

不同水域刀鲚形态的分析比较

王丹婷¹, 杨健^{1,2*}, 姜涛¹, 刘洪波², 沈新强³

(1. 南京农业大学无锡渔业学院, 江苏 无锡 214081;

2. 中国水产科学研究院淡水渔业研究中心,

中国水产科学研究院内陆渔业生态环境与资源重点开放实验室, 江苏 无锡 214081;

3. 中国水产科学研究院东海水产研究所, 上海 200090)

摘要: 选取采于黄海吕泗渔场(吕泗群体)和大沙渔场(大沙群体), 长江口崇明岛(崇明群体), 长江芜湖江段(长江芜湖群体), 钱塘江口舟山东霍山(舟山群体), 黄河东营江段(黄河群体)的刀鲚, 测量全长、体长等14个可量性状和20个框架结构数据并计算肥满度。针对不同性别和不同水域的刀鲚所测得的形态学数据进行多元统计分析。结果表明, 雌雄刀鲚在体长上没有显著性差异, 在肥满度上雌性显著大于雄性, 在反映躯干纵向长度的性状和框架结构上, 雌性也显著大于雄性; 两个黄海群体的形态与长江崇明和芜湖群体最为接近, 与舟山群体和黄河群体都有显著差别, 显示黄海群体最有可能洄游进入长江, 与长江两群体间具有关联性; 而舟山群体和黄河群体可能较独立于其它群体, 关联性不明显。

关键词: 刀鲚; 形态学; 两性异形; 框架结构; 多元统计分析

中图分类号: Q 958.8; S 917

文献标志码: A

刀鲚(*Coilia nasus*)俗称刀鱼, 隶属于鲱形目(Clupeiformes)鲱科(Engraulidae)鲱属(*Coilia*), 为我国重要的经济鱼类。刀鲚在我国黄海、渤海、东海和通海的江河如辽河、海河、黄河、长江、钱塘江等均有发现^[1]。

脊椎动物普遍存在两性异形现象, 而且多种淡水鱼和海水鱼都存在该现象^[2]。性选择、生态位分化、两性竞争等都会造成雌雄间的形态特征出现分化, 出现两性异形现象^[3]。所以测定刀鲚的两性异形, 探讨其形成原因, 将有助于深入理解该物种在此方向上进化的选择压力及其作用效果, 同时为其他相关研究提供数据基础。另外, 刀鲚可以按水系分为长江、钱塘江等生态型, 而进入黄河还可能分一、二个生态型^[4], 并且生殖季节刀鲚有可能集成大群, 游向固定的河口区^[1]。钱塘江刀鲚分布范围较小, 长江刀鲚分布比较广^[5], 黄河刀鲚主要分布在北方海域^[1]。目前, 刀鲚不同海域分布与洄游河口的具体关系尚不明确, 虽有鲱属种间差异在形态

学上的研究^[3,6], 但有关刀鲚种内形态差异的研究尚少, 而不同水系或者同一水系生态类群的形态特征又与其生活环境和行为关系密切。随着测量方法、统计分析方法等的不断进步^[7], 形态学分析已经广泛用于种群判别^[8-9]、杂交子代分析^[10-11]和物种有效性^[5,12]等研究之中。

本研究运用形态学分析、多元统计分析手段, 分析了刀鲚的两性异形、不同水域的洄游刀鲚群体的形态特征及雌雄刀鲚发育规律, 探讨了导致刀鲚两性异形进化的选择压力; 同时, 通过不同种群的形态比较, 得到不同水系、不同群体的形态特征, 探讨了海区种群与水系分布的对应关系, 群体分布的特征以及相互之间的关联性, 为进一步研究刀鲚的洄游机制, 洄游特点和洄游路线等提供依据。刀鲚具有重要经济价值, 但是资源已经在大幅度减少^[1,13-16], 了解刀鲚的群体特征和洄游规律, 将有助于刀鲚资源的保护。

收稿日期:2011-08-02 修回日期:2011-10-26

资助项目:国家“九七三”重点基础研究发展计划(2010CB429005);国家自然科学基金项目(30871920)

通讯作者:杨健, E-mail: jiany@ffrc.cn

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验所用刀鲚样本采集时间、地点、数量等见

表 1。其中,吕泗刀鲚、大沙刀鲚为两个黄海群体。黄河刀鲚样本获取时因内脏已被用于其它研究,故无法判别性别和称重,所以黄河样本不参与肥满度的计算,相关分析和两性异形分析。

表 1 刀鲚的采样资料
Tab.1 Sampling details of *C. nasus*

| 样本 sample | 数量 number | 性别 sex(♀/♂) | 采样地 sampling site | 采样时间 sampling date |
|--------------|--------------|----------------|--|-----------------------|
| 吕泗刀鲚(LSCN) | 20 | 10/10 | 吕泗渔场 Lvsi fishing ground of the Yellow Sea | 2009-04 |
| 大沙刀鲚(DSCN) | 20 | 10/10 | 大沙渔场 Dasha fishing ground of the Yellow Sea | 2009-04 |
| 崇明岛刀鲚(CMCN) | 20 | 10/10 | 长江口崇明岛 Chongming island of the Yangtze River estuary | 2009-03/2010-03 |
| 芜湖刀鲚(WHCN) | 20 | 10/10 | 长江芜湖江段 Wuhu section in the Yangtze River | 2010-07 |
| 舟山刀鲚(ZSCN) | 20 | 9/11 | 钱塘江口舟山东霍山 Donghuoshan of Zhoushan Islands in the Qiantang River estuary | 2011-05 |
| 黄河刀鲚(HHCN)* | 16 | | 黄河东营流域 Dongying section in the Yellow River | 2009-09 |

注: * 黄河刀鲚为去除内脏样本,无法判定性别。

Notes: The genders of HHCN cannot be determined due to visceraless.



图 1 刀鲚的采样点水域示意图

Fig.1 Map of the sampling sites of *C. nasus*

1.2 样品测量

用游标卡尺测量传统性状和框架结构。传统性状包括:全长(total length, TL)、体长(standard length, SL)、眼径(eye diameter, ED)、上颌骨长(length of maxillary, LMa)、下颌长(length of mandible, LM)、背鳍长(length of dorsal fin, LDF)、腹鳍长(length of pectoral fin, LPF)、体背高(背鳍起点)(body depth at dorsal, BDd)、体高(肛门)(body depth at anus, BDa)、头长(head length, HL)、头高(head depth, HD)、眼间距(interorbital width, ID)、尾柄高(caudal peduncle depth, CD)、尾鳍长(length of tail fin, LTF)等 14 个可量性状;框架结构数据包括由胸鳍基部(P1)、吻前端(P2)、腹鳍起点(P3)、额部有鳞部最前缘(P4)、臀鳍起点(P5)、背鳍起点(P6)、臀鳍末端(P7)、背鳍末端(P8)、尾鳍背部起点(P9)等 9 个测量坐标点之间

的距离所形成的 20 个框架数据(图 2),精确至 0.05 mm。电子天平测量体质量,精确至 0.01 g。

1.3 数据分析

通过所测数据计算刀鲚个体的肥满度(relative fatness),肥满度计算公式:RF(%) = 鱼体总质量(g)/鱼体长(cm)³ × 100。为消除由样品规格差异对形态参数值所造成的影响,将各参数值除以体长值予以校正。数据在作进一步统计分析前检验其正态分布性和方差同质性检测,经过分析,两性异形分析的数据符合方差分析的要求可以选用单因素方差分析(One-Way ANOVA),不同水域的形态差异则采用非参分析方法进行分析。对雌雄刀鲚样本的形态学数据进行单因素方差分析、主成分分析、判别分析等。对不同群体的刀鲚样本形态学数据进行 Kruskal-Wallis H 检验、主成分分析、多维尺度分析、判别分析等。在判别分析中,判别准确率的计算公式为

$$\text{判别准确率 } P1 = O/M$$

$$\text{判别准确率 } P2 = O/N$$

式中, O 为刀鲚群体判别正确的尾数, M 为该群体实际尾数, N 为判入该群体的尾数。

综合判别率(integrated discriminant accuracy)

$$P0 = \frac{\sum_{i=1}^k A_i}{\sum_{i=1}^k B_i}$$

式中, A_i 为第 i 个群体中判别正确的尾数, B_i 为第 i 个群体中的实际尾数, k 为群体数。

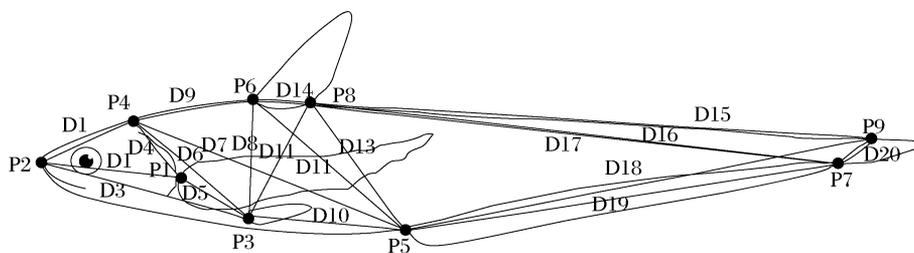


图2 刀鲚形态度量框架

9个坐标点之间的距离形成20个框架数据。D表示各点间的直线距离。D1:P2-P4; D2:P1-P2; D3:P2-P3; D4:P1-4; D5:P1-P3; D6:P3-P4; D7:P4-P5; D8:P3-P6; D9:P4-P7; D10:P3-P5; D11:P5-P6; D12:P3-P8; D13:P5-P8; D14:P6-P8; D15:P8-P9; D16:P7-P8; D17:P6-P7; D18:P5-P9; D19:P5-P7; D20:P7-P9。

