J. Lake Sci.(湖泊科学), 2026, 38(3):000-000
DOI 10.18307/2026.0332

三峡库区外来鱼类刀鲚的繁殖现状及适应性对策研究*

吴彤飞[1]，鲁桃秀[1],吕红健[1**],丁钰玮[2]，杨 黎[1],田志黎[1]，席 丹[3],邓华堂[4]，姚维志[1]，付梅[1]

(1：西南大学水产学院，农业农村部长江上游水生生物多样性保护研究中心，重庆 400716)

(2：新疆生产建设兵团第八师石河子市畜牧水产发展服务中心，石河子 832000)

(3：潍坊学院生物与海洋学院，潍坊 261061)

(4：中国水产科学研究院长江水产研究所，农业农村部长江中上游渔业资源环境科学观测实验站，武汉 430223)

摘　要：于 2021-2023 年的 6-8 月在三峡库区腹地重庆巫山至涪陵江段共采集 388 尾刀鲚(*Coilia nasus*)样本，用以研究三峡库区刀鲚种群的繁殖现状及适应性对策。结果显示，三峡库区现有刀鲚种群共有 6 个年龄组，年龄结构趋于稳定型，且繁殖群体雌雄性比为 0.92:1；雌、雄性最小性成熟个体对应年龄均为 1 龄，雌、雄性生物学最小型对应体长分别为 152.5 mm 和 166.6 mm，对应体重分别为 11.96 g 和 17.64 g；三峡库区雌性刀鲚平均绝对繁殖力为(3.10±2.16)×10^4 粒，平均相对繁殖力为(605.42±181.85)粒/g，平均卵径为(615.47±107.30) μm，卵径总体呈单峰型分布，属一次产卵类型；雌、雄性样本的平均性成熟系数分别为(6.32±4.52)%和(3.74±1.63)%，平均肝体指数分别为(1.15±1.10)%与(0.63±0.53)%。将上述研究结果与之前三峡库区，以及长江流域其他水域刀鲚群体研究结果比较后，发现三峡库区现有刀鲚繁殖群体采取了减小卵径，并提高绝对繁殖力的繁殖对策，属 *r*-对策者。综上所述，从目前三峡库区现有刀鲚繁殖对策来看，刀鲚已充分适应三峡库区现有水域环境，其种群分布范围可能会在种群结构和数量保持相对稳定的基础上向长江上游其他水域(包括干流与支流)进一步扩张。

关键词：三峡库区；刀鲚；外来鱼类；繁殖力；繁殖对策

Studies on the reproductive status and adaptive strategies of non-native *Coilia nasus* in the Three Gorges Reservoir Region*

Wu Tongfei[1], Lu Taoxiu[1], Lv Hongjian[1**], Ding Yuwei[2], Yang Li[1], Tian Zhili[1], Xi Dan[3], Deng Huatang[4], Yao Weizhi[1]&Fu Mei[1]

(1. College of Fisheries, Southwest University, Research Center for Aquatic Biodiversity Conservation in the Upper Reaches of Yangtze River, Chongqing 400716, P.R.China)

(2. *Shihezi Livestock and Aquaculture Development Service Center of Eighth Division of Xinjiang Production and Construction Corps, Shihezi* 832000, *P.R.China*)

(3. *College of Biology and Oceanography, Weifang University, Weifang* 261061, *P.R.China*)

(4. *Fishery Resources and Environmental Science Experimental Station of The Upper-Middle Reaches of Yangtze River Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuhan* 430223, *P.R.China*)

Abstract: This study investigates the reproductive status and adaptive strategies of *Coilia nasus* in the Three Gorges Reservoir Region (TGRR). A total of 388 specimens were collected from the core area of the TGRR (Wushan to Fuling section) between

*2025-06-02 收稿；2025-08-12 手修改稿。
国家自然科学基金项目(31802296, 32403029)、国家重点研发计划项目(2022YFC3204200)、农业农村部长江流域渔政监督管理办公室资助项目(171821301354051042)联合资助。
**通信作者：E-mail：hongjianlv@swu.edu.cn。

June and August of 2021–2023. Results indicate that the current age structure of the population is stable, with a female-to-male sex ratio of 0.92:1 in the spawning cohort. The youngest sexually mature individuals were one year old for both sexes. The biological minimum size for females was 152.5 mm in body length and 11.96 g in body weight, compared to 166.6 mm and 17.64 g for males. The average absolute fecundity was 30,968.85 ± 21,630.80 eggs, and the average relative fecundity was 605.42 ± 181.85 eggs/g. The average egg diameter was 615.47 ± 107.30 μm, and the unimodal distribution of egg diameters indicated a single spawning strategy. The mean gonadosomatic index (GSI) was 6.32 ± 4.52% for females and 3.74 ± 1.63% for males, while the mean hepatosomatic index (HSI) was 1.15 ± 1.10% for females and 0.63 ± 0.53% for males. Compared to previous studies on *C. nasus* in the TGRR and other Yangtze River waters, the current spawning population exhibits a shift towards r-strategist characteristics, manifested as reduced egg size and increased absolute fecundity. In conclusion, the stable population structure and size of *C. nasus* demonstrate its successful adaptation to the TGRR environment. Its distribution is likely to expand further into other upstream sections of the Yangtze River, including both the mainstem and its tributaries.
Keywords: Three Gorges Reservoir Region; *Coilia nasus*; non-native fish species; fecundity; reproductive strategy

三峡库区地处长江上游，历史鱼类资源丰富，是我国重要的淡水经济鱼类和特有鱼类资源库[1, 2]。三峡库区蓄水以来，原有部分河流生态结构与功能遭到破坏，鱼类群落结构也发生了较大改变[3-5]，形成了一个生态位严重空缺的人造湖泊生态系统，加之库区较丰富的饵料生物资源，为外来鱼类的入侵和种群爆发提供了有利的环境条件[1, 6, 7]。根据现有文献记载，截至 2019 年三峡库区外来鱼类种类数已达 20 种[7, 8]。外来鱼类进入库区，必然会与土著鱼类产生竞争，从而对库区鱼类群落结构产生一定影响。定居型刀鲚(*Coilia nasus*)，曾被命名为短颌鲚(*Coilia brachygnathus*)，隶属鲱形目(Clupeiformes)、鳀科(Engraulidae)、鲚属(*Coilia*)。根据历史文献和资料记载，2014 年以前并无鲚属鱼类在长江上游分布的记录或报道[9]。因此，根据生物入侵定义，并结合现有的研究资料表明刀鲚在三峡库区应属“外来鱼类”[10, 11]。近年来，随着长江十年禁渔的实施，在去除捕捞压力的前提下，刀鲚种群在三峡库区不断扩张，目前已成为三峡库区常见鱼类，甚至在部分江段已发展为优势种[7, 8]。然而，目前针对刀鲚在长江上游(包括三峡库区)的生态适应性、与土著鱼类的种间关系，以及其从外来种向入侵种转变的可能性等科学问题，尚缺乏系统的研究数据和明确的科学结论。

外来鱼类能否在入侵水域成功繁殖、扩散和建立新的种群，其自身所具有的繁殖特性与对策非常重要[12]。外来种(包括外来鱼类)的繁殖特性对其在新栖息地种群的建立往往起到决定性作用[13]，且在评估外来鱼类入侵风险和种群发展潜力时，针对其自身繁殖对策的研究也是一个不可忽视的重要环节[14-16]。Liao 等[17]在对三峡库区刀鲚入侵趋势与机制的研究中，发现该物种在入侵三峡库区后表现出快速成熟和高繁殖力的特点，这些繁殖特性可能是其成功定殖的关键因素。截至目前，针对三峡库区刀鲚的基础生物学与生态学研究，已涵盖年龄与生长特性[18, 19]、摄食习性[10, 19]、遗传多样性[20]等方面，但有关繁殖特性与适应性对策的研究却未见报道。基于此，本研究在前期研究基础上，深入开展三峡库区刀鲚繁殖特性研究，并通过与长江中下游刀鲚种群繁殖特性的比较，总结三峡库区现有刀鲚种群的繁殖对策与生态适应性。研究结果将为准确评价刀鲚对三峡库区水域生态系统的影响及其风险评估奠定基础，并为全面了解三峡库区外来鱼类的适应性对策提供基础数据和理论依据。

1 材料与方法

1.1 样本采集与处理

本研究分别于 2021 年、2022 年、2023 年的 6 至 8 月，在三峡库区腹地重庆巫山至涪陵江段采集刀鲚样本，调查网具选用定置三层刺网(最小网目分别为 2cm、6cm、10cm、14cm，网长均为 50m，网高均为 2m)和地笼(网目为 0.80cm，网长为 18m，网宽为 0.45m，网高为 0.33m)，每个采样点放置不同规格的定置刺网各 2 张，地笼 2 套，各采样点使用网具类型和数量保持一致，共采集刀鲚样本 388 尾。采样点具体见图 1，刀鲚样本信息见表 1。

