

黄颡鱼的两性异形和雌性繁殖特征*

林植华 雷焕宗

(浙江丽水师范专科学校应用生物学系 丽水 323000)

摘要: 测定了黄颡鱼成体的体长、头长、头宽、头高、吻长、眼径、眼间距、眼后头长、体高、尾柄高、背鳍基前距、背鳍基长、尾柄长、腹鳍基前距、背鳍脂鳍间距、腹鳍臀鳍间距、尾鳍长、体重、去内脏体重等形态指标以及雌体的怀卵数量。雌性成体的体长显著小于雄性成体。其它局部特征皆与体长呈正相关, 回归剩余值的 *t*-检验表明, 雌性成体的眼径、头高、体高、腹鳍基前距、体重显著大于雄性成体, 其它局部形态特征不存在显著的两性差异。黄颡鱼雌体通过个体大小的增加和腹部形态的改变增加腹腔容量, 增加繁殖输出。

关键词: 黄颡鱼; 两性异形; 雌性繁殖

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2004)06-13-05

Sexual Dimorphism and Female Reproductive Characteristics of *Pseudobagrus fulvidraco*

LIN Zhi-Hua LEI Huan-Zong

(Department of Applied Biology, Lishui Normal College, Lishui 323000, China)

Abstract: We measured some morphological traits, including the body length, head length, head width, head depth, snout length, eye diameter, interorbital width, postorbital head length, body depth, caudal peduncle depth, dorsal fin precoxal length, dorsal fin coxal length, caudal peduncle length, pelvic fin precoxal length, the space between dorsal fin and adipose fin, the space between pelvic fin and anal fin, caudal fin length, body weight, carcass weight, and individual fecundity in a population of *Pseudobagrus fulvidraco*, from Oujiang River, Lishui City, Zhejiang Province. Our results showed that the body length of adult females was significantly shorter than that of adult males. All other morphological traits were positively correlated with the body length. The *t*-test of residuals indicated that adult females were significantly larger than adult males in eye diameter, head width, body depth, pelvic fin precoxal length and body weight, while there existed no apparent sex difference among other morphological traits. The analysis indicates that adult females of *P. fulvidraco* increase their the capacity of abdominal cavity and the breeding output through individual size increase and the morphological changes of abdomen.

Key words: *Pseudobagrus fulvidraco*; Sexual dimorphism; Female reproduction

脊椎动物普遍存在个体大小、体色和局部特征的两性异形^[1-9]。鱼类两性异形存在多种类型, 受多种选择压力的作用。检测特定种类的两性异形, 探讨两性异形与动物的种内竞争和雌性繁殖特征的关系, 有助于深入理解导致

特定种类两性异形进化的选择压力。国内有关

* 浙江省教育厅科研项目(No. 20040497);

第一作者介绍 林植华, 男, 39岁, 学士, 副教授; 研究方向: 生理生态学; E-mail: zhlin1015@126.com。

收稿日期: 2004-03-18, 修回日期: 2004-09-22

鱼类两性异形的定量研究尚未见报道,本文测定了鲢形目、鲩科的小型鱼类黄颡鱼(*Pseudobagrus fulvidraco*)^[10]的两性异形和雌性繁殖特征。

1 材料与方 法

2003年4~6月,实验动物分4次捕自浙江丽水瓯江,带回实验室,塑料袋密封包装后冰冻处死并保存,后解冻、测量和解剖。用数显游标卡尺测定动物的体长(由吻端到尾椎终端的水平距离)、头长(由吻端到鳃盖骨后缘的水平距离)、头宽(胸鳍起点处头部两侧的水平距离)、头高(眼眶后缘处头部的垂直高度)、吻长(由吻端到眼眶前缘的水平距离)、眼径(眼眶前后缘之间的水平距离)、眼间距(左右两侧眼背缘之间的最小距离)、眼后头长(由眼眶后缘到鳃盖骨后缘的水平距离)、体高(背鳍起点的垂直高度)、尾柄高(尾柄的最小垂直高度)、背鳍基前距(由吻端到背鳍基前端距离)、背鳍基长(背鳍起点到终点距离)、尾柄长(臀鳍末到尾鳍起始处的水平距离)、腹鳍基前距(由吻端到腹鳍基前端水平距离)、背鳍脂鳍间距(背鳍末到脂鳍始直线距离)、腹鳍臀鳍间距(腹鳍末到臀鳍始直线距离)、尾鳍长(尾鳍起始处到尾鳍末端的距离)等形态指标(± 0.01 mm),用Mettler电子天平称体重、去内脏体重(± 0.001 g)。

