

doi: 10.7541/2023.2022.0036

珠江口花鲮的生物学特征研究

张翠萍 袁丽媚 吴好莘 叶志权 陈晓莹 赖星星 李强 舒琥

(广州大学生命科学学院, 广州 510006)

摘要: 为了解珠江花鲮(*Clupanodon thrissa*)的生物学特征变化及资源现状, 2020年10月至2021年9月在珠江口广州江段逐月采集花鲮样本共408尾, 根据生物学测量、年龄结构分析和组织学等方法, 对花鲮的年龄、生长及繁殖特征进行分析。结果表明, 雌性花鲮的平均体长为 (173.60 ± 17.10) mm, 平均体重为 (92.30 ± 24.37) g, 雄性平均体长为 (155.94 ± 15.10) mm, 平均体重为 (65.81 ± 19.97) g。花鲮种群由 0^+ — 5^+ 龄个体组成, 以 1^+ — 3^+ 龄为主, 占总样本量的89.03%。花鲮体长与体重呈幂函数关系: $W = 1 \times 10^{-5} L^{3.0525}$ ($R^2 = 0.9057$), 为匀速生长类型。采用Von Bertalanffy生长方程描述珠江口花鲮的生长特性, 生长参数分别为: 渐进体长 $L_\infty = 176.14$ mm, 渐进体重 $W_\infty = 71.70$ g, 生长系数 $k = 0.62$, 理论生长起点年龄 $t_0 = -0.27$, 生长特征指数 $\phi = 4.28$, 生长拐点年龄 $t_i = 1.53$ 。雌雄比例为2.28:1, 雌性显著多于雄性。性腺成熟系数和肝体指数的变化趋势相反, 肝脏可能为性腺发育提供能量。推测繁殖期为3—7月, 绝对繁殖力为1625—72882粒, 平均值为 (20361 ± 2601) 粒, 相对繁殖力为19—602粒/g, 平均值为 (190 ± 23) 粒/g。卵径频率分布呈单峰型, 为一次性产卵鱼类。与历史数据相比, 花鲮的繁殖力下降, 因此需加强对其资源的保护和研究。

关键词: 生物学特征; 年龄; 繁殖力; 珠江口; 花鲮

中图分类号: S932.4

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2023)04-0637-11



珠江是我国的第三长淡水河流, 也是南方地区最大的水系, 主要由东江、西江及北江水系组成^[1,2]。珠江流域地处亚热带地区, 渔业资源十分丰富, 河口处多江汇流、八口出海, 河网纵横交错, 是我国重要的渔业基地^[3]。河口是许多鱼类、虾类和蟹类的主要产卵场、索饵场, 也是洄游型鱼类入海或溯河洄游的通道^[3,4]。近几十年来, 受城市化发展的影响, 水域受侵占、水利和航运设施破坏鱼类洄游通道和产卵场、环境污染及过度捕捞等, 使珠江的渔业资源受到威胁^[5-7]。因此自2011年起珠江实行禁渔期制度, 对其渔业资源进行保护。研究发现, 禁渔期后东江、西江段的渔业资源量均有所增加^[8,9]。

花鲮(*Clupanodon thrissa*)隶属于鲱形目(Clupeiformes)鲱科(Clupeidae)鲮属(*Clupanodon*), 俗称黄鱼, 广泛分布于太平洋西北部, 特别是越南、泰

国、韩国及我国沿海地区, 是珠江下游及珠江口常见的中上层洄游性经济鱼类, 平时生活于咸淡水区域, 其产卵期为4—8月, 到产卵季节时洄游至河口或内河进行产卵^[10]。花鲮作为珠江下游及河口渔获物中的常见物种, 其近年来的生物学特征和种群动态变化缺乏详细研究。生物学特征的研究是了解鱼类生长情况、种群动态和资源变化的基础, 为渔业资源管理提供数据资料和科学依据^[11]。

目前关于花鲮的研究主要为系统发育分析^[12-14]、福建水域花鲮的生长参数和资源现状^[15,16]、长重关系^[17,18]及基于耳石特征研究迁移模式^[19]等, 而关于珠江流域的花鲮生物学研究较少, 1990年陆奎贤^[20]曾在《珠江水系渔业资源》中对珠江下游至珠江口伶仃水域的花鲮生长、繁殖和食性做过初步研究, 李强^[21]对2012年采集的珠江下游广州江段花鲮的年龄、生长和繁殖等生物学特征进行较详细的研究,

收稿日期: 2022-01-24; **修订日期:** 2022-05-26

基金项目: 河口典型渔业种群退化机理和修复机制(2019B1515120064); 中国-东盟渔业资源保护与开发利用(CAMC-2018F); 2021年国家大学生创新创业训练计划项目(202111078034)资助 [Supported by the Degradation and Restoration Mechanism of Typical Fishery Population in Estuary (2019B1515120064); Fishery Resources Protection and Exploitation Utilization of China-ASEAN (CAMC-2018F); 2021 National Undergraduate Innovation and Entrepreneurship Training Program (202111078034)]

作者简介: 张翠萍(1997—), 女, 硕士研究生; 研究方向为渔业种质资源保护与利用。E-mail: 976752932@qq.com

通信作者: 舒琥(1965—), 男, 博士, 教授; 主要从事鱼类繁殖育种与资源保护。E-mail: shuhu001@126.com

结果表明雌雄最大年龄分别为4⁺龄和3⁺龄, Von Bertalanffy生长参数为 $L_{\infty}=28.1872$ cm, $k=0.3145$, $W_{\infty}=192.0951$ g, $t_0=-0.5614$ 龄。繁殖期为3—9月, 盛期为4—7月, 绝对繁殖力在3487—71116粒, 相对繁殖力在119—479粒/g。李桂峰^[10]在《珠江口鱼类多样性与资源保护》中对2013—2016年采集的珠江口水域花鲮的年龄、生长及渔业管理进行报道, 结果表明该水域花鲮以0—2龄个体为主, 体长与体重方程为 $W=0.0054L^{3.4956}$, Von Bertalanffy生长参数为 $L_{\infty}=26.4$ cm, $k=0.82$, $t_0=-0.3372$ 龄, 生长拐点年龄为1.19龄, 开发率为0.33, 花鲮资源处于合理开发状态, 但当前的开捕体长小于性成熟年龄及生长拐点年龄对应的体长, 建议增大开捕体长同时适当增大捕捞强度。先前的研究距今已近十年, 其生物学特征是否发生变化? 同时缺乏对近年来花鲮繁殖特性的研究。为了解在禁渔期制度下, 近年来花鲮的生物学特征及种群动态变化情况, 本研究根据2020—2021年采集的珠江口花鲮样本, 对其年龄、生长、繁殖和性比等生物学特征进行分析, 以期对珠江流域的花鲮资源利用及保护提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 样本采集

本研究的花鲮样本于2020年10月至2021年9月在珠江口广州江段使用流刺网(网目大小为4—6 cm)进行逐月采集(5和6月因休渔未采集到样本), 采集时间为每月中下旬, 每月40尾以上, 共采集到花鲮样本408尾。样本在新鲜状态下进行常规生物学测量, 包括体长(Standard length, L)、体重(Body weight, W)、空壳重(Eviscerated weight, EW)、性腺重(Gonad weight, GW)和肝重(Liver weight, LW)等指标, 长度精确到0.01 mm, 重量精确到0.01 g。依照体长和体重正态分布的特征, 选取样本的“平均数±标准差”范围作为优势体长和优势体重^[2]。

