



嘉陵江不同江段蛇鮠的形态差异比较

肖瑾¹, 曾燊^{1*}, 张富斌², 彭艳¹,
张臣¹, 张倩¹, 舒秋贵¹

(1. 西华师范大学生命科学学院, 国家淡水渔业工程技术研究中心西南分中心, 四川南充 637000;

2. 西华师范大学环境科学与工程学院, 四川南充 637009)

摘要: 为探讨嘉陵江不同江段蛇鮠群体的形态表型特征及其差异性, 实验对采自嘉陵江上游、中游和下游共 120 尾样本进行了传统形态测量和地标点几何形态学测量分析。形态分析结果发现, 嘉陵江不同江段蛇鮠群体间形态表型存在显著差异。差异主要集中于头部、鳍和尾柄; 其中上游群体的蛇鮠最为纤长(叉长、胸腹距、躯干距最大), 眼间距、背鳍基长、头高和口角须长也最长; 中游群体的胸鳍、腹鳍、尾鳍最长, 尾柄也最为粗壮(尾柄宽, 尾柄高最大), 头长、体宽、胸鳍前距最大; 下游群体的肛臀距和头宽最大。主成分分析结果发现, 无法有效将不同江段蛇鮠群体区分。研究表明, 不同江段蛇鮠群体形态表型差异均属于种内差异, 这些表型差异可能是蛇鮠对嘉陵江不同江段环境(如流速、水温、饵料类型)多样性的适应性表现。

关键词: 蛇鮠; 生态适应; 多变量形态测量学; 地标点法

中图分类号: Q 958.11; S 917.4

文献标志码: A

生态适应 (ecological adaptation) 是指生物自身的形态、结构以及生理生化功能在面对异质生境时产生适应性进化反应的过程^[1-2], 研究生态适应可以了解生物在不同环境中差异性的适应策略, 揭示生境中物种种群分化和生态物种形成等进化过程, 因此生态适应历来是进化生物学家关注的热点问题之一^[3-4]。形态表型差异是生物生态适应最直接的外在体现^[5], 其在鱼类中普遍存在^[6-8], 如 Brinsmead 等^[9]的研究发现, 同栖息在缓流生境中的太阳鱼 (*Lepomis gibbosus*) 类群相比, 在激流环境中生活类群的胸鳍更加靠前, 身体也更为延长; Kapralova 等^[10]比较不同食性的冰岛嘉鱼 (*Salvelinus alpinus*) 群体也观察到类似的现象: 同以浮游生物及上升的摇蚊

蛹为食的冰岛嘉鱼群体相比, 以底栖无脊椎动物为主要食物的群体的体色更暗, 身体更粗壮, 胸鳍也较长。

传统的形态表型差异分析方法主要是运用多变量统计分析来描述数值化的形态变量, 对种间及种以上水平的鉴定有效, 因其不能将形状和大小分开分析, 在种内表型差异比较应用中的效果较差^[11]。基于地标点的几何形态学分析方法通过量化坐标空间中形态测量点的变形, 可深入描述形态结构特征, 解释生物体形态和大小多维度的形态差异^[12]。如 Lostrom 等^[13]运用几何形态测量法对西部彩虹鱼 (*Melanotaenia australis*) 进行分析发现, 雌性比雄性个体更倾向于拥有子弹型身体, 头也更为朝上。

收稿日期: 2019-11-18 修回日期: 2020-03-26

资助项目: 国家自然科学基金 (51779210, 31901219); 西华师范大学 (19C007, 18Q035, 17YC121); 中国科学院水生生物多样性与保护重点实验室开放基金

通信作者: 曾燊, E-mail: zengyu@cwnu.edu.cn

嘉陵江系长江水系中流域面积最大的一级支流, 其鱼类资源丰富, 是重要的水产种质资源库^[13]。近年来, 由于梯级航电工程的建设, 嘉陵江水生生态环境发生极大改变, 许多鱼类的生存和生活受到严重影响, 有些鱼类甚至已难觅踪迹^[14]。蛇鮈(*Saurogobio dabryi*) 隶属于鲤科(Cyprinidae)、鮈亚科(Gobioninae)、蛇鮈属(*Saurogobio*), 别称船钉子, 是广泛分布于嘉陵江各江段的重要河流性鱼类, 如今也面临着小型化、资源量下降等问题^[15]。目前有关嘉陵江蛇鮈的研究主要集中在食性组成差异^[16]、繁殖生物学特性^[17]、耳石形态差异^[18]等方面, 而有关形态表型差异的报道则较为少见。因此, 本实验同时运用传统的形态分析方法和基于地标点的几何形态学分析方法, 分析嘉陵江不同江段蛇鮈的形态表型差异, 以探讨其对异质环境差异性的适应规律。

1 材料与方法

1.1 样本采集

实验所用嘉陵江蛇鮈样本共 120 尾, 于 2016 年 10 月—2017 年 10 月采自上游广元江段(32°24'~32°26' N, 105°46'~105°49' E)、中游蓬安江段(31°01'~31°03' N, 106°22'~106°23' E)、下游合川江段(29°59'~30°00' N, 106°16'~106°17' E) 这 3 个采样区域(图 1)。采集方式为向渔民购买以及利用流刺网(网墙长 16 m, 高 4 m; 网目大小 0.5 cm) 等捕捞。采集期都处于蛇鮈的非繁殖季节, 鱼类样本一旦收集后, 立即处死(MS-222), 并保存于 8% 甲醛溶液中, 随后带回实验室进行测量、拍照。所有实验标本存放于西华师范大学生命科学院鱼类标本室(CWNU)。