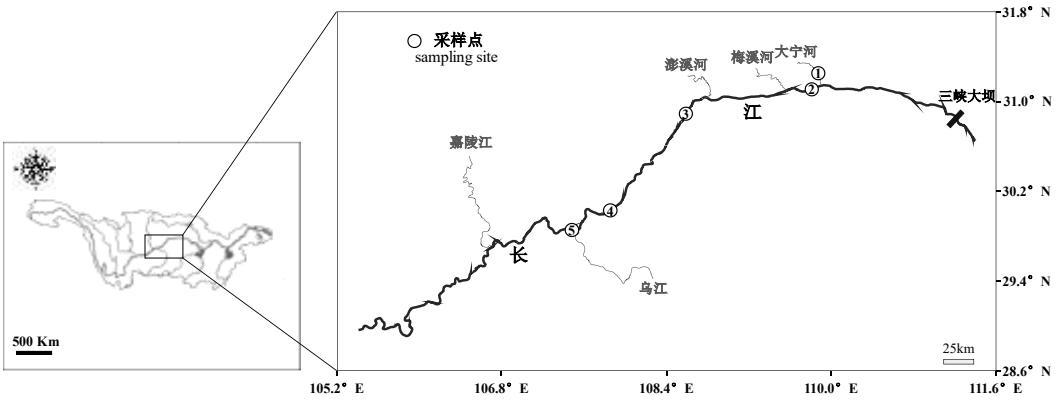


图 1　三峡库区刀鲚采样点示意图

Fig.1　Sampling sites for *C. nasus* in the Three Gorges Reservoir Region

表 1　三峡库区刀鲚的采集信息

Tab 1 Basic data of *C. nasus* from different sampling sites in the Three Gorges Reservoir Region

采样点	经纬度	不同采样时间的采集样本数						样本总数	体长范围/mm	体重范围/g	上颌骨长/头长
		2021 年		2022 年		2023 年					
		6 月	7 月	6 月	8 月	6 月	7 月				
①(大宁河)	31.17°N 109.89°E	5	26	—	—	—	—	31	170.5~341.5	18.34~148.91	0.90±0.06
②(巫山)	31.06°N 109.87°E	—	—	67	—	—	—	67	149.2~315.6	10.35~97.24	0.87±0.08
③(万州)	30.83°N 108.47°E	—	—	—	82	—	28	110	140.7~360.0	10.87~153.57	0.89±0.08
④(丰都)	29.88°N 107.74°E	—	—	—	—	62	—	62	146.0~285.0	11.60~81.70	0.89±0.06
⑤(涪陵)	29.71°N 107.40°E	—	—	—	—	118	—	118	147.0~354.0	10.90~155.20	0.89±0.06

注：— 表示未采集样本

将采集到的 388 尾刀鲚样本编号，冷冻保存后带回实验室统一分析。将上述样本逐一测量全长、体长、上颌骨长和头长，并称量体重、纯体重、肝脏重、性腺重；长度指标精确至 0.1 mm，重量指标精确至 0.01 g。刀鲚样本的年龄鉴定方法具体参照杨丽亚等[18]，对于低龄样本(年龄≤3 龄)，选用中轴部侧线下方第 3 至第 4 行鳞片作为年龄鉴定材料；对于高龄样本(年龄>3 龄)，选用上述鳞片和第 5 至第 10 节脊椎骨作为年龄鉴定材料。采用目测等级法对所有样本进行性腺分期鉴定[21]。参照詹秉义《渔业资源评估》，认为补充群体(recruit population)是由首次参与产卵活动的个体组成，而剩余群体(residual population)则是由已经参与过产卵并再次进行繁殖的个体组成[22]。此外，本研究选取性腺分期为 IV 期及以上的性成熟雌性样本用于三峡库区刀鲚的繁殖力(共计 90 尾，其中IV期 49 尾，V期 41 尾)和卵径(共计 96 尾，其中IV期 53 尾，V期 43 尾)研究，具体实验步骤如下：

繁殖力分析采用怀卵量作为评估标准，分别于 90 尾雌性样本性腺组织的前、中、后部各取 0.10g 试样，用 4%多聚甲醛溶液固定，在体视显微镜(Olympus SZ61)下计数卵粒。

本研究分别于 96 尾雌性样本卵巢组织前、中、后部各取 0.10g 试样进行卵径测定，并用 4%多聚甲醛溶液固定。将每尾样品前中后部试样混合，随机选取 100 粒卵，在体视显微镜(Olympus SZ61)下观察，并用系统(Image Analysis System 11)测量卵径(精确至 0.01μm)。

1.2 数据处理与分析

将性腺发育分期为Ⅳ期及以上的个体计为性成熟个体。刀鲚样本的性成熟系数(gonadosomatic index, *GSI*)、肝体指数(hepatosomatic index, *HSI*)、绝对繁殖力(total fecundity, *F*)、相对繁殖力(relative fecundity, F_r)相关计算公式，以及绝对繁殖力与体长、纯体重的关系式如下所示：

$$GSI = \frac{GW}{NW} \times 100\% \quad (1)$$

$$HSI = \frac{HW}{NW} \times 100\% \quad (2)$$

$$F = \frac{N_e}{m_s} \times GW \tag{3}$$

$$F_r = \frac{F}{NW} \tag{4}$$

$$F = aL^b \tag{5}$$

$$F = a + bNW \tag{6}$$

式中，*GW* 为性腺重，*NW* 为纯体重，*HW* 为肝脏重，N_e 为样品卵粒数，m_s 为样品质量，*L* 为体长，*a*、*b* 均为常数。

本研究所得数据均以平均值±标准差(Mean±SD)的形式表示。使用 Microsoft Excel (2016)、SPSS (IBM SPSS Statistics 26.0)进行数据处理与分析，并使用 Origin (2022)、Microsoft PowerPoint (2016)作图。此外，判断性比与 1:1 之间是否有显著性差异采用卡方检验，其它数据差异显著性分析根据数据是否正态分布分别选用独立样本 t 检验方法和非参数检验方法(曼-惠特尼 U 检验)，绝对繁殖力与体长、纯体重相关性分析根据数据是否正态分布分别选用皮尔逊(Pearson)相关性分析和斯皮尔曼(Spearman)相关性分析，上述分析使用 0.05 的差异显著性水平和 0.01 的差异极显著性水平。

1.3 长江上游、中游、下游和长江口刀鲚种群的繁殖特性比较

为了对我国长江流域上游、中游、下游和长江口刀鲚种群的繁殖特性进行横向比较，本研究从相关研究文献中总结并提取了不同区段刀鲚繁殖特性参数，包括生物学最小型(即最小性成熟的年龄及体型)、繁殖群体组成、*GSI*、*HSI*、绝对繁殖力、相对繁殖力、卵径等，用于评估与比较长江流域不同区段刀鲚种群的繁殖对策。其中，将宜昌与鄱阳湖湖口作为长江上游、中游、下游的分界[23]。

2 结果

2.1 体长与体重分布

本研究在三峡库区共采集刀鲚样本 388 尾，其中雌性样本 184 尾，雄性样本 199 尾，其余 5 尾为性别未辨样本。

所有刀鲚样本的平均体长为(220.0±46.2) mm，平均体重为(44.27±30.35) g。其中，雌性刀鲚样本的体长分布于 140.7~360.0 mm 之间，平均体长为(237.7±50.6) mm，且有 54.89%(*n*/*N*=101/184)样本的体长介于 220.0~300.0 mm 之间；体重分布于 10.35~155.20 g 之间，平均体重为(56.46±35.33) g，且有 76.63%(*n*/*N*=141/184)样本的体重<80.00 g(图 2)。雄性刀鲚样本的体长分布于 146.0~354.0 mm 之间，平均体长为(205.0±34.5) mm，且有 76.38%(*n*/*N*=152/199)样本的体长介于 160.0~240.0 mm 之间；体重分布于 10.64~150.00 g 之间，平均体重为(33.64±19.17) g，且有 93.97%(*n*/*N*=187/199)样本的体重<60.00 g(图 2)。另外，性别未辨刀鲚样本的体长与体重范围分别为 151.5~175.0 mm 与 10.83~19.57 g，平均体长与平均体重分别为(161.0±10.8) mm 与(13.96±3.59) g(图 2)。

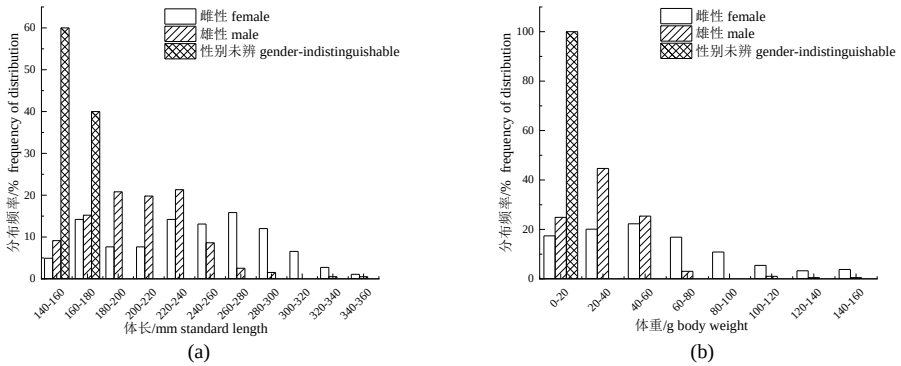


图 2　三峡库区刀鲚雌性(*n*=184)、雄性(*n*=199)与性别未辨样本(*n*=5)的体长(a)与体重(b)分布情况

Fig.2 Standard length (a) and body weight (b) distribution of female (*n*=184), male (*n*=199), and gender-indistinguishable (*n*=5) *C. nasus* in the Three Gorges Reservoir Region