1.2 年龄鉴定

以鳞片作为年龄鉴定材料。取背鳍起点下方、头尾柄轴上方部位的鳞片5—10枚, 除去鳞片的黏液和表皮后, 用清水洗净夹入两片载玻片中, 用胶带封片。将制备好的载玻片放在体视显微镜(LEICA SAPO)下观察并拍照, 根据鳞片上的年轮形成情况判断年龄, 并对完整、年轮清晰的鳞片测量鳞径与轮径。年轮特征如图1所示, 花鲮的鳞片为圆鳞, 质薄且易脱落, 轮纹分布于鳞片前区和侧区, 年轮处轮纹较稀疏, 且发生断裂或皱褶, 年轮主要形成于春夏季, 鱼类生长快, 轮纹较疏, 秋冬季生长较慢, 轮纹较密, 后区无轮纹, 侧区与后区之间有

一条横沟线作为分界。鳞片上未形成第一个年轮的样本记为0⁺龄, 形成第一个年轮的样本记为1⁺龄, 形成第二个年轮的样本记为2⁺龄, 以此类推^[2]。所有样本均鉴定2次以上, 时间间隔1个月左右, 对于2次鉴定结果不一致的样本, 则进行第3次鉴定, 无法清楚鉴定年龄的样本则舍弃。

1.3 生长特征

测量样本的体长、体重和空壳重等, 计算生长方程、生长速度、生长加速度和生长拐点年龄等生长参数。采用Keys公式^[22]拟合体长与体重关系: $W=aL^b$; 式中, a 为生长条件因子, b 为生长指数。采用Von Bertalanffy生长方程^[23]描述花鲮的生长特征: $L_t=L_{\infty}[1-e^{-k(t-t_0)}]$, $W_t=W_{\infty}[1-e^{-k(t-t_0)}]^b$; 式中, L_t 、 W_t 分别为 t 龄时的体长和体重; L_{∞} 、 W_{∞} 分别为渐近体长和渐近体重, k 为生长系数, t_0 为理论生长起点年龄。 t_0 采用Pauly经验公式^[24]进行估算: $\ln(-t_0)=-0.3922-0.2752\ln(L_{\infty})-1.038\ln k$, 计算生长拐点年龄: $t_f=\ln b/k+t_0$ 。总生长特征指数 ϕ 可用于评估生长参数拟合结果的可信度^[25], 计算公式为: $\phi=\lg k+2\lg L_{\infty}$ 。对生长方程分别进行一阶和二阶求导, 得到生长速度和生长加速度方程。具体方程如下:

体长生长速度: $dL/dt=L_{\infty}ke^{-k(t-t_0)}$

体重生长速度: $dW/dt=bW_{\infty}ke^{-k(t-t_0)}[1-e^{-k(t-t_0)}]^{b-1}$

体长生长加速度: $d^2L/dt^2=-L_{\infty}k^2e^{-k(t-t_0)}$

体重生长加速度: $d^2W/dt^2=bW_{\infty}k^2e^{-k(t-t_0)}[1-e^{-k(t-t_0)}]^{b-2}[be^{-k(t-t_0)}-1]$

1.4 性比和性腺发育

解剖提取性腺和肝脏组织并称量, 分别计算性腺成熟系数(Gonadosomatic index, GSI)和肝体指数(Hepatosomatic index, HSI), 计算公式分别为: $GSI=GW/EW \times 100$, $HSI=LW/EW \times 100$ 。依据性腺的形态学特征辨别雌雄, 统计每月的性比情况, 对于目测无法辨别的性腺, 采用4%多聚甲醛溶液进行固定并切片, 以进一步观察。剪取性成熟雌性个体的卵巢样品0.1—0.3 g, 置于培养皿中分离卵粒并统计卵粒数(n), 在带有测微尺的解剖镜下测量卵径, 每条鱼随机测量100粒。计算绝对繁殖力(Absolute fecundity, AF)和相对繁殖力(Relative fecundity, RF), 公式分别为: $AF=n \times (GW/W_0)$, $RF=AF/W$, 式中, n 为统计的卵粒数, W_0 为卵巢的子样品重量, 分析其繁殖特性。

1.5 数据处理

鳞径与轮径使用软件Murzider进行测量, 实验数据的整理和分析使用Excel 2016, Origin 2018和SPSS 25完成, 数据采用平均值±标准误(mean±SE)表示。

2 结果

2.1 体长和体重分布

本研究采集的花鲮样本共有408尾, 其中雌性样本278尾, 雄性样本122尾, 另外有8尾未知性别。雌性样本的体长为111.30—206.63 mm, 平均体长为 (173.60 ± 17.10) mm, 优势体长为156.50—190.70 mm, 占雌性样本量的74.46%, 体重为24.86—148.53 g, 平均体重为 (92.30 ± 24.37) g, 优势体重为69.72—116.67 g, 占雌性样本量的70.50%; 雄性样本的体长位于119.70—191.26 mm, 平均体长为 (155.94 ± 15.10) mm, 优势体长为140.84—171.04 mm, 占雄性样本量的72.13%, 体重位于25.01—115.41 g, 平均体重为 (65.81 ± 19.97) g, 优势体重为45.84—85.78 g, 占雄性样本量的68.03%(图2)。

2.2 年龄组成

用于年龄鉴定的花鲮共有401尾, 其中雌性275尾, 雄性118尾, 另有8尾未知性别。样本年龄组成为 0^+ — 5^+ 龄(图3), 雌、雄性优势年龄组均为 1^+ — 3^+ 龄, 占总样本量的89.03%, 平均体长分别为 (160.47 ± 21.97) 、 (169.53 ± 16.78) 和 (173.48 ± 14.23) mm, 平均体重分别为 (72.27 ± 29.75) 、 (85.87 ± 23.62) 和 (91.51 ± 21.38) g, 其中 2^+ 龄样本量最多, 占总样本量的34.91%, 而高龄鱼较少。从表1可以看出, 随着年龄的增加, 平均体长和平均体重均逐渐增大。

2.3 体长和体重关系

对体长和体重的关系进行拟合, 结果显示体长与体重呈幂函数关系(图4), 分别得到雌性和雄性样本的长重关系式: $W_{\text{♀}} = 2 \times 10^{-5} L^{2.9625}$ ($R^2 = 0.8991$, $n = 277$), $W_{\text{♂}} = 1 \times 10^{-5} L^{3.0882}$ ($R^2 = 0.846$, $n = 122$)。协方差分析显示, 雌性和雄性的体长-体重关系无显著性差异($P > 0.05$), 可以合并为总体样本分析。总体样本的长重关系式为: $W = 1 \times 10^{-5} L^{3.0525}$ ($R^2 = 0.9057$, $n = 407$), 生长指数 b 为3.0525。经 t 检验显示, 生长指数 b 与匀速生长理论值3之间没有显著性差异($P > 0.05$), 说明珠江口花鲮为匀速生长。