1.2 数据获取

使用 ALC210.3 电子天平(Acculab 公司, 精确度 0.01 g) 和数显游标卡尺(BOSITOOLS 公司, 精确度 0.01 mm) 测量样本的 34 个可量性状(图 2)。

使 NIKON 700D 对鱼类标本进行拍照, 拍摄时将相机固定, 保持焦距和拍摄角度不变。

1.3 数据处理

传统的形态测量法 为消除样品大小差异对形态参数的影响, 全部可量性状用 Microsoft Excel 进行数据转换, 然后用 SPSS 20.0 软件进行

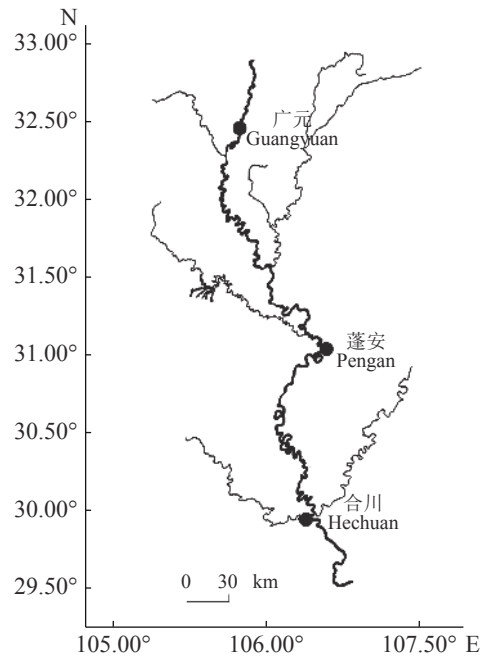


图 1 采样点示意图

Fig. 1 Sampling sites

单因素方差分析(One-Way ANOVA) 和多重比较($P>0.05$ 时用 LSD 法, $P<0.05$ 时用 Dunnett 法), 最后参照 Mayr 等^[20] 计算差异系数 $CD_i = |\bar{X}_i - \bar{X}_j| / (\sigma_i + \sigma_j)$, 式中, X_i 和 X_j 表示均值, σ_i 和 σ_j 表示标准差。

基于地标点的几何形态分析 用 tpsUtil 软件和 tpsDig 2 软件先后对拍照所得标准图像进行处理, 建立 18 个地标点^[21](图 2)。利用 tpsSmall 软件检验地标点有效性^[22]; 用 tpsRelw 软件对每个样本的坐标点进行处理, 评估平均坐标, 进行相对扭曲(relative warps) 和局部扭曲(partial warps) 主成分分析, 并生成相对扭曲指数(relative warps scores) 矩阵和分析报告; 使用 tpsRegr 软件绘制 3 个江段蛇鮈群体的网格变形图, 观察其形变可视性。

2 结果

2.1 外观形态

蛇鮈体甚细长, 呈圆筒状, 尾柄极长; 头较长, 吻向前突出。本次实验中共分析蛇鮈 120 尾, 平均体长为 (115.44±14.48) mm, 体质量为 (16.25±6.60) g, 其中上游蛇鮈群体体质量为 11.30~32.92 g, 体长为 104.12~148.03 mm; 中游群体体质量为 5.92~35.91 g, 体长为 84.97~144.01

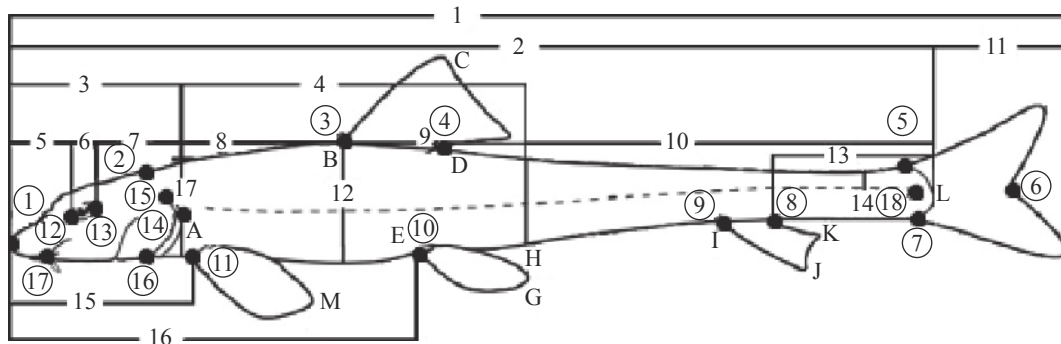


图2 蛇鮈形态特征和18个地标点位置^[19]

形态特征: 1. 全长, 2. 体长, 3. 头长, 4. 躯干长, 5. 吻长, 6. 眼径, 7. 眼后头长, 8. 吻后距, 9~10. 背尾距, 11. 尾鳍长, 12. 体高, 13. 尾柄长, 14. 尾柄高, 15. 胸鳍前距, 16. 腹鳍前距, 17. 头高。A. 胸鳍起点, B. 背鳍起点, C. 背鳍第一根硬刺末端, D. 背鳍末端, E. 腹鳍起点, G. 腹鳍第一根硬刺末, H. 肛门, I. 臀鳍起点, J. 臀鳍末, K. 臀鳍第一根硬刺末, L. 尾椎末端, M. 胸鳍第一根硬刺, AE. 胸腹距, AM. 胸鳍长, BD. 背鳍基长, BC. 背鳍高长, EG. 腹鳍长, IK. 臀鳍基长, IJ. 臀鳍高长, FI. 腹鳍臀鳍间距, HI. 肛臀距。18个地标点位置: ① 吻端, ② 枕骨后末端, ③: 背鳍起点, ④ 背鳍基部末端, ⑤ 尾鳍基部上端, ⑥ 鳍最凹点, ⑦ 尾鳍基部下端, ⑧ 臀鳍基部末端, ⑨ 臀鳍起点, ⑩ 腹鳍起点, ⑪ 胸鳍起点, ⑫ 眼前缘, ⑬ 眼后缘, ⑭ 鳃盖后缘, ⑮ 鳃盖上缘, ⑯ 前鳃盖腹侧起点, ⑰ 下颌末端, ⑱ 尾柄末端