2.2 性比与不同年龄组信息

三峡库区刀鲚样本的雌雄总性比为 0.92:1(♀:♂=184:199)，卡方检验结果显示与 1:1 之间无显著性差异(χ^2=0.587，P>0.05)。此外，雌雄刀鲚样本的体长和体重均随着年龄的增长而逐渐增大，且雌雄性刀鲚样本的年龄均分布于 1~6 龄之间(表 2)。其中，1-3 龄雌性刀鲚样本数量小于雄性，4-6 龄雌性刀鲚样本数量大于雄性，且性别未辨刀鲚样本的年龄均为 1 龄。另外，雌性刀鲚样本中，2-5 龄样本数量占比最多，为 81.52%(n/N=150/184)；雄性样本中，2-4 龄样本数量占比最多，为 81.91%(n/N=163/199)(图 3)。

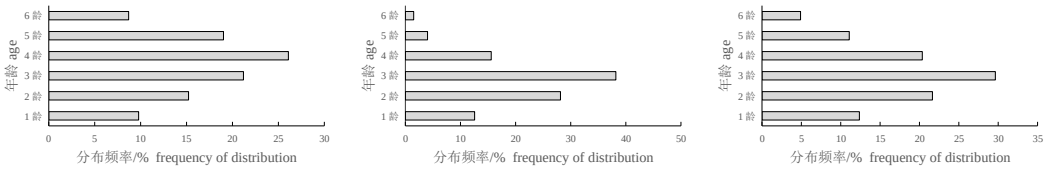
针对不同年龄组雌雄性体长与体重比较结果还显示，3 龄组、5 龄组刀鲚样本雌性的体长、体重均显著大于雄性(P<0.05)，4 龄组雌性体长、体重均极显著大于雄性(P<0.01)，且将 1~6 龄全年龄组所有样本看作一个整体，雌性体长、体重均极显著大于雄性(P<0.01)(表 2)。

表 2 三峡库区雌性、雄性刀鲚样本不同年龄组的体长与体重数据

Tab.2 The standard length and body weight of different age groups of female and male *C. nasus* in the Three Gorges Reservoir Region

年龄组	样本数量		平均体长/mm		平均体重/g	
	雌性(♀)	雄性(♂)	雌性(♀)	雄性(♂)	雌性(♀)	雄性(♂)
1	18	25	167.4±14.5	162.7±11.8	16.35±3.86	15.25±3.38
2	28	56	176.7±15.5	182.3±19.2	20.16±5.57	21.94±7.11
3	39	76	224.1±23.5*	212.5±19.3	40.85±13.03*	35.12±8.61
4	48	31	252.9±28.4**	234.3±15.7	61.36±16.99**	47.22±9.40
5	35	8	285.7±27.5*	263.0±18.2	89.00±27.94*	68.69±18.53
6	16	3	305.7±21.6	321.1±32.9	117.34±22.95	126.20±24.58
样本总体 all samples	184	199	237.7±50.6**	205.0±34.5	56.46±35.33**	33.64±19.17

注：同年龄组内雌雄性比较，* 差异显著 P<0.05，** 差异极显著 P<0.01，下同



(a) (b) (c)

图 3 三峡库区刀鲚雌性(a) (n=184)、雄性(b) (n=199)与样本总体(c) (n=388)的年龄组成

Fig.3 Age composition of female (a) (n=184), male (b) (n=199), and whole *C. nasus* population (c) (n=388) in the Three Gorges Reservoir Region

2.3 生物学最小型与繁殖群体组成

388 尾刀鲚样本性腺发育分期集中在Ⅲ期(n/N=169/388=43.56%)和Ⅳ期(n/N=134/388=34.54%)，1 龄雌雄性样本性腺发育分期均能够达到Ⅳ期。将性腺发育分期达Ⅳ期及以上计为性成熟个体，三峡库区刀鲚最小性成熟年龄，即生物学最小型对应年龄为 1 龄，且雌性和雄性生物学最小型对应体长分别为 152.5 mm 和 166.6 mm，对应体重分别为 11.96 g 和 17.64 g。

根据补充群体、剩余群体定义，将 1 龄、且达性成熟的刀鲚样本作为补充群体，共计 8 尾(包括雄性样本 7 尾，雌性样本 1 尾)；将≥2 龄性成熟样本作为剩余群体，共计 195 尾(包括雄性样本 72 尾，雌性样本 123 尾)。因此，三峡库区刀鲚补充群体在繁殖群体中的占比仅为 3.94%(n/N=8/203)。

2.4 性成熟系数(*GSI*)与肝体指数(*HSI*)

性腺发育分期已达III期及以上的 372 尾刀鲚样本中，雌性样本有 178 尾，*GSI* 分布于 0.13%~18.32%之间，平均值为(6.32±4.52)%；雄性样本有 194 尾，*GSI* 分布于 0.44%~12.07%之间，平均值为(3.74±1.63)%(表 3)。性腺发育分期为IV、V期的刀鲚样本中，雌雄性样本的 *GSI* 均随着性腺成熟度的增加而增大，且雌性的平均 *GSI* 均极显著大于雄性(P<0.01)(表 3)。此外，从时间角度来看，雌性刀鲚 7 月的 *GSI* 极显著大于 6 月和 8 月(P<0.01)，雄性刀鲚 7 月的 *GSI* 显著大于 8 月(P<0.05)，且将雌雄性样本看作一个整体，7 月所采集刀鲚样本的 *GSI* 极显著大于 6 月与 8 月(P<0.01)(图 4)。

三峡库区刀鲚繁殖群体中，所有雌性与雄性样本的 *HSI* 分别为(1.15±1.10)%与(0.63±0.53)%(表 3)，且雌性样本的 *HSI* 极显著的大于雄性(P<0.01)。

表 3　三峡库区不同性腺发育分期刀鲚样本的性成熟系数和肝体指数

Tab.3 Gonadosomatic index (*GSI*) and hepatosomatic index (*HSI*) of *C. nasus* samples at different gonad development stages in the Three Gorges Reservoir Region

性腺发育分期	样本数量		性成熟系数/%		肝体指数/%	
	雌性(♀)	雄性(♂)	雌性(♀)	雄性(♂)	雌性(♀)	雄性(♂)
III	54	115	2.60±1.99**	3.48±1.64	1.05±1.18**	0.60±0.67
IV	80	54	7.38±4.36**	4.02±1.76	1.15±1.28**	0.67±0.25
V	44	25	8.98±4.18**	4.36±0.84	1.26±0.48**	0.72±0.17
样本总体 all samples	178	194	6.32±4.52**	3.74±1.63	1.15±1.10**	0.63±0.53

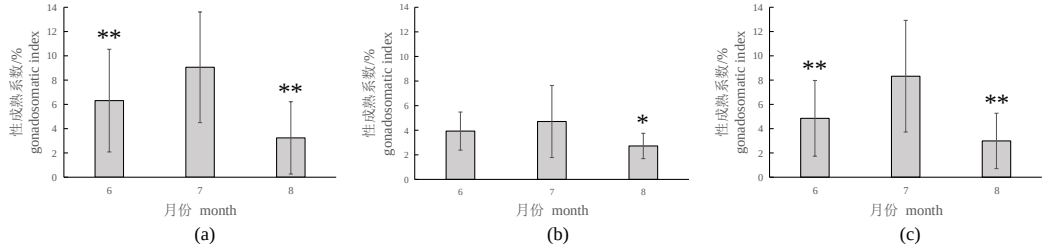


图 4　三峡库区 6 月、7 月、8 月所采集雌性(a) (n_6=94，n_7=45，n_8=39)、雄性(b) (n_6=150，n_7=9，n_8=35)、所有雌雄性刀鲚样本(c) (n_6=244，n_7=54，n_8=74)的性成熟系数（* 差异显著 P<0.05，** 差异极显著 P<0.01，下同）

Fig.4　Gonadosomatic index (*GSI*) of female (a) (n_6=94, n_7=45, n_8=39), male (b) (n_6=150, n_7=9, n_8=35), and all *C. nasus* samples (c) (n_6=244, n_7=54, n_8=74) collected in June, July, and August in the Three Gorges Reservoir Region

* significant difference P<0.05, ** extremely significant difference P<0.01, the same below

2.5 繁殖力

90 尾雌性刀鲚的绝对与相对繁殖力的平均值分别为(3.10±2.16)×10^4 粒与(605.42±181.85)粒/g。其中，绝对繁殖力与体长、纯体重均呈极显著正相关关系(P<0.01)，可分别用公式 F=2.82$L^{3.30}$ (R^2=0.82)与 F=198.83+583.44NW (R^2=0.80)表示(图 5)。

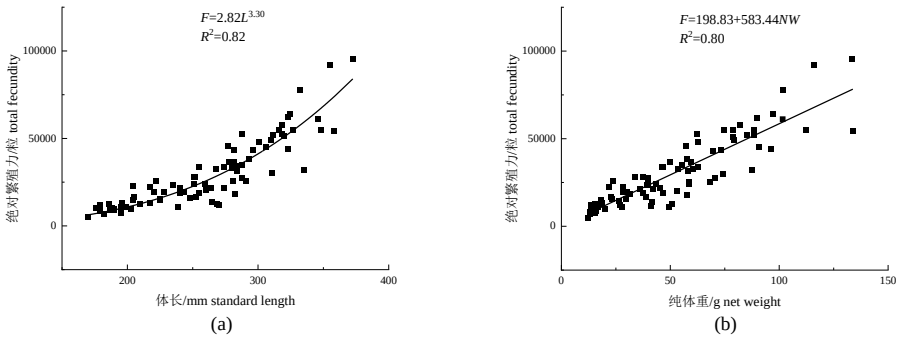


图 5　三峡库区雌性刀鲚(n=90)绝对繁殖力与体长(a)、纯体重(b)的关系

Fig.5 The relationship between total fecundity and standard length (a), as well as between total fecundity and net weight (b) for female *C. nasus* samples (n=90) in the Three Gorges Reservoir Region

