

4种弹涂鱼鳃的形态度量学比较及其生态学意义

潘雷雷^{①②} 张桂蓉^① 魏开建^{①*} 张洁^{②*}

(^① 华中农业大学水产学院 农业部淡水生物多样性保护与利用重点开放实验室 武汉 430070;

^② 中国科学院动物研究所 动物进化与系统学院重点实验室 北京 100101)

摘要:通过对背眼鰕虎鱼亚科中薄氏大弹涂鱼 (*Boleophthalmus boddarti*)、青弹涂鱼 (*Scartelaos histophorus*)、新几内亚弹涂鱼 (*Periophthalmus novaeguineensis*) 和点弹涂鱼 (*P. spilotos*) 3属4种弹涂鱼鳃参数的测定,比较了各种之间鳃的形态度量学差异。结果表明,4种弹涂鱼的鳃参数 (Y) 与其体重 (W) 均符合方程 $\log Y = \log a + b \log W$,且各鳃参数与体重的相关性显著 ($R^2 = 0.50 \sim 0.98, P < 0.05$)。等体重的弹涂鱼相比较,青弹涂鱼的总鳃丝数、总鳃丝长 (mm)、鳃丝一侧鳃小片数 (/mm)、总鳃面积 (mm^2) 和相对鳃面积 (mm^2/g) 均最大,薄氏大弹涂鱼相应鳃参数次之,新几内亚弹涂鱼和点弹涂鱼相应鳃参数较小。弹涂鱼鳃结构的这种梯度退化,表明青弹涂鱼和薄氏大弹涂鱼水生性较强,而新几内亚弹涂鱼和点弹涂鱼陆生性较强。4种弹涂鱼的总鳃丝长和总鳃面积明显小于其他等体重水生鱼类,这与弹涂鱼的两栖生活特征相符。

关键词:薄氏大弹涂鱼;青弹涂鱼;新几内亚弹涂鱼;点弹涂鱼;生态学适应

中图分类号:Q954 **文献标识码:**A **文章编号:**0250-3263(2010)04-01-10

A Comparison of the Gill Morphometry of Four Mudskippers (Gobiidae: Oxudercinae) from Southeast Asia and Oceania: with Comments on Ecological Adaptation

PAN Lei-Lei^{①②} ZHANG Gui-Rong^① WEI Kai-Jian^{①*} ZHANG Jie^{②*}

(^① College of Fisheries/Key Laboratory of Freshwater Biodiversity Conservation and Utilization of

Ministry of Agriculture, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070;

^② The Key Laboratory of Zoological Systematics, Institute of Zoology,

Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: Measurements of gill parameters were carried out on four mudskippers, *Boleophthalmus boddarti*, *Scartelaos histophorus*, *Periophthalmus spilotos* and *Periophthalmus novaeguineensis*. The gill parameters (Y) were analysed in relation to body weight (W) using logarithmic transformations ($\log Y = \log a + b \log W$) in each species. The results showed that the gill parameters (Y) were significantly correlated with the body weights (W) in the four species ($R^2 = 0.50 - 0.98, P < 0.05$). Meanwhile, marked differences were found among genera when comparing the individuals of the same weight, the values of total number of filaments, total filament length (mm), average number of secondary lamellae /mm (on one side of filaments), total gill area

基金项目 国家科技基础条件平台专项 (No. 2006DKA30470-002), 农业部淡水生物多样性保护与利用重点开放实验室开放课题 (No. LFCU0708) 和国家自然科学基金面上项目 (No. 30970321);

* 通讯作者, E-mail: kjwei@mail.hzau.edu.cn; zhangjie@ioz.ac.cn;

第一作者介绍 潘雷雷,女,硕士研究生;研究方向:鱼类生理生态学;E-mail: panleilei417@163.com.

收稿日期:2010-03-17,修回日期:2010-04-28

(mm^2) and relative gill area (mm^2/g) for *S. histophorus* were the largest, those for *B. boddarti* were at a medium level and those for *P. novaeguineensis* and *P. spilotos* were the smallest. The comparative result of the present study showed significant gradient change on gill parameters of mudskippers with their lifestyles, indicating that the *Scartelaos* and *Boleophthalmus* species have more affinity to aquatic environment, while the *Periophthalmus* species are better adapted for terrestrial environment. The values of total filament length and total gill area of the four mudskippers were obviously reduced comparing with other aquatic fishes with similar weight, which were corresponded to the amphibious life models of mudskippers.

Key words: *Boleophthalmus boddarti*; *Scartelaos histophorus*; *Periophthalmus spilotos*; *Periophthalmus novaeguineensis*; Ecological adaptation

背眼鰕虎鱼亚科 (Oxudercinae) 隶属鲈形目 (Perciformes) 鰕虎鱼科 (Gobiidae), 包含了 10 个属近 40 种鱼类^[1], 广泛栖息于印度洋-太平洋地区以及大西洋非洲海岸的红树林和泥滩生态系统中^[2]。其中的大弹涂鱼属 (*Boleophthalmus*)、青弹涂鱼属 (*Scartelaos*)、弹涂鱼属 (*Periophthalmus*) 和齿弹涂鱼属 (*Periophthalmodon*) 鱼类统称为弹涂鱼, 大部分种类具有陆地活动和空气呼吸等特有习性^[3]。这些鱼类主要栖息在从水中向陆地过渡的潮间带, 对两栖生活具有不同程度的适应^[2, 4-6], 因而是比较形态学和生态形态学 (ecomorphology) 研究的理想类群。

我国大陆沿海地区以及台湾、海南等岛屿周边具有辽阔的滩涂, 已报道的背眼鰕虎鱼类达 8 属 15 种^[7], 但迄今对该类群的比较形态学研究基本上是空白。国外已对弹涂鱼鳃的显微和超微结构及其陆生适应性进行了一些研究^[8-10]。Schottle 等对薄氏大弹涂鱼 (*B. boddarti*) 和大弹涂鱼 (*B. chinensis*) 的研究发现, 其鳃面积存在种内和种间差异, 进而推断这与其栖息环境密切相关^[11-12]。此外, 弹涂鱼还通过鳃小片融合^[9, 13]、皮肤辅助呼吸^[14]等方式适应两栖生活的需要。目前国外对薄氏大弹涂鱼^[15-17]、弹涂鱼 (*Periophthalmus cantonensis*)^[18]、金点弹涂鱼 (*P. chrysohilos*) 和许氏齿弹涂鱼 (*Periophthalmodon schlosseri*)^[15] 等种类鳃的形态特征作了报道, 但点弹涂鱼 (*Periophthalmus spilotos*) 和新几内亚弹涂鱼 (*P. novaeguineensis*) 鳃的形态学未见报道, 对