Fig. 2 Morphological characteristics and positions of 18 landmarks of *S. dabryi*

Morphological characteristics: 1. total length, 2. body length, 3. head length, 4. trunk length, 5. snout length, 6. eye diameter, 7. postorbital head length, 8-10. length between dorsal fin and rhynchodaeum, 9-10. length between tall fin and rhynchodaeum, 11. caudal fin length, 12. body depth, 13. caudal peduncle length, 14. caudal peduncle depth, 15. length between pectoral fin and rhynchodaeum, 16. length between ventral fin and rhynchodaeum, 17. head depth. A. origin of pectoral fin, B. origin of dorsal fin, C. end of the first sharp fishbone in dorsal fin, D. posterior end of dorsal fin, E. origin of ventral fin, G. end of the first sharp fishbone in ventral fin, H. anus, I. origin of anal fin, J. posterior end of anal fin, K. end of the first sharp fishbone in anal fin, L. posterior end of coccygeal vertebra, M. end of the first sharp fishbone in pectoral fin, AE. length between pectoral fin and ventral fin, AM. pectoral fin length, BD. dorsal fin coxal length, BC. dorsal fin coxal depth, EG. ventral fin length, IK. anal fin coxal length, IJ. anal fin coxal depth, FI. length between ventral fin and anal fin, HI. length between anus and anal fin. Positions of 18 landmarks: ① tip of snout, ② distal tip of occiput, ③ origin of dorsal fin, ④ posterior end of dorsal fin base, ⑤ upper insertion of caudal fin base, ⑥ the pits of caudal fin, ⑦ lower insertion of caudal fin base, ⑧ posterior end of anal fin base, ⑨ origin of anal fin, ⑩ origin of pelvic fin, ⑪ origin of pectoral fin, ⑫ the anterior margin of the eye, ⑬ the posterior margin of the eye, ⑭ the posterior margin of the operculum, ⑮ the upper end of operculum, ⑯ origin of the preopercle on the ventral, ⑰ distal tip of mandible, ⑱ distal tip of caudal peduncle

mm; 下游群体体质量为4.83~32.24 g, 体长为83.21~146.01 mm。且 *t* 检验表明, 不同江段蛇鮈两两之间均无显著性差异。

2.2 蛇鮈不同江段形态表型差异及地标点变形分析

单因素方差分析及多重比较 在传统的形态测量学方法中, 首先运用单因素方差分析及多重比较, 来分析各江段蛇鮈的形态学比例性状差异, 结果显示有17个形态特征的平均值在不同江段群体间存在显著差异 ($P < 0.05$) (表1), 且主要集中于头部 (FL/BL、IW/HL、HW/HL、HL/BL、HD/HL、BAL/HL)、鳍 (DFCL/BL、PFL/BL、VFL/BL、CFL/BL) 和尾柄 (CPW/BL、CPD/BL) 上, 其中FL/BL、IW/HL、TL/BL、LBPV/BL、DFCL/BL等5个形态特征表现为上>中>下; HW/HL为下>上>中; HD/HL、BAL/HL为上>下>中; HL/BL、

BW/BL、PFL/BL、LBPR/BL、VFL/BL、CPW/BL、CPD/BL、CFL/BL为中>上>下; LBAA/BL为下>中>上。

几何形态分析和网格变形分析 在基于地标点的几何形态分析中, 其回归系数均大于0.99, 则本研究所选取的所有地标点都是有效的。利用 tpsRelw 软件计算获得不同江段蛇鮈平均形图和所有地标点矢量化之后的重叠效果图 (图3)。基于 tpsRegr 软件的网格变形分析结果可知 (图4), 嘉陵江不同江段蛇鮈群体的形态差异主要体现在头部 (地标点1、11、17)、背鳍 (地标点3、4)、尾鳍 (地标点5、6、7、18)、臀鳍 (地标点9) 和腹鳍上 (地标点10), 形态表型差异分析结果与传统分析方法结果相似。

2.3 主成分分析

相对扭曲主成分分析总共提取了32个主成

表 1 蛇鮓不同江段群体间形态表型差异

Tab. 1 Differences of the phenotypic morphological parameters of *S. dabryi* among each section