对 2021 年、2022 年、2023 年从三峡库区所采集刀鲚样本进行分析，发现其相对繁殖力分别为(626.01±80.12)粒/g、(591.04±148.33)粒/g、(602.12±209.17)粒/g。其中，2021 年所采集样本的相对繁殖力最大，2022 年最小，而不同年份之间并无显著性差异(P>0.05) (图 7)。

对在不同水域采集刀鲚样本进行分析，发现在长江一级支流大宁河(①)、长江干流巫山段(②)、万州段(③)、丰都段(④)、涪陵段(⑤)所采集刀鲚样本的相对繁殖力分别为(626.01±80.12)粒/g、(543.26±172.87)粒/g、(577.74±225.56)粒/g、(708.17±211.88)粒/g、(608.53±180.40)粒/g(图 6)。其中，丰都段刀鲚样本的相对繁殖力最大，而采样点之间并无显著性差异(P>0.05)。此外，长江干流所采集刀鲚的总体相对繁殖力(600.28±199.46)粒/g 小于一级支流大宁河所采集刀鲚的，但两个群体之间同样没有显著性差异(P>0.05)。

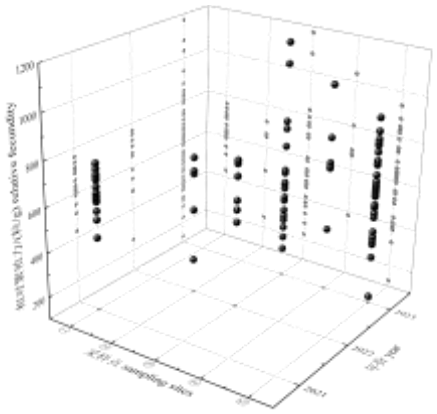


图 6 不同年份与采样点的三峡库区刀鲚群体的相对繁殖力

Fig.6 The relative fecundity of *C. nasus* stocks collected in different years and from different sampling sites in the Three Gorges Reservoir Region

2.6 卵径

96 尾刀鲚样本的卵径分布于 212.48~937.73 μm 之间，平均卵径为(615.47±107.30) μm，总体呈单峰型分布(图 7)。其中，78.36%(*n*/*N*=4 153/5 300)的IV期性腺卵径分布于 500~750 μm 之间，平均卵径为(611.45±102.56) μm；69.47% (*n*/*N*=2 987/4 300)的V期性腺卵径分布于 550~750 μm 之间，平均卵径为(620.42±112.69) μm。此外，从时间尺度来看，卵径变化趋势与 *GSI* 变化趋势基本一致，且 7 月所采集刀鲚样本的平均卵径极显著大于 6 月与 8 月所采集刀鲚的(P<0.01)(图 8)。

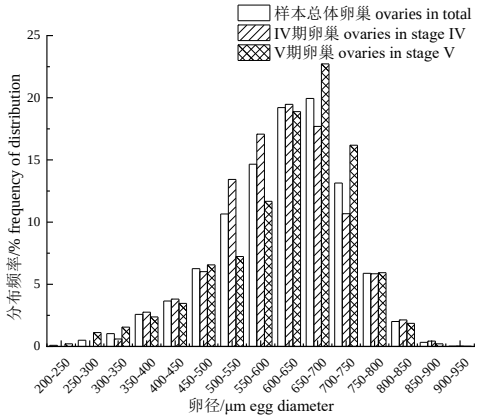


图 7　三峡库区雌性刀鲚样本总体(n=96)、IV期(n=53)、V期(n=43)卵巢的卵径分布频率图

Fig.7　Distribution frequency of egg diameter of the ovaries in total (n=96), stage IV (n=53), and V (n=43) of *C. nasus* samples in the Three Gorges Reservoir Region

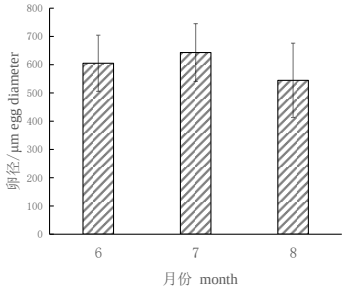


图 8 不同采样月份在三峡库区所采集刀鲚样本的平均卵径

Fig.8 The average egg diameter for *C. nasus* samples collected in different months from the Three Gorges Reservoir Region

3 讨论

3.1 三峡库区现有刀鲚种群的繁殖对策及生态适应性

繁殖对策是保证物种及其后代对生存环境具有最大的适应性[21, 24]，因此针对繁殖对策的研究是种群增长潜力估算的重要组成部分。一般而言，鱼类繁殖对策受内源性繁殖特性和外源性环境因子的双重影响[25]，且特定基因型在不同环境条件下往往具有不同的表现型[25]。换言之，在不同的环境条件下，不同基因型的同种鱼类可能会在性比、生物学最小型(即最小性成熟年龄与体型)、繁殖力、卵径、繁殖对策、*GSI*、*HSI*、繁殖时间等方面存在差异，以便更好地适应环境[26-30]。此外，种群结构因子中的年龄结构还会通过影响繁殖群体中补充群体的占比，进而影响种群的繁殖潜力[31]。根据历史研究文献，本研究提取了长江流域不同区段刀鲚繁殖群体的繁殖特性参数，包括性比、生物学最小型(即最小性成熟的体型)、*GSI*、*HSI*、绝对繁殖力、相对繁殖力、卵径等，具体见附表Ⅰ。

3.1.1 性比、年龄结构与繁殖群体组成　本研究显示 2021 至 2023 年三峡库区刀鲚雌雄总性比为 0.92:1(♀:♂)，且与 1:1 之间无显著性差异，这与 2013 年、2014 年鄱阳湖刀鲚繁殖群体的调查结果类似[32]，即雌雄总性比小于 1。除此之外，长江流域其他水域刀鲚繁殖群体的雌雄总性比均大于 1，即繁殖群体雌鱼占比多于雄鱼。一般来说，1~3 龄的低龄群体雄多雌少，而 4~6 龄的高龄群体则雌多雄少[32]，这也与本次调查结果一致，因此出现该性比差异推测与高龄鱼占比有关。本研究中，三峡库区刀鲚 1~3 龄样本中，雄性样本数量均多于雌性样本数量，直至 4 龄开始，，雌性样本数量多于雄性。分析原因，可以发现造成这一结果的原因可能是高龄雄鱼在繁殖活动中能量消耗过多，并引起死亡率较同龄雌鱼偏大[33]，进而减少了种群内部雄鱼与雌鱼间的竞争，并保留更多雌性个体，以保证种群的延续[34]。这里还需要指出的是，上述结果与 2019 年杨丽亚等[18]调查结果(即三峡库区刀鲚雌雄总性比为 2.16:1)以及 2020-2021 年 Liao 等[17]调查结果(即三峡库区刀鲚雌雄总性比为 1.49:1)相比，存在明显的时间变化规律。一般而言，鱼类性比的变化总是有利于物种保持一定的种群数量，即鱼类性比往往是种群为了实现数量调节的一个重要因子，其是种群结构的一个重要参数[35]。性比的变化是一种生态适应，其既受种群体型分布或年龄结构限制，又受环境因素的影响[21]。另外，年龄结构或组成是种群结构的又一重要参数[21]，而鱼类年龄结构是评估其种群动态、资源状况和管理策略的重要指标[36]。根据相关文献记载，三峡库区最早在 2014 年发现刀鲚存在[9]。截至 2019 年，三峡库区刀鲚种群年龄结构调查结果显示低龄个体占比较多，属个体小型化群体，年龄结构简单，种群数量呈明显的上升趋势[18]，即年龄结构为增长型，且种群规模此时应处于扩张期。至本研究的 2021 至 2023 年，三峡库区刀鲚种群的中等年龄个体逐渐占优，产卵群体又以剩余群体为主，年龄结构趋于稳定型，这反映出全面禁渔之后刀鲚对三峡库区水生环境的进一步适应。综合以上分析，我们认为三峡库区刀鲚种群性比的现有特征，以及时间变化规律是其种群发展的结果，也是其种群对三峡库区现有水域环境的充分适应，更是其由增长型种群正在向稳定型种群转换的又一有力佐证。

3.1.2 不同年龄组体型与生物学最小型　本研究针对不同年龄组刀鲚雌、雄性样本体型的比较结果显示，3、4、5 龄雌性样本的平均体长、平均体重均显著大于雄性样本，将 1~6 龄所有样本看作一个整体，雌性样本的平均体长、平均体重仍显著大于雄性样本。据此推断三峡库区现有刀鲚种群具有两性异形的表型特征，而两性异形又被认为是生育能力选择和性选择共同作用的结果[37, 38]。另外，本研究中三峡库区刀鲚的绝对繁殖力与体长、纯体重又均呈极显著正相关关系。据此推测，三峡库区雌性刀鲚的平均体型大于雄性是在保证雌性个体生长的基础上，通过增大雌性个体体型，提高雌性个体的绝对繁殖力，进而保证种群进一步发展和更好地适应三峡库区现有水环境[39]。