P1:胸鳍起点; P2:吻前端; P3:腹鳍起点; P4:头背部末端; P5:臀鳍起点; P6:背鳍起点; P7:臀鳍末端; P8:背鳍末端; P9:尾鳍背部起点。

Fig. 2 The truss networks for distance measures of *C. nasus*

Twenty truss parameters are obtained by measurements of the distances between the two of 9 landmark points. The “D” means the distance between the points. D1:P2-P4; D2:P1-P2; D3:P2-P3; D4:P1-4; D5:P1-P3; D6:P3-P4; D7:P4-P5; D8:P3-P6; D9:P4-P7; D10:P3-P5; D11:P5-P6; D12:P3-P8; D13:P5-P8; D14:P6-P8; D15:P8-P9; D16:P7-P8; D17:P6-P7; D18:P5-P9; D19:P5-P7; D20:P7-P9.

P1:Origin of operculum fin; P2:Tip of snout; P3:Origin of pelvic fin; P4:Terminus of head back; P5:Origin of anal fin; P6:Origin of dorsal fin; P7:Terminus of anal fin; P8:Terminus of dorsal fin; P9:Dorsal origin of caudal fin.

刀鲚在生殖洄游过程中,诸多生理指标都会发生变化^[17-18],调查研究^[17]表明,长江下游的刀鲚比较肥大,体质量较大,而同样体长的上游刀鲚则相对瘦削,体质量较轻。可能是由于刀鲚在洄游过程中停止摄食,体内脂肪消耗的原因。肥满度恰好是能表征动物的生理或营养状况的形态生理指数^[19],因此刀鲚肥满度能更加准确地定量反映刀鲚洄游能量的消耗对其形态和体质量的影响。所以为消除洄游途中体质量消耗对形态的影响,在本研究中将计算样本的肥满度,使用二元定距变量相关分析方法计算出肥满度与每个参数的Pearson简单相关系数,找出与肥满度在数值上呈显著性相关的变量。然后去除这些与肥满度有显著性相关的变量后则为相对较稳定的性状,对剩余变量再次进行判别分析。

所有数据的统计分析用Microsoft Excel 2010和SPSS 16.0统计软件包完成,部分图表绘制由PAST软件完成。

2 结果

2.1 刀鲚的两性异形

比较样本两性体长、体质量、肥满度以及局部性状特征的差异,结果表明,经过One-Way ANOVA检验,雌雄刀鲚在体长上并没有显著性差异,但是雌性体质量却显著高于雄性,肥满度也

是雌性显著大于雄性,即同等体长的雌雄刀鲚,雌性身体会更加趋向于肥满,而雄性较为瘦削;在局部形态上,体长为协变量的One-Way ANCOVA分析显示,下颌长、体背高、体高等性状具有显著性差异($P < 0.05$),并且除下颌长和头长,其他性状均为雌性大于雄性,且具有显著性差异的性质主要表现在鱼体纵向方向的长度和腹部特征,其他局部特征则不存在显著性差异(表2)。

将所有样本的形态学参数进行主成分分析,所得的9个主成分对雌性刀鲚间总变异的累计贡献率为73.18%。它们包含了总变异的大部分,腹鳍长/体长、尾鳍长/体长、全长/体长等在第一主成分上有较高的负载(解释20.82%的变异),主要反映的是刀鲚的运动相关性状^[20];D11/体长、D13/体长、D10/体长等在第二主成分有较高的负载(解释12.05%的变异),主要反映的是体高和腹部特征等躯干垂直方向的大小。综上可认为,刀鲚的形态特征很大程度取决于运动功能性状和腹部结构参数。

雌雄刀鲚形态特征的第一和第二主成分散布图见图3。雌雄形态特征变量在第一主成分的分值无显著的差异(t 检验, $F = 3.246, P = 0.075$),在第二主成分的分值差异显著(t 检验, $F = 12.087, P = 0.001$)。雌性刀鲚分布均匀,而雄性在主成分2上的投影则较为集中,与雌性有显著

性差异,所以雌雄刀鲚的差异主要集中于躯干部 成分上的分布中心相距较近,并不能显著区分。纵向的长短。但是总体上,刀鲚的雌雄个体在主

表 2 雌雄刀鲚形态特征的描述性统计值

Tab.2 Descriptive statistics of morphological trait measurements of female and male *C. nasus*

| 指标 items | 数量 <i>n</i> | 雌性 female | | 数量 <i>n</i> | 雄性 male | | <i>F</i> 值和显著水平 <i>F</i> and sig. |
|-------------|----------------|---------------------|--|----------------|---------------------|--|--------------------------------------|
| | | 平均数 ± 标准差 mean ± SD | | | 平均数 ± 标准差 mean ± SD | | |
| 体质量/g BW | 49 | 73.92 ± 13.93 | | 51 | 65.80 ± 14.08 | | 8.405, ** <i>F</i> > <i>M</i> |
| 全长/mm TL | 49 | 293.88 ± 17.76 | | 51 | 288.74 ± 20.68 | | 0.988, ns |
| 体长/mm SL | 49 | 262.63 ± 16.92 | | 51 | 258.22 ± 19.59 | | 1.446, ns |
| 眼径/mm ED | 49 | 6.14 ± 0.37 | | 51 | 6.20 ± 0.43 | | 2.231, ns |
| 上颌长/mm LMa | 49 | 45.24 ± 3.49 | | 51 | 45.24 ± 4.02 | | 1.049, ns |
| 下颌长/mm LM | 49 | 21.07 ± 1.31 | | 51 | 21.18 ± 1.26 | | 4.466, * <i>F</i> < <i>M</i> |
| 背鳍长/mm LDF | 49 | 37.48 ± 2.92 | | 51 | 36.57 ± 3.52 | | 0.960, ns |
| 腹鳍长/mm LPF | 49 | 18.40 ± 1.25 | | 51 | 18.53 ± 1.20 | | 1.218, ns |
| 体背高/mm BDd | 49 | 44.55 ± 3.55 | | 51 | 41.93 ± 2.97 | | 15.236, *** <i>F</i> > <i>M</i> |
| 体高/mm BDa | 49 | 38.25 ± 2.62 | | 51 | 36.52 ± 2.88 | | 11.085, ** <i>F</i> > <i>M</i> |
| 头长/mm HL | 49 | 38.44 ± 2.23 | | 51 | 38.64 ± 2.94 | | 4.071, * <i>F</i> < <i>M</i> |
| 头高/mm HD | 49 | 23.40 ± 2.08 | | 51 | 22.88 ± 1.91 | | 0.497, ns |
| 眼间距/mm ID | 49 | 13.19 ± 1.20 | | 51 | 12.89 ± 1.00 | | 0.969, ns |
| 尾柄高/mm CD | 49 | 7.54 ± 0.66 | | 51 | 7.17 ± 0.69 | | 6.390, * <i>F</i> > <i>M</i> |
| 尾鳍长/mm LTF | 49 | 24.06 ± 2.33 | | 51 | 23.54 ± 2.96 | | 0.811, ns |
| D1 | 49 | 20.22 ± 1.63 | | 51 | 19.85 ± 1.60 | | 0.736, ns |
| D2 | 49 | 42.52 ± 2.87 | | 51 | 42.27 ± 3.41 | | 1.805, ns |
| D3 | 49 | 67.41 ± 4.58 | | 51 | 67.08 ± 4.81 | | 2.155, ns |
| D4 | 49 | 29.61 ± 2.98 | | 51 | 29.01 ± 3.06 | | 0.005, ns |
| D5 | 49 | 27.32 ± 2.72 | | 51 | 26.56 ± 2.99 | | 0.472, ns |
| D6 | 49 | 54.49 ± 4.28 | | 51 | 53.52 ± 4.59 | | 0.010, ns |
| D7 | 49 | 97.82 ± 8.16 | | 51 | 96.00 ± 9.07 | | 0.011, ns |
| D8 | 49 | 42.74 ± 3.40 | | 51 | 40.40 ± 2.63 | | 13.311, *** <i>F</i> > <i>M</i> |
| D9 | 49 | 46.09 ± 4.83 | | 51 | 45.48 ± 4.90 | | 0.438, ns |
| D10 | 49 | 50.04 ± 4.47 | | 51 | 48.08 ± 4.62 | | 10.748, ** <i>F</i> > <i>M</i> |
| D11 | 49 | 63.22 ± 4.39 | | 51 | 61.41 ± 5.08 | | 4.081, * |
| D12 | 49 | 42.87 ± 3.86 | | 51 | 40.73 ± 2.85 | | 8.390, ** <i>F</i> > <i>M</i> |
| D13 | 49 | 51.47 ± 3.94 | | 51 | 49.71 ± 4.16 | | 4.232, * <i>F</i> > <i>M</i> |
| D14 | 49 | 14.51 ± 1.40 | | 51 | 14.14 ± 1.57 | | 0.470, ns |
| D15 | 49 | 190.71 ± 13.19 | | 51 | 187.51 ± 15.05 | | 0.051, ns |
| D16 | 49 | 187.56 ± 12.86 | | 51 | 183.95 ± 15.60 | | 0.171, ns |
| D17 | 49 | 201.91 ± 13.47 | | 51 | 198.24 ± 16.61 | | 0.023, ns |
| D18 | 49 | 160.22 ± 10.65 | | 51 | 157.28 ± 11.98 | | 0.268, ns |
| D19 | 49 | 154.15 ± 12.53 | | 51 | 152.07 ± 11.97 | | 0.212, ns |
| D20 | 49 | 9.03 ± 1.19 | | 51 | 8.91 ± 1.02 | | 0.007, ns |
| 肥满度 RF | 49 | 0.40 ± 0.04 | | 51 | 0.38 ± 0.03 | | 15.122, *** <i>F</i> > <i>M</i> |