部位 part	形态变量 morphological variable	上游(31尾) upstream	中游(40尾) midstream	下游(39尾) downstream	比较 comparison	P值 significance
头部 head	头长/体长 HL/BL	0.212 6±0.002 1 ^a (0.165~0.226)	0.230 8±0.006 1 ^b (0.193~0.446)	0.205 7±0.001 9 ^c (0.183~0.249)	中>上>下	0.000***
	头宽/头长 HW/HL	0.538 1±0.005 7 ^a (0.491~0.654)	0.515 4±0.008 4 ^b (0.286~0.608)	0.539 2±0.005 7 ^a (0.464~0.639)	下>上>中	0.024*
	头高/头长 HD/HL	0.560 1±0.006 7 ^a (0.510~0.696)	0.529 6±0.008 7 ^b (0.273~0.596)	0.540 3±0.003 9 ^b (0.482~0.606)	上>下>中	0.009**
	口角须长/头长 BAL/HL	0.181 1±0.004 5 ^a (0.154~0.245)	0.213 2±0.003 7 ^b (0.106~0.294)	0.176 7±0.006 3 ^b (0.127~0.248)	上>下>中	0.000***
	眼间距/头长 IW/HL	0.234 7±0.003 8 ^a (0.196~0.295)	0.220 1±0.004 9 ^b (0.117~0.265)	0.219 5±0.004 0 ^b (0.175~0.294)	上>中>下	0.029*
躯干部 trunk	叉长/体长 FL/BL	1.100 4±0.004 1 ^a (1.065~1.165)	1.069 9±0.004 7 ^b (1.018~1.14)	1.064 4±0.003 6 ^b (1.010~1.109)	上>中>下	0.000***
	体宽/体长 BW/BL	0.116 7±0.001 1 ^a (0.099~0.133)	0.121 7±0.001 6 ^b (0.101~0.139)	0.115 9±0.001 3 ^a (0.096~0.134)	中>上>下	0.005**
	躯干距/体长 TL/BL	0.350 4±0.002 7 ^a (0.301~0.375)	0.330 8±0.003 9 ^b (0.279~0.383)	0.322 9±0.004 2 ^b (0.244~0.361)	上>中>下	0.000***
	胸腹距/体长 LBPV/BL	0.211 0±0.002 4 ^a (0.168~0.236)	0.199 4±0.002 2 ^b (0.148~0.233)	0.197 8±0.003 0 ^b (0.172~0.234)	上>中>下	0.001**
	胸鳍长/体长 PFL/BL	0.193 8±0.001 8 ^a (0.169~0.209)	0.209 9±0.001 8 ^b (0.185~0.235)	0.188 6±0.003 0 ^a (0.112~0.213)	中>上>下	0.000***
	胸鳍前距/体长 LBPR/BL	0.215 2±0.001 2 ^a (0.202~0.230)	0.225 7±0.002 1 ^b (0.197~0.257)	0.215 1±0.002 3 ^a (0.175~0.242)	中>上>下	0.000***
	背鳍基长/体长 DFCL/BL	0.147 6±0.001 4 ^a (0.126~0.158)	0.143 0±0.001 6 ^a (0.125~0.162)	0.142 9±0.001 4 ^b (0.125~0.159)	上>中>下	0.041*
	腹鳍长/体长 VFL/BL	0.155 6±0.001 4 ^a (0.139~0.172)	0.160 4±0.001 5 ^a (0.140~0.184)	0.149 9±0.001 0 ^b (0.140~0.162)	中>上>下	0.000***
	肛臀距/体长 LBAA/BL	0.187 8±0.002 5 ^a (0.167~0.224)	0.201 4±0.002 6 ^b (0.171~0.238)	0.202 0±0.002 1 ^b (0.180~0.239)	下>中>上	0.000***
尾部 tail	尾柄宽/体长 CPW/BL	0.033 6±0.000 9 ^a (0.025~0.043)	0.038 0±0.000 7 ^b (0.028~0.046)	0.033 0±0.000 8 ^a (0.022~0.043)	中>上>下	0.000***
	尾柄高/体长 CPD/BL	0.055 8±0.000 6 ^a (0.049~0.063)	0.058 6±0.000 8 ^b (0.037~0.069)	0.055 0±0.000 6 ^a (0.049~0.062)	中>上>下	0.001**
	尾鳍长/体长 CFL/BL	0.192 5±0.001 8 ^a (0.170~0.214)	0.200 6±0.002 0 ^b (0.181~0.236)	0.191 4±0.002 8 ^c (0.126~0.222)	中>上>下	0.008**

注: 数据采用平均值±标准误, *为显著程度, 不同小写字母表示差异显著(P<0.05), 参数经由对数转换(lg)以消除异速生长及体型差异对分析结果的影响。表中“上”表示上游, “中”表示中游, “下”表示下游。下同

Notes: the data were presented by the mean±SE, the significance characters were in *, and the different letters meant significant difference (P<0.05). Using logarithmic transformation (lg) to remove the effects on analytic results by allometry and body size. The same below

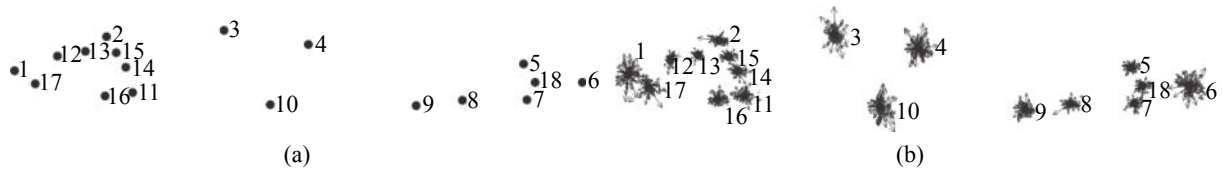


图 3 蛇鮓平均形和重叠的地标点矢量化

(a) 蛇鮓平均形图; (b) 蛇鮓重叠的地标点矢量化图

Fig. 3 Mean shape and the superimposed landmarks vectorization of *S. dabryi*

(a) mean shape of *S. dabryi*; (b) the superimposed landmarks vectorization of *S. dabryi*

