丰富了头足类分类鉴定内容，对其食性组成分析更为完善，其效果与传统食性分析相辅相成，对胃含物分析鉴定头足类生物具有十分重要的意义。

3.2 形态特异性对胃含物角质颤识别的有效性

角质颤形态特异性(刘必林等, 2017)在胃含物头足类生物识别中具有很好的优越性，角质颤不仅在空间上是立体感极强的三维构造，而且其二维形态内的细致变化也极为丰富。因此，在研究角质颤种类鉴定过程中，以侧视形态为主，顶视形态为辅，对角质颤形态进行准确描述分析。本研究鉴定枪形目和八腕目，其枪形目的角质颤喙部发育显著，呈三角形，侧壁近似菱形，翼部发达；而八腕目的角质颤喙部发育一般或者不明显，侧壁近似长矩形，翼部发育较好。本研究根据各个种的角质颤喙部形态对其进行初步区分，角质颤喙部主要形态有近似三角形、等腰三角形和凸起形态等。

在枪形目下的各个种，其侧壁均为四边形近似菱形，但大致根据其侧壁后部形态变化可分为 2 种情况，一种是侧壁后部近似水平向下，另一种是侧壁后部倾斜向下。而角质颤在其侧壁上的形态变化又可分为无侧壁皱发育、侧壁皱偏离对角线发育和侧壁皱沿对角线发育 3 种。研究发现，喙部与翼部交汇处所形成的颤角角度大小，影响其角质颤侧面形态中喙顶点和翼部最前端点之间距离的远近，同时，也造成了其角质颤整体形态的变化差异。角质颤喙部内侧为颤缘，各个种的颤缘形态变化丰富，在本研究中有向内弯曲、向内弯折等变化。

在八腕目中的各个种，其喙部变化为无凸起，凸起较钝，凸起较尖。侧壁后部上方均远离头盖处，其侧壁表面较光滑。但在八腕目个别种的颤缘处变化较为特别，其颤缘呈现出锯齿状，这可能与其喙部发育不明显有关。角质颤是头足类的摄食器官，其主要功能是撕咬食物(刘必林等, 2009、2017)，因此，其颤缘处形态变化，很可能是因为捕食需要从而进化出锯齿形状，符合适者生存的自然法则。

3.3 角质颤形态分类和聚类对胃含物分析的重要性

通过对角质颤形态进行系统描述，并对角质颤形态的共性和个性进行了整体归类，进而建立胃含物角质颤分类检索。由于角质颤对头足类种类鉴定具有重要作用，因此，通过分类检索对其胃含物的角质颤形态进行分类，进而识别头足类种类。本研究以角质颤形态的特异性，根据喙部、侧壁、翼部的整体形态信息作为角质颤形态区分的共性信息，将 17 种头足类角质颤中具有共性的形态信息进行归类。枪形目角质颤其侧面形态喙部近似三角形，侧壁为四边形近似菱形等，八腕目角质颤其侧面形态侧壁近似长四边形，因此，区分出 2 个目，把 13 个种角质颤归为枪形目，把 4 个种角质颤归为八腕目。此外，通过角质颤的喙部、侧壁、翼部 3 个重要组成部分的局部细节形态信息，如侧壁皱、颤角角度、翼齿等作为各个种之间区分的个性信息，进而实现种与种之间的形态特征的进一步细分。本研究利用角质颤形态信息所建立的分类检索，在胃含物角质颤形态的种间层次上区分明显，区分出各个种在其形态上具有独特的个性。

此外，本研究通过聚类分析得到的聚类结果主要聚成两大类，分别是枪形目和八腕目，也验证了本研究在角质颤形态分类中共性特征。椭圆傅里叶变换分析得到整体形态信息系数，很好地把多个科级别的头足类角质颤形态共性进行聚类，在目级别其聚类划分与分类检索相一致。通过聚类分析可以对角质颤整体形态共性进行聚类，而对角质颤各个种的个性特征分析需要结合分类检索进行更为细致的分类和归类。以往角质颤形态研究主要分析各个种角质颤形态种间区别(刘必林等, 2015)，并未讨论过多个种角质颤之间内在共性联系。因此，本研究在胃含物角质颤形态的分类上即分析了各个种之间个性特征，也分析了各个种之间的内在联系的共性特征。