注:F;雌体; M;雄体。体长、肥满度用单因素方差进行分析,其余均以体长用协变量作单因素协方差进行分析。

Notes:F;females; M;males. *F* values of One-Way ANOVA are used for body length and those of ANCOVA are used for other morphological variables measured.

* :*P* < 0.05, ** :*P* < 0.01, *** :*P* < 0.001.

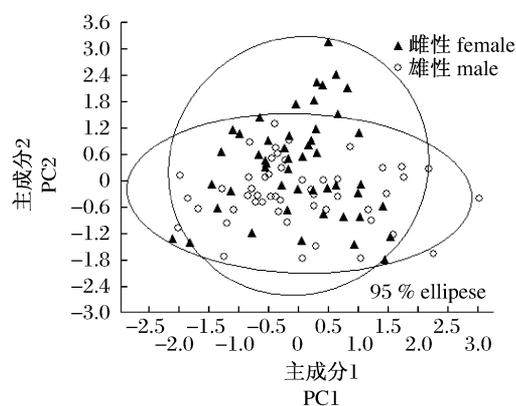


图3 雌雄刀鲚形态测量特征的主成分分析

Fig. 3 Principal component analysis for morphological trait measurements of female and male *C. nasus*

对所有数据进行判别分析,可以得到对判别

函数贡献率较大的为体背高、体高、D8 等综合上述多种分析的结果,雌雄刀鲚在身体大小上的差异并不显著,除了部分与身体纵向长度有关的性状外,大部分形态学性状差异均不显著,可以认为,雌雄刀鲚并没有在形态上出现明显的分化。

2.2 不同水域类群差异

6个刀鲚群体形态差异显著,在体长上:舟山刀鲚 < 吕泗刀鲚 < 崇明岛刀鲚 < 大沙刀鲚 < 芜湖刀鲚 < 黄河刀鲚;在肥满度上:芜湖刀鲚 < 舟山刀鲚 < 吕泗刀鲚 < 大沙刀鲚 < 崇明岛刀鲚(表3);在局部形态特征上,经过 Kruskal-Wallis H 检验显示,除 D3/体长、D4/体长、D10/体长、D11/体长、D14/体长外,均存在显著性差异 ($P < 0.05$)。

表3 6个水域刀鲚群体的形态特征描述性统计值

Tab. 3 Descriptive statistics of morphological trait measurements of *C. nasus* collected from 6 different water areas

| 指标 index | 吕泗刀鲚 LSCN | 大沙刀鲚 DSCN | 崇明岛刀鲚 CMCN | 芜湖刀鲚 WHCN | 黄河刀鲚 HHCN | 舟山刀鲚 ZSCN | P 值 sig. |
|-------------|----------------|---------------|----------------|----------------|----------------|----------------|-------------|
| 数量 N | 20 | 20 | 20 | 20 | 16 | 20 | |
| 体质量/g BW | 66.33 ± 17.96 | 67.49 ± 7.75 | 72.28 ± 12.76 | 84.13 ± 9.67 | | 58.67 ± 9.40 | 0.000, *** |
| 全长/mm TL | 283.9 ± 19.27 | 292.00 ± 9.51 | 290.00 ± 13.94 | 316.00 ± 12.53 | 328.90 ± 10.10 | 274.81 ± 11.96 | 0.000, *** |
| 体长/mm SL | 254.38 ± 17.21 | 261.00 ± 8.78 | 255.00 ± 24.71 | 284.00 ± 11.23 | 295.27 ± 10.63 | 242.90 ± 11.33 | 0.000, *** |
| 眼径/mm ED | 6.11 ± 0.44 | 6.29 ± 0.34 | 6.21 ± 0.29 | 6.33 ± 0.40 | 6.18 ± 0.43 | 5.91 ± 0.41 | 0.000, *** |
| 上颌长/mm LMI | 43.77 ± 4.30 | 44.68 ± 2.37 | 44.18 ± 3.42 | 49.24 ± 2.71 | 49.44 ± 2.06 | 44.34 ± 2.93 | 0.001, *** |
| 下颌长/mm LM | 21.02 ± 1.43 | 20.79 ± 0.93 | 20.65 ± 1.22 | 22.50 ± 0.96 | 23.29 ± 1.02 | 20.66 ± 0.78 | 0.000, *** |
| 背鳍长/mm LDF | 35.37 ± 4.81 | 37.06 ± 3.06 | 36.66 ± 2.39 | 38.47 ± 2.51 | 40.85 ± 2.19 | 37.53 ± 2.28 | 0.000, *** |
| 腹鳍长/mm LPF | 18.36 ± 1.21 | 18.00 ± 0.85 | 17.94 ± 1.49 | 19.0 ± 40.90 | 19.37 ± 1.61 | 18.99 ± 1.18 | 0.000, *** |
| 体背高/mm BDd | 43.16 ± 5.25 | 44.02 ± 3.58 | 42.85 ± 2.67 | 43.49 ± 1.77 | 49.13 ± 2.40 | 42.55 ± 3.48 | 0.000, *** |
| 体高/mm BDa | 36.93 ± 3.86 | 37.20 ± 2.49 | 37.48 ± 1.952 | 39.34 ± 2.01 | 41.83 ± 2.40 | 35.89 ± 2.75 | 0.005, ** |
| 头长/mm HL | 37.10 ± 2.49 | 37.78 ± 1.42 | 38.15 ± 2.39 | 41.44 ± 1.66 | 43.58 ± 1.36 | 38.26 ± 2.61 | 0.000, *** |
| 头高/mm HD | 22.80 ± 2.36 | 22.90 ± 1.49 | 23.71 ± 2.08 | 24.61 ± 1.58 | 24.83 ± 1.06 | 21.67 ± 1.09 | 0.005, * |
| 眼间距/mm ID | 12.59 ± 1.31 | 12.80 ± 0.54 | 13.03 ± 1.50 | 14.06 ± 0.62 | 14.21 ± 0.53 | 12.71 ± 0.50 | 0.000, *** |
| 尾柄高/mm CD | 7.20 ± 0.76 | 7.41 ± 0.63 | 7.60 ± 0.57 | 7.83 ± 0.53 | 7.55 ± 0.79 | 6.73 ± 0.46 | 0.001, *** |
| 尾鳍长/mm LTF | 23.35 ± 2.99 | 23.25 ± 1.81 | 22.64 ± 2.77 | 24.08 ± 2.92 | 30.18 ± 7.35 | 25.65 ± 1.77 | 0.000, *** |
| D1 | 19.67 ± 1.82 | 20.04 ± 1.30 | 20.31 ± 2.12 | 20.18 ± 1.16 | 20.94 ± 1.17 | 19.98 ± 1.60 | 0.000, *** |
| D2 | 41.11 ± 2.96 | 44.08 ± 6.46 | 41.46 ± 2.53 | 46.48 ± 1.76 | 47.73 ± 1.46 | 40.34 ± 2.17 | 0.002, ** |
| D3 | 66.64 ± 4.36 | 66.17 ± 9.15 | 66.09 ± 3.55 | 72.59 ± 3.33 | 75.70 ± 3.04 | 62.74 ± 2.89 | 0.070, ns |
| D4 | 28.04 ± 3.27 | 29.16 ± 1.73 | 28.81 ± 2.42 | 33.28 ± 1.61 | 32.08 ± 3.72 | 27.24 ± 1.52 | 0.772, ns |
| D5 | 26.53 ± 3.70 | 27.68 ± 2.04 | 27.20 ± 1.70 | 29.16 ± 1.67 | 30.22 ± 2.13 | 24.12 ± 2.28 | 0.005, ** |
| D6 | 53.69 ± 3.64 | 55.18 ± 2.86 | 52.97 ± 3.70 | 59.00 ± 2.27 | 61.69 ± 2.26 | 49.15 ± 2.97 | 0.001, ** |
| D7 | 94.67 ± 7.21 | 98.39 ± 4.00 | 96.60 ± 5.83 | 108.00 ± 3.66 | 111.05 ± 3.90 | 87.09 ± 6.43 | 0.000, *** |
| D8 | 42.14 ± 4.92 | 42.82 ± 3.09 | 40.45 ± 2.33 | 41.33 ± 1.52 | 47.30 ± 2.70 | 41.00 ± 3.08 | 0.000, *** |
| D9 | 44.41 ± 4.16 | 46.32 ± 2.87 | 44.94 ± 4.35 | 51.68 ± 2.94 | 54.02 ± 3.11 | 41.54 ± 3.29 | 0.003, * |
| D10 | 48.53 ± 5.97 | 50.26 ± 3.58 | 48.02 ± 3.42 | 52.82 ± 2.40 | 57.02 ± 3.18 | 45.58 ± 3.91 | 0.172, ns |
| D11 | 61.07 ± 5.09 | 62.78 ± 2.58 | 62.64 ± 3.37 | 67.75 ± 2.55 | 70.23 ± 2.65 | 57.25 ± 3.21 | 0.085, ns |