不同生活模式下背眼鰕虎鱼鳃结构的系统比较也很少见。为了解弹涂鱼鳃的形态特征、种间形态差异及其对两栖生活的适应, 本研究对采自东南亚和大洋洲的薄氏大弹涂鱼、青弹涂鱼、新几内亚弹涂鱼及点弹涂鱼 4 种鱼的鳃参数进行了形态度量学比较, 旨在为背眼鰕虎鱼类鳃形态的梯度变化和呼吸生理研究提供基础资料, 同时为深入开展我国乃至世界背眼鰕虎鱼等特殊生境栖息鱼类的比较形态学研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 样本采集 1993 ~ 2001 年从印度尼西亚苏门答腊岛 (Sumatra) 和澳大利亚达尔文 (Darwin) 共采集薄氏大弹涂鱼、点弹涂鱼、青弹涂鱼及新几内亚弹涂鱼 4 种弹涂鱼样本 48 尾。实验用鱼均为成鱼^[19-20], 用 10% 福尔马林溶液固定, 带回实验室待测。4 种弹涂鱼的体重、体长和样本信息见表 1。

1.2 鳃的形态度量 弹涂鱼的鳃位于头部两侧鳃腔中, 每一全鳃主要由鳃弓、鳃耙和两列鳃丝构成。鳃弓一侧为鳃耙, 另一侧放射状排列着许多鳃丝, 每一鳃丝的两侧平行排列着许多突起的鳃小片 (图 1)。本研究通过计数和观测等方法, 对 4 种弹涂鱼每一样本的鳃进行形态度量并计算以下鳃参数。

1.2.1 总鳃丝数 在解剖镜下对弹涂鱼右侧鳃腔每个鳃弓上的鳃丝数分别进行计数, 则右侧鳃丝数总和的 2 倍即为该样本的总鳃丝数 (F)。

表1 4种弹涂鱼的样本量、体长、体重、采集地点和采集年份

Table 1 Sample size, body length, body weight, sampling site and sampling year for four mudskippers

种类 Species	样本量 Sample size	体长 (cm) Body length		体重 (g) Body weight		采集地点 Sampling site	采集年份 Sampling year
		范围 Range	均值 Mean	范围 Range	均值 Mean		
薄氏大弹涂鱼 <i>Boleophthalmus boddarti</i>	11	9.3 ~ 10.8	10.1	15.00 ~ 23.79	18.53	印度尼西亚苏门达腊岛 Riau, Sumatra, Indonesia 101°34' E, 0°53' N	1993
青弹涂鱼 <i>Scartelaos histophorus</i>	13	5.2 ~ 9.3	7.3	1.39 ~ 4.31	2.57	澳大利亚达尔文 Hope Inlet, Darwin, Australia 130°49' E, 12°26' S	2001
新几内亚弹涂鱼 <i>Periophthalmus novaeguineensis</i>	13	4.0 ~ 7.8	5.6	1.24 ~ 5.25	2.55	澳大利亚达尔文 Hope Inlet, Darwin, Australia 130°49' E, 12°26' S	2001
点弹涂鱼 <i>Periophthalmus spilotos</i>	11	4.3 ~ 5.9	4.8	1.48 ~ 2.68	1.98	印度尼西亚苏门达腊岛 Riau, Sumatra, Indonesia 101°34' E 0°53' N	1997

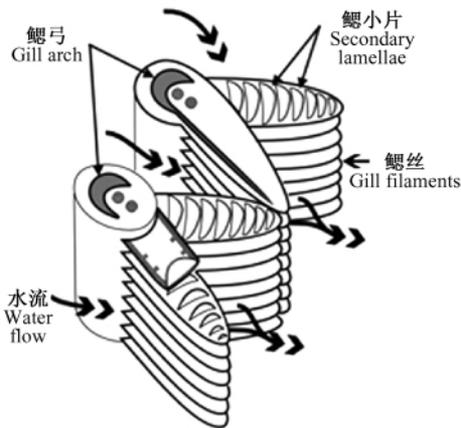
图1 硬骨鱼类鳃弓、鳃丝和鳃小片的结构示意图(引自 Wake^[21])

Fig. 1 Part of a gill of a bony fish showing gill arch, gill filaments and secondary lamellae

(From Wake^[21])

1.2.2 鳃丝长和鳃小片数 依次取弹涂鱼右侧鳃弓并置于显微镜下,在每枚鳃弓上每间隔2~3根鳃丝,测定一根鳃丝的长度及鳃丝一侧的鳃小片数目,二者相除可得到鳃丝一侧单位长度的鳃小片数。根据每尾样本的观测数据计算该样本一侧鳃弓的平均鳃丝长(L_{ave} , mm)和鳃丝一侧平均鳃小片数(n , /mm)。平均鳃丝

长(L_{ave})和总鳃丝数(F)的乘积为总鳃丝长(L),鳃丝一侧平均鳃小片数(n)与总鳃丝长(L)乘积的二倍为总鳃小片数(N)。

1.2.3 鳃小片面积和鳃面积 在测定每尾样本鳃丝长度和鳃小片数的同时,从鳃丝基部、中部、游离部分别抽测一个鳃小片,测定鳃小片的宽(b , mm)与高(l , mm)。采用 Hughes^[22]的方法,将每个鳃小片近似为三角形,计算单个鳃小片两侧面积(bl ,为单个鳃小片两侧表面积之和),再根据 bl 计算每尾样本一侧鳃弓的单个鳃小片平均两侧面积(A , mm²)。总鳃面积(GA , mm²)为一尾样本鳃上所有鳃小片两侧的总面积,计算公式为: $GA = N \times A$;相对鳃面积(G , mm²/g)为样本每克体重所占的总鳃面积,计算公式为: $G = GA/W$ (W 为鱼体重)。