随着海洋渔业的迅速发展(陈新军, 2019)，大型海洋掠食性鱼类作为人类捕捞目标物种(林龙山等, 2005)，同时也是竞争者。开展大型海洋掠食性鱼类胃含物的分类研究，将有助于认识大型海洋掠食性鱼类的食物组成和摄食习性，也有利于减轻远洋渔业捕捞与大型海洋掠食性鱼类捕食之间的竞争关系(Ohizumi, 2002)。

4 结论

本研究通过分类检索和聚类分析研究胃含物角质颤形态，认为利用角质颤能实现大型海洋掠食性鱼

类胃含物中头足类种类的识别和分类，并取得很好的分析效果，共鉴定出2目10科17种头足类生物。通过进一步对胃含物角质颤的侧视和顶视形态特征的分析，发现角质颤形态在不同视角下形态特征变化丰富多样。在其分类过程中，角质颤在种与种之间的个性形态差异具有显著独特性，在同一个目中，各个种之间其形态又具有明显的一致性。本研究表明，角质颤可作为胃含物头足类生物鉴定的一种标志，它不仅佐证了以往胃含物分析，丰富了胃含物头足类鉴定的内容，而且有利于进一步完善胃含物头足类分类鉴定体系，为大型海洋掠食性鱼类食性分析研究奠定鉴定基础。

致谢：在此感谢海上观察员们的辛苦采样，以及操亮亮、贺芊菡、崔钰莹、舒畅、卜心宇、力清影、刘岩和储莫闲在实验过程中提供的帮助。

参 考 文 献

- CHEN X J, LIU B L, FANG Z, et al. *Tou zu gang*. Beijing: China Ocean Press, 2019 [陈新军, 刘必林, 方舟, 等. 头足纲. 北京: 海洋出版社, 2019]
- CHEN X J. Development status of world cephalopod fisheries and suggestions for squid jigging fishery in China. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2019, 28(3): 321–330 [陈新军. 世界头足类资源开发现状及我国远洋鱿钓渔业发展对策. 上海海洋大学学报, 2019, 28(3): 321–330]
- CLARKE M R, ROELEVeld M A C. Cephalopods in the diet of sperm whales caught commercially off Durban, South Africa. *African Journal of Marine Science*, 1998, 20(1): 41–45
- CLARKE M R. A handbook for the identification of cephalopod beaks. Oxford: Clarendon Press, 1986
- CLARKE M R. The identification of cephalopod “beaks” and the relationship between beak size and total body weight. *Bulletin of the British Museum (Natural History). Zoology*, 1962, 8(10): 419–480
- CREMER M J, PINHEIRO P C, SIMÕES-LOPES P C. Prey consumed by Guiana dolphin *Sotalia guianensis* (Cetacea, Delphinidae) and franciscana dolphin *Pontoporia blainvilie* (Cetacea, Pontoporiidae) in an estuarine environment in southern Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 2012, 102(2): 131–137
- EVANS K, HINDELI M A. The diet of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in Southern Australian waters. *ICES Journal of Marine Science*, 2004, 61(8): 1313–1329
- FANG Z, CHEN X J, LU H J, et al. Morphological differences in statolith and beak between two spawning stocks for *Illex argentinus*. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(19): 5986–5997 [方舟, 陈新军, 陆化杰, 等. 阿根廷滑柔鱼两个群体间耳石和角质颤的形态差异. 生态学报, 2012, 32(19): 5986–5997]
- 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. *Journal of Fisheries of China*, 2018, 42(7): 1050–1059 [方舟, 金岳, 胡飞飞, 等. 秋季我国近海不同海域短蛸角质颤形态学研究. 水产学报, 2018, 42(7): 1050–1059]
- FANG Z. Fisheries ecology of neon flying squid *Ommastrephes bartramii* in North Pacific Ocean based on beak. Doctoral Dissertation of Shanghai Ocean University, 2016 [方舟. 基于角质颤的北太平洋柔鱼渔业生态学研究. 上海海洋大学博士学位论文, 2016]
- LIN J Y, LIU B L, JIN X. Mechanical strength of *Dosidicus gigas* beak. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2020b, 29(3): 385–391 [林静远, 刘必林, 金宵. 茎柔鱼角质颤的机械强度特性. 上海海洋大学学报, 2020b, 29(3): 385–391]
- LIN J Y, LIU B L, JIN X. Mechanism analysis of cephalopod beak pigmentation. *Journal of Fisheries of China*, 2020, 44(5): 777–783 [林静远, 刘必林, 金宵. 头足类角质颤的色素沉积机制. 水产学报, 2020a, 44(5): 777–783]
- LIN L S, DING F Y, CHEN J H. Analyses on the composition of catches by purse seine from the Western and Central Pacific Ocean. *Marine Fishery*, 2005, 27(1): 10–14 [林龙山, 丁峰元, 程家骅. 中西太平洋金枪鱼围网渔获物组成分析. 海洋渔业, 2005, 27(1): 10–14]
- LIU B L, CHEN X J, FANG Z, et al. Beak of cephalopod. Beijing: Science Press, 2017 [刘必林, 陈新军, 方舟, 等. 头足类角质颤. 北京: 科学出版社, 2017]
- LIU B L, CHEN X J, FANG Z, et al. Species identification of cephalopods based on beak morphometric variables. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2015, 46(6): 1365–1372 [刘必林, 陈新军, 方舟, 等. 基于角质颤长度的头足类种判别. 海洋与湖沼, 2015, 46(6): 1365–1372]
- LIU B L, CHEN X J, FANG Z, et al. Study of age and growth of cephalopod using their beaks. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2014, 23(6): 930–936 [刘必林, 陈新军, 方舟, 等. 利用角质颤研究头足类的年龄与生长. 上海海洋大学学报, 2014, 23(6): 930–936]
- LIU B L, CHEN X J. Beak length analysis of the purple back flying squid *Sthenocephalus oualaniensis* in northwest Indian Ocean. *Progress in Fishery Sciences*, 2010, 31(1): 8–14 [刘必林, 陈新军. 印度洋西北海域鸢鸟贼角质颤长度分析. 渔业科学进展, 2010, 31(1): 8–14]
- LIU B L, CHEN X J. Review on the research development of beaks in Cephalopoda. *Journal of Fisheries of China*, 2009, 33(1): 157–164 [刘必林, 陈新军. 头足类角质颤的研究进展. 水产学报, 2009, 33(1): 157–164]
- LIU B L, LIN J Y, FANG Z, et al. Review on the stable isotopes in cephalopod beaks. *Marine Fisheries*, 2018, 40(2): 242–248 [刘必林, 林静远, 方舟, 等. 头足类角质颤稳定同位素研究进展. 海洋渔业, 2018, 40(2): 242–248]
- LIU P, DAI X J, WANG J, et al. Composition of stomach contents of longnose lancetfish (*Alepisaurus ferox*) in western tropical Pacific Ocean. *South China Fisheries*