雌体怀卵数量的测定:取出雌体卵巢称重(M),随机取一部分卵巢称重(m),在解剖镜下数出此样品中的卵数量(n),然后按公式计算怀卵雌体的怀卵数量(individual fecundity, IF): $IF = n \times M / m$ 。每个卵巢重复测定3次取平均值作为雌体的怀卵数量。

所有数据的统计分析用Statistica统计软件包完成。数据在作进一步统计分析前检验其正态性(Kolmogorov-Smirnov test)和方差同质性(F-max test)。用线性回归分析局部形态特征与体长的关系,计算各度量性状与体长的回归剩余值作为个体局部特征的矫正值,以消除个体大

小差异对局部特征的影响,部分数据经ln转化用于参数统计。用 t -检验、线性回归、主成分分析、单因素协方差分析(ANCOVA)和Tukey's检验等处理和比较相应的数据。描述性统计值用平均值 \pm 标准误(范围)表示,显著性水平设置为 $\alpha = 0.05$ 。

2 结 果

本研究中的黄颡鱼雌性性成熟的最小体长为95.40 mm,体长大于95.40 mm者被视为成体。共检测雌性成体136尾,雄性成体76尾。统计分析表明,雌性成体的体长显著小于雄性成体(表1)。除体长外黄颡鱼的18个局部特征皆与体长呈显著的线性关系(所有变量 $P < 0.0001$)。头长: $r^2 = 0.87$, $F_{1,210} = 1468.5$;吻长: $r^2 = 0.81$, $F_{1,210} = 886.18$;眼径: $r^2 = 0.54$, $F_{1,210} = 247.80$;眼间距: $r^2 = 0.73$, $F_{1,210} = 555.25$;眼后头长: $r^2 = 0.83$, $F_{1,210} = 1009.6$;头宽: $r^2 = 0.75$, $F_{1,210} = 613.48$;头高: $r^2 = 0.74$, $F_{1,210} = 595.57$;体高: $r^2 = 0.48$, $F_{1,210} = 190.16$;尾柄高: $r^2 = 0.78$, $F_{1,210} = 739.31$;尾柄长: $r^2 = 0.71$, $F_{1,210} = 522.22$;背鳍基前距: $r^2 = 0.94$, $F_{1,210} = 3418.3$;背鳍基长: $r^2 = 0.86$, $F_{1,210} = 1240.1$;腹鳍基前距: $r^2 = 0.96$, $F_{1,210} = 4949.6$;腹鳍臀鳍间距: $r^2 = 0.81$, $F_{1,210} = 880.79$;背鳍脂鳍间距: $r^2 = 0.82$, $F_{1,210} = 981.00$;尾鳍长: $r^2 = 0.75$, $F_{1,209} = 638.00$;体重: $r^2 = 0.91$, $F_{1,209} = 2221.1$;躯干重: $r^2 = 0.91$, $F_{1,63} = 609.82$)。局部特征与体长的回归剩余值作为形态特征的个体大小矫正值,比较两性局部特征的差异,结果表明:若雌、雄成体体长大小相似,则雌性成体的眼径、头高、体高、腹鳍基前距、体重显著大于雄性成体,头宽稍大于雄性成体($P = 0.051$)、去内脏体重稍小于雄性成体($P = 0.053$)但不显著,其它局部形态特征不存在显著的两性差异(表1)。有显著两性差异的局部特征比例性状的比较见表2。