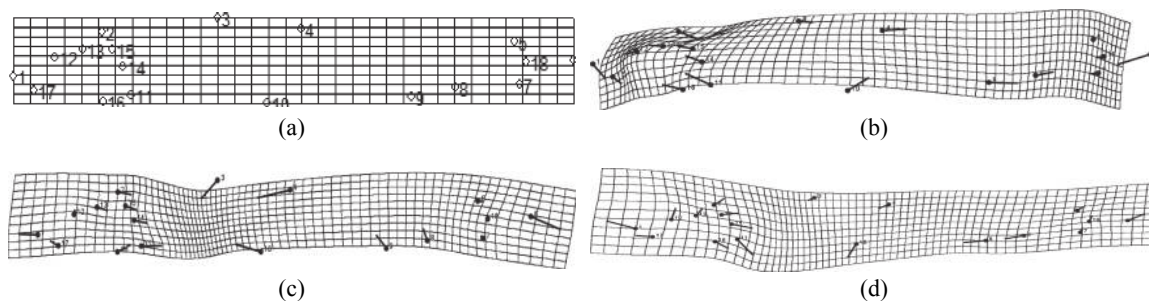


图4 3个蛇鮈群体的网格变形图与变异可视化(变异扩大10倍)

(a) 平均形; (b) 上游; (c) 中游; (d) 下游

Fig. 4 Grid deformation and variation visualization of three *S. dabryi* populations (variation are enlarged 10 times)

(a) mean; (b) upstream; (c) midstream; (d) downstream

表2 前11个相对扭曲主成分的特征值和贡献率

Tab. 2 Eigenvalues and contribution rates of the first 11 relative warps

主成分 principal component	特征值 eigenvalue	贡献率/% contribution rate	累积贡献率% cumulative contribution rate
1	0.264	39.34	39.34
2	0.159	14.26	53.60
3	0.131	9.68	63.28
4	0.111	6.94	70.22
5	0.099	5.54	75.76

分, 其中前5个主成分的特征值分别为0.264、0.159、0.131、0.111和0.099, 总贡献率分别为39.34%、14.26%、9.68%、6.94%和5.54%, 累积贡献率为75.76%(表2)。以贡献率较大的PC1和PC2建立X-Y坐标轴, 以江段为类别, 可得到

主成分分析散点图(图5)。散点图显示不同江段蛇鮈个体相互重叠, 无法从PC1和PC2上区分各江段蛇鮈群体。18个地标点在相对扭曲主成分分析的贡献率结果显示, 地标点15、14、18、2和13(鳃盖上线、鳃盖后缘、尾柄末端、枕骨后末端和眼后缘)贡献较大, 五者合计贡献率80.11%(图5), 表明头部的鳃盖、枕骨、眼以及尾柄等形态差异是不同江段蛇鮈主要的形态差异特征。

2.4 性状差异性分析

对不同江段蛇鮈群体的17项显著性形态特征进行差异分析, 差异系数比较结果(表3)显示, 不同江段蛇鮈群体的所有显著性形态特征差异系数均小于1.28, 表明嘉陵江不同江段蛇鮈群体间的形态差异应属于不同地理种群内的差异,

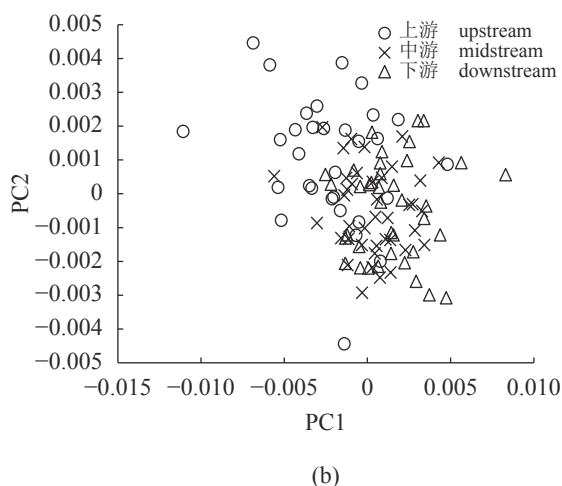
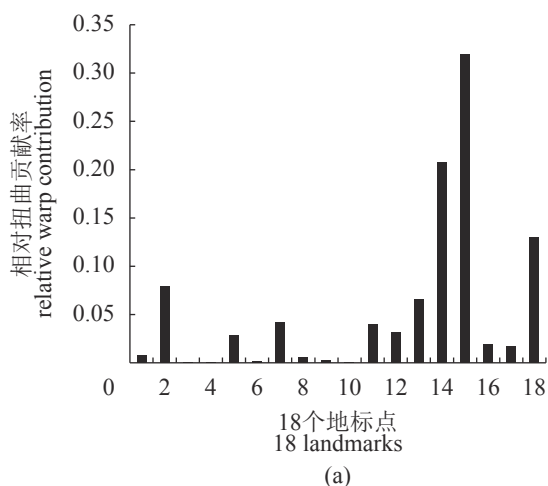


图5 各个地标点的相对扭曲贡献率图和相对扭曲第1、第2主成分分析散点图(主成分得分 $\times 10^3$)

Fig. 5 Relative warp contribution of each land mark and scatter diagram of relative warp scores on the 1st and 2nd (principal component scores are enlarged 10^3 times)

表 3 蛇鮠3个种群间的差异系数

Tab. 3 Difference coefficient for morphometric characters of three *S.dabryi* populations