2.4 生长退算

对花鲮样本的体长与鳞径关系进行拟合, 发现幂函数方程的拟合系数最大, 关系式为 $L = 97.955 R^{0.5593}$ ($R^2 = 0.6943$, $n = 400$, 图5), 式中, L 为实测体长, R 为实测鳞径。将各龄所测得的轮径代入以上关系式中, 退算花鲮样本各年龄组的体长(表2), 结果显示实测体长大于退算体长, 且随着年龄增长, 实测体长与退算体长之间的差异逐渐减小。将各龄退算体长平均值与实测体长平均值进行 χ^2 检验, 除1龄外, 其他各龄的退算体长与实测体长之间无显著性差异($P > 0.05$)。

2.5 生长方程

采用Von Bertalanffy生长方程描述珠江口花鲮的生长特性, 利用花鲮各龄组的退算体长数据, 根

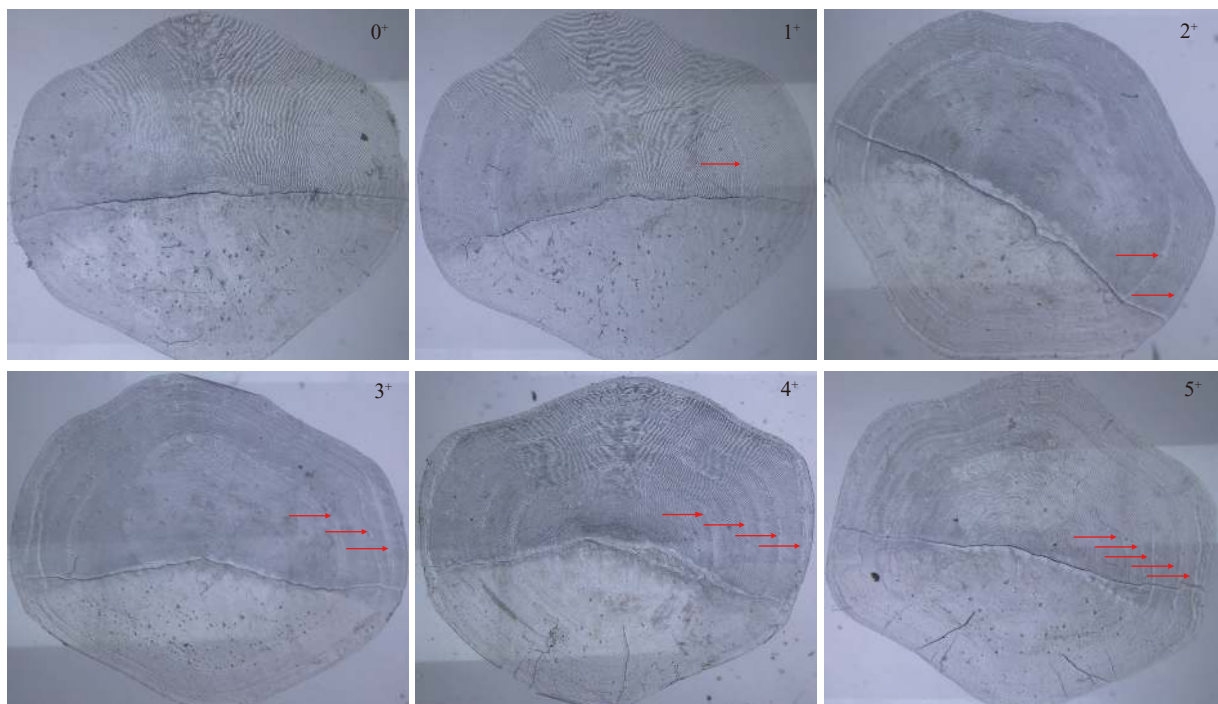


图1 花鲮的鳞片年轮鉴定

Fig. 1 Identification of the scale ring of *C. thrissa*

据Ford方程使用最小二乘法计算生长参数,得到渐进体长 $L_{\infty}=176.14$ mm, 生长系数 $k=0.62$, 理论生长起点年龄 $t_0=-0.27$ 龄, 生长特征指数 $\phi=4.28$, 根据体长-体重关系式计算得到渐进体重为71.70 g, 将以上参数代入公式分别得到花鲮的体长和体重生长方程:

$$L_t = 176.14 \times [1 - e^{-0.62(t+0.27)}]$$

$$W_t = 71.70 \times [1 - e^{-0.62(t+0.27)}]^{3.0525}$$

根据以上方程绘制体长和体重的生长曲线如图6所示,显示体长生长曲线呈抛物线型,不具有拐点,体长随着年龄的增加逐渐增大,并逐渐趋近于渐进体长176.14 mm,而体重生长曲线为一条近似S型的曲线,具有一个拐点,体重随着年龄增加逐渐增大,但增长的速率先增大后减小,并逐渐趋近于渐进体重71.70 g。

对花鲮的体长、体重生长方程分别进行一阶和二阶求导得到生长速度和加速度方程:

$$\text{体长生长速度: } dL/dt = 109.21e^{-0.62(t+0.27)}$$

$$\text{体长生长加速度: } d^2L/dt^2 = -67.71e^{-0.62(t+0.27)}$$

$$\text{体重生长速度: } dW/dt = 135.70e^{-0.62(t+0.27)} \times [1 - e^{-0.62(t+0.27)}]^{2.0525}$$

$$\text{体重生长加速度: } d^2W/dt^2 = 84.13e^{-0.62(t+0.27)} \times [1 - e^{-0.62(t+0.27)}]^{1.0525} \times [3.0525e^{-0.62(t+0.27)} - 1]$$

根据以上方程分别绘制生长速度及加速度曲线图(图7),随着年龄的增加,体长生长速度逐渐降低并趋近于0,生长加速度始终为负值,随着年龄增加而增大并趋近于0,说明体长生长速度降低的速率逐渐减缓。而体重的增长具有拐点,体重生长速度随着年龄增加先增大后降低,生长拐点年龄 t_i 为1.53龄,拐点之前体重生长加速度大于0,生长速度增大,拐点之后小于0,生长速度降低。拐点年龄时

花鲮的体长为118.44 mm, 体重为21.35 g。

2.6 性比与性腺发育

统计各月样本的性比情况(图8),各月的性比波动较大,其中10月、11月、3月、7月和9月的性比显著偏离理论值1:1 ($P<0.05$),总体样本中雌性278尾,雄性122尾,雌雄比为2.28:1,显著偏离1:1 ($P<0.05$),雌性样本显著多于雄性。

计算各月样本的性腺成熟系数GSI(图9),结果显示雌性和雄性的性腺成熟度变化趋势一致,3月和7月的GSI明显增大,雌性为 (2.70 ± 0.35) 和 (4.15 ± 0.34) ,雄性为 (2.96 ± 0.75) 和 (3.24 ± 1.47) ,4月的增幅较小,雌性为 (1.46 ± 0.30) ,雄性为 (0.94 ± 0.26) ,8月时基本降低至最小值。从GSI的变化情况来看,花鲮的繁殖期可能为3—7月。从图10可以看出,肝体指数HSI的变化与性腺成熟系数的变化呈相反趋势,雌鱼HSI在1月和2月时明显增大,分别为 (2.64 ± 0.19) 和 (2.49 ± 0.10) ,在3月份HSI迅速下降,并在9月时降至最低点,为 (1.11 ± 0.05) 。雄鱼的HSI变化趋势与雌鱼一致,1月和2月时HSI最大,分别为 (2.44 ± 0.30) 和 (2.44 ± 0.11) ,此后逐渐减小。