续表 3

| 指标 index | 吕泗刀鲚 LSCN | 大沙刀鲚 DSCN | 崇明岛刀鲚 CMCN | 芜湖刀鲚 WHCN | 黄河刀鲚 HHCN | 舟山刀鲚 ZSCN | P 值 sig. |
|-------------|----------------|---------------|----------------|---------------|---------------|---------------|-------------|
| D12 | 42.58 ± 5.12 | 43.26 ± 3.27 | 40.33 ± 2.33 | 41.53 ± 2.16 | 47.10 ± 3.37 | 41.20 ± 3.52 | 0.000, *** |
| D13 | 48.99 ± 5.21 | 51.45 ± 2.09 | 51.58 ± 2.91 | 54.30 ± 2.19 | 56.26 ± 8.19 | 46.54 ± 2.78 | 0.008, ** |
| D14 | 14.15 ± 1.66 | 14.10 ± 1.45 | 14.39 ± 0.90 | 15.36 ± 1.51 | 15.54 ± 0.93 | 13.60 ± 1.38 | 0.126, ns |
| D15 | 183.99 ± 12.38 | 190.00 ± 7.40 | 191.00 ± 10.43 | 206.00 ± 8.91 | 213.35 ± 7.84 | 174.12 ± 8.27 | 0.000, *** |
| D16 | 179.30 ± 12.87 | 187.00 ± 7.09 | 187.00 ± 10.58 | 204.00 ± 8.56 | 210.34 ± 7.98 | 171.02 ± 7.92 | 0.000, *** |
| D17 | 194.45 ± 13.88 | 201.00 ± 7.51 | 202.00 ± 11.25 | 218.00 ± 9.94 | 225.27 ± 7.38 | 184.45 ± 8.74 | 0.000, *** |
| D18 | 154.29 ± 9.99 | 158.00 ± 7.27 | 159.00 ± 8.54 | 173.00 ± 7.98 | 176.90 ± 7.80 | 149.46 ± 7.40 | 0.003, ** |
| D19 | 148.29 ± 10.32 | 153.00 ± 6.68 | 151.00 ± 13.18 | 168.00 ± 7.57 | 170.97 ± 7.98 | 145.01 ± 7.47 | 0.000, *** |
| D20 | 9.42 ± 1.35 | 8.88 ± 0.84 | 8.98 ± 0.79 | 9.51 ± 1.00 | 8.47 ± 0.70 | 8.07 ± 0.87 | 0.000, *** |
| 肥满度 RF | 0.39 ± 0.50 | 0.38 ± 0.36 | 0.41 ± 0.02 | 0.37 ± 0.27 | | 0.41 ± 0.02 | 0.000, *** |

注:表中数据用平均值 ± 标准差表示。P 表示的是经过体长校正后的形态学参数(除体长、体质量、肥满度外)的 Kruskal-Wallis H 检验的显著水平。LSCN:吕泗刀鲚群体,DSCN:大沙刀鲚群体,CMCN:崇明刀鲚群体,WHCN:芜湖刀鲚群体,ZSCN:舟山刀鲚群体,HHCN:黄河刀鲚群体。

Notes: Data are expressed as mean ± SD. P: Significant levels of Kruskal-Wallis H test for the morphological variables (except body length, body weight and relative fatness) which are adjusted by body length. LSCN: *C. nasus* population in Lvsu fishing ground, DSCN: *C. nasus* population in Dasha fishing ground, CMCN: *C. nasus* population in Chongming island of the Yangtze River estuary, WHCN: *C. nasus* population in Wuhu section of the Yangtze River, ZSCN: *C. nasus* population in Zhoushan Islands of the Qiantang River estuary, HHCN: *C. nasus* population in Dongying section of the Yellow River.

*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$.

对 6 个水域的刀鲚群体形态参数进行主成分分析,得到 9 个主成分对不同水域刀鲚间总异差的贡献率为 71.53%,可见它们包含了总变异的大部分。腹鳍长/体长、D8/体长、全长/体长等在第一主成分上有较高的负载系数(解释 20.00% 的变异),主要为躯干纵向方向的大小以及运动功能性状;D7/体长、D6/体长、D11/体长等在第二主成分上有较高的负载系数(解释 10.94% 的变异),主要为靠近头部的躯干部位的形态特征(图 4)。

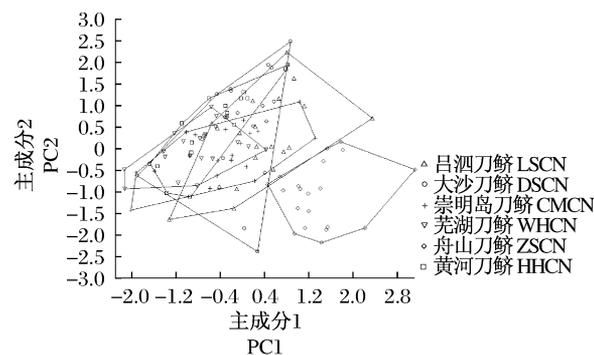


图 4 六个刀鲚群体形态测量特征的主成分分析

Fig. 4 Principal component analysis for morphological trait measurements of six populations of *C. nasus*

舟山刀鲚在主成分 1 上具有较大的得分,而且在主成分 1 上的分布较为集中,在主成分 2 上

得分偏低,整体上能够和其他水域的种群显著区分开来;其他 5 个水域的刀鲚群体散点分布则重叠较多,而且分布的趋势都和对角线方向接近(图 4)。所以,舟山群体的形态在一定程度上与其他群体有显著差异。