形态变量 morphological variable	上一中 upstream- midstream	中一下 midstream- downstream	上一下 upstream- downstream
叉长/体长 FL/BL	0.21	0.13	0.53
躯干距/体长 TL/BL	0.23	0.16	0.58
头长/体长 HL/BL	0.30	0.30	0.10
头宽/头长 HW/HL	0.17	0.19	0.09
头高/头长 HD/HL	0.12	0.26	0.28
眼间距/头长 IW/HL	0.07	0.28	0.33
口角须长/头长 BAL/HL	0.30	0.17	0.57
背鳍基长/体长 DFCL/BL	0.04	0.00	0.09
体宽/体长 BW/BL	0.11	0.27	0.32
胸鳍长/体长 PFL/BL	0.24	0.43	0.35
胸鳍前距/体长 LBPR/BL	0.12	0.27	0.31
胸腹距/体长 LBPV/BL	0.24	0.09	0.54
腹鳍长/体长 VFL/BL	0.04	0.38	0.54
肛臀距/体长 LBAA/BL	0.17	0.12	0.08
尾柄高/体长 CPD/BL	0.18	0.26	0.18
尾柄宽/体长 CPW/BL	0.32	0.42	0.18
尾鳍长/体长 CFL/BL	0.10	0.25	0.29
平均数 mean value	0.17	0.23	0.32

还未达到亚种水平。

3 讨论

本研究结合传统的形态测量分析方法和基于地标点的几何形态学测量分析方法,对嘉陵江不同江段蛇鮠的形态表型特征及差异进行了分析。两种形态表型差异分析方法结果均显示嘉陵江不同江段蛇鮠形态表型差异主要集中在头部和不同类型的鳍(图4,图5,表1)上。相对扭曲主成分分析的贡献率结果显示,5个地标点的累积贡献率高达80.11%,表明头部的鳃盖、枕骨、眼以及尾部的尾柄等区域的部分性状变异是导致不同江段蛇鮠种群形态表型差异的重要因素。嘉陵江不同江段环境差异较大,上游河谷多陡峭深切,中游河道迂回绵长,下游河床质地广阔且常为沙卵石,多漫滩^[15],蛇鮠种群的形态表型差异可能是对嘉陵江不同江段多样性环

境(如流速、水温、饵料类型等)的差异性适应。

流速是影响鱼类的大小和形态的关键因素^[23-24]。de Barros等^[25]研究发现,栖息在高流速环境下的鱼类具有共同的特征:体型小,身体纤长,这样可以有助于鱼类减少水流对自身运动的影响,适应激流环境中长时间、稳定的运动需求。本研究中,嘉陵江蛇鮠也呈现相似的现象,生活在水流速度较高的上游江段的蛇鮠群体拥有更长的躯干距、叉长和胸腹距,可使鱼体拉长,体型更接近流线型,从而能减少流水的阻力。同时,上游蛇鮠的背鳍基也 longer,这可能有助于其在高流速水流中保持稳定的游泳姿态,进一步增强其适应激流环境的能力^[26]。随着嘉陵江水流速度从上游到下游逐渐降低^[18],生活于中游和下游江段的蛇鮠则在头部、背鳍、尾鳍、臀鳍和腹鳍上呈现出相适应的形态特征。

捕食方式和食物类型也与鱼类种群表型差异密切相关^[27-28],如Kristjánsson等^[29]认为通过头长的增加能够使红点鲑进食更多食物,提高有效饮食的效率,从而适应更高的摄食强度。嘉陵江中游动物饵料资源丰富,且水温相对较高^[15,17],需要中游蛇鮠群体通过增加头长等方式来提高摄食频率,获取足够的饵料食物。另外,中游蛇鮠群体所具备的更长尾鳍和粗壮尾柄(尾柄宽、尾柄高较大)也能够帮助其产生强大的瞬间推动力,增强急速性游泳能力,从而可以更高效地、主动搜寻肉食性饵料食物^[30-32]。

基于地标点的几何形态学是近几十年来发展迅速的形态学分析方法,在生物形态差异分析、物种地理类群划分和物种形态鉴定等方面均有成功的应用。如借助基于地标点的几何形态学分析方法,Lostrom等^[13]准确区分出西部彩虹鱼在同一河流上3个不同的地理群体,并量化了它们间的形态变异水平;彭艳等^[18]发现嘉陵江不同江段(上游和中一下游)蛇鮠群体的耳石差异主要体现在基叶与耳石中心间的偏离角度上;Langerhans等^[28]认为,同栖息在泄湖环境中的种群相比,栖息在河道的两种新热带鱼(*Bryconops caudomaculatus*和*Biotodoma wavrini*)的鱼体更高,口位也更偏上。本研究中,从形态特征差异分析结果而言,基于地标点的几何形态学与传统分析方法结果基本一致,但前者能以图形方式更直观地呈现形态差异及其变化趋势^[33],因此在形态学研究中,应重视和加强基于地标

点的几何形态学方法的运用, 同时也不能忽略传统形态测量分析方法的辅助作用。

形态表型差异是鱼类适应环境的直接体现, 也是物种分类和物种鉴定的重要依据, 其受环境因子和遗传因子共同影响。本研究中, 不同江段蛇鮈显著性形态差异具体表现为上游群体的鱼体最为纤细, 眼间距、背鳍基长、头高和口角须长也最长; 中游群体的胸鳍、腹鳍、尾鳍最长, 尾柄也最为粗壮, 头长、体宽、胸鳍前距最大; 下游群体的肛臀距和头宽最大。但是其差异系数的分析结果显示, 所有显著性形态表型特征的差异系数值均未超过亚种分类的阈值, 表明虽然不同江段蛇鮈群体存在一定程度的形态表型差异, 但其仍属于不同地理种群内的差异, 还未达到亚种水平。当然, 嘉陵江不同江段蛇鮈种群间在遗传多样性上是否存在差异, 有待于进一步研究。