分析3、4、7和8月的雌性性成熟个体的繁殖力共49尾(图11),绝对繁殖力位于1625—72882粒之间,平均值为 (20361 ± 2601) 粒,以10000粒之内为主,占有性成熟样本的40.82%;相对繁殖力为19—602粒/g,平均值为 (190 ± 23) 粒/g,以100粒/g之内为主,占有性成熟样本的36.73%。所分析的性成熟个体为1⁺—5⁺龄(图11),平均绝对繁殖力分别为 (9197 ± 4752) 、 (17503 ± 2856) 、 (22122 ± 4342) 、 (25320 ± 9495) 和21505粒,平均相对繁殖力分别为 (110 ± 47) 、 (168 ± 27) 、 (206 ± 39) 、 (225 ± 82) 和155粒/g。随机选取5尾性成熟个体统计卵径分布,分析花鲮

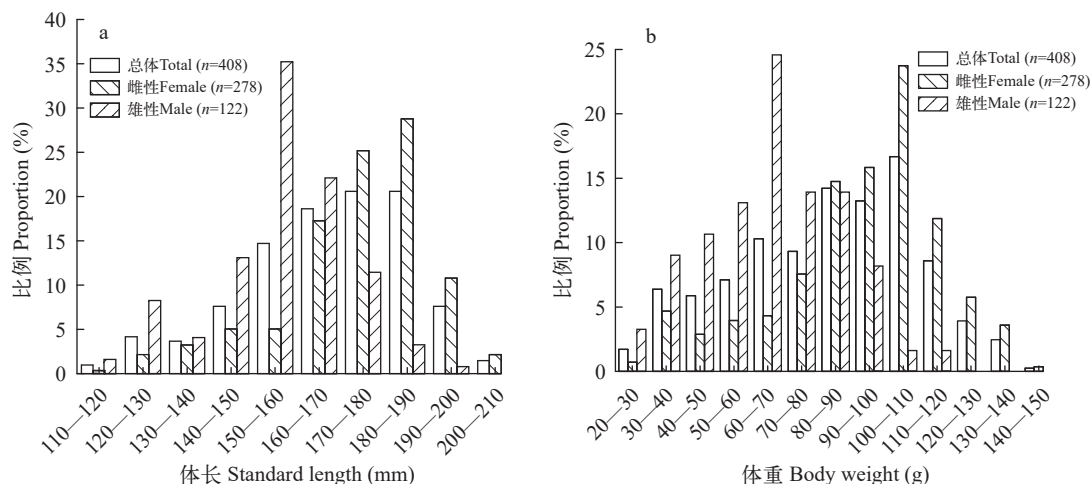


图2 花鲮的体长(a)与体重(b)分布

Fig. 2 Distribution of standard length (a) and body weight (b) in *C. thrissa*

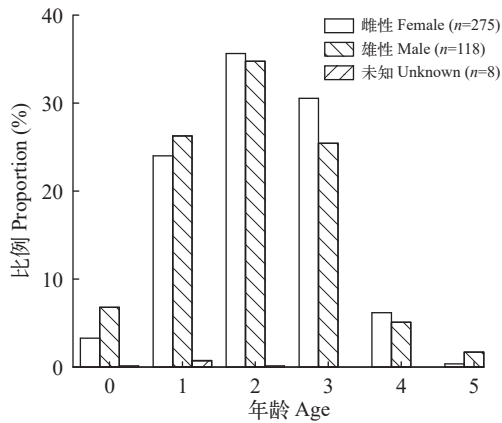


图 3 花鲮的年龄组成

Fig. 3 Age composition of *C. thrissa*

的产卵类型, 卵子直径为0.30—0.90 mm, 卵径频率分布均呈单峰型, 峰值区间分别占总卵粒数的79%、83%、61%、85%和62%(图 12)。

3 讨论

3.1 年龄组成

年龄既是鱼类生长、繁殖和种群结构的基础

参数, 也是渔业生态学的重要研究内容, 用于年龄鉴定的钙化组织主要有鳞片、耳石、脊椎骨、鳃盖骨、鳍条和匙骨等^[26]。本研究选择花鲮的鳞片作为年龄鉴定材料, 经鉴定珠江口花鲮种群的年龄结构由0⁺—5⁺龄组成, 以1⁺—3⁺龄为主, 占总样本量的89.03%, 其中2⁺龄占比最多。且随着年龄的增加, 各年龄段的平均体长和体重均相应增大, 说明花鲮的个体生长与年龄呈正相关。与历史调查数据相比(表 3), 本研究的花鲮种群年龄组成范围较广, 出现了5⁺龄的高龄鱼, 且1⁺—3⁺年龄段的花鲮占绝对优势, 优势年龄增大, 表明珠江花鲮的生长受到了一定程度的保护, 休渔政策对鱼类资源保护效果逐渐体现。

3.2 生长特性

研究鱼类的生长特性有助于了解其生物学特征, 对其资源保护和恢复具有重要价值^[23]。通过统计花鲮的雌鱼和雄鱼体长、体重分布发现, 雌性样本的平均体长和平均体重均大于雄性, 说明雌性个体普遍大于雄性个体, 有利于保证后代的数量。鱼类的体长和体重关系常用幂函数($W=aL^b$)来拟合^[22], 其中的 b 值可以用来判断鱼类是否处于匀速生长,

表 1 花鲮各年龄的体长、体重分布

Tab. 1 Standard length and body weight distribution of *C. thrissa* at different ages

年龄 Age	样本量(尾) Numbers of samples	数量百分比 Percentage of quantity (%)	体长范围 Range of standard length (mm)	平均体长 Average standard length (mm)	体重范围 Range of body weight (g)	平均体重 Average body weight (g)
0 ⁺	18	4.49	119.96—175.18	148.72±18.32	28.00—98.17	57.90±22.09
1 ⁺	103	25.69	113.81—204.15	160.47±21.97	25.01—132.98	72.27±29.75
2 ⁺	140	34.91	111.30—206.63	169.53±16.78	24.86—148.53	85.87±23.62
3 ⁺	114	28.43	137.97—203.58	173.48±14.23	44.39—134.00	91.51±21.38
4 ⁺	23	5.74	148.04—198.67	176.24±12.47	50.68—138.00	96.55±21.12
5 ⁺	3	0.75	167.66—188.78	177.24±10.70	99.48—138.72	116.71±20.05