1.3 数据分析 采用 STATISTICA 6.0 软件进行数据处理和分析。采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和 Duncan's 检验比较4种弹涂鱼之间的总鳃丝数、平均鳃丝长、鳃丝一侧平均鳃小片数、单个鳃小片平均两侧面积和相对鳃面积的大小差异。以 Y 表示鳃参数,建立各弹涂鱼不同鳃参数与其体重之间的回归方程,比较不同弹涂鱼鳃参数的大小和变化规律。

2 结果与分析

2.1 弹涂鱼 5 个鳃参数的比较 观测表明 4 种弹涂鱼的总鳃丝数、平均鳃丝长、鳃丝一侧平均鳃小片数、单个鳃小片平均两侧面积和相对鳃面积 5 个鳃参数在种内个体间的变化范围较小(表 2)。从表 2 可见,除了青弹涂鱼和新几内亚弹涂鱼的 L_{ave} 和 G 值的变异系数(CV)略大外,其余鳃参数的变异系数都较小,其中总鳃丝数、鳃丝一侧平均鳃小片数在个体间的相对变异程度最小。

方差分析表明,弹涂鱼之间的总鳃丝数、平均鳃丝长、鳃丝一侧平均鳃小片数、单个鳃小片平均两侧面积和相对鳃面积 5 个鳃参数均存在极显著差异($P < 0.01$)。其总鳃丝数平均值之间有极显著差异,大小依次为青弹涂鱼 > 薄氏

大弹涂鱼 > 新几内亚弹涂鱼 > 点弹涂鱼。青弹涂鱼和薄氏大弹涂鱼的平均鳃丝长显著大于新几内亚弹涂鱼和点弹涂鱼,后两者之间无显著差异。鳃丝一侧平均鳃小片数/mm 以青弹涂鱼 > 新几内亚弹涂鱼 > 薄氏大弹涂鱼 > 点弹涂鱼的顺序递减,其中薄氏大弹涂鱼与点弹涂鱼之间无显著差异。其单个鳃小片平均两侧面积之间存在极显著差异,其中薄氏大弹涂鱼、青弹涂鱼单个鳃小片平均两侧面积较大,新几内亚弹涂鱼最小。青弹涂鱼相对鳃面积平均值最大($306.38 \text{ mm}^2/\text{g}$),显著大于其余种类,而点弹涂鱼和新几内亚弹涂鱼的相对鳃面积平均值无显著差异。

2.2 弹涂鱼不同鳃参数与体重的回归关系 采用不同方程进行回归分析及拟合度比较表明,4 种弹涂鱼 8 个鳃参数与体重间的回归关

表 2 4 种弹涂鱼 5 个鳃参数平均值的多重比较

Table 2 A multiple comparison analysis on mean values for five gill parameters among four mudskippers

鳃参数 (Y) Gill parameters	统计量 Statistic	青弹涂鱼 <i>Scartelaos histophorus</i>	薄氏大弹涂鱼 <i>Boleophthalmus boddarti</i>	点弹涂鱼 <i>Periophthalmus spilotus</i>	新几内亚弹涂鱼 <i>Periophthalmus novaeguineensis</i>
总鳃丝数 (F) Total number of filaments	Mean ± SD CV (%)	614.15 ± 6.61 ^a 1.08	522.73 ± 4.99 ^b 0.95	226.18 ± 2.89 ^d 1.28	299.86 ± 5.44 ^c 1.81
平均鳃丝长 (L_{ave} , mm) Average filament length	Mean ± SD CV (%)	2.07 ± 0.71 ^b 34.30	2.73 ± 0.15 ^a 5.49	0.86 ± 0.05 ^c 5.81	1.06 ± 0.21 ^c 19.81
鳃丝一侧平均鳃小片数 (n , /mm) Average number of secondary lamellae/mm (one side of filaments)	Mean ± SD CV (%)	27.63 ± 0.13 ^a 0.47	18.44 ± 0.29 ^c 1.57	17.99 ± 1.16 ^c 6.45	20.64 ± 0.86 ^b 4.17
单个鳃小片平均两侧面积 (A , mm ²) Average bilateral area of secondary lamellae	Mean ± SD CV (%)	0.0081 ± 0.0003 ^b 3.70	0.0281 ± 0.0015 ^a 5.00	0.0057 ± 0.0004 ^c 7.02	0.0036 ± 0.0001 ^d 2.78
相对鳃面积 (G , mm ² /g) Relative gill area	Mean ± SD CV (%)	306.38 ± 37.45 ^a 12.22	81.02 ± 4.45 ^b 5.49	21.07 ± 1.74 ^c 8.26	20.66 ± 5.34 ^c 25.85

CV: 变异系数;同一行有不同字母标注者表示均值差异极显著 ($P < 0.01$),相同字母标注者表示均值差异不显著 ($P > 0.05$)。

CV: Coefficient of variance; Mean values within the same row with different superscripts are of significant difference ($P < 0.01$), those with same superscripts are of no significant difference ($P > 0.05$).

系服从幂函数模型 ($Y = aW^b$),且回归关系极显著 ($P < 0.001$),不同鳃参数与体重的幂函数方程及决定系数 (R^2) 见表 3。为了直观比较不同种类各鳃参数随体重的变化趋势,采用双对数线性模型 ($\log Y = \log a + b \log W$) 绘制了鳃参数与体重的双对数线性回归图(图 2),结果表

明双对数线性回归至少达到显著水平 ($P < 0.05$) (表 3)。

2.2.1 总鳃丝数 (F) 4 种弹涂鱼总鳃丝数随体重增加而增长的速率都很小,双对数线性方程的斜率 b 在 0.029 ~ 0.062 之间(表 3,图 2a),这可能意味着这 4 种鱼生长过程中鳃丝数

目几乎不增加。

2.2.2 平均鳃丝长 (L_{ave}) 虽然青弹涂鱼个体体重为 1.39 g 时平均鳃丝长 (1.18 mm) 稍大于薄氏大弹涂鱼 (1.07 mm), 但青弹涂鱼 L_{ave} 的增长速率 ($b = 0.921$) 明显快于薄氏大弹涂鱼 ($b = 0.364$), 其 L_{ave} 将随个体的生长快速超过薄氏大弹涂鱼。对于同是弹涂鱼属的新几内亚弹涂鱼及点弹涂鱼, 前者 L_{ave} 随体重而增长的斜率比后者稍大 (表 3 图 2b)。