多维尺度分析结果表明,在维度 1 上具有较大权重的形态学性状为 D1、腹鳍长、D9、D7 等;在维度 2 上具有较大权重的形态学性状为尾柄高、D11、D17、D15(图 5)。可见,维度 1 主要取决于与刀鲚头部和躯干部的形态和长度,而维度 2 较多取决于与刀鲚尾部结构的相关形态性状。多维尺度分析还说明 6 个群体均分布较为分散,不同刀鲚群体间形态均差异显著。大沙刀鲚、吕泗刀鲚和崇明岛刀鲚之间的距离相对较近能形成一大群体,可以归纳为海洋和长江口水域的群体,这个大类的特征主要表现在维度 2 即尾部形态在度量上较低,在维度 1 上没有显著特征。此大类其他 3 个群体距此大群体有一定距离。黄河刀鲚和芜湖刀鲚与大群体的相对位置相似,但是芜湖刀鲚与大群体的距离更为接近,无论是维度 1 还是维度 2 芜湖刀鲚都与此大类更为接近,而黄河刀鲚则相对远离大群体;舟山刀鲚则远离其他各群体,为较为独立的一个群体,与黄海和长江口群体的区别不同于黄河刀鲚和芜湖刀鲚。结果说明,黄海和长江口群体形态最为接近能形成一类,其

次是芜湖刀鲚,而黄河刀鲚和舟山刀鲚相隔较远,特别是舟山刀鲚较为独立。

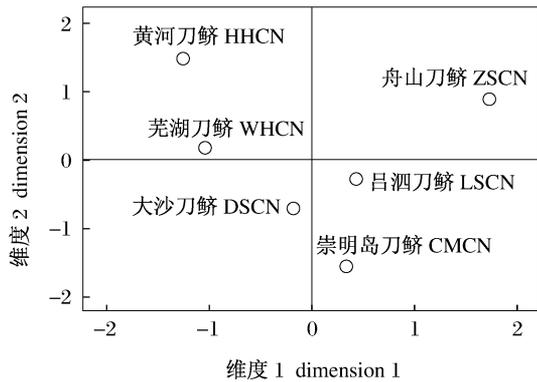


图5 6个群体形态学特征多维尺度分析

Fig.5 Multidimensional scaling analysis for morphological trait measurements of six populations of *C. nasus*

将6个水域的刀鲚种群的形态学参数进行判别分析,并建立典型判别函数得分图(图6)。函数1和函数2的累积贡献率为77.3%,包涵了大部分差异特征,其中函数1主要取决于以下性状:腹鳍长/体长、下颌长/体长、D8/体长、头长/体长等(贡献率为54.1%),反映的是行动能力和头部形态的差异;对函数2贡献率较大的性状为D20/体长、眼径/体长、尾柄高/体长、尾鳍长/体长等(贡献率为23.2%),反映的是不同刀鲚群体间行动能力的差异。图中6个种群主要分成三类:舟山刀鲚和黄河刀鲚各自在不同的方向上独立为一个类群,两者均能与其他群体显著区分,几乎没有重叠,而且组质心也相隔较远,说明这两个群体和其他种群间的形态差异非常显著;其他4个群体则有较大范围的重叠,从而形成第三类,其中仅有吕泗刀鲚和芜湖刀鲚能显著区分,但是总体上这4个群体分布较为集中,组质心也相距较近,从

而说明这4个群体的刀鲚在形态上比较相近。在函数1上,舟山刀鲚的投影能与其他种群显著区分,在头部形态上与其他类群差异较为显著,而且函数1也包涵了大部分判别信息,所以对比其他水域的群体,舟山刀鲚的形态特征最为独特,这与主成分分析和多位尺度分析的结果一致;在函数2上,黄河刀鲚的投影能与其他种群显著区分,行动能力上黄河刀鲚与其他类群差异较为显著。

对判别结果进行验证,自身验证和交互验证的综合判别率均高于70%,判别效果较为显著,证明6个刀鲚群体形态差异显著(表4)。其中,舟山刀鲚的个体在自身验证和交互验证中P值均较高,足以见得舟山刀鲚的形态与其他种群差异极大;黄河刀鲚的判别正确率均高于80%,仅在交互验证中12.5%被误判入黄海群体,可见黄河刀鲚也与其他种群有较显著的差异;其他4个群体的判别正确率也均符合“20%~25%”规则^[21]($100\% \div 6 \times 1.25 = 20.83\%$, P1、P2均 > 20.83%),但是这4个种群相互之间有一定的误判(5%~30%),不过它们与黄河刀鲚和舟山刀鲚间的误判率较低。

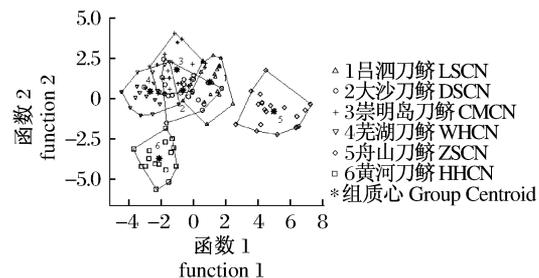


图6 6个刀鲚群体形态测量特征的判别分析

Fig.6 Discriminant function analysis for morphological trait measurements of 6 populations of *C. nasus*

表4 6个群体刀鲚的判别结果

Tab.4 The discriminant results for morphological trait measurements of 6 populations of *C. nasus*

| 验证方式 method | 判别正确率 discriminated accuracy | 吕泗刀鲚 LSCN | 大沙刀鲚 DSCN | 崇明岛刀鲚 CMCN | 芜湖刀鲚 WHCN | 舟山刀鲚 ZSCN | 黄河刀鲚 HHCN |
|-------------------------------|---------------------------------|--------------|--------------|---------------|--------------|--------------|--------------|
| 自身验证 original verification | P1(%) | 90.00 | 95.00 | 85.00 | 95.00 | 95.00 | 100.00 |
| | P2(%) | 94.74 | 86.36 | 85.00 | 95.00 | 100.00 | 100.00 |
| | P0(%) | 93.10 | | | | | |
| 交互验证 cross verification | P1(%) | 55.00 | 40.00 | 50.00 | 90.00 | 85.00 | 87.50 |
| | P2(%) | 52.38 | 44.44 | 52.63 | 78.26 | 94.44 | 82.35 |
| | P0(%) | 71.55 | | | | | |

综合主成分分析、多维尺度分析、判别分析的结果,吕泗刀鲚、大沙刀鲚、崇明岛刀鲚、芜湖刀鲚形态较为接近,而舟山刀鲚和黄河刀鲚分别在不同方向上形成较显著的形态差异,特别是舟山刀鲚差异尤为突出,所以黄河水系、钱塘江水系、长江水系的类群有差异,由于吕泗刀鲚和大沙刀鲚的形态与长江种群(芜湖刀鲚和崇明岛刀鲚)最为接近,推测其最有可能也会进入长江进行生殖洄游。

对形态上较为相近的 4 个群体进行判别分析,建立典型判别函数得分图发现,芜湖刀鲚与吕泗刀鲚的组质心相距较远,并且此两个种群都能与其他种群较为显著的区别,尤其是芜湖刀鲚,差异更为明显;大沙刀鲚组质心在吕泗刀鲚和崇明岛刀鲚之间,与吕泗刀鲚有少许的重叠,而与崇明岛刀鲚则重叠较多;判别函数 1 携带大部分(61.0%)的判别信息,而且在函数 1 上四个水域刀鲚群体的组质心变化趋势与地理位置的变化趋势相近(图 7)。

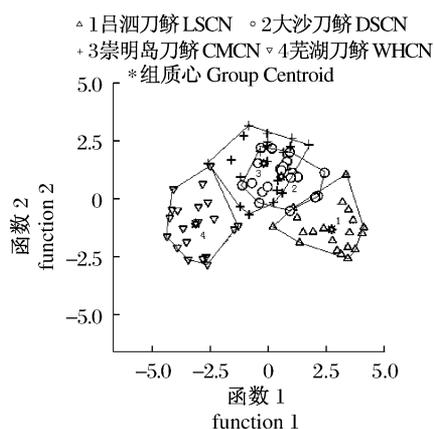


图 7 黄海、长江口、长江刀鲚群体形态测量特征的判别分析(所有性状)

Fig. 7 Discriminant function analysis for morphological tait measurements(all the variables) of the populations of *C. nasus* collected from the Yellow Sea, Yangtze River estuary, and Yangtze River

经过相关性分析得到:体背高/体长、体高/体长、尾柄高/体长、D1/体长、D5/体长、D8/体长、D11/体长、D12/体长、D13/体长、D20/体长等均与肥满度呈显著性相关($P < 0.05$),即如果刀鲚的肥满度在洄游过程中发生改变,测量项中的以上这些参数也可能会随之发生相应的变