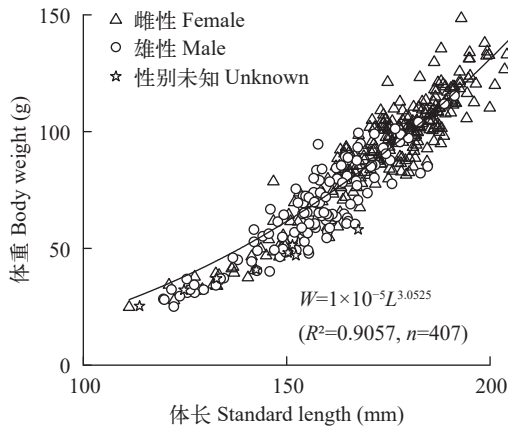


图 4 花鲮体长与体重的关系

Fig. 4 Relationship between standard length and body weight of *C. thrissa*

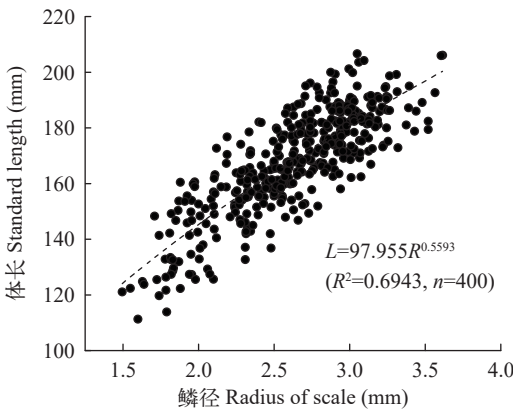


图 5 花鲮体长与鳞径的关系

Fig. 5 Relationship between standard length and radius of scale of *C. thrissa*

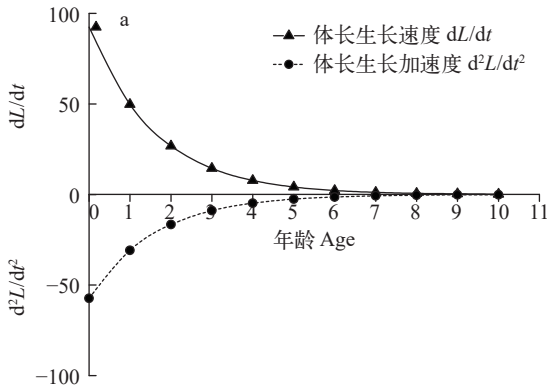
能反映鱼类在不同发育阶段和生态环境中的生长情况^[27]。若 $b=3$,说明体长与体重等比例生长;若 $b>3$,则体重增长快于体长的增长;若 $b<3$,则反之^[28]。在本研究中,花鲮雌鱼与雄鱼的长重关系无显著性差异,总体生长指数 b 为3.0525,与陆奎贤^[20](3.012)和李强^[21](3.0483)研究结果中的 b 值相似,且与匀速生长理论值3之间无显著性差异($P>0.05$),说明珠江口花鲮为匀速生长类型,而与李桂峰^[10](3.495)的研究结果有显著差异,说明在不同时期珠江口花鲮的生长特征存在较大的变化,可能与水域环境、饵料丰富度、营养状况、采集样品量及采集工具的不同等因素有关。

Von Bertalanffy生长方程是常用来描述鱼类体长、体重与年龄之间非线性关系的生长模型^[29]。生长方程中的 L_{∞} 、 k 和 t_0 等生长参数是用于评估鱼类资源生长状况的基础数据,通过计算得到花鲮的极限体长 L_{∞} 为176.14 mm,极限体重 W_{∞} 为71.69 g,因使用退算体长数据进行生长参数估算, L_{∞} 和

表 2 花鲮各龄的退算体长和实测体长

Tab. 2 Back calculated standard length (BL) and standard length at each age of *C. thrissa*

年龄Age	样本数 Specimen number	退算体长Back calculated standard length (mm)				
		L_1	L_2	L_3	L_4	L_5
1 ⁺	103	122.60				
2 ⁺	139	126.02	154.01			
3 ⁺	106	122.26	143.22	162.32		
4 ⁺	22	119.83	137.55	155.13	168.35	
5 ⁺	3	129.60	141.05	147.88	162.60	172.07
退算加权平均 值Weighted mean BL (mm)		123.67	148.29	160.78	167.66	172.07
实测体长 Measured standard length (mm)		161.21	169.45	173.46	177.03	177.24
差值 Difference		37.54	21.16	12.68	9.37	5.17



W_{∞} 均小于最大的实测体长和实测体重,退算体长代表鱼体各足龄的体长,而本文中统计的各年龄段并非整龄,因此退算体长和体重小于实测体长和体重,所估算的 L_{∞} 和 W_{∞} 也会相应较小。与历史数据相比(表 3),极限体长和极限体重均偏小,该结果可能与研究采集的样本大小、数量和采样方法等有关,本研究采集的样本体长为111.30—206.63 mm,体重为24.86—148.53 g,因所用渔网网目较大,未能采到长度100 mm以下的小样本。 k 值表示鱼类生长曲线的平均速率,当生长系数 k 值处在0.05—0.10时,该鱼类为慢速生长型;当 k 值处在0.10—0.20时,为匀速生长型;当 k 值大于0.20为快速生长型^[30]。本研究中 k 值为0.62,与2013—2016年研究的 k 值相近,因此为快速生长型鱼类,表明珠江口花鲮生长达到渐进体长的速率较快。拐点年龄是鱼类生长速率的转折点,通常与性成熟年龄一致,常作为渔业生产中捕捞规格的参考年龄^[23]。本研究中拐点年龄为1.53龄,说明花鲮性成熟时间较早,拐点年龄之前花鲮生长加快,拐点之后生长减缓。本研究所采集的

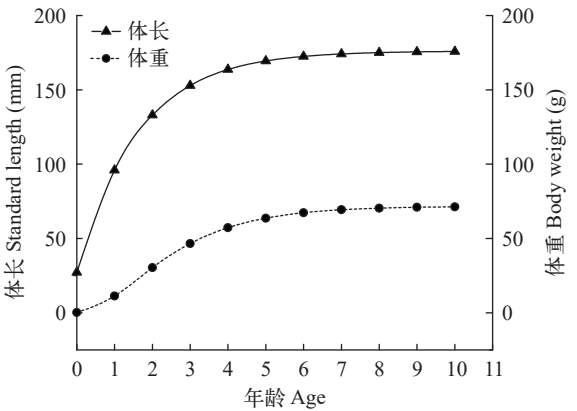


图 6 花鲮体长与体重的生长曲线

Fig. 6 The growth curve of standard length and body weight of *C. thrissa*

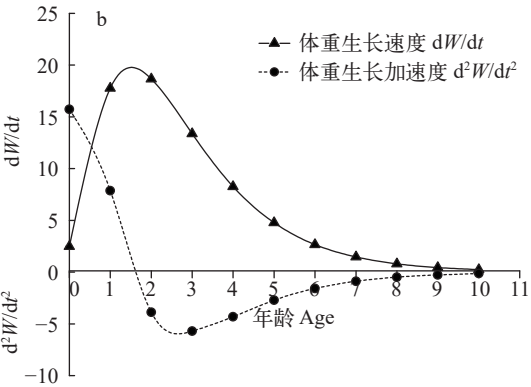


图 7 花鲮体长(a)和体重(b)的生长速度及加速度曲线

Fig. 7 The growth rate curve and acceleration growth rate curve of standard length (a) and body weight (b) of *C. thrissa*

花鲮中处于拐点年龄之后的样本占总体的69.83%,说明目前珠江流域花鲮资源处于合理利用状态,适合进行适度捕捞。在处于拐点年龄时,花鲮对应的体长为118.44 mm,体重为21.35 g,可作为捕捞时的参考规格。但为了保护花鲮的资源,生产中的开捕规格应大于拐点年龄时的规格。