表 1 成年黄颡鱼头、体大小和形态特征的两性差异

	雌体		雄体		差异显著性
	n	平均值 ± 标准误	n	平均值 ± 标准误	
体长(mm)	136	115.98 ± 1.14 (95.40 ~ 157.00)	76	137.96 ± 3.83 (95.47 ~ 208.00)	$t = 6.78^{**}$, 雌性 < 雄性
头长(mm)	136	32.90 ± 0.33 (20.12 ~ 42.78)	76	38.12 ± 0.83 (27.26 ~ 53.21)	$t = -1.19^{ns}$
吻长(mm)	136	11.62 ± 0.12 (8.75 ~ 15.46)	76	13.33 ± 0.30 (8.57 ~ 19.33)	$t = -0.61^{ns}$
眼径(mm)	136	5.76 ± 0.07 (3.30 ~ 7.98)	76	5.96 ± 0.12 (3.74 ~ 9.10)	$t = 4.53^{**}$, 雌性 > 雄性
眼间距(mm)	136	13.72 ± 0.17 (9.27 ~ 20.65)	76	15.50 ± 0.36 (9.01 ~ 22.73)	$t = 0.93^{ns}$
眼后头长(mm)	136	17.61 ± 0.20 (11.05 ~ 24.47)	76	20.43 ± 0.49 (13.07 ~ 30.99)	$t = -0.25^{ns}$
头宽(mm)	136	23.92 ± 0.26 (17.82 ~ 32.22)	76	26.54 ± 0.61 (16.09 ~ 38.55)	$t = 1.96^{ns}$
头高(mm)	136	16.78 ± 0.21 (12.00 ~ 23.35)	76	18.48 ± 0.45 (10.98 ~ 28.23)	$t = 3.10^*$, 雌性 > 雄性
体高(mm)	136	31.59 ± 0.49 (15.42 ~ 48.52)	76	31.47 ± 0.57 (23.18 ~ 49.20)	$t = 6.68^{**}$, 雌性 > 雄性
尾柄高(mm)	136	10.96 ± 0.12 (8.13 ~ 14.43)	76	12.39 ± 0.30 (8.59 ~ 20.82)	$t = 1.21^{ns}$
尾柄长(mm)	136	16.51 ± 0.27 (10.12 ~ 28.94)	76	19.86 ± 0.58 (11.91 ~ 31.64)	$t = -0.56^{ns}$
背鳍基前距(mm)	136	44.71 ± 0.43 (31.42 ~ 61.20)	76	51.85 ± 1.22 (36.55 ~ 74.02)	$t = -0.27^{ns}$
背鳍基长(mm)	136	12.69 ± 0.16 (9.43 ~ 20.19)	76	15.00 ± 0.41 (10.10 ~ 24.47)	$t = -0.13^{ns}$
腹鳍基前距(mm)	136	62.74 ± 0.65 (50.52 ~ 81.13)	76	72.19 ± 1.93 (50.99 ~ 109.51)	$t = 3.94^{**}$, 雌性 > 雄性
腹鳍臀鳍间距(mm)	136	12.64 ± 0.20 (8.33 ~ 20.97)	76	16.25 ± 0.64 (9.11 ~ 31.28)	$t = -1.14^{ns}$
背鳍脂鳍间距(mm)	136	30.26 ± 0.47 (19.41 ~ 47.77)	76	35.73 ± 1.09 (22.22 ~ 59.95)	$t = 1.36^{ns}$
尾鳍长(mm)	135	26.28 ± 0.27 (16.45 ~ 36.59)	76	30.50 ± 0.77 (19.26 ~ 46.49)	$t = -0.67^{ns}$
体重(g)	135	37.25 ± 1.35 (14.14 ~ 95.71)	76	52.21 ± 3.63 (17.92 ~ 156.87)	$t = 5.46^{**}$, 雌性 > 雄性
去内脏体重(g)	49	35.37 ± 2.13 (15.53 ~ 69.90)	16	34.32 ± 7.68 (15.86 ~ 140.96)	$t = -1.97^{ns}$

表中数据为原始数据统计描述值,除体长为直接比较外,其余均为以体长为自变量的回归剩余值作为形态特征的个体大小矫正值进行比较,括号内数据表示范围。 t 值后的符号代表显著性水平,ns $P > 0.05$, * $P < 0.01$, ** $P < 0.001$

表 2 黄颡鱼有显著两性差异的局部特征

比例性状的比较

	体长/眼径	体长/头长	体长/体高	体长/腹鳍基前距
雌体	20.28 ± 0.17	3.54 ± 0.03	3.73 ± 0.04	1.85 ± 0.01
雄体	23.05 ± 0.35	3.59 ± 0.03	4.35 ± 0.06	1.91 ± 0.01

数据用比值的平均值 ± 标准误表示

表 3 16 个形态特征变量的主成分分析的负载系数

	负载系数	
	PC1	PC2
头长	-0.813	0.086
吻长	-0.727	0.205
眼径	-0.309	-0.350
眼间距	-0.746	0.144
眼后头长	-0.751	-0.028
头宽	-0.737	0.164
头高	-0.437	-0.489
体高	-0.418	-0.714
尾柄高	-0.693	0.087
尾柄长	0.444	-0.441
背鳍基前距	-0.766	-0.125
背鳍基长	-0.249	-0.127
腹鳍基前距	-0.458	-0.439
腹鳍臀鳍间距	0.160	0.420
背鳍脂鳍间距	0.061	-0.307
尾鳍长	-0.567	0.554
解释变异	32.52%	12.34%