2.2.3 总鳃丝长 (L) 经计算, 青弹涂鱼及薄氏大弹涂鱼的总鳃丝长平均值分别为 1 673.80 mm 和 1 430.22 mm, 明显大于新几内亚弹涂鱼 (318.02 mm) 和点弹涂鱼 (202.34 mm)。青弹涂鱼 L 随体重增长的斜率 ($b = 0.514$) 大于薄氏大弹涂鱼 ($b = 0.426$), 点弹涂鱼 L 的增长斜率 ($b = 0.608$) 大于新内几亚弹涂鱼 ($b = 0.453$) (表 3 图 2c)。

2.2.4 鳃丝一侧平均鳃小片数 (n , /mm) 图 2d 显示, 4 种弹涂鱼鳃丝一侧平均鳃小片数 (n , /mm) 与体重呈显著的负相关, 且随体重增加而减少的速率很小, b 为 $-0.201 \sim -0.013$ (表 3)。其中青弹涂鱼 n 平均值最大 (表 2), 相对体重的负增长速率最小 ($b = -0.013$) (表 3)。

2.2.5 总鳃小片数 (N) 4 种弹涂鱼总鳃小片数随体重的变化趋势与总鳃丝长随体重的变化趋势相似 (图 2e)。青弹涂鱼 N 相对体重的增长速率最大 ($b = 0.502$), N 的平均值也最大 (92 419.20)。薄氏大弹涂鱼 N 的平均值 (52 827.18) 次之, 点弹涂鱼 N 的平均值 (7 223.07) 最小。

2.2.6 单个鳃小片平均两侧面积 (A) 4 种弹涂鱼单个鳃小片平均两侧面积随体重而增长的速率都较小 (b 为 $0.056 \sim 0.335$) (表 2, 图 2f), 其中新几内亚弹涂鱼 A 相对体重的增长斜率仅为 0.056。

2.2.7 总鳃面积 (GA) 经计算 4 种弹涂鱼总鳃面积平均值以薄氏大弹涂鱼最大 (1 489.73 mm²), 青弹涂鱼次之 (757.76 mm²), 两者显著大于弹涂鱼属的新几内亚弹涂

鱼 (46.96 mm²) 和点弹涂鱼 (41.08 mm²)。但对等体重的弹涂鱼而言, 总鳃面积的大小依次为: 青弹涂鱼 > 薄氏大弹涂鱼 > 新几内亚弹涂鱼和点弹涂鱼 (图 2g)。其 GA 随体重而增长的速率均较快 (b 为 $0.417 \sim 0.680$), 说明其鳃面积随体重增长快速增加 (图 2g)。

2.2.8 相对鳃面积 (G) 从表 3 和图 2h 可见, 4 种弹涂鱼的相对鳃面积随着体重的增加而减小, 其中新几内亚弹涂鱼 G 相对于体重减少最快, 薄氏大弹涂鱼次之。青弹涂鱼 G 的平均值最大, 薄氏大弹涂鱼次之, 点弹涂鱼和新几内亚弹涂鱼则最小。

3 讨论

3.1 4 种弹涂鱼鳃的形态度量与生态适应性的关系 虽然青弹涂鱼、薄氏大弹涂鱼、新几内亚弹涂鱼和点弹涂鱼都具有水陆两栖习性, 但他们的陆生适应性和水生依赖性存在较大差异。薄氏大弹涂鱼和青弹涂鱼在高潮时生活在充满水的洞穴中, 低潮时离开洞穴到泥滩上活动, 将身体的一部分或者全部暴露在空气中^[19]。薄氏大弹涂鱼洞穴地势较高, 低潮时在离洞穴较远的半干泥滩上活动并经常潜入水中^[15]; 而青弹涂鱼仅在其洞穴周围的水洼地带和潮湿泥滩上活动, 基本不远离洞穴并在潮水到来之际回到充满水的洞穴中^[23]。新几内亚弹涂鱼栖息于潮间带、半咸水红树林和尼帕棕榈树林地区, 能活跃地穿梭于潮池与陆地之间^[24]; 点弹涂鱼是马六甲海峡地区特有种, 主要栖息于潮上带红树林区^[25]。新几内亚弹涂鱼和点弹涂鱼低潮时可以远离水源或在泥滩上离水停留很长时间, 高潮时不返回水中或洞穴中, 所以大部分时间在陆地上度过。因此, Murdy 得出了弹涂鱼 4 个属的水生性按“齿弹涂鱼属和弹涂鱼属 < 大弹涂鱼属 < 青弹涂鱼属”依次增强的结论^[2]。

Graham^[26]认为鳃小片之间间隙越大, 呼吸表皮在空气中折叠或塌陷越少, 越能适应离水的生活环境。单位长度鳃丝上鳃小片数的减少将引起总鳃面积减少, 这有利于鱼类暴露在空

表 3 4 种弹涂鱼的鳃参数的与体重的回归关系
Table 3 Regression relationships between various gill parameters and body weights for four mudskippers