化,所以,推测除此之外的其他性状受肥满度影响较小,为相对稳定的性状。部分参数在第 1、2、3 判别函数中都有较大的贡献率(表 5),而且 D8/体长、D12/体长还是所有参数中对函数 1 贡献率最大的两个,由此可见,肥满度的差异在刀鲚不同洄游群体间形态差异有重要影响。为了排除肥满度变化可能带来的影响以及进一步讨论 4 个刀鲚种群在相对稳定的形态学参数上的差异,对除去与肥满度显著相关的测量项后所剩的参数(即相对稳定的形态参数)进行经典判别分析。结果可见,对于较稳定的性状,芜湖刀鲚和吕泗刀鲚也能够显著区分(图 8),不过组质心的距离较图 7 更为接近;其他水域种群的判别效果很明显不如完整数据的显著,重叠部分增多,也证明与肥满度相关的性状确实不同种群的判别中有重要作用,不过同时选用变量数量的减少也可能是造成这一变化的重要原因,而且两次判别分析在函数 1 上的总体分布规律都保持一致,组质心的排列规律基本没有变化,特别是吕泗刀鲚和芜湖刀鲚的组质心位置变化很小,据此可以认为,4 个刀鲚种群在形态上有显著差异,肥满度的变化是重要的原因,但是其他相对稳定的性状也同样具有较为显著的差异。

表 5 黄海、长江口、长江刀鲚群体与肥满度有相关关系的性状判别负载

Tab. 5 Discriminant loadings of variables correlated with RF in the populations of *C. nasus* collected from the Yellow Sea, Yangtze River estuary, and Yangtze River

| 指标 index | 判别函数 function | | |
|-------------|---------------|---------|--------|
| | 1 | 2 | 3 |
| K8 | 0.388 * | 0.111 | 0.219 |
| K12 | 0.369 * | 0.066 | 0.253 |
| 体背高 BDd | 0.288 * | 0.173 | 0.079 |
| 体高 BDa | 0.150 | 0.092 | -0.098 |
| K20 | 0.145 | -0.109 | -0.100 |
| K13 | 0.035 | 0.279 * | -0.005 |
| K1 | 0.174 | 0.207 * | -0.080 |
| 尾柄高 CD | 0.059 | 0.195 | -0.116 |
| K11 | 0.035 | 0.097 | -0.012 |
| K5 | 0.042 | 0.088 | 0.058 |

注: *: 判别得分负载 > 0.200 。

Notes *: the factor loading > 0.200 .

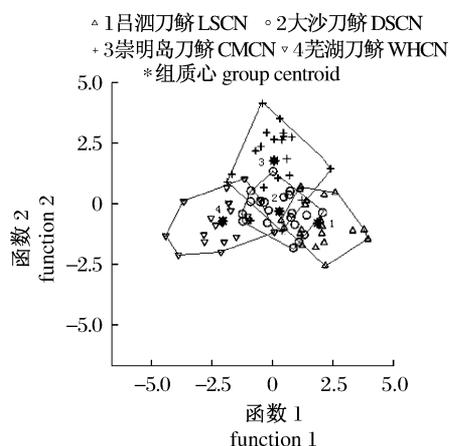


图8 黄海、长江口、长江刀鲚群体形态测量特征的判别分析(不包括与肥满度相关的性状)

Fig. 8 Discriminant function analysis for morphological trait measurements (not including the variables related with RF) of the populations of *C. nasus* collected from the Yellow Sea, Yangtze River estuary, and Yangtze River

3 讨论

3.1 刀鲚的两性异形

鱼类两性异形存在多种类型,受到多种选择压力的作用,生态差异、性选择、生殖竞争等都可能是造成两性异形的主要原因^[22]。大多脊椎动物在早期发育阶段,雌雄在形态上并没有明显的差异,但是随后的生长发育则不尽相同,于是造成了成熟个体的两性异形现象^[23],所以两性异形在一定程度上可以反映两性个体的发生和发育过程的差异。Hasumi^[24]用曲线描述了脊椎动物的生长曲线(图9),可以看出,前4种生长模式,性成熟的雌雄个体都可能出现两性异形现象。根据本研究所得结果,雌雄刀鲚在体长上没有显著性差异,所以推测刀鲚的生长情况最有可能接近模式5,即雌雄刀鲚可能遵循相同的生长曲线,而且性成熟年龄也相近。黎雨轩等^[25]通过耳石得到的雌雄刀鲚年龄和体长的拟合曲线相近,散点图也基本重合,与本研究对于刀鲚生长模式的判定非常相近。

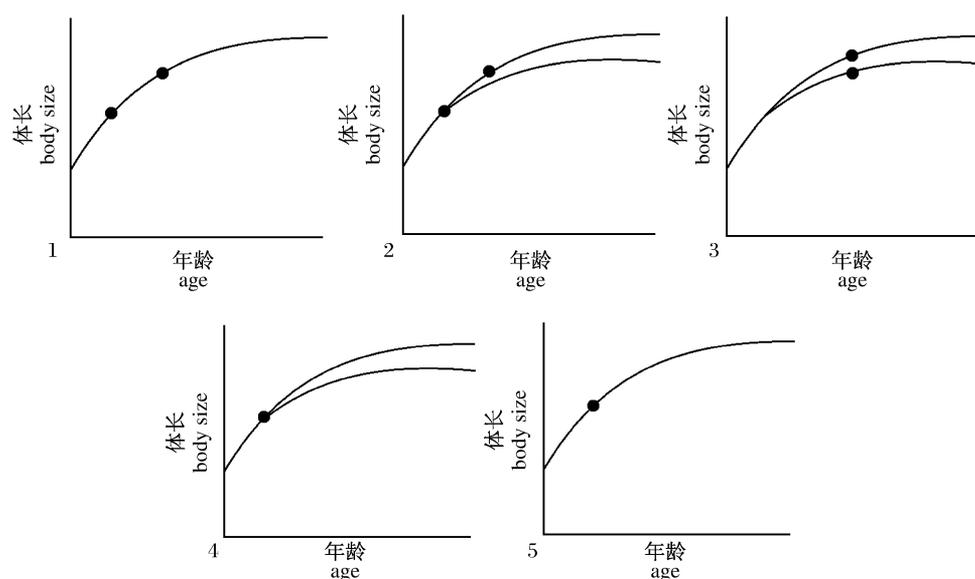


图9 脊椎动物生长曲线

●示雌雄的性成熟。

Fig. 9 Growth trajectory models in indeterminate growing vertebrates

● indicate sexual maturity in either sex.

动物两性异形现象的原因一直是进化学研究的一个重点,一般认为主要是自然选择中的生育力选择和性选择的共同作用^[26-29];很多鱼类都表现出两性异形,如黄颡鱼^[30]、多种鳅科鱼类^[31]、多种岩鱼^[2]等都存在雌性在体长上显著大于雄性的现象,这是自然选择中的雄性生育力选择的作

用^[3,30,32-36];也有一些鱼类所反映出来的形态差异是雄性大于雌性,如沙塘鳢^[35]、棒花鱼^[37]等,可能是性选择和两性竞争的作用;通过本研究能够得到雌雄刀鲚在体长上并不存在显著差异,则可能在刀鲚群体里,体长反映出的性选择和生育力选择作用相近。管卫兵^[18]等研究也得到同年洄游刀鲚群体

体长-体质量的拟合曲线没有差异,也能说明在体长上刀鲚的两性异形现象并不显著。但是肥满度上的雌雄差异,则是提高生育力的表现。

除了生育力选择、性选择,自然选择中的两性竞争也会导致雌雄形态大小的显著性差异^[27],两性生活方式^[37]、生存环境^[28]、食性^[22]及行为学^[38]上的差异也会导致两性异形。本研究得到雌性刀鲚在体背高、体高等性状上显著大于雄性,个别其他性状也存在一定差异:其中体背高等性状同时也是肥满度在形态上的表现,可能是雌性为提高生育力而增加了腹腔容量所造成。大多性状并不存在两性差异,最重要的是大多数功能性状^[20],如背鳍、尾鳍等,并无显著两性差异,对研究样本材料进行观察也并不存在明显的第二性征(secondary dimorphism)^[39]。因此可以推测得到,雌雄刀鲚并未出现明显的生态习性上的分化。