参考文献 (References):

- [1] Roff D A. The evolution of life histories: theory and analysis[M]. New York: Chapman & Hall, 1992.
- [2] Winemiller K O. The evolution of life histories[J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1994, 123(5): 835-839.
- [3] Whitney J L, Donahue M J, Karl S A. Niche divergence along a fine-scale ecological gradient in sympatric color morphs of a coral reef fish[J]. *Ecosphere*, 2018, 9(1): 1-18.
- [4] Chown S L, Klok C J. Altitudinal body size clines: Latitudinal effects associated with changing seasonality[J]. *Ecography*, 2003, 26(4): 445-455.
- [5] Landy J A, Travis J. Shape variation in the least killifish: Ecological associations of phenotypic variation and the effects of a common garden[J]. *Ecology and Evolution*, 2015, 5(23): 5616-5631.
- [6] Schlichting C D, Pigliucci M. Phenotypic evolution: a reaction norm perspective[M]. Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc, 1998.
- [7] Ghalambor C K, McKay J K, Carroll S P, et al. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments[J]. *Functional Ecology*, 2007, 21(3): 394-407.
- [8] Weiss K M. Phenotypic evolution: a reaction norm perspective[J]. *American Journal of Physical Anthropology*, 1999, 109(1): 144-146.
- [9] Brinsmead J, Fox M G. Morphological variation between lake- and stream-dwelling rock bass and pumpkinseed populations[J]. *Journal of Fish Biology*, 2002, 61(6): 1619-1638.
- [10] Kapralova K H, Morrissey M B, Kristjánsson B K, et al. Evolution of adaptive diversity and genetic connectivity in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Iceland[J]. *Heredity*, 2011, 106(3): 472-487.
- [11] 张秀霞, 朱巧莹, 赵俊. 利用几何形态测量学方法分析唐鱼群体的形态变异[J]. *水产学报*, 2017, 41(9): 1365-1373.
Zhang X X, Zhu Q Y, Zhao J. Geometric morphometric analysis of body-form variability in populations of *Tanichthys albonubes*[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2017, 41(9): 1365-1373(in Chinese).
- [12] Cadrin S X. Advances in morphometric identification of fishery stocks[J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2000, 10(1): 91-112.
- [13] Lostrom S, Evans J P, Grierson P F, et al. Linking stream ecology with morphological variability in a native freshwater fish from semi-arid Australia[J]. *Ecology and Evolution*, 2015, 5(16): 3272-3287.
- [14] 曾燊, 陈永柏, 李钟杰. 嘉陵江鱼类资源利用与保护现状[J]. *天津农业科学*, 2014, 20(2): 60-62, 87.
Zeng Y, Chen Y B, Li Z J. Utilization and protection status of fish resources in Jialing River[J]. *Tianjin Agricultural Sciences*, 2014, 20(2): 60-62, 87(in Chinese).
- [15] 张缓缓. 嘉陵江中游蓬安段鱼类群落结构及重要经济鱼类种群生物学研究 [D]. 南充: 西华师范大学, 2016.
Zhang H H. The study on community structure and population biology research of the main economic fish for the middle reaches of Jialing River Peng'an[D]. Nanchong: China West Normal University, 2016 (in Chinese).
- [16] 吕振宇, 曾燊, 熊小琴, 等. 嘉陵江不同江段蛇鮈的食性分析[J]. *四川动物*, 2019, 38(1): 68-76.
Lyu Z Y, Zeng Y, Xiong X Q, et al. Analysis on the feeding habits of *Saurogobio dabryi* in different reaches of Jialing River[J]. *Sichuan Journal of Zoology*, 2019, 38(1): 68-76(in Chinese).
- [17] 刘玉莹, 曾燊, 熊小琴, 等. 嘉陵江梯级水利工程开发
中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- 下不同江段蛇鮈的繁殖生物学特性差异及适应[J]. 淡水渔业, 2019, 49(2): 3-8.
- Liu Y Y, Zeng Y, Xiong X Q, *et al.* Difference and adaptation of reproductive biological characteristics of *Saurogobio dabryi* in Jialing River cascade water conservancy project[J]. Freshwater Fisheries, 2019, 49(2): 3-8(in Chinese).
- [18] 彭艳, 曾燊, 张臣, 等. 嘉陵江不同江段蛇鮈耳石形态特征及差异[J]. 水产学报, 2018, 42(12): 1896-1905.
- Peng Y, Zeng Y, Zhang C, *et al.* Otolith morphology of *Saurogobio dabryi* and the variance in different sections of Jialing River[J]. Journal of Fisheries of China, 2018, 42(12): 1896-1905(in Chinese).
- [19] 胡月, 曾燊, 蒋朝明, 等. 嘉陵江下游蛇鮈的两性异形与雌性个体生殖力[J]. 应用生态学报, 2017, 28(2): 658-664.
- Hu Y, Zeng Y, Jiang Z M, *et al.* Sexual size dimorphism and female individual fecundity of *Saurogobio dabryi* in the lower reaches of the Jialing River[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(2): 658-664(in Chinese).
- [20] Mayr E, Linsley E G, Usinger R L. Methods and principles of systematic zoology[M]. New York: McGraw Hill, 1953.
- [21] Zelditch M L, Swiderski D L, Sheets H D, *et al.* Geometric morphometrics for biologists: a primer[M]. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2004.
- [22] Rohlf F J. Morphometrics at SUNY stony brook[EB/OL]. (2001-01-17). <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- [23] Meyers P J, Belk M C. Shape variation in a benthic stream fish across flow regimes[J]. *Hydrobiologia*, 2014, 738(1): 147-154.
- [24] Malato G, Shervette V R, Navarrete Amaya R, *et al.* Parallel body shape divergence in the Neotropical fish genus *Rhoadsia* (Teleostei: Characidae) along elevational gradients of the western slopes of the Ecuadorian Andes[J]. *PLoS One*, 2017, 12(6): 315-333.
- [25] de Barros T F, Louvise J, Caramaschi É P. Flow gradient drives morphological divergence in an Amazon pelagic stream fish[J]. *Hydrobiologia*, 2019, 833(1): 217-229.
- [26] Haas T C, Blum M J, Heins D C. Morphological responses of a stream fish to water impoundment[J]. *Biology Letters*, 2010, 6(6): 803-806.
- [27] Araújo M S, Perez S I, Magazoni M J C, *et al.* Body size and allometric shape variation in the molly *Poecilia vivipara* along a gradient of salinity and predation[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2014, 14(251): 1-11.
- [28] Langerhans R B, Layman C A, Langerhans A K, *et al.* Habitat-associated morphological divergence in two neotropical fish species[J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2003, 80(4): 689-698.
- [29] Kristjánsson B K, Skúlason S, Snorrason S S, *et al.* Fine-scale parallel patterns in diversity of small benthic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in relation to the ecology of lava/groundwater habitats[J]. *Ecology and Evolution*, 2012, 2(6): 1099-1112.
- [30] Nauen J C, Lauder G V. Hydrodynamics of caudal fin locomotion by chub mackerel, *Scomber japonicus* (Scombridae)[J]. *Journal of Experimental Biology*, 2002, 205: 1709-1724.
- [31] 万安, 张晓可, 刘志刚, 等. 大别山区黑沟绿太阳鱼种群的形态特征研究[J]. *水生生物学报*, 2017, 41(1): 194-200.
- Wan A, Zhang X K, Liu Z G, *et al.* Morphological characteristics of the green sunfish (*Lepomis cyanellus*) in Heigou Creek, Ta-Pieh Mountains[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2017, 41(1): 194-200(in Chinese).
- [32] Kawabata Y, Yamada H, Sato T, *et al.* Pelvic fin removal modifies escape trajectory in a teleost fish[J]. *Fisheries Science*, 2016, 82(1): 85-93.
- [33] 何锴, 白明, 万韬, 等. 白尾颡(颡科: 哺乳纲)下颌骨几何形态测量分析及地理分化研究[J]. *兽类学报*, 2013, 33(01): 7-17.
- He K, Bai M, Wan T, *et al.* Shape variation in mandibles of *Parascaptor leucura* (Mammalia, Talpidae) based on geometric morphometrics: implication for geographic diversification[J]. *Acta Theriologica Sinica*, 2013, 33(01): 7-17(in Chinese).