用变量与体长的回归剩余值去除个体大小差异的影响,对每个主成分有主要贡献的变量用黑体注明

所有样本的 16 个形态特征变量经标准化后进行主成分分析,第一和第二主成分 (Eigenvalue > 1) 解释形态变量 44.86% 的变异。头长、吻长、眼间距、眼后头长、头宽、背鳍基前距在第一主成分有较高的负负载系数(解释 32.52% 的变异),体高在第二主成分有较高的负负载系数(解释 12.34% 的变异)(表 3)。雌雄两性形态特征变量在第一主成分的分值无显著的差异 (t -检验, $t = -1.72$, $df = 208$, $P = 0.087$),在第二主成分的分值差异显著 (t -检

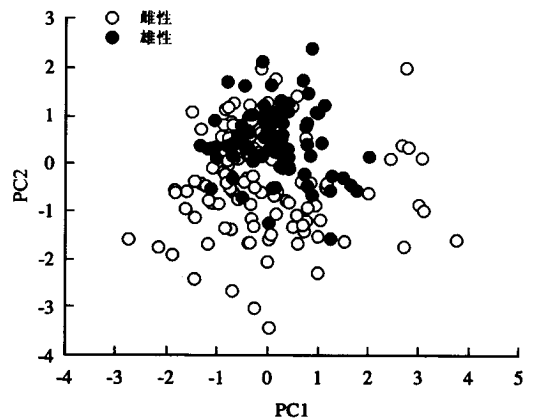


图 1 雌雄两性黄颡鱼的第一、二主成分的散布图

验, $t = -5.16$, $df = 208$, $P < 0.000 01$)。第一和第二主成分的散布图见图 1。表现出在 PC1 轴上两性个体分布重心的较大重叠, 在 PC2 轴上分布重心的偏离。

黄颡鱼的怀卵数量为 864 ~ 8 963 粒, 与体

长和体重皆成正相关关系(图 2)。表明雌性个体越大, 产卵越多。以体长为协变量, 通过协方差分析(数据经 \ln 转换)和 Tukey's 检验比较不同时间卵巢的重量(图 3), 表现出 4 月底和 5 月初卵巢的快速生长。

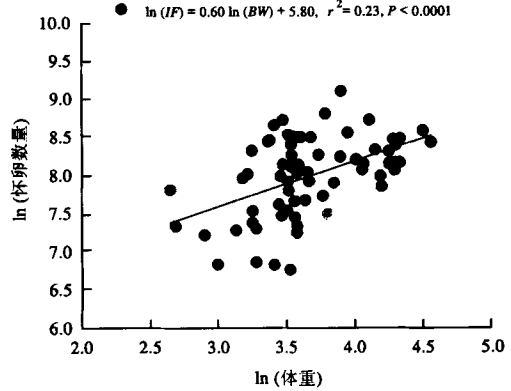
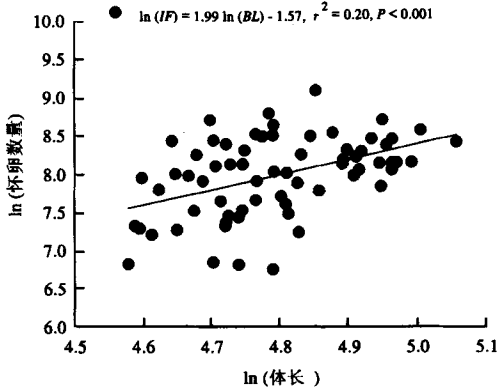


图 2 黄颡鱼怀卵数量与雌体体长和体重的关系

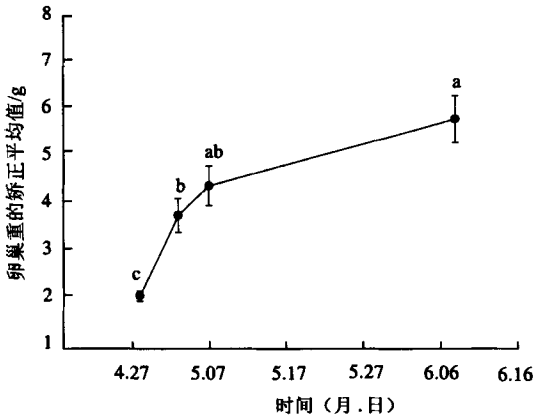


图 3 黄颡鱼不同时间卵巢的重量变化

数据用矫正平均值 \pm 标准误表示, 设置体长为 116 mm ($\ln 116 = 4.75$)。上标不同的矫正平均值间差异显著 (Tukey's 检验, $\alpha = 0.05$), $a > b > c$