鳃参数(Y) Gill parameters	回归方程及拟合度 Regression equations and goodness-of-fit			
	薄氏大弹涂鱼 <i>Boleophthalmus boddarti</i>	青弹涂鱼 <i>Scartelaos histophorus</i>	点弹涂鱼 <i>Periophthalmus spilotos</i>	新几内亚弹涂鱼 <i>Periophthalmus novoeguineensis</i>
总鳃丝数(F)	$\log F = 2.640 + 0.062 \log W$ $F = 436.212 W^{0.062}$	$r = 0.95^{**}$ $R^2 = 0.90^{**}$	$\log F = 2.777 + 0.029 \log W$ $F = 598.577 W^{0.029}$	$r = 0.90^{**}$ $R^2 = 0.80^{**}$
Total number of filaments	$\log F = 2.640 + 0.062 \log W$ $F = 436.212 W^{0.062}$	$r = 0.95^{**}$ $R^2 = 0.90^{**}$	$\log F = 2.777 + 0.029 \log W$ $F = 598.577 W^{0.029}$	$r = 0.90^{**}$ $R^2 = 0.80^{**}$
平均鳃丝长(L _{ave} , mm)	$\log L_{ave} = -0.024 + 0.364 \log W$ $L_{ave} = 0.945 W^{0.364}$	$r = 0.97^{**}$ $R^2 = 0.95^{**}$	$\log L_{ave} = -0.060 + 0.921 \log W$ $L_{ave} = 0.871 W^{0.921}$	$\log L_{ave} = -0.134 + 0.415 \log W$ $L_{ave} = 0.734 W^{0.415}$
Average filament length	$\log L_{ave} = -0.024 + 0.364 \log W$ $L_{ave} = 0.945 W^{0.364}$	$r = 0.97^{**}$ $R^2 = 0.95^{**}$	$\log L_{ave} = -0.060 + 0.921 \log W$ $L_{ave} = 0.871 W^{0.921}$	$\log L_{ave} = -0.134 + 0.415 \log W$ $L_{ave} = 0.734 W^{0.415}$
总鳃丝长(L, mm)	$\log L = 2.616 + 0.426 \log W$ $L = 412.975 W^{0.426}$	$r = 0.98^{**}$ $R^2 = 0.97^{**}$	$\log L = 3.019 + 0.514 \log W$ $L = 1044.520 W^{0.514}$	$\log L = 2.329 + 0.453 \log W$ $L = 213.273 W^{0.453}$
Total filament length	$\log L = 2.616 + 0.426 \log W$ $L = 412.975 W^{0.426}$	$r = 0.98^{**}$ $R^2 = 0.97^{**}$	$\log L = 3.019 + 0.514 \log W$ $L = 1044.520 W^{0.514}$	$\log L = 2.329 + 0.453 \log W$ $L = 213.273 W^{0.453}$
鳃丝一侧平均鳃小片数 (/mm, n)	$\log n = 1.379 - 0.083 \log W$ $n = 23.445 W^{-0.083}$	$r = -0.77^{**}$ $R^2 = 0.6^{**}$	$\log n = 1.446 - 0.013 \log W$ $n = 27.954 W^{-0.013}$	$\log n = 1.346 - 0.086 \log W$ $n = 22.166 W^{-0.086}$
Average number of secondary lamellae/mm (one side of filaments)	$\log n = 1.379 - 0.083 \log W$ $n = 23.445 W^{-0.083}$	$r = -0.77^{**}$ $R^2 = 0.6^{**}$	$\log n = 1.446 - 0.013 \log W$ $n = 27.954 W^{-0.013}$	$\log n = 1.346 - 0.086 \log W$ $n = 22.166 W^{-0.086}$
总鳃小片数(N)	$\log N = 4.322 + 0.316 \log W$ $N = 20968.600 W^{0.316}$	$r = 0.96^{**}$ $R^2 = 0.91^{**}$	$\log N = 4.766 + 0.502 \log W$ $N = 58334.300 W^{0.502}$	$\log N = 3.978 + 0.362 \log W$ $N = 9496.790 W^{0.362}$
Total number of secondary lamellae	$\log N = 4.322 + 0.316 \log W$ $N = 20968.600 W^{0.316}$	$r = 0.96^{**}$ $R^2 = 0.91^{**}$	$\log N = 4.766 + 0.502 \log W$ $N = 58334.300 W^{0.502}$	$\log N = 3.978 + 0.362 \log W$ $N = 9496.790 W^{0.362}$
单个鳃小片平均两侧面 积(A, mm ²)	$\log A = -1.979 + 0.335 \log W$ $A = 0.011 W^{0.335}$	$r = 0.98^{**}$ $R^2 = 0.96^{**}$	$\log A = -2.134 + 0.115 \log W$ $A = 0.007 W^{0.115}$	$\log A = -2.523 + 0.056 \log W$ $A = 0.003 W^{0.056}$
Average bilateral area of secondary lamellae	$\log A = -1.979 + 0.335 \log W$ $A = 0.011 W^{0.335}$	$r = 0.98^{**}$ $R^2 = 0.96^{**}$	$\log A = -2.134 + 0.115 \log W$ $A = 0.007 W^{0.115}$	$\log A = -2.523 + 0.056 \log W$ $A = 0.003 W^{0.056}$
总鳃面积(GA, mm ²)	$\log GA = 2.342 + 0.656 \log W$ $GA = 220.123 W^{0.656}$	$r = 0.94^{**}$ $R^2 = 0.96^{**}$	$\log GA = 2.616 + 0.611 \log W$ $GA = 431.073 W^{0.611}$	$\log GA = 1.513 + 0.417 \log W$ $GA = 32.560 W^{0.417}$
Total gill area	$\log GA = 2.342 + 0.656 \log W$ $GA = 220.123 W^{0.656}$	$r = 0.94^{**}$ $R^2 = 0.96^{**}$	$\log GA = 2.616 + 0.611 \log W$ $GA = 431.073 W^{0.611}$	$\log GA = 1.513 + 0.417 \log W$ $GA = 32.560 W^{0.417}$
相对鳃面积(G, mm ² /g)	$\log G = 2.357 - 0.355 \log W$ $G = 227.433 W^{-0.355}$	$r = -0.93^{**}$ $R^2 = 0.86^{**}$	$\log G = 2.614 - 0.337 \log W$ $G = 411.132 W^{-0.337}$	$\log G = 1.513 - 0.582 \log W$ $G = 32.557 W^{-0.582}$
Relative gill area	$\log G = 2.357 - 0.355 \log W$ $G = 227.433 W^{-0.355}$	$r = -0.93^{**}$ $R^2 = 0.86^{**}$	$\log G = 2.614 - 0.337 \log W$ $G = 411.132 W^{-0.337}$	$\log G = 1.513 - 0.582 \log W$ $G = 32.557 W^{-0.582}$

r: 相关系数; R²: 决定系数; *, ** : 分别表示在 α=0.05 和 0.001 水平上显著。r: Correlation coefficient; R²: Coefficient of determination; *, **: Indicate significance at α=0.05 and 0.001 levels, respectively.