一般而言，鱼类初次性成熟的体型大小会直接影响到种群发展潜力[40]，且同一个鱼种，初次性成熟年龄和体型具有一定的稳定性[40, 41]。本研究中三峡库区刀鲚 1 龄即可达性成熟，这与 2019 年[18]、2020-2021 年[17]的调查结果，以及长江中游，包括澴河[42]、长湖[35]、长江天鹅洲故道[43]的研究结果一致。本研究中，2021 至 2023 年的调查结果还显示三峡库区雌、雄刀鲚生物学最小型对应体长分别为 152.5 mm(♀)与 166.6 mm(♂)，对应体重分别为 11.96 g(♀)与 17.64 g(♂)。上述最小性成熟体型大于长江流域所有其他水域刀鲚种群的研究结果(附表Ⅰ)。根据天敌解脱假说(enemy release hypothesis, ERH)，当外来物种进入

新栖息地，会因为缺乏天敌，使得原本用于抵御天敌的能量节省下来用于生长与繁殖，从而使得外来物种繁殖力增大、生长速度加快[25, 44, 45]。据此推测，三峡库区刀鲚最小性成熟个体体型的增大可能与三峡库区缺少刀鲚的天敌有关。加之，2021 年长江流域全面禁渔以后，去除捕捞压力的三峡库区环境相对稳定、饵料生物充足，更适宜刀鲚的快速生长。此外，本研究刀鲚的最小性成熟体型较 2019 年[18]的调查结果增大，但却小于 2020-2021 年[17]的调查结果，推测可能与这几次调查采样点差异有关。

3.1.3 繁殖力、卵径与繁殖对策　通常，鱼类个体繁殖力会随着体长、体重的增加而发生变化[30]，且鱼类个体繁殖力还是对环境的一种适应[46]。本研究中，三峡库区刀鲚绝对、相对繁殖力均值分别为(3.10±2.16)×10^4 粒与(605.42±181.85)粒/g，且绝对、相对繁殖力均处于长江流域针对刀鲚繁殖特性调查的较高水平(附表Ⅰ)，这将更有利于其在长江上游的种群增长与扩张。

本研究三峡库区雌性刀鲚IV期与V期性腺平均卵径分别为(611.45±102.56) μm 与(620.42±112.69) μm，明显小于其它水域研究结果(附表Ⅰ)。换言之，三峡库区现有刀鲚繁殖群体采取了减小卵径，并提高绝对繁殖力的繁殖对策，即倾向于产出大量后代以维持种群数量稳定或增长，属 *r*-对策者。但该卵径测量结果较 2020-2021 年[17]三峡库区水域调查结果大，推测可能与采样点环境因子有关。

3.1.4 *GSI*、*HSI* 与繁殖时间　鱼类 *GSI* 是用于衡量鱼体能量资源在性腺发育与躯体生长之间分配比例，以及性腺发育程度的一个重要指标，并且 *GSI* 往往会随着性腺的不断成熟而增大[21, 42]。本研究中，性腺分期为IV、V期的刀鲚雌性样本 *GSI* 均极显著地大于雄性。这与长江流域其他区段研究结果相比，三峡库区刀鲚雌、雄性 *GSI* 均最大(附表Ⅰ)，推测可能与天敌解脱假说，以及其作为 *r*-对策者有关。加之，三峡库区因大坝蓄水形成缓流或静水的类湖泊生态系统，进一步减少了刀鲚生活能量的消耗，使其能够将更多能量分配到性腺，并促进了性腺的发育。本研究还发现 7 月三峡库区雄性刀鲚的 *GSI* 显著大于 8 月且 7 月三峡库区雌性刀鲚和雌雄性刀鲚整体的 *GSI* 极显著大于 6 月与 8 月(图 4)，再结合 7 月刀鲚的平均卵径又极显著大于 6 月与 8 月(图 8)，我们推测三峡库区刀鲚在 7 月可达繁殖高峰。

肝脏作为制造和输送卵黄蛋白原料的器官，在鱼类卵巢卵细胞的发育过程中发挥着重要作用[47-49]。因此，*HSI* 往往可以反映鱼体物质转换的速率，以及其对能量的需求[50, 51]。本研究中，三峡库区雌性刀鲚的 *HSI* 极显著大于雄性。据此推断，在繁殖季节雌性刀鲚肝脏对能量的利用和转化速率大于雄性。另外，三峡库区刀鲚的 *HSI* 明显小于长江口刀鲚，分析原因可能与长江口刀鲚属洄游型刀鲚，而三峡库区刀鲚属淡水定居型刀鲚有关。已有研究表明，肝脏中储存的能量对洄游型鱼类具有重要作用，特别是会影响到其洄游距离，以及洄游过程中的性腺发育[52]。因此，一般而言洄游型鱼类的 *HSI* 会普遍偏高，但当肝脏储存能量优先用于性腺发育时，则可能表现为 *GSI* 偏高，而 *HSI* 偏小[52, 53]。三峡库区刀鲚和长江口刀鲚的 *GSI*、*HSI* 的表现特征与调查结果也进一步印证了上述推论。

3.2 长江上游刀鲚种群的未来发展趋势推测

根据历史文献，2014 年之前长江上游并没有鲚属鱼类的相关捕获记载[9]。至 2018 年，在对重庆巫山、云阳、木洞三个长江上游干流江段的渔业资源调查后，发现刀鲚已成为了云阳与巫山江段的优势种[7]。至 2020 年，在对三峡库区干支流 8 个典型江段开展调查后，发现刀鲚已经成为除乌江外其它 7 个采样江段(包括秭归、巫山、万州、涪陵、香溪河、大宁河、小江)的优势种[8]。此外，本研究 2021 至 2023 年的调查结果显示，三峡库区刀鲚最大样本为雌性，体长为 360.0 mm，要大于 2019 年杨丽亚等[18]的调查结果(即最大体长为 318.0 mm)，以及 2019 至 2020 年陈辙聿等[20]的调查结果(即最大体长为 301.6 mm)。本研究结果还显示，目前三峡库区刀鲚种群的平均体长与平均体重分别为(219.93±46.14) mm 与(44.22±30.33) g，这一调查结果同样大于 2019 年(即平均体长为 165.7 mm，平均体重为 19.14 g)[18]，2019 至 2020 年的调查结果(即平均体长为 196.6 mm，平均体重为 17.70 g)[19]，以及 2020-2021 年的调查结果(即平均体长 203.66 mm)[17]。上述研究结果表明自 2021 年长江全面禁渔以来，三峡库区刀鲚体型呈现增大趋势。

三峡库区刀鲚主要摄食浮游动物和虾类[17, 19]，2015-2017 年的调查数据显示三峡库区浮游动物和虾类资源丰富，能够满足其食物需求[17]。此外我们在对本研究 2021~2023 年所采集刀鲚的摄食习性分析后，发现与 2019 年[19]相比，三峡库区刀鲚的食性并未发生改变，但优势饵料生物有了一定差别，特别是丰

水期(未发表数据)。例如，2019 年的调查结果显示，在三峡库区丰水期刀鲚仅有虾类(相对重要性指数，即 *IRI*%为 42.33%)和刀鲚(*IRI*%为 57.67%)2 种饵料生物，饵料生物较为匮乏，且种群内部存在严重的自残现象[19]。然而，本研究中三峡库区刀鲚在丰水期的饵料生物共有 13 种，且其主要摄食纵长异尾轮虫(*Trichocerca elongata*，*IRI*%为 56.11%)、虾类(*IRI*%为 18.73%)和刀鲚(*IRI*%为 12.62%)。上述对比结果表明，长江流域全面禁渔以来，三峡库区刀鲚种群的自残行为有所减弱，这可能与禁渔之后三峡库区其他生物资源得到一定恢复，并使得刀鲚的饵料生物来源得到进一步丰富有关。结合本研究所得三峡库区现有刀鲚种群年龄结构(即趋于稳定型)，以及繁殖对策(包括雌雄性比接近 1:1，繁殖群体中补充群体占比仅为 10.22%，*GSI* 偏高，*HSI* 偏小，绝对与相对繁殖力偏高，而卵径偏小等)属 *r*-对策来看，刀鲚已充分适应三峡库区现有水域环境，且有较大概率会向除三峡库区以外的长江上游其他水域(包括干流与支流)继续扩散。换言之，三峡库区刀鲚将在种群结构和数量保持相对稳定的基础上，其种群分布范围可能会向长江上游其他水域进一步扩张。因此，为保证长江上游水域生态系统的安全与稳定，有必要对刀鲚在长江上游的种群增长与扩散趋势、生境适应特征，更应对刀鲚与其他存在竞争关系土著鱼类之间的竞争强度与特征开展相应研究。