3.3 繁殖特性

本研究中的各月样本的雌雄比例波动较大,总

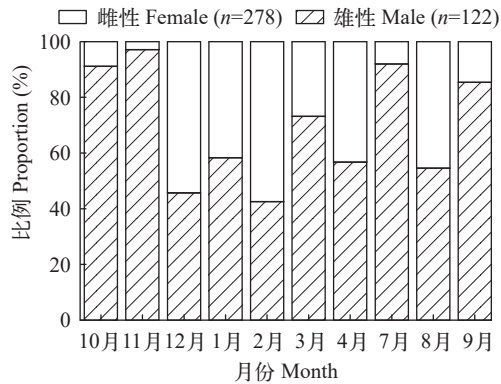


图8 花鲮性比的月变化

Fig. 8 Sex ratio variation by month of *C. thrissa*

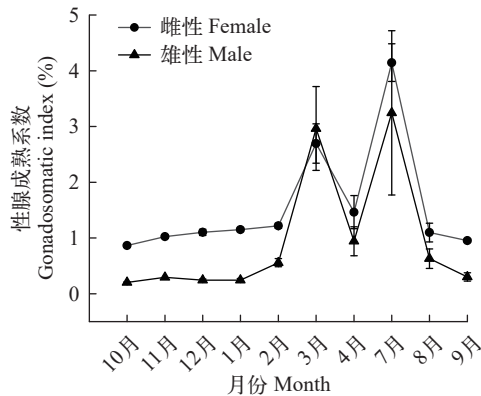


图9 花鲮的性腺成熟系数月变化

Fig. 9 Gonadosomatic index variation by month of *C. thrissa*

体样本的性比为2.28:1,显著偏离1:1 ($P<0.05$),与20世纪80年代^[20]的性比(2:1)相似,雌鱼数量显著多于雄性。性腺成熟系数(GSI)能够反映鱼类性腺发育的周年变化过程,从而获得其具体繁殖时期以及繁殖潜力最好时的年龄等^[31]。通过计算花鲮各月的GSI发现,GSI在3月和7月时显著增大,而在4月时增幅很小,可能与该月采集的样本较小有关,该月样本主要为1⁺龄,平均体长为(135.21±13.48) mm,平均体重为(40.13±13.26) g,明显小于其余月份样本的平均体长和体重。因5月和6月处于休渔期,未采集到该时间段的样本。根据历史资料记载,花鲮性腺成熟系数3—8月最高,雌性为5.6%—7.6%,雄性为3%—4%,产卵期为4—8月,其中5—7月为产卵盛期,产卵期水温为23.8—30.8℃^[20]。鱼类的繁殖活动受水温影响,性腺发育成熟需要适宜的水温,春夏季节产卵的鱼类,在一定范围内,水温越高,性腺发育越快^[32]。随着全球气候变暖的加剧,水温逐年升高,会使鱼类的繁殖开始时间提前。根据GSI变化情况和珠江水产研究所环境检测室的内部数据,2021年8月在广州蕉门测得的平均水温为

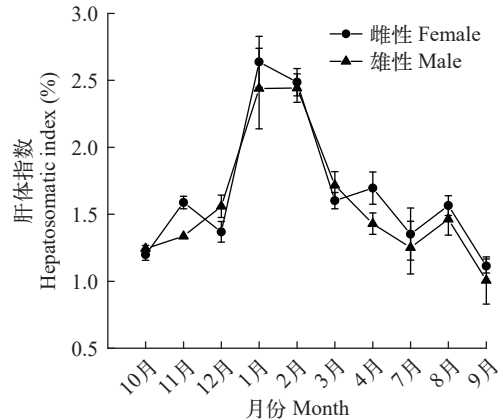


图10 花鲮的肝体指数月变化

Fig. 10 Hepatosomatic index variation by month of *C. thrissa*

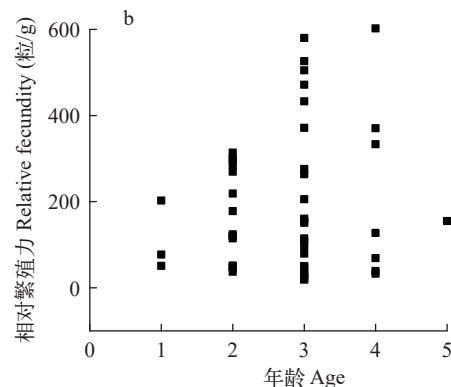
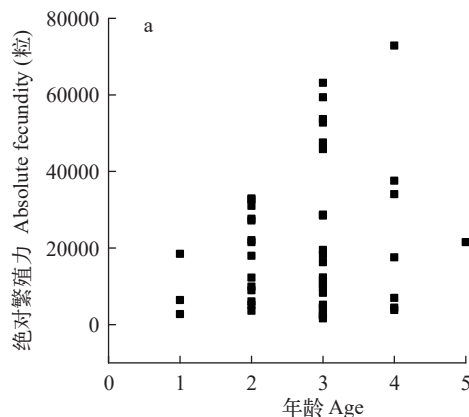


图11 花鲮各龄的绝对繁殖力(a)和相对繁殖力(b)

Fig. 11 Absolute fecundity (a) and relative fecundity (b) of *C. thrissa* at different ages

31.81℃, 推测本研究中花鲮的繁殖期为3—7月, 8月时GSI基本降至最低值, 与历史数据^[20]相比提前进入繁殖期。一次性产卵鱼类的GSI在产卵前后变化剧烈, GSI在产卵期达到高峰, 产卵季节后迅速降低, 且卵径分布呈单峰型, 而分批产卵鱼类GSI在产卵前后不会发生剧烈变化, 卵径分布呈双峰或多峰型^[33]。因此根据花鲮的GSI变化情况及卵径频率分布图, 推测花鲮为一次性产卵鱼类。

肝脏是鱼类营养物质储存、吸收和运输的场所, 它能为卵母细胞的发育与成熟提供物质基础和能量来源^[34]。本研究结果显示花鲮的性腺发育与肝脏有关, 肝体指数与性腺成熟系数的变化趋势相

反, 在进入繁殖期前, 雌性的HSI迅速增大, 肝脏中储存的能量增多, 在3月性腺发育成熟时, 需消耗大量能量, HSI明显下降, 并在9月降至最低值, 雄性HSI的变化趋势与雌性一致, 因此推测花鲮的性腺发育需通过肝脏来提供能量。

繁殖力大小能够体现鱼类的繁殖特性, 是鱼类对生存环境变化的适应性特征^[11]。绝对繁殖力反映出鱼类的繁殖潜力, 可用于比较同一物种不同时期的繁殖力变化; 相对繁殖力体现了鱼类的繁殖策略, 可用于比较不同鱼类的繁殖力^[35]。1981—1982年陆奎贤^[20]曾统计的珠江口65尾IV和V期花鲮的绝对繁殖力为11690—87247粒, 平均值为37368粒,