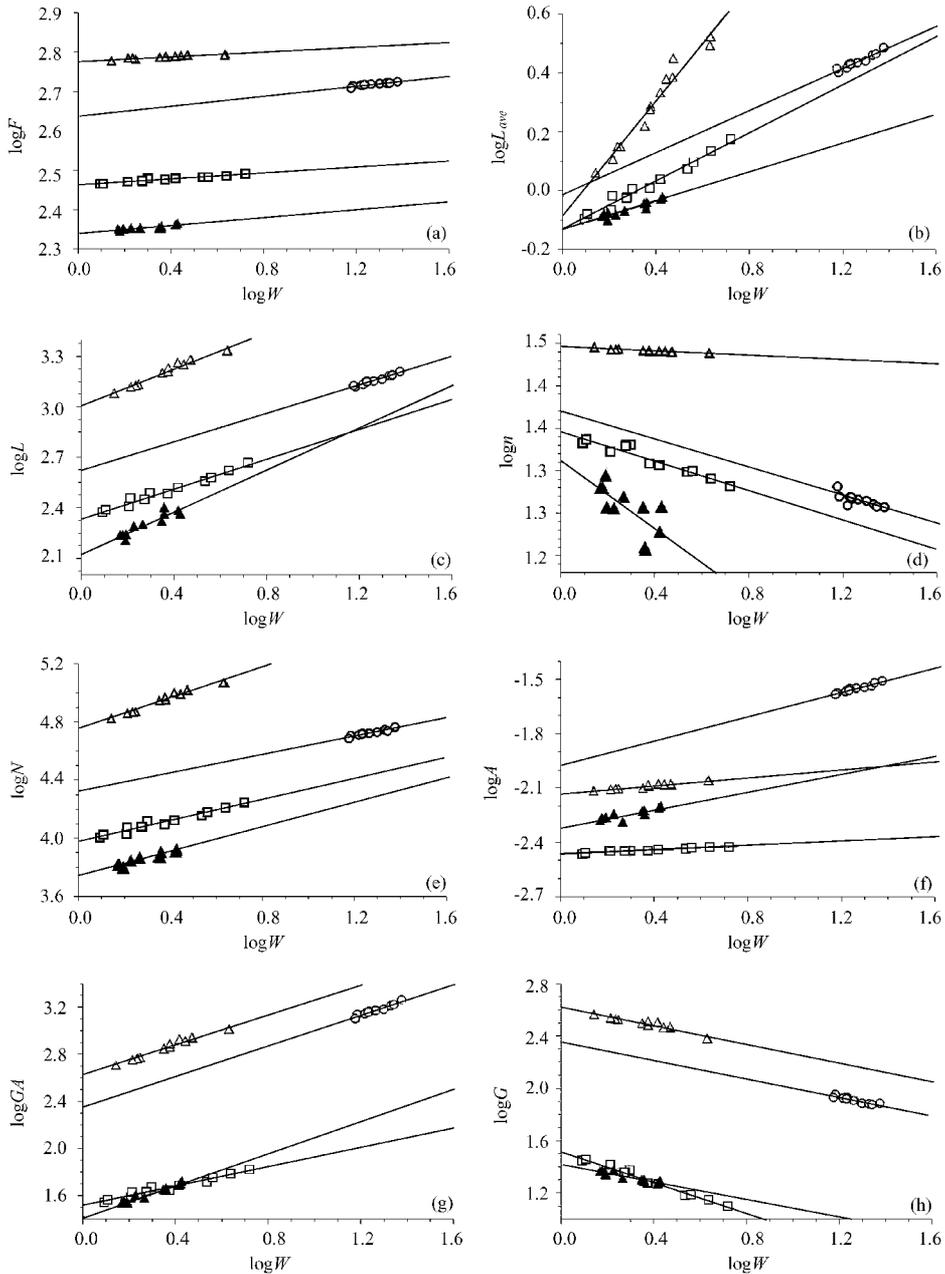


图 2 4 种弹涂鱼不同鳃参数与体重的双对数线性回归图

Fig. 2 Bilogarithmic linear regression plot of various gill parameters of four mudskippers against body weight

○薄氏大弹涂鱼; △青弹涂鱼; ▲点弹涂鱼; □新几内亚弹涂鱼; F : 总鳃丝数; L_{ave} : 平均鳃丝长; L : 总鳃丝长; n : 鳃丝一侧平均鳃小片数 (/mm); N : 总鳃小片数; A : 单个鳃小片平均两侧面积; GA : 总鳃面积; G : 相对鳃面积。

○ *Boleophthalmus boddarti*; △ *Scartelaos histophorus*; ▲ *Periophthalmus spilotos*; □ *Periophthalmus novaeguineensis*; F : Total number of filaments; L_{ave} : Average filament length; L : Total filament length; n : Average number of secondary lamellae/mm (one side of filaments); N : Total number of secondary lamellae; A : Average bilateral area of secondary lamellae; GA : Total gill area; G : Relative gill area.

气中时减少鳃小片的水分蒸发和鳃丝的折叠^[27]。从图 2 可见,等体重的 4 种弹涂鱼,其鳃丝一侧平均鳃小片数/mm (*n*) 大小依次为:青弹涂鱼 > 薄氏大弹涂鱼 > 新几内亚弹涂鱼 > 点弹涂鱼,其总鳃丝数 (*F*)、总鳃丝长 (*L*)、总鳃小片数 (*N*) 也表现出相似的变化规律。鳃丝越长,鳃丝上鳃小片数/mm 越多,离水时鳃丝越容易折叠,鳃小片越趋于彼此愈合。因此,青弹涂鱼和薄氏大弹涂鱼的陆生活动少于另外 2 种弹涂鱼,其水生性大小关系为:青弹涂鱼 > 薄氏大弹涂鱼 > 新几内亚弹涂鱼 > 点弹涂鱼。这与上述 Murdy^[2]通过生态观察得出的结论完全相吻合。

3.2 4 种弹涂鱼之间呼吸特化程度比较 研究表明,水生鱼类中较为活跃种类的鳃表面积大于缓慢活动种类的鳃表面积^[28]。根据总鳃面积与体重的回归方程,可计算出等体重(1 g)青弹涂鱼、薄氏大弹涂鱼、新几内亚弹涂鱼和点弹涂鱼的总鳃面积依次为 431.07 mm²、220.12 mm²、32.56 mm²、25.94 mm²。等体重弹涂鱼的总鳃面积和相对鳃面积均表现出“青弹涂鱼 >