3.3 不足与展望

本研究对三峡库区刀鲚的繁殖特性进行了初步研究，但由于客观条件和研究广度的限制，相关研究结果也有待进一步验证，且未来仍需从以下两个方面进行完善：首先，采样设计存在局限性，即由于长江十年禁渔政策的严格管控，捕捞许可对具体捕捞时间、地点、强度进行了严格限制。一方面使得无法按照理想方案在各采样点实现连续周年采样，从而导致部分关键繁殖期样本数量不足；另一方面使得捕捞网具受到限制，不能针对性地选择对刀鲚捕捞效果较好的网目尺寸，从而使得在实际捕捞过程中捕捞效率低下。因此，在未来调查工作中，应根据实验目的有针对性的选择采样点与网具，并借助环境 DNA(Environmental DNA, eDNA)等先进渔业资源调查技术尝试建立长期生态监测网络，进而实现多样点连续多年的动态监测。目前，我们已完成基于荧光定量 PCR 实时检测技术的刀鲚特异性引物与探针的设计工作，上述特异性引物与探针也已提交国家知识产权局的专利申请。其次，研究深度不足，即本研究仅从鱼类基础生物学中的繁殖特性角度进行了分析，而未从外来生物入侵机制、入侵风险评估等角度开展研究，后续针对刀鲚在三峡库区的入侵生态学研究有待进一步开展。最后，作为长江上游外来鱼类的刀鲚目前已充分适应三峡库区现有水域生态环境，且有较大概率会向除三峡库区以外的长江上游其他水域(包括干流与支流)继续扩散。长江十年禁渔的实施，为土著鱼类资源的恢复创造了有利条件，但同时也可能为外来物种的种群扩张提供机会。因此，未来有必要在长江流域，包括长江上游开展有关外来鱼类风险评估与防控研究[1, 54]。

4 结论

综上，三峡库区现有刀鲚种群的年龄结构趋于稳定，繁殖特性表现出 1 龄即可达性成熟，生物学最小型对应体型较大，加之繁殖力较高，卵径较小，应属 *r*-对策者。上述研究结果均表明，刀鲚现已充分适应三峡库区现有水域环境，并将在种群结构与数量保持相对稳定，以及缺少捕食者(或天敌)的基础上，种群分布范围可能会向长江上游其他水域(包括干流与支流)进一步扩张。上述研究结果将为准确评估刀鲚对三峡库区，乃至长江上游其他水域生态系统的影响及风险提供理论依据，并为三峡库区鱼类种群动态监测与生物多样性保护提供技术支撑。

5 附件

附表见电子版（DOI: 10.18307/2026.0332）.

6 参考文献

[1] Ba JW, Chen DQ. Invasive fishes in Three Gorges Reservoir area and preliminary study on effects of fish in-vasion owing to impoundment. Journal of Lake Sciences, 2012, 24(2): 185-189. DOI: 10.18307/2012.0203. [巴家文, 陈大庆. 三峡库区的入侵鱼类及库区蓄水对外来鱼类入侵的影响初探. 湖泊科学, 2012, 24(2): 185-189.]

[2] Duan XB, Chen DQ, Liu SP, et al. Studies on status of fishery resources in three gorges reservoir reaches of the Yangtze River. Acta Hydrobiologica Sinica, 2002, (6): 605-611. DOI: 10.3321/j.issn:1000-3207.2002.06.005. [段辛斌, 陈大庆, 刘绍平等. 长江三峡库区鱼类资源现状的研究. 水生生物学报, 2002, (6): 605-611.]

[3] He Y, Chen WJ, Chen JQ, et al. Application of DNA barcode for fish diversity in the Three Gorges Reservoir Area. Sichuan Journal of Zoology, 2023, 42(05): 508-518. DOI: 10.11984/j.issn.1000-7083.20220374. [贺杨, 陈文俊, 陈洁琼等. DNA 条形码在三峡库区鱼类多样性研究中的应用. 四川动物, 2023, 42(5): 508-518.]

[4] Gao X, Fujiwara M, Winemiller KO, et al. Regime shift in fish assemblage structure in the Yangtze River following construction of the Three Gorges Dam. Scientific Reports, 2019, 9(1): 1-11. DOI: 10.1038/s41598-019-38993-x.

[5] Yang SR, Gao X, Li MZ, et al. Interannual variations of the fish assemblage in the transitional zone of the Three Gorges Reservoir: persistence and stability. *Environmental Biology of Fishes*, 2012, 93(2): 295-304. DOI: 10.1007/s10641-011-9936-6.

[6] Zhang DC, Zheng JL. Preliminary study on invasion of alien fish species after construction of hydropower projects. Yangtze River, 2019, 50(2): 83-89. DOI: 10.16232/j.cnki.1001-4179.2019.02.016. [张登成, 郑娇莉. 水电工程建设前后外来鱼类入侵问题初步研究. 人民长江, 2019, 50(2): 83-89.]

[7] Wei N, Zhang Y, Wu F, et al. Current status and changes in fish assemblages in the Three Gorges Reservoir. Resources and Environment in the Yangtze Basin, 2021, 30(8): 1858-1869. DOI: 10.11870/cjlyzyyhj202108008. [魏念, 张燕, 吴凡等. 三峡库区鱼类群落结构现状及变化. 长江流域资源与环境, 2021, 30(8): 1858-1869.]

[8] Dong C, Yang Z, Zhu QG, et al. Preliminary study on resource status of alien fish in Three Gorges Reservoir. Resources and Environment in the Yangtze Basin, 2023, 32(5): 928-938. DOI: 10. 11870 /cjlyzyyhj202305004 [董纯, 杨志, 朱其广等. 三峡水库外来鱼类资源状况初步研究. 长江流域资源与环境, 2023, 32(5): 928-938.]

[9] Yang F, Tao YX, Duan BC, et al. Complete mitochondrial genome of the Yangtze grenadier anchovy, Coilia Brachygnathus (Clupeiformes: Engraulidae) from the upper Yangtze River. MITOCHONDRIAL DNA PART B-RESOURCES, 2019, 4(1): 1140-1141. DOI: 10.1080/23802359.2019.1591181.

[10] Lü HJ, Yang LY, Fu M, et al. Evaluation on trophic niche characteristics of Coilia nasus from the Three Gorges Reservoir based on stable carbon and nitrogen isotope analysis. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(21): 8739-8750. DOI: 10.5846/stxb202101030010. [吕红健, 杨丽亚, 付梅等. 基于稳定同位素技术的三峡库区短颌鲚营养生态位特征研究. 生态学报, 2022, 42(21): 8739-8750.]

[11] Qan FH, Guo JY, Wang DH. Alien invasive species in China: their damages and management strategies. Biodiversity Science, 2002, (01): 119-125. DOI: 10.3321/j.issn:1005-0094.2002.01.015 [万方浩, 郭建英, 王德辉. 中国外来入侵生物的危害与管理对策. 生物多样性, 2002, (1): 119-125.]

[12] He YS, Lin XT, Sun J, et al. Study of individual fecundity of Tilapia zillii in the Dongjiang River. Ecological Science, 2013, 32(1): 57-62. DOI: 10.3969/j.issn. 1008-8873.2013.01.010. [何耀升, 林小涛, 孙军等. 东江外来齐氏罗非鱼个体繁殖力初步研究. 生态科学, 2013, 32(1): 57-62.]

[13] 万方浩, 侯有明, 蒋明星. 入侵生物学. 北京: 科学出版社, 2015.

[14] Ding H, Shi BQ, Xu HG. Index system and methodology for risk assessment of alien species. Journal of Ecology and Rural Environment, 2006, (02): 92-96. DOI: 10.3969/j.issn.1673-4831.2006.02.020. [丁晖, 石碧清, 徐海根. 外来物种风险评估指标体系和评估方法. 生态与农村环境学报, 2006, (02): 92-96.]

[15] Hu YC, Li Y, Luo JR, et al. Risk assessment system for alien aquatic animals. Journal of Huazhong University of Science and Technology(Natural Science Edition), 2006, (10): 113-115. DOI: 10.3321/j.issn:1671-4512.2006.10.035. [胡隐昌, 李勇, 罗建仁等. 水生动物外来物种入侵风险评估系统的建立. 华中科技大学学报(自然科学版), 2006, (10): 113-115.]

[16] Dou Y, Wu J, Huang C. Risk assessment system and method for invasion of alien fishes. Journal of Ecology and Rural Environment, 2011, 27(01): 12-16. DOI: 10.3969/j.issn.1673-4831.2011.01.003. [窦寅, 吴军, 黄成. 外来鱼类入侵风险评估体系及方法. 生态与农村环境学报, 2011, 27(01): 12-16.]

[17] Liao C , Yu J , Wang J ,et al. Trends and mechanisms behind the invasion of Coilia brachygnathus (Actinopterygii, Engraulidae)

in one of the world's largest reservoirs.*Hydrobiologia*, 2022, 849(13): 2919-2932. DOI: 10.1007/s10750-022-04896-8.

[18] Yang LY, Lü HJ, Fu M, et al. Age and growth characteristics of Coilia nasus in the Three Gorges Reservoir Region. Acta Hydrobiologica Sinica, 2022, 46(01): 17-28. DOI: 10.7541/2021.2021.082. [杨丽亚, 吕红健, 付梅等. 三峡库区短颌鲚年龄和生长特性的研究. 水生生物学报, 2022, 46(01): 17-28.]

[19] 杨丽亚. 三峡库区短颌鲚生长特性与摄食生态研究[学位论文].-重庆: 西南大学, 2021.

[20] Chen ZY, Tao YX, Ye Q, et al. Age structure, growth characteristics and genetic diversity of newly-established population of shortjaw anchovy(*coilia brachygnathus*) in the Three Gorges Reservoir Area. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2022, 53(02): 430-439. DOI: 10.11693/hyhz20210900217. [陈辙聿, 陶怡曦, 叶勤等. 三峡库区短颌鲚(*Coilia brachygnathus*)新建种群的年龄结构、生长特征及遗传多样性分析. 海洋与湖沼, 2022, 53(2): 430-439.]