3 讨论

一些研究表明, 鱼类的两性异形主要存在以下三种类型: (1) 雌性成体大于雄性成体; (2) 雌性成体小于雄性成体; (3) 雌雄大小相似, 局部特征存在差异^[4, 11, 12]。第一种类型较为普遍, 有利于雌体提高繁殖输出, 第二、第三种类型与雄体追逐配偶, 提高受精和繁殖成功率有关。

较大的雄体在争斗中存在明显的优势, 因而往往获得较多的繁殖后代的机会以及提供给后代较好的保护。

形态特征的对比、16 个形态特征的主成分分析, 表明黄颡鱼雌雄两性存在显著的两性异形: (1) 雄性个体(体长、体重)大于雌性个体; (2) 雌性个体较雄性个体粗短, 具有相对较大的腹腔容量(主要表现在体高同时也相关地表现在、腹鳍基前距、体重); (3) 体重和去内脏体重的反差表明了雌雄两性个体用于生长和繁殖的物质和能量分配上的差异, 雌性更多地用于繁殖, 雄性更多地用于个体的生长。

以上的形态差异导致雄性具有更好的运动、摄食等竞争能力, 同时图 3 显示了雌性黄颡鱼繁殖期卵巢重的快速生长, 一定程度上提示了雌性个体较大的能量需求, 从而加剧雌性个体的食物压力。两性局部特征比较显示, 雌性个体的眼径、头高大于雄性个体, 可能是雌性个体与繁殖有关的较大的能量需求和食物压力形成了头部形态的变异。要明确解释这一结果, 需要进一步的证据, 如两性个体的视力差异、食性差异等。

黄颡鱼雌体个体大小与繁殖输出呈显著的

正相关,与同类研究结果相似^[4],但并没有表现出雌性个体大于雄性个体,而是通过体形变化增加繁殖输出。表明雌性生育力的选择小于性选择对雄性的影响^[8]。黄颡鱼自然孵化率和仔鱼成活率并不高,雄性黄颡鱼的筑巢和保护后代^[10]的习性(包括建筑巢窝、驱赶敌害、清除杂物、激起水流进行孵化)就显得相对重要。

本文研究结果表明黄颡鱼雌体通过个体大小的增加和腹部形态的改变增加腹腔容量,调整用于生长和繁殖的能量分配,增加雌体的繁殖输出,提高繁殖适合度。雄性个体通过个体的增大来增加雄-雄竞争、追逐配偶的能力和增加对后代的保护能力。

参 考 文 献

- [1] Darwin C. The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. London: John Murray, 1871.
- [2] Shine R. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia*, 1979, **1979**: 297 ~ 306.
- [3] Greenwood P J, Wheeler P. The evolution of sexual size dimorphism in bird and mammals: a 'hot blooded' hypothesis. In: Greenwood P J, Harvey P H, Slatkin M eds. Evolution. Essays in Honour of John Maynard Smith. Cambridge: Cambridge Univ Press, 1985, 287 ~ 299.
- [4] Parker G A. The evolution of sexual size dimorphism in fish. *Journal of Fish Biology*, 1992, **41**(supple.): 1 ~ 20.
- [5] Andersson M. Sexual Selection. New Jersey: Princeton University Press, 1994.
- [6] Bonnet X, Shine R, Naulleau G, et al. Sexual dimorphism in snakes: different reproductive roles favour different body plans. *Proc R Soc Lond B*, 1998, **265**: 179 ~ 183.
- [7] 林植华, 计翔. 浙江丽水中国石龙子的食性、两性异形和雌性繁殖. *生态学报*, 2000, **20**(2): 304 ~ 310.
- [8] 张永普, 计翔. 北草蜥个体发育过程中头部两性异形及食性的变化. *动物学研究*, 2000, **21**(3): 181 ~ 186.
- [9] 计翔. 中国石龙子头、体大小的性二态. *杭州师范学院学报(自然科学版)*, 1994, **94**: 79 ~ 84.
- [10] 毛节荣, 徐寿山. 黄颡鱼. 见: 毛节荣, 徐寿山主编. *浙江动物志——淡水鱼类*. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1991, 159 ~ 160.
- [11] Snelson F F Jr. Systematics of the subgenus *Lythrurus*, genus *Notropis* (Pisces: Cyprinidae). *Biological Science*, 1972, **17**: 1 ~ 92.
- [12] Pyron M. Sexual size dimorphism and phylogeny in North American minnows. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1996, **57**: 327 ~ 341.