薄氏大弹涂鱼 > 新几内亚弹涂鱼和点弹涂鱼”的变化规律。据对 4 种鱼生活方式的观察,弹涂鱼属的种类陆上活动最为活跃,这与水生鱼类的普遍规律是不相符的。Tamura 等^[18]认为鳃面积减小必然使其鳃呼吸所起的作用也减小。两栖空气呼吸鱼类的皮肤及鳍的表皮中具有发达的毛细血管系统,它们可以利用皮肤呼吸从空气中直接获取氧气^[14],从而更好地适应陆地生活。已有研究表明,背眼鰕虎亚科鱼类属间的皮肤呼吸表面结构存在差异,通过对血管化表面、扩散距离和毛细血管密度的比较,得出背眼鰕虎亚科鱼类皮肤呼吸效率的递变顺序为:叉牙鰕虎鱼属 (*Apocryptodon*) < 拟平牙鰕虎鱼属 (*Pseudapocryptes*) 和背眼鰕虎鱼属 (*Oxudermes*) < 青弹涂鱼属 (*Scartelaos*) < 大弹涂鱼属 (*Boleophthalmus*) < 齿弹涂鱼属 (*Periophthalmodon*) 和弹涂鱼属 (*Periophthalmus*)^[19-20]。因此可以推断,弹涂鱼属的种类之所以在陆上具有较广的活动范围,是因为其皮肤呼吸最为发达,能有效补偿其鳃呼吸的减弱,因而对陆生环境具有高度的适

表 4 本研究 4 种弹涂鱼与等体重 (10 g) 不同鱼类的总鳃丝数、总鳃丝长和总鳃面积的拟合值比较

Table 4 Comparison of the computed values of total filament number, total filament length and total gill area obtained from the regression equations in the present studies for 10 g mudskippers and various species of equivalent weight

鱼类 (体重 10 g) Fish species at 10 g	总鳃丝数 Total number of filaments	总鳃丝长 Total filament length (×100 mm)	总鳃面积 Total gill area (×1 000 mm ²)	参考文献 Reference
水生鳃呼吸鱼类 Aquatic fishes				
鲤 <i>Cyprinus carpio</i>	1 110	23.2	5.17	Oikawa & Itazawa (1985) ^[29]
鳀鱼 <i>Katuwonus pelamis</i>	—	137	262	Muir & Hughes (1969) ^[30]
金枪鱼 <i>Thunnus</i> sp.	—	135	200	Muir & Hughes (1969) ^[30]
空气呼吸鱼类 Air-breathing fishes				
攀鲈 <i>Anabas testudineus</i>	1 049	11.2	2.29	Hughes <i>et al.</i> (1973) ^[31]
翠鲢 <i>Channa punctata</i>	1 111	14.9	1.84	Hakim <i>et al.</i> (1978) ^[32]
弹涂鱼 Mudskippers				
薄氏大弹涂鱼 <i>Boleophthalmus boddarti</i>	503	11.01	0.997	本研究 Present study
青弹涂鱼 <i>Scartelaos histophorus</i>	640	34.11	1.760	本研究 Present study
点弹涂鱼 <i>Periophthalmus spilotos</i>	246	5.45	0.124	本研究 Present study
新几内亚弹涂鱼 <i>Periophthalmus novaeguineensis</i>	317	6.05	0.085	本研究 Present study

—:表示数据缺乏。—: Indicates data deficiencies.

应性。在本研究中所涉及的 3 属 4 种弹涂鱼中,薄氏大弹涂鱼和点弹涂鱼同域分布于印度尼西亚苏门答腊,青弹涂鱼和新几内亚弹涂鱼同域分布于澳大利亚达尔文。弹涂鱼对陆生环境适应性的差异,使得同域分布的物种占据不同的生态位,分别构成潮间带生态系统不可缺少的一环。

3.3 4 种弹涂鱼与其他鱼类鳃参数的比较

Schötte^[11]和 Graham^[26]发现,相对水生鱼类而言,空气呼吸鱼类和两栖鱼类的总鳃丝长、总鳃丝数及总鳃面积有所减少。本研究结果显示,4 种弹涂鱼的总鳃丝数(F)、总鳃丝长(L)和总鳃面积(GA)不仅小于鲤(*Cyprinus carpio*)等水生鱼类^[29-30],也小于攀鲈(*Anabas testudineus*)^[31]和翠鲢(*Channa punctata*)^[32]两种空气呼吸鱼类(除青弹涂鱼总鳃丝长大于鲤和空气呼吸鱼类外)(表 4)。攀鲈和翠鲢这两种空气呼吸鱼类大部分时间生活在水中,也会时常浮到水面呼吸空气,而弹涂鱼却常到滩涂上活动,因此弹涂鱼的鳃丝较短且数量较少与其较强的陆生能力有关。鱼类鳃表面积减少也是对空气呼吸依赖性增强的表现^[27,33-34]。4 种弹涂鱼总鳃面积明显小于等体重的水生鱼类,也小于其他空气呼吸鱼类(表 4),由此可以看出弹涂鱼对空气呼吸依赖性大于其他空气呼吸鱼类和水生鱼类,鳃结构特化程度高,是鱼类中具有较高陆生适应性的代表类群。