[21] 殷名称. 鱼类生态学. 北京: 中国农业出版社, 1995.

[22] 詹秉义. 渔业资源评估. 北京：中国农业出版社, 1995.10

[23] 陆孝平, 富曾慈. 中国主要江河水系要览. 北京: 中国水利水电出版社, 2010

[24] Vieira AR, Sequeira V, Neves A, et al. Reproductive strategy of forkbeard, Phycis phycis, from the Portuguese coast. Helgoland *Marine Research*, 2016, 70(1): 1-15. DOI: 10.1186/s10152-016-0455-x.

[25] 严云志. 外来鱼类生活史对策的适应性进化研究[学位论文]. 武汉: 中国科学院大学(中国科学院水生生物研究所), 2005.

[26] Zhu YJ, Gu DE, Wei H, et al. Reproductive biology of exotic fish Clarias gariepinus (Burchell,1822) in south China. Chinese *Journal of Ecology,* 2017, 36(1): 137-143. DOI: 10.13292/j.1000-4890.201701.018. [朱赟杰, 顾党恩, 韦慧, 等. 华南地区外来鱼类革胡子鲶的繁殖生物学. 生态学杂志, 2017, 36(1): 137-143.]

[27] Huber M, Bengtson DA. Effects of photoperiod and temperature on the regulation of the onset of maturation in the estuarine fish Menidia beryllina (Cope) (Atherinidae). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1999, 240(2): 285-302. DOI: 10.1016/S0022-0981(99)00064-7.

[28] Grover MC. Changes in size and age at maturity in a population of kokanee Oncorhynchus nerka during a period of declining growth conditions. *Journal of Fish Biology,* 2005, 66(1): 122-134. DOI: 10.1111/j.0022-1112.2005.00587.x.

[29] Duponchelle F, Legendre M. Rapid phenotypic changes of reproductive traits in response to experimental modifications of spatial structure in Nile tilapia, Oreochromis niloticus. Aquatic Living Resources, 2001, 14(2): 145-152. DOI: 10.1016/S0990-7440(01)01109-3.

[30] 谢从新. 鱼类学. 北京: 中国农业出版社, 2009.

[31] Li XQ, Zheng J, Wan ZK, et al. Population structure and growth characteristics of Gymnodiptychus pachycheilus in the middle reach of Yalong River. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(16): 6833-6850. DOI: 10.5846/stxb202205181416. [李筱芹, 郑江, 万卓坤等. 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群结构与生长特性. 生态学报, 2023, 43(16): 6833-6850.]

[32] He G, Fang CL, Wu B, et al. Reproductive characteristics and situation of Coilia ectenes (Engraulidae) in Poyang Lake. Journal of Hydroecology, 2017,38(03):83-88. DOI: 10.15928/j.1674－3075.2017.03.012. [贺刚,方春林,吴斌等.鄱阳湖刀鲚生殖群体特征及状况分析. 水生态学杂志, 2017,38(03):83-88.]

[33] Hendry AP, Beall E. Energy use in spawning Atlantic salmon. Ecology of Freshwater Fish, 2004, 13(3): 185-196. DOI: 10.1111/j.1600-0633.2004.00045.x.

[34] Li JF, Wang JB, Liu ZY, et al. Comparative study on reproductive biology of two coinvasion tilapia species in the Shanmei Reservoir. Acta Hydrobiologica Sinica, 2023, 47(04): 657-665. DOI: 10.7541/2023.2022.0089. [李俊锋, 王江滨, 刘智暘等. 山美水库两种入侵罗非鱼繁殖生物学比较. 水生生物学报, 2023, 47(04): 657-665.]

[35] 王旭歌. 长湖短颌鲚种群生态学及遗传多样性[学位论文]. 上海: 上海海洋大学, 2016.

[36] Lü DW, Zhou YF, Ge Y, et al. Age structure and growth characteristics of culter alburnus from Dianshan Lake. Acta Hydrobiologica Sinica, 2018, 42(4): 762-769. DOI: 10.7541/2018.093. [吕大伟, 周彦锋, 葛优等. 淀山湖翘嘴鲌的年龄结构与生长特性. 水生生物学报, 2018, 42(4): 762-769.]

[37] Xu DQ, Lin ZH, Lei HZ. Sexual dimorphism in morphological traits and female individual fecundity of Acrossocheilus

wenchowensis. Journal of Shanghai Jiaotong University (Agricultural Science), 2006(04): 335-340. DOI: 10.3969/j.issn.1671-9964.2006.04.004. [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. 上海交通大学学报(农业科学版), 2006(4):335-340.]

[38] Wang DT, Yang J, Jiang T, et al. A comparative study of the morphology of different geographical populations of Coilia nasus. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(01): 78-90. DOI: 10.3724/SP.J.1231.2012.27660. [王丹婷, 杨健, 姜涛等. 不同水域刀鲚形态的分析比较. 水产学报, 2012, 36(1):78-90.]

[39] Lv YP, Lin ZH, Lei HZ, et al. Sexual dimorphism in morphological traits and female individual fecundity of Oujiang Color Common Carp,Cyprinus carpio var.color. Journal of Huazhong Agricultural University, 2008(02): 284-288. DOI: 10.13300/j.cnki.hnlkxb.2008.02.032. [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. 华中农业大学学报, 2008(02): 284-288.]

[40] Sinovcic G, Kec VC, Zorica B. Population structure, size at maturity and condition of sardine, Sardina pilchardus (Walb., 1792), in the nursery ground of the eastern Adriatic Sea (Krka River Estuary, Croatia). Estuarine Coastal and Shelf Science, 2008, 76(4): 739-744. DOI: 10.1016/j.ecss.2007.07.037.

[41] 余文娟. 长江何王庙故道贝氏鱲的年龄、生长、死亡率和繁殖生物学[学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2017.

[42] 邹佳琪, 裴伊雯, 杨明生. 澴河短颌鲚的繁殖生物学研究. 湖北工程学院学报, 2022, 42(6): 40-43.

[43] 罗红波. 长江天鹅洲故道短颌鲚年龄生长及性腺发育[学位论文]. 重庆: 西南大学, 2006.

[44] Blossey B, Notzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants - a hypothesis. Journal of Ecology, 1995, 83(5): 887-889. DOI: 10.2307/2261425.

[45] Blair AC, Wolfe LM. The evolution of an invasive plant: An experimental study with Silene latifolia. Ecology, 2004, 85(11): 3035-3042. DOI: 10.1890/04-0341.

[46] Zhang J, Yang PM, Hu ZY, et al. Reproductive biology of Coilia nasus in Dayang River. Freshwater Fisheries, 2021, 51(6): 91-96. DOI: 10.3969/j.issn.1000-6907.2021.06.012. [张健, 杨培民, 胡宗云等. 大洋河刀鲚繁殖生物学特性. 淡水渔业, 2021, 51(6): 91-96.]

[47] Sopinka NM, Fitzpatrick JL, Desjardins JK, et al. Liver size reveals social status in the African cichlid Neolamprologus pulcher. Journal of Fish Biology, 2009, 75(1): 1-16. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2009.02234.x.

[48] Zhu CD. The liver index of Protosalanx hyalocranius and its relationship with ovarian development. Freshwater Fisheries. 1984, (05): 19-21. [朱成德. 大银鱼的肝指数及其与卵巢发育的关系. 淡水渔业, 1984, (5): 19-21.]

[49] Li C, Yao JJ, He DJ. Advances of the effect of lipids accumulation in ovary on oocyte development of aquatic animals. Guizhou Agricultural Sciences, 2009, 37(06): 130-131+135. DOI: 10.3969/j.issn.1001-3601.2009.06.040. [李川, 姚俊杰, 何登菊. 水产动物卵巢脂类积累影响卵细胞成熟的研究进展. 贵州农业科学, 2009, 37(06): 130-131+135.]

[50] Guan WB, Chen HH, He WH. Reproductive characteristics and condition status of Coilia mystus(Linnaeus) in the Changjiang River estuary. Progress in Fishery Sciences, 2011, 32(5): 1-9. DOI: 10.3969/j.issn.1000-7075.2011.05.001. [管卫兵, 陈辉辉, 何文辉. 长江口凤鲚生殖群体的动态特征. 渔业科学进展, 2011, 32(5): 1-9.]

[51] Liu ZJ, Hu ZJ, Guo AT, et al. Study on biological characteristics of spawning population of Coilia nasus in the Oujiang River. Journal of Zhejiang Ocean University(Natural Science), 2022, 41(5): 442-447. DOI: 10.3969/j.issn.1008-830X.2022.05.011. [刘志坚, 胡忠健, 郭安托等. 瓯江刀鲚繁殖群体生物学特性研究. 浙江海洋大学学报(自然科学版), 2022, 41(5): 442-447.]

[52] Guan WB, Chen HH, Ding HT, et al. Reproductive characteristics and conditions of anadromous Coilia ectenes(Engraulidae) in Yangtze Estuary. Marine Fisheries, 2010,32(1): 73-81. DOI: 10.3969/j.issn.1004-2490.2010.01.011. [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. 海洋渔业, 2010,32(1):73-81.]

[53] Leonard, JBK , McCormick, SD. Effects of migration distance on whole-body and tissue-specific energy use in American shad (Alosa sapidissima). Canadian journal of fisheries and aquatic sciences, 1999, 56(7): 1159-1171. DOI: 10.1139/f99-041.