3.2 不同水域的刀鲚的形态差异

本研究所用海区刀鲚为黄海吕泗渔场和大沙渔场种群,均属于黄海南部渔场,其中大沙渔场采样点在较东位置(东经 124.5°),处于长江生态型的分布边缘^[5],最有可能是长江洄游型。崇明岛处于长江口水域,此群体为长江洄游型。虽然长江洄游型刀鲚的分布范围覆盖钱塘江入海口水域,不过钱塘江洄游型刀鲚的海域分布范围较小仅在浙江沿海和舟山群岛一带^[5],而黄河入海口距离吕泗和大沙渔场较远,所以理论上本研究的黄海种群属于钱塘江或黄河洄游型的可能性很小。本研究结果也显示,黄海种群的形态非常接近长江和长江口的种群,特别是多维尺度分析结果中可以将黄海刀鲚和崇明岛刀鲚归为一大类,而且此大类与芜湖刀鲚形态最为相近,判别分析也显示其与芜湖刀鲚和崇明岛刀鲚相距最近且有部分重叠,而与舟山和黄河种群则相去甚远。由于环境、自然选择、遗传间的相互作用,导致不同生活环境的同种生物会有形成形态上的种内差异^[8],所以黄海刀鲚种群在生活环境和生活史上可能最为接近长江种群,也是长江洄游型,而且耳石形态的研究也有类似的发现^[40]。

长江洄游型刀鲚(芜湖刀鲚、崇明岛刀鲚)、钱塘江洄游型刀鲚(舟山刀鲚)、黄河洄游型刀鲚在形态上具有显著性差异,大部分形态参数都存在显著性差异,而且判别正确率较高。在头部性状上,钱塘江洄游型刀鲚与其他两个类群差异显著,这种

差异在多维尺度分析中也能得到一致的结果。头部特征可能与对食物资源的利用能力有关^[41],而相关研究^[42-45]表明,长江洄游型和黄河洄游型都是虾类和鱼类为主,而钱塘江刀鲚在食物组成中占最大比例的为枝角类,其次为虾类,可能在一定程度上与头部特征的差异有关。在与行动能力相关的性状上,黄河洄游型与其他两个类群差异显著,这可能是由于在地理位置上,长江洄游型与钱塘江洄游型在近海有一定混杂,生活环境相似,所以在运动能力方面可能相对黄河刀鲚更加相近。综合主成分分析、多维尺度分析和判别分析的结果可以看出,三个水系洄游型的刀鲚在形态上的差异非常显著,很有可能是刀鲚对洄游河流的选择有一定机制。而且,整体上长江洄游型和黄河洄游型的形态相对更为接近,但与钱塘江刀鲚相差较远,原因可能存在于洄游路线上的差异:钱塘江的特殊洄游环境条件导致钱塘江洄游型刀鲚在形态上向着较为特殊和独立的方向进化。因此,形态上的差异也证明刀鲚洄游可能存在“溯源性”,即一定的群体会回到固定的通江河道,于是进化形成了适应不同洄游环境的形态,这与姜涛等^[40]对于耳石形态的研究所得推论相符。但是,对刀鲚线粒体控制区相关遗传学研究发现长江口和钱塘江口、舟山一带的刀鲚群体间有频繁的基因交流,未形成种群分化^[46-47],而本研究的形态特征中却发现了其间的显著性差异,和上述遗传学的结果并不一致。今后有必要对这些形态学的差异性开展有针对性的遗传学及分子生物学机理的研究。

本研究的结果显示,吕泗刀鲚和大沙刀鲚最有可能是长江洄游型,并且与其他两个长江洄游型种群的肥满度大小顺序为芜湖刀鲚 < 吕泗刀鲚 < 大沙刀鲚 < 崇明岛刀鲚,可能是由于刀鲚为繁殖做准备摄入足够的食物而补充能量、积累能量,到达长江口地区时则达到最大肥满度,而进入长江后肥满度的锐减可能是由于刀鲚开始洄游后减少或停止摄食,而且洄游过程会有大量的能量消耗,所以芜湖刀鲚的肥满度最低,这也验证了关于刀鲚洄游不摄食的观点^[48]。4个水域的刀鲚群体在体长上也存在显著性差异,基本表现为洄游入长江的刀鲚群体的体长大于海区和长江口地区的群体。判别分析能得到4个水域全部变量和相对稳定的形态变量都存在显著性差异,而且种群的分布规律相似,组质心位置排列顺序相近,于是可以证明,4个群

体的形态差别不是完全由于肥满度的变化而引起,而且很大程度取决于稳定性状上的差异,也进一步证明,虽然对比舟山刀鲚和黄河刀鲚此4个群体形态较为相近,但是4个群体间却仍然存在形态差异,即不仅不同水系的洄游群体会出现形态差异,相同水系的不同洄游群体间也有着显著性差异。已有研究表明,溯河洄游路程较远、上溯环境较艰险的红鲑鱼会更加呈现出整体较小且更加趋于两头渐尖的形态,因为这样能使洄游过程中的能量消耗降低。刀鲚也是溯河洄游的鱼类,不同长江洄游型刀鲚群体形态上的差异很可能与其产卵场地理位置有关。因此,刀鲚在洄游中不仅在水系的选择上可能具有“溯源性”,在同一水系产卵场的选择上可能也存在“溯源性”,应该是有规律的生物行为。今后可以利用一些跨学科的研究手段来开展更为深入的调查;如可以借鉴大西洋鲑(*Salmo salar*)^[49]、马苏大马哈鱼(*Oncorhynchus keta*)^[50]产卵场的回推判定方法,尝试分析不同种群刀鲚耳石核心区域元素“指纹”特征,进而判定出不同种群的各自产卵场的异同等。这对于进一步探究刀鲚种群的海洋种群与特定产卵场的关联性,促进刀鲚洄游生态学、资源保护以及人工繁育等的研究无疑将具有重要意义。

参考文献:

- [1] 袁传宓,秦安龄. 我国近海鲚鱼生态习性及其产量变动状况[J]. 海洋科学,1984(5):35-37.
- [2] Echeverria T W. Sexual dimorphism in four species of rockfish genus *Sebastes* (Scorpaenidae) [J]. Environmental Biology of Fishes, 1986, 15 (3): 181-190.
- [3] Hedrick A V, Temeles E J. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests [J]. Tree, 1989, 4(5): 136-138.
- [4] 袁传宓,林金榜,秦安龄,等. 关于我国鲚属鱼类分类的历史和现状[J]. 南京大学学报:自然科学版, 1976(2):1-12.
- [5] 袁传宓,秦安龄,刘仁华,等. 关于长江中下游及东南沿海各省的鲚属鱼类种下分类的探讨[J]. 南京大学学报:自然科学版,1980(3):67-82.
- [6] Cheng Q, Han J. Morphological variations and discriminant analysis of tow populations of *Coilia ectenes* [J]. Journal of Lake Science, 2004, 16(4): 356-364.
- [7] Cadrin S X. Advances in morphometric identification of fishery stocks [J]. Reviews in Fish Biology Fisheries, 2000, 10: 91-112.
- [8] Ruia-Camposlg, Camarena-Rosaleslf, Varela-Romero A, et al. Morphometric variation of wild trout populations from northwestern Mexico (Pisces: Salmonidae) [J]. Reviews in Fish Biology Fisheries, 2003, 13: 91-110.
- [9] Astholm F, Nyman Y. Morphometric variation in the *Alonsoa meridionalis* complex (Scrophulariaceae) [J]. Plant Systematics and Evolution, 1994, 193: 53-68.
- [10] 顾志敏,贾永义,叶金云,等. 翘嘴红鲌(♀) × 团头鲂(♂) 杂种 F₁ 的形态特征及遗传分析[J]. 水产学报, 2008, 32(4): 533-544.
- [11] 李思发,朱泽闻,邹曙明,等. 鲂属团头鲂、三角鲂及广东鲂种间遗传关系及种内遗传差异[J]. 动物学报, 339-345.
- [12] 张鸷,谢仲桂,谢从新. 大眼华鳊和伍氏华鳊的形态差异及其物种有效性[J]. 水生生物学报, 2004, 28(5): 511-518.
- [13] 张敏莹,徐东坡,刘凯,等. 长江下游刀鲚生物学及最大持续产量研究[J]. 长江流域资源与环境, 2005, 14(6): 694-698.
- [14] 袁传宓. 长江中下游刀鲚资源和种群组成变动状况及其原因[J]. 动物学杂志, 1988, 23(3): 12-15.
- [15] 赵春来,陈文静,张燕萍,等. 刀鲚的生物学特性及资源现状分析[J]. 江西水产科技, 2007, 2: 21-23.
- [16] 万全,赖年悦,李飞,等. 安徽无为长江段刀鲚生殖洄游群体年龄结构的变化分析[J]. 水生态学杂志, 2009, 2(4): 60-65.
- [17] 长江水产研究所资源捕捞研究室. 南京大学生物系鱼类研究组. 刀鲚的生殖洄游[J]. 淡水渔业, 1977(6): 19-24.
- [18] 管卫兵,陈辉辉,丁华腾,等. 长江口刀鲚洄游群体生殖特征和条件状况研究[J]. 海洋渔业, 2010, 32(1): 73-81.
- [19] 戴强,戴建洪,李成,等. 关于肥满度指数的讨论[J]. 应用与环境生物学报, 2006, 12(5): 715-718.
- [20] Kishidam, Kanaji Y, Xie S, et al. Ecomorphological dimorphism of juvenile *Trachurus japonicus* in Wakasa Bay, Japan [J]. Environment Biology of Fishes, 2011, 90(3): 301-315.
- [21] 张文彤,董伟. SPSS 统计分析高级教程[M]. 北京:高等教育出版社, 2004: 264.
- [22] Sakashita H. Sexual dimorphism and food habits of the clingfish, *Diademichthys lineatus*, and its