- Science, 2019, 15(1): 20–30 [刘攀, 戴小杰, 王杰, 等. 热带西太平洋帆蜥鱼胃含物组成分析. 南方水产科学, 2019, 15(1): 20–30]
- MISEREZ A, SCHNEBERK T, SUN C J, et al. The transition from stiff to compliant materials in squid beaks. Science, 2008, 319(5871): 1816–1819
- OHIZUMI H. Dietary studies of toothed whales: A review of technical issues and new topics. Fisheries Science, 2002, 68(1): 264–267
- OU L G, LIU B L, FANG Z. Identification of sagittal otolith morphology and sulcus morphology based on elliptic Fourier transform. Marine Fishery, 2019, 41(4): 385–396 [欧利国, 刘必林, 方舟. 基于椭圆傅里叶变换的鱼类矢耳石和听沟形态识别. 海洋渔业, 2019b, 41(4): 385–396]
- OU L G, LIU B L. Identification of sagittal otolith shapes of four species in family Carangidae based on landmark morphometrics analysis. Journal of Dalian Ocean University, 2020, 35(1): 114–120 [欧利国, 刘必林. 基于地标点法的4种鲹科鱼类矢耳石形态分类. 大连海洋大学学报, 2020, 35(1): 114–120]
- OU L G, LIU B L. Sagittae morphology of genus *Decapterus* from Dongsha Islands in South China Sea. South China Fisheries Science, 2019a, 15(3): 33–40 [欧利国, 刘必林. 南海东沙群岛海域圆鲹属鱼类矢耳石的形态特征分析. 南方水产科学, 2019a, 15(3): 33–40]
- QU J Y, LI J H, CHEN P, et al. The morphology and growth characteristics of beaks of European common cuttlefish (*Sepia officinalis*) in the coast of West Africa. Progress in Fishery Sciences, 2018, 39(2): 164–170 [瞿俊跃, 李建华, 陈芃, 等. 西非沿岸乌贼角质颤形态及生长特征. 渔业科学进展 2018, 39(2): 164–170]
- SMALE M J, CLARKE M R, KLAGES N T W, et al. Octopod beak identification-resolution at a regional level (Cephalopoda, Octopoda: Southern Africa). South African Journal of Marine Science, 2010, 13(1): 269–293
- SMALE M J, CLIFF G. Cephalopods in the diets of four shark species (*Galeocerdo cuvier*, *Sphyra lewini*, *S. zygaena* and *S. mokarran*) from Kwazulu-Natal, South Africa. South African Journal of Marine Science, 1998, 20(1): 241–253
- SU H, FANG Z, CHEN X J. Beak shape identification of two oceanic squids based on different methods. Marine Fisheries, 2016, 38(3): 225–235 [苏杭, 方舟, 陈新军. 2种大洋性柔鱼类角质颤形态识别法的比较. 海洋渔业, 2016, 38(3): 225–235]
- TAKASHI O. Cuttelfishes and squids of the world (New edition). Tokyo: Tokai University Press, 2015
- XAVIER J C, CHEREL Y. Cephalopod beak guide for the Southern Ocean. Cambridge: British Antarctic Survey, 2009