[54] Tian PP, Deng HT, Wang DQ, et al. Risk assessment of invasive fish species in the middle and upper reaches ofthe Yangtze River (including Dongting Lake). Journal of Fisheries of China 2025, 49(06): 119-129. DOI: 10.11964/jfc.20231214263 [田盼

盼, 邓华堂, 王导群, 等. 长江中上游(含洞庭湖)外来鱼类入侵风险评估. 水产学报, 2025, 49(06): 119-129.]

[55] 刘引兰. 鄱阳湖短颌鲚的鉴定及其生物学特性[学位论文]. 江西: 南昌大学, 2008.

[56] Kong CP, Xu Q, Huang P, et al. Reproductive biology characteristics of Coilia nasus in Poyang Lake. Jiangxi Fishery Science and Technology, 2024,(04):55-60. [孔赤平,许群,黄平,等.鄱阳湖刀鲚繁殖生物学特征. 江西水产科技, 2024,(04):55-60.]

[57] Sun XX. A study of breeding characteristics of the lake anchovy, *Coilia ectenes Taihuensis* (Yuan et Lin) in Taihu Lake. Transactions of Oceanology and Limnology, 1987,(2):89-95. DOI: 10.13984/j.cnki.cn37-1141.1987.02.014. [孙雪兴.太湖湖鲚生殖特性. 海洋湖沼通报, 1987,(2):89-95.]

[58] Zhang MY, Xu DP, Liu K, et al. Studies on biological characteristics and change of resource of Coilia nasus schlegel in the lower reaches of the Yangtze River. Resources and Environment in the Yangtze Basin, 2005,(06): 22-26. DOI: 10.3969/j.issn.1004-8227.2005.06.005. [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. 长江流域资源与环境, 2005,(06):22-26.]

[59] Dai P, Yan Y, Zhu XY, et al. Status of Coilia nasus resources in the National Aquatic Germplasm Resources Conservation Area in the Anqing Section of the Yangtze River. Journal of Fishery Sciences of China, 2020,27(11): 1267-1276. DOI: 10.3724/SP.J.1118.2020.20130. [代培,严燕,朱孝彦等.长江刀鲚国家级水产种质资源保护区(安庆段)刀鲚资源现状. 中国水产科学, 2020,27(11):1267-1276.]

[60] Song C, Li YG, Zhao F, et al. Reproductive population composition and reproductive performance of Coilia nasus from the Yangtze Estuary. Journal of Fishery Sciences of China, 2022, 29(07): 951-959. DOI: 10.12264/JFSC2021-0412. [宋超, 李亚鸽, 赵峰等. 长江口刀鲚繁殖群体组成及繁殖性能. 中国水产科学, 2022, 29(07): 951-959.]

[61] Tian SQ, Gao CX, Wang SY, et al. Biological characteristics of Coilia ectenes in Qingcaosha reservoir. Journal of Shanghai Ocean University, 2013,22(6):835-840. [田思泉, 高春霞, 王绍祥等. 青草沙水库刀鲚生物学特性初步研究. 上海海洋大学学报, 2013,22(6):835-840.]

[62] Huang JB, Zhang XS. Analysis of Coilia ectenes Resources in the Yangtze River Estuary. Fisheries Science & Technology Information, 1989, (6): 173-175. DOI: 10.16446/j.cnki.1001-1994.1989.06.006. [黄晋彪, 张雪生. 长江口刀鲚资源试析. 水产科技情报, 1989, (6): 173-175.]

附表I　长江上游、中游、下游和长江口刀鲚繁殖群体的繁殖特性

Attachted Tab.I　The reproductive characteristics of *C. nasus* spawning stocks in the upper, middle, and lower reaches of the Yangtze River, as well as in the Yangtze River estuary

长江流域不同区段 different sections of the Yangtze River basin	物种* species	采集水域 sampling water area	采样时间 sampling time	繁殖期 breeding season	性比 sex ratio (♀:♂)	最小性成熟年龄/a minimum age of sexual maturity	生物学最小型 biological minimum size				肝体指数/% hepatosomatic index		性成熟系数/% gonadosomatic index		绝对繁殖力/粒 total fecundity	相对繁殖力/(粒/g) relative fecundity	卵径/μm egg diameter				产卵类型 spawning type	繁殖对策 reproductive strategy	文献来源 reference
							体长/mm standard length		体重/g body weight														
							雌性 female	雄性 male	雌性 female	雄性 male	雌性 female	雄性 male	雌性 female	雄性 male			总计 total	III期	IV期	V期			
上游	短颌鲚	三峡库区	2019 年 7 月~12 月	—	2.16:1	1	101.0	98.0	3.40	3.30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	杨丽亚[18]
	短颌鲚	三峡库区	2020 年 4、7、10 月，2021 年 1 月	—	1.49:1	1	224.23		—	—	—	—	—	—	25914.18	778.6	—	—	400		—	—	Liao[17]
	刀鲚	三峡库区	2021 年 6 月~2023 年 7 月	—	0.92:1	1	152.5	166.6	11.96	17.64	1.15	0.63	6.32	3.79	3.10×10^4	605.42	615.47	—	611.45	620.42	一次产卵型	*r*	本研究
		澴河	2021.6~2022.5	繁殖期 4~7 月，高峰期在 5 月中旬到 6 月上旬	1.64:1	1	—	—	—	—	—	—	0.82~15.94		18 849.78	1 493.11	—	—	—	700	一次产卵型	—	邹佳琪[42]
	短颌鲚	长湖	2014 年 8 月~2015 年 1 月	—	1.29:1	1	126		6.66		—	—	0.8~2.5		5 761~19 766	428.08~547.22	—	—	—	—	—	*r*	王旭歌[35]
		长江天鹅洲故道	2005 年 2 月~2006 年 1 月	繁殖季节 4~11 月，繁殖高峰为 6~8 月	1.19：1	1	120	130	6	8	—	—	0.5~8	0.5~4	7 981.22	487.65	—	660	740	—	一次产卵型	—	罗红波[43]
		鄱阳湖	2007 年 1 月~12 月	繁殖期 4~7 月，繁殖盛期 5~7 月	—	—	—	—	—	—	—	—	0.47~2.61		14 049	848	—	—	—	—	一次产卵型	—	刘引兰[55]
中游		鄱阳湖	2013 年 4~7 月	—	0.69：1	—	—	—	—	—	—	—	3.903	1.076	960~13 820	123.4~753	—	—	—	—	—	—	贺刚[32]
			2014 年 4~7 月	—	0.80：1	—	—	—	—	—	—	—	3.32	1.156			—	—	—	—	—	—	
	刀鲚	鄱阳湖	2020 年、2021 年 4 月下半月	繁殖时间是 5~7 月份，6 月份达到峰值	1.1:1	—	—	—	—	—	—	—	2.5	0.8	37 689	385	—	—	—	—	—	—	孔赤平[56]
			2020 年、2021 年 5 月上半月		1.1：1	—	—	—	—	—	—	—	2.5	0.9			—	—	—	—	—	—	
			2020 年、2021 年 5 月下半月		3.0：1	—	—	—	—	—	—	—	3.1	1.3			—	—	—	—	—	—	
			2020 年、2021 年 6 月上半月		2.5：1	—	—	—	—	—	—	—	3.9	2.0			—	—	—	—	—	—	
			2020 年、2021 年 6 月下半月		2.5：1	—	—	—	—	—	—	—	5.3	2.0			—	—	—	—	—	—	
			2020 年、2021 年 7 月上半月		1.7：1	—	—	—	—	—	—	—	2.3	0.8			—	—	—	—	—	—	
	湖鲚	太湖	1983 年全年	繁殖期 4~10 月，繁盛期 5~7 月	1.13：1	—	60~70		—	—	—	—	0.85~5.73	0.70~3.87	体长在 100 mm 时，怀卵量为 1000 粒，150 mm 时为 3 000 粒，300 mm 左右时为 4~6 万粒左右		—	—	—	—	—	—	孙雪兴[57]
下游	刀鲚	安庆、南京、镇江、江阴、南通	1993～2002 年(2～5 月)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23 695	229	770	—	—	—	—	*k*	张敏莹[58]
		安庆	2018 年 4~7 月	—	1.02：1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	代培[59]
		长江口	2021 年 4~6 月	—	8：1	—	—	—	—	—	—	—	1~8	0~1	51 073	539.34	—	—	—	—	—	—	宋超[60]
		青草沙水库	2011 年 5 月、7 月、10 月、12 月	—	2.6:1	—	—	—	—	—	—	—	1.85	1.14	—	—	—	—	—	—	—	—	田思泉[61]
长江口	刀鲚	长江口陈家镇、长兴岛、九段沙	2006 年 4 月	—	—	—	—	—	—	—	1.23	0.99	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	管卫兵[52]
			2007 年 4 月	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.39~3.16	0.28~3.16	—	—	—	—	—	—	—	—	
			2008 年 4 月、8 月	—	—	—	—	—	—	—	1.72	1.76	0.14~2.53	0.28~3.84	—	—	—	—	—	—	—	—	
		长江口	1987 年 3~8 月	4~10 月	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	黄晋彪[62]

注：* 本研究沿用短颌鲚(曾用学名 *Coilia brachygnathus*)、湖鲚(曾用学名 *Coilia ectenes*)均属刀鲚的观点(参照吕红健[10])；— 无数据

Note：* the present study holds that both *Coilia brachygnathus* and *Coilia ectenes* belong to *Coilia nasus* (refer to 吕红健[10]); — no data