- dependence on host sea urchin [J]. *Environment Biology of Fishes*, 1992, 34: 95 – 101.
- [23] Badyaev A V. Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, 17(8): 369 – 378.
- [24] Hasumi M. Age, body size, and sexual dimorphism in size and shape in *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae) [J]. *Evolutionary Biology*, 2010, 37: 38 – 48.
- [25] 黎雨轩, 何文平, 刘家寿, 等. 长江口刀鲚耳石年轮确证和年龄与生长研究 [J]. *水生生物学报*, 2010, 34(4): 787 – 793.
- [26] Ljubisavljević, Urošević, Aleksić, *et al.* Sexual dimorphism of skull shape in a lacertid lizard species (*Podarcis* spp., *Dalmatolacerta* sp., *Dinarolacerta* sp.) revealed by geometric morphometrics [J]. *Zoology*, 2010, 113: 168 – 174.
- [27] Berglund A, Rosenqvist G, Svensson I. Mate choice, fecundity and sexual dimorphism in two pipefish species (Syngnathidae) [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1986, 19: 301 – 307.
- [28] Winne C T, Willson J D. Drought survival and reproduction impose contrasting selection pressures on maximum body size and sexual size dimorphism in a snake, *Seminatrix pygaea* [J]. *Oecologia*, 2010, 162: 913 – 922.
- [29] Olsen B J, Greenberg G R, Liu I A, *et al.* Interactions between sexual and natural selection on the evolution of a plumage badge [J]. *Evolutionary Ecology*, 2010, 24: 731 – 748.
- [30] 林植华, 雷焕宗. 黄颡鱼的两性异形和雌性繁殖特征 [J]. *动物学杂志*, 2004, 39(6): 13 – 17.
- [31] Aoyama S. Sexual size dimorphism, growth, and maturity of the fluvial eight-barbel loach in the Kako River, Japan [J]. *Ichthyological Research*, 2007, 54: 268 – 276.
- [32] 林植华, 雷焕宗, 林植云, 等. 花(鱮) 的两性异形和雌体繁殖输出 [J]. *上海交通大学学报: 农业科学版*, 2005, 23(3): 284 – 288.
- [33] 吕耀平, 林植华, 雷焕宗, 等. 瓯江彩鲤形态特征的两性异形和雌性个体生育力 [J]. *华中农业大学学报*, 2008, 27(2): 284 – 288.
- [34] 刘鹏, 陈辉, 赵文阁. 日本七鳃鳗冬季两性形态及个体生殖力研究 [J]. *淡水渔业*, 2008, 38(1): 53 – 56.
- [35] 樊晓丽, 林植华, 卢静, 等. 沙塘鳢形态特征的两性异形和雌性个体生育力 [J]. *上海交通大学学报: 农业科学版*, 2009, 28(6): 587 – 591.
- [36] 徐德钦, 林植华, 雷焕宗. 温州厚唇鱼形态特征的两性异形和雌性个体生育力 [J]. *上海交通大学学报: 农业科学版*, 2006, 24(4): 335 – 340.
- [37] Ota K, Kohda M, Sato T. Why are reproductively parasitic fish males so small? — influence of tactic-specific selection [J]. *Die Naturwissenschaften*, 2010, 97(12): 1113 – 1116.
- [38] 林植华, 雷焕宗, 陈利丽, 等. 棒花鱼形态特征的两性异形和雌性个体生育力 [J]. *四川动物*, 2007, 26(4): 910 – 913.
- [39] Iguchi K, Hino T. Dimorphism in the dorsal fin shape of immature ayu, *Plecoglossus altivelis*, through a status-dependent secondary change [J]. *Ichthyological Research*, 1999, 46(2): 209 – 211.
- [40] 姜涛, 杨健, 刘洪波, 等. 刀鲚、凤鲚和湖鲚矢耳石的形态学比较研究 [J]. *海洋科学*, 2011, 35(3): 23 – 31.
- [41] 樊晓丽, 林植华, 雷焕宗, 等. 瓯江鲫鱼头部形态特征的两性异形 [J]. *丽水学院学报*, 2007, 29(2): 31 – 35.
- [42] 蔡德霖, 汲岱昌, 周才武. 黄河下游刀鲚的生态和渔业概况 [J]. *山东大学学报: 自然科学版*, 1980(2): 97 – 107.
- [43] 曹富康. 曹娥江刀鲚生物学 [J]. *动物学杂志*, 1985(6): 20 – 25.
- [44] 黄仁术. 刀鱼的生物学特性及资源现状与保护对策 [J]. *水利渔业*, 2005, 25(2): 33 – 37.
- [45] 黄晋彪, 张雪生. 长江口刀鲚资源试析 [J]. *水产科技情报*, 1989, 6: 173 – 175.
- [46] 杨金权, 胡雪莲, 唐文乔等. 长江口邻近水域刀鲚的线粒体控制区序列变异与遗传多样性 [J]. *动物学杂志*, 2008, 43(1): 8 – 15.
- [47] 杨金权, 胡雪莲, 唐文乔. 长江及其南部邻近水域刀鲚的种群遗传结构及种群历史 [J]. *上海水产大学学报*, 2008, 17(5): 513 – 519.
- [48] Crossin G T, Hinch S G, Farrell A P, *et al.* Energetics and morphology of sockeye salmon: effects of upriver migratory distance and elevation [J]. *Journal of Fish Biology*, 2004, 65: 788 – 810.
- [49] Veinott G, Porter R. Using otolith microchemistry to distinguish Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr from different natal streams [J]. *Fisheries Research*, 2005, 71: 349 – 355.
- [50] Arai T, Hirata T, Takagi Y. Application of laser ablation ICPMS to trace the environmental history of chum salmon *Oncorhynchus keta* [J]. *Marine Environmental Research*, 2007, 63: 55 – 66.

A comparative study of the morphology of different geographical populations of *Coilia nasus*

WANG Dan-ting¹, YANG Jian^{1,2*}, JIANG Tao¹, LIU Hong-bo², SHEN Xin-qiang³

(1. Wuxi Fisheries College, Nanjing Agricultural University, Wuxi 214081, China;

2. Key Laboratory of Ecological Environment And Resources of Inland Fisheries, Freshwater Fisheries Research Center, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuxi 214081, China;

3. East China Sea Fishery Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai 200090, China)

Abstract: In the present study 14 morphological traits (e. g. , total length, standard length, eye diameter) and 20 truss network characters were measured with different populations of *Coilia nasus* (CN), which were collected from Lvsu (LS) and Dasha fishing ground (DS) of the Yellow Sea, Chongming island (CM) of the Yangtze River estuary, Wuhu section in the Yangtze River (WH), Zhoushan Islands (ZS) in the Qiantang River estuary, and Dongying section in the Yellow River (HH). Morphological differences between male and female *C. nasus* were analyzed by One-Way ANOVA analysis, principal components analysis and discriminant analysis, while morphological features of different populations were also comprehensively analyzed by Kruskal-Wallis H test, principal components analysis and discriminant analysis. Results indicated that the sexual size dimorphism was not significant in *C. nasus*, and there were no significant differences between male and female individuals except relative fatness, body depth at dorsal, body depth at anus, caudal peduncle depth and other 5 truss network characters. Additionally, cephalic traits among LSCN, DSCN, CMCN and WHCN were similar, while those of ZSCN and HHCN were relatively unique. The intergraded morphological features of former four populations (LSCN, DSCN, CMCN and WHCN) were significantly different from the remaining two populations (i. e. , ZSCN and HHCN), suggesting that the latter might be relatively independent and might have weak connectivity with the former populations.

Key words: *Coilia nasus*; morphology; sexual dimorphism; truss network character; multivariate statistical analysis

Corresponding author: YANG Jian. E-mail: jiany@ffrc.cn