Comparison of morphological differences of *Saurogobio dabryi* in different reaches of Jialing River

XIAO Jin¹, ZENG Yu^{1*}, ZHANG Fubin², PENG Yan¹,
ZHANG Chen¹, ZHANG Qian¹, SHU Qiugui¹

(1. Southwest Branch of the National Freshwater Fishery Engineering Technology Research Center, College of Life Science, China West Normal University, Nanchong 637000, China;

2. College of Environmental Science and Engineering, China West Normal University, Nanchong 637009, China)

Abstract: This research was conducted to explore the morphological characteristics and difference of *Saurogobio dabryi* in different river sections of Jialing River. A total of 120 samples collected from upstream, midstream and downstream of Jialing River were analyzed, using the multivariate morphometric method and the landmark-based geometric morphometric method. The morphometric analysis illustrated that there were significant differences among populations of *S. dabryi* in different river sections. The morphological variations of the three populations were mainly observed on the head, fin and caudal peduncle. The body of *S. dabryi* in the upstream group was the most slender. Besides that, the fork length, length between pectoral fin and ventral fin, trunk length, the inter-orbital width, dorsal fin coxal length, head depth and beard length in this group were the largest. The midstream group of *S. dabryi* had the longest pectoral fin, ventral fin and caudal fin, the strongest caudal peduncle, the largest of the width of caudal stalk, the depth of caudal stalk, the longest head, the widest body and the largest length between pectoral fin and rhynchodaeum. For *S. dabryi* in the downstream, the length between anus and anal fin and head width of the lower reaches were the largest. However, the scatter diagram of relative warp scores analysis showed that *S. dabryi* population from different river sections of Jialing River cannot be distinguished. The variation coefficient of morphometric characters showed that the phenotypic differences of *S. dabryi* in the three river sections were intraspecific. We speculated that the morphological variations of *S. dabryi* in Jialing River should be the result of adaptive evolution to the diverse environments in Jialing River, such as the flow rate, water temperatures, and food types.

Key words: *Saurogobio dabryi*; ecological adaptation; geometric morphometrics; landmark method

Corresponding author: ZENG Yu. E-mail: zengyu@cwnu.edu.cn

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (51779210, 31901219); China West Normal University (19C007, 18Q035, 17YC121); Open Fund of the Key Laboratory of Aquatic Biodiversity and Conservation, Chinese Academy of Sciences