(编辑 陈严)

Systematic Classification of Cephalopod Beaks from Stomach Contents of Six Large Marine Predatory Fishes

OU Liguo¹, GU Xinyu¹, WANG Binyan², LIU Bilin^{1,3①}

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

2. College of Information Technology, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 3. National Distant-Water Fisheries Engineering Research Center, Shanghai Ocean University, Key Laboratory of Oceanic Fisheries Exploration, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract With extensive utilization of fishery resources, it is important to understand the related feeding habits of large marine predatory fish. In traditional studies on stomach contents, cephalopod organisms in the stomach of fish are identified mainly on the basis of cephalopod body characteristics. However, because the physical characteristics of cephalopods are affected by digestive juices in fish stomachs, the appearance of cephalopods are easily destroyed. Therefore, there are some limitations in the identification of cephalopods based on these characteristics. Cephalopod beaks have morphological characteristics that can be used for species identification and classification, but the classification of cephalopod beaks from stomach contents of large marine predatory fish has not yet been conducted. Thus, in order to investigate the possibility of classifying cephalopod beaks from stomach contents of six large marine predatory fishes, we examined a total of 36 fish stomachs from the South Atlantic, Middle East Pacific, and Western Indian Oceans in October 2017, March~May 2018, and November 2018, and analyzed cephalopod beak morphology. In this study, two-dimensional digital images of beak morphology were collected. The side and top morphologies of each lower beak were collected for species identification. Based on the morphological characteristics of the beak and the terminology related to beak morphology, a classification retrieval table for beak morphology was developed. The morphology coefficients were analyzed by clustering at the family level by extracting the elliptic Fourier descriptor coefficients of beak morphology. Results showed that a total of 17 species of cephalopods were found in two orders and ten families through species identification using beak morphology. Analysis of the beak morphology from stomach contents revealed that the morphological characteristics of the beaks of 17 species of cephalopods are clearly different among species. According to the classification retrieval of beak morphology, the lower beak of the rostrum of 13 species of Teuthoidea was triangular and isosceles triangle, and the lateral wall was approximately rhomboid. The wings were well-developed. The lower beak of the rostrum of four species of Octopoda was developed, and the lateral wall was approximately a long quadrangle. Wing development occurred. The morphology of beaks in different cephalopods has unique characteristics, and the characteristics of each species are very different, as indicated during the analysis. Cluster analysis of morphological information from beaks was effective for distinguishing cephalopods at the order level. In the cluster analysis, beak morphology was divided into two main parts: one mainly corresponded to Teuthoidea and the other corresponded to Octopoda. The identification and classification of beak morphology from stomach contents can be used as a marker for the biological identification of cephalopods. This not only can support the recognition of cephalopods from stomach contents, but also enrich the identification content of cephalopods from stomach contents. This study lays the foundation for the classification and identification of cephalopods in the stomachs of large marine predatory fish.

Key words Cephalopod; Lower beak; Large marine predatory fishes; Stomach contents; Classification search; Cluster analysis

① Corresponding author: LIU Bilin, E-mail: bl-liu@shou.edu.cn