参 考 文 献

- [1] Nerson J S. Fishes of the World (4th ed). New York: John Wiley and Sons Inc Press, 2006.
- [2] Murdy E O. A taxonomic revision and cladistic analysis of the structure of the oxudercine gobies (Gobiidae: Oxudercinae). Records of the Australian Museum, 1989, 11 (Suppl.): 1 - 93.
- [3] MacNae W. A general account of the fauna and flora of mangrove swamps and forest in the Indo-west pacific region. Advances in Marine Biology, 1968, 6: 73 - 270.
- [4] Nursall J R. Behaviour and habitat affecting the distribution of five species of sympatric mudskippers in Queensland. Bulletin of Marine Science, 1981, 31 (3): 730 - 735.
- [5] Takita T, Agusnimar, Ali A B. Distribution and habitat requirements of oxudercine gobies (Gobiidae: Oxudercinae) along the Straits of Malacca. Ichthyological Research, 1999, 46: 131 - 138.
- [6] King R P, Udo M T. Some aspects of the reproductive biology of the endangered mudskipper, *Periophthalmus barbarus* (Gobiidae) in the Imo River estuary, Nigeria. Transactions of the Nigerian Society for Biological Conservation, 1997, 5: 50 - 58.
- [7] 朱元鼎,伍汉霖. 中国鰕虎鱼类动物地理学的初步研究. 海洋与湖沼, 1965, 7(2): 122 - 140.
- [8] Mazlan A G, Masitah A, Mahani M C. Fine structure of gill and skins of the amphibious mudskipper, *Periophthalmus chrysospilos* Bleeker, 1852, and a non-amphibious goby, *Favonigobius reichei* (Bleeker, 1853). Acta Ichthyologica et Piscatoria, 2006, 36 (2): 127 - 133.
- [9] Wilson J M, Kok T W K, Randall D J, et al. Fine structure of the gill epithelium of the terrestrial mudskipper, *Perophthalmodon schlosseri*. Cell and Tissue Research, 1999, 298: 345 - 356.
- [10] Low W P, Lane D W J. A comparative study of terrestrial adaptation of the gill in three mudskippers—*Periophthalmus chrysospilos*, *Boleophthalmus boddarta*, and *Periophthalmodon schlosseri*. Biological Bulletin, 1988, 175: 434 - 438.
- [11] Schötte E. Morphologie und physiologie der Atmung bei wasser-, schlamm- und landlebenden Gobiiformes. Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie, 1931, 140: 1 - 114.
- [12] Tamura O, Morii H, Yuzuria M. Respiration of the amphibious fishes, *Periophthalmus cantonensis* and *Boleophthalmus chinensis* in water and on land. Journal of Experimental Biology, 1976, 65: 97 - 107.
- [13] Low W P, Peng K W, Phuan S K, et al. A comparative study on the responses of the gills of two mudskippers to hypoxia and anoxia. Journal of Comparative Physiology B, 1993, 163: 487 - 494.
- [14] Sayer M D J. Adaptation of amphibious fish for surviving life out of water. Fish and Fisheries, 2005, 6(3): 186 - 211.
- [15] Low W P, Ip Y K, Lane D J W. A comparative study of gill morphometry in the mudskippers *Periophthalmus chrysospilos*, *Boleophthalmus boddarta* and *Periophthalmodon schlosseri*. Zoological Science, 1990, 7(1): 29 - 38.
- [16] Niva B, Ojha J, Munshi J S D. Morphometrics of the

- respiratory organs of an estuarine goby, *Boleophthalmus boddarti*. Japanese Journal of Ichthyology, 1981, 27: 316 - 326.
- [17] Hughes G M, Al-Kadhomy N K. Gill morphometry of mudskipper *Boleophthalmus boddarti*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1986, 66: 671 - 682.
- [18] Tamura O, Moriyama T. On the morphological feature of the gill of amphibious and air-breathing fishes. Bulletin of the Faculty of Fisheries, Nagasaki University, 1976, 41: 1 - 8.
- [19] Zhang J, Taichi T, Takata T, et al. On the epidermal structure of *Boleophthalmus* and *Scartelaos* mudskippers with reference to their adaptation on terrestrial life. Ichthyological Research, 2000, 47: 359 - 366.
- [20] Zhang J, Taichi T, Takata T, et al. A study on the epidermal structure of *Periophthalmodon* and *Periophthalmus* mudskippers with reference to their terrestrial adaptation. Ichthyological Research, 2003, 50: 310 - 317.
- [21] Wake M H. Hyman's Comparative Vertebrate Anatomy. Chicago and London: The University of Chicago Press, 1979.
- [22] Hughes G M. The dimension of fish gill in relation to their function. Journal of Experimental Biology, 1966, 45: 177 - 195.
- [23] Milton P. Oxygen consumption and osmoregulation in the shanny, *Blennius pholis*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 1971, 51: 247 - 265.
- [24] Martin K L M, Bridges C R. Respiration in water and air // Horn M H, Martin K L M, Chotkowski M A. Intertidal Fishes: Life in Two Worlds. San Diego: Academic Press, 1999, 54 - 78.
- [25] Murdy E O, Takita T. *Periophthalmus spilatus*, a new species of mudskipper from Sumatra (Gobiidae: Oxudercinae). Ichthyological Research, 1999, 46 (4): 367 - 370.
- [26] Graham J B. Respiration adaptation of marine air-breathing fishes // Hughes G M. Respirations of amphibious vertebrates. New York: Academic Press, 1976, 165 - 187.
- [27] Yadav A N, Singh B R. Gross structure and dimensions of the gill in an air-breathing estuarine goby, *Pseudapocryptes lanceolatus*. Journal of Ichthyology, 1989, 36(2): 252 - 259.
- [28] 王志余, 董双林. 鲢鲫鳃丝的扫描电镜观察. 大连水产学院学报, 1990, 5(2): 69 - 73.
- [29] Oikawa S, Itazawa Y. Gill and body surface areas in the carp in relation to body mass with special reference to the metabolism-size relationship. Journal of Experimental Biology, 1985, 117: 1 - 14.
- [30] Muir B S, Hughes G M. Gill dimension for three species of tunny. Journal of Experimental Biology, 1969, 51: 271 - 285.
- [31] Hughes G M, Dube S C, Munshi J S D. Surface area of the respiratory organs of climbing perch, *Anabas testudineus* (Pisces: Anabantidae). Journal of Zoology (Lond.), 1973, 170: 227 - 243.
- [32] Hakim A, Munshi J S D, Hughes G M. Morphometrics of the respiratory organs of the Indian green snake-headed fish, *Channa punctata*. Journal of Zoology (Lond.), 1978, 184: 519 - 543.
- [33] Cater G S. Air breathing // Brown M E. The Physiology of Fishes (Vol. 1). London: Academic Press, 1957, 65 - 79.
- [34] Dubale M S. A comparative study of the extent of gill-surface in some representative Indian fishes and its bearing on the origin of the air-breathing habit. Journal of the University of Bombay, 1951, 9: 90 - 101.