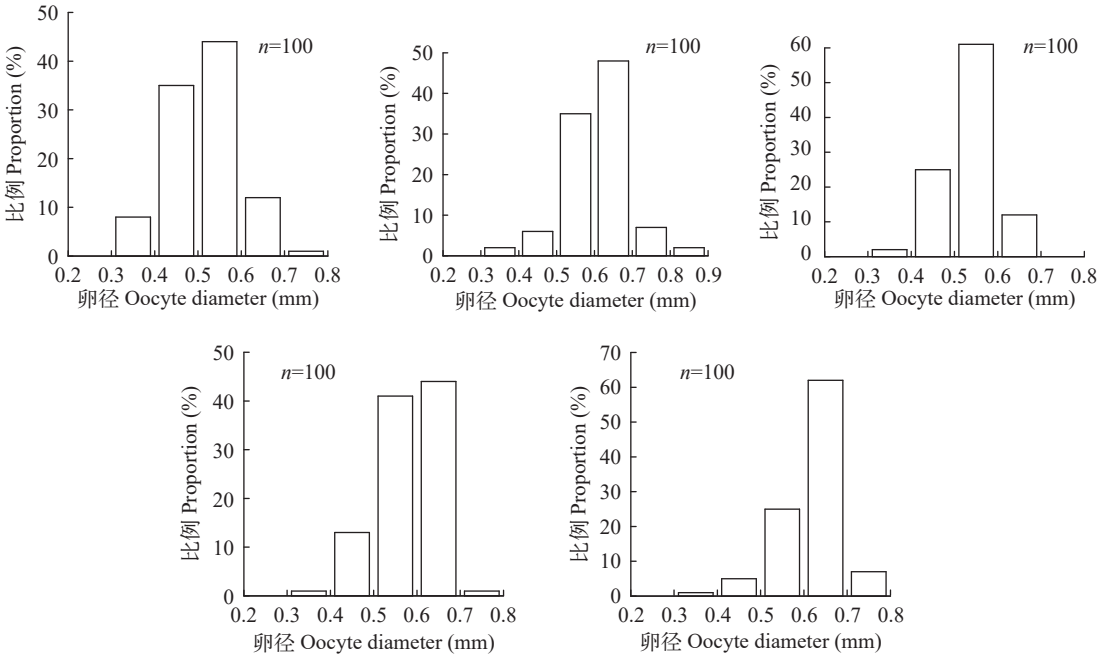


图 12 花鲮不同卵巢的卵径频率分布

Fig. 12 Frequency distribution of oocyte diameter of *C. thrissa* in different ovaries

表 3 珠江花鲮不同时期的生物学特征比较

Tab. 3 Comparison of biological characteristics of *C. thrissa* in different periods

特征 指标 Charac- teristic	采样时 间(年) Sampling time	体长 范围 Range of standard length (mm)	体重 范围 Range of body weight (g)	年龄组 成(龄) Age composi- tion	b	L_{∞} (mm)	W_{∞} (g)	k	t_0 (龄)	t_i (龄)	ϕ	性比 Sex ratio	绝对 繁殖力 (粒) Absolute fecundity	相对 繁殖力 (粒/g) Relative fecundity
珠江口 花鲮 <i>C. thrissa</i> of Pearl River Estuary	1981— 1982 ^[20]	40—230	—	1—2	3.012	—	—	—	—	—	—	2:1	11690— 87247, 平均为 37368	171— 1167, 平均为 474
	2012 ^[21]	67—258	6.96— 149.49	0—4	3.0483	281.872	192.0591	0.3145	-0.5614	2.98	—	0.85:1	3487— 71116, 平均为 21867	119— 479, 平均为 377
	2013—2 016 ^[10]	40—240	—	0—2	3.495	264	503.21	0.82	-0.3372	1.19	2.76	—	—	—
	本研究	111.30— 206.63	24.86— 148.53	0—5	3.0525	176.14	71.69	0.62	-0.27	1.53	4.28	2.28:1	1625— 72882, 平均为 20361	19—602, 平均为 190

2012年李强^[21]统计的4—7月中150尾IV和V期花鲮的绝对繁殖力为3487—71116粒, 平均值为21867粒, 而本研究中采集的49尾IV期花鲮绝对繁殖力为1625—72882粒, 平均值为20361粒, 与往年数据相比, 花鲮的绝对繁殖力平均值随着年份变化呈下降的趋势, 但其分布范围大于李强^[21]统计的结果, 出现了绝对繁殖力比往年更低的个体, 说明花鲮可能承受了一定的捕捞压力。相对繁殖力也较历史数据低, 说明卵粒体积大, 卵黄积累多, 每个卵发育为成体的机会增加^[33], 这可能是花鲮种群在捕捞压力下为保证物种延续而采取的繁殖策略。繁殖力大小还与鱼类的摄食强度、环境条件和种群密度等因素有关^[36], 当摄食和环境条件不利于生长时, 鱼体生长较慢, 营养缺乏, 繁殖力降低。另外, 鱼类繁殖力也与年龄有关, 随着年龄的增加, 平均绝对繁殖力和相对繁殖力逐渐增大, 但5⁺龄后繁殖力降低。这一现象在带鱼(*Trichiurus haumela*)^[37]和蓝点马鲛(*Scomberomorus niphonius*)^[38]等鱼类中也有发现。综上所述, 花鲮的资源仍需进一步保护, 在执行珠江禁渔期制度的同时, 也要严格控制捕捞强度和规格, 并且长期对花鲮的资源现状进行监测, 以为珠江渔业资源管理提供数据参考。

参考文献:

- [1] Wang X Y, Huang X X, LV zeng Z Z. Taxonomic diversity pattern of freshwater fish in the Pearl River basin [J]. *Yunnan Geographic Environment Research*, 2017, **29**(2): 41-47. [王琇瑜, 黄晓霞, 吕曾哲舟. 珠江流域淡水鱼类分类多样性的空间格局 [J]. *云南地理环境研究*, 2017, **29**(2): 41-47.]
- [2] He Y J, Zhu S L, Wu Z, *et al.* Biological characteristics of *Ctenopharyngodon idellus* in middle and lower reaches of Pearl River [J]. *South China Fisheries Science*, 2021, **17**(5): 110-117. [何玉洁, 朱书礼, 武智, 等. 珠江中下游草鱼渔业生物学特征研究 [J]. *南方水产科学*, 2021, **17**(5): 110-117.]
- [3] Su Y P, Cui K P. Present situation and developing strategy of fisheries industry in the Pearl River Estuarine [J]. *Ocean Development and Management*, 2016, **33**(7): 31-36. [苏跃朋, 崔阔鹏. 珠江河口渔业产业概况及发展思路 [J]. *海洋开发与管理*, 2016, **33**(7): 31-36.]
- [4] Boswell K M, Kaller M D, Cowan J H, *et al.* Evaluation of target strength—fish length equation choices for estimating estuarine fish biomass [J]. *Hydrobiologia*, 2008, **610**(1): 113-123.
- [5] Yu J, Chen Z Z, Xu S N. Land reclamation and its impact on fisheries resources in the Nansha wetland of Pearl River Estuary [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2016, **23**(3): 661-671. [于杰, 陈作志, 徐姗姗. 围填海对珠江口南沙湿地资源与生物资源的影响 [J]. *中国水产科学*, 2016, **23**(3): 661-671.]
- [6] Shuai F M, Li X H, Liu Q F, *et al.* Spatial patterns of fish diversity and distribution in the Pearl River [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(9): 3182-3192. [帅方敏, 李新辉, 刘乾甫, 等. 珠江水系鱼类群落多样性空间分布格局 [J]. *生态学报*, 2017, **37**(9): 3182-3192.]
- [7] Yan L, Tan Y G, Yang L, *et al.* Catch composition and diversity of gillnet fishery in the Pearl River Estuary coastal waters of the South China Sea in autumn [J]. *South China Fisheries Science*, 2016, **12**(1): 111-119. [晏磊, 谭永光, 杨吝, 等. 珠江口水域秋季刺网的渔获组成及多样性分析 [J]. *南方水产科学*, 2016, **12**(1): 111-119.]
- [8] Liang J F, Yang Z P, Li H C, *et al.* Fishery resources and economic benefits of fishermen in Dongjiang River under the pearl River Fishing moratorium system [J]. *Rural Economy and Science-Technology*, 2016, **27**(13): 65-67. [梁建锋, 杨志普, 李鸿超, 等. 珠江禁渔期制度下东江渔业资源与渔民经济效益 [J]. *农村经济与科技*, 2016, **27**(13): 65-67.]
- [9] Wu Z, Tan X C, Li X H, *et al.* Acoustic monitoring on fish resources in Xijiang section of Pearl River during first closed fishing season [J]. *South China Fisheries Science*, 2014, **10**(3): 24-28. [武智, 谭细畅, 李新辉, 等. 珠江首次禁渔西江段鱼类资源声学跟踪监测分析 [J]. *南方水产科学*, 2014, **10**(3): 24-28.]
- [10] Li G F. Fish Diversity and Resource Protection in the Pearl River Estuary [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2018: 160-165. [李桂峰. 珠江口鱼类遗传多样性与资源保护 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2018: 160-165.]
- [11] Wang J L, Liu W, Wang W K, *et al.* Individual biology of Chum salmon from Suifen River [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2020, **44**(1): 162-169. [王继隆, 刘伟, 王维坤, 等. 绥芬河大麻哈鱼个体生物学研究 [J]. *水生生物学报*, 2020, **44**(1): 162-169.]
- [12] Song L, Han Z Q, Gao T X. Sequence comparison of two dorosomatinae species based on partial 16S rRNA gene sequence [J]. *Transactions of Oceanology and Limnology*, 2007(1): 125-129. [宋林, 韩志强, 高天翔. 鲮亚科两种鱼类的线粒体16S rRNA基因片段序列的比较研究 [J]. *海洋湖沼通报*, 2007(1): 125-129.]
- [13] Ying Y P, Yang Q L, Gao T X. Phylogenetic relationships among dorosomatinae species based on 16S rRNA and Cyt b genes [J]. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 2011, **36**(4): 911-918. [应一平, 杨巧莉, 高天翔. 基于16S rRNA和Cyt b基因序列的鲮亚科系统发育研究 [J]. *动物分类学报*, 2011, **36**(4): 911-918.]
- [14] Li M, Zou K S, Chen Z Z, *et al.* Mitochondrial genome of the Chinese gizzard shad *Clupanodon thrissa* (Clupeiformes: Clupeidae) and related phylogenetic analyses [J]. *Mitochondrial DNA*, 2012, **23**(6): 438-440.

- [15] Lu Z B, Chen X. The parameters and their changes of the growth and mortality of Engraulidae and Clupeidae in Fujian coastal waters [J]. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, 2008, **47**(2): 279-285. [卢振彬, 陈骁. 福建沿海几种鲱、鲹科鱼类生长与死亡参数及其变化 [J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2008, **47**(2): 279-285.]
- [16] Lin J J. Diversity, temporal and spatial distribution of nekton and resource status of *Clupanodon thrissa* in lower Min River area [J]. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, 2021, **60**(4): 782-790. [林建杰. 闽江下游水域游泳动物的多样性、时空分布及花鲈资源现状 [J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2021, **60**(4): 782-790.]
- [17] Zhou L, Zeng L, Zeng S, *et al.* Length-weight relationships for eight fish species from the Pearl River Delta, China [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2016, **32**(1): 146-147.
- [18] Wang J Q, Huang L M, Li J, *et al.* Length-weight relationships of 45 fish species in the Min River Estuary, East China Sea [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2016, **32**(1): 131-133.
- [19] Tran H D, Kuroki M, Pham H M. Migration patterns of two gizzard shads, *Clupanodon thrissa* (L., 1758) and *Nematalosa nasus* (Bloch, 1795) (Clupeiformes: Clupeidae), from Vietnam as revealed by otolith microchemistry analyses [J]. *Acta Zoologica Bulgarica*, 2021, **73**(3): 409-416.
- [20] Lu K X. Fishery Resources in Pearl River System [M]. Guangzhou: Guangdong Science & Technology Press, 1990: 126-128. [陆奎贤. 珠江水系渔业资源 [M]. 广州: 广东科技出版社, 1990: 126-128.]
- [21] Li Q. DNA barcoding of fishes from the Pearl River and population ecology of two fishes [D]. Guangzhou: Sun Yat-Sen University, 2014: 47-68. [李强. 珠江鱼类 DNA 条形码及两种鱼类种群生态学研究 [D]. 广州: 中山大学, 2014: 47-68.]
- [22] Froese R. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2006, **22**(4): 241-253.
- [23] Yin M C. Ecology of Fish [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2003: 34-55. [殷名称. 鱼类生态学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2003: 34-55.]
- [24] Pauly D. Theory and Management of Tropical Multispecies Stocks: a Review with Emphasis on the Southeast Asian Demersal Fisheries [M]. ICLARM Studies and Reviews No. 1, 1979: 30-32.
- [25] Bellido J M, Pierce G J, Romero J L, *et al.* Use of frequency analysis methods to estimate growth of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L. 1758) in the Gulf of Cádiz (SW Spain) [J]. *Fisheries Research*, 2000, **48**(2): 107-115.
- [26] Xie X, Bao Z Y, Wang Q Z. Advances on research and application of age determination by hard tissues in fish: a review [J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2021, **36**(6): 1071-1080. [谢玺, 鲍积月, 王庆志. 鱼类年龄硬组织鉴定方法研究应用进展 [J]. 大连海洋大学学报, 2021, **36**(6): 1071-1080.]
- [27] Liao C S, Li W, Yuan J, *et al.* Age, growth, and mortality characteristics of *Pelteobagrus nitidus* (Sauvage *et* Dabry) in the Three Gorges Reservoir [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2022, **46**(1): 29-36. [廖传松, 李为, 苑晶, 等. 三峡水库光泽黄颡鱼年龄、生长与死亡特征研究 [J]. 水生生物学报, 2022, **46**(1): 29-36.]
- [28] Tian B, Wu J M, Liang M, *et al.* Age and growth of *Coreius heterodon* from Wuhan stretch of the middle Yangtze River [J]. *Journal of Fisheries of China*, 2021, **45**(1): 68-78. [田波, 吴金明, 梁孟, 等. 长江中游武汉江段铜鱼的年龄与生长 [J]. 水产学报, 2021, **45**(1): 68-78.]
- [29] Cope J M, Punt A E. Admitting ageing error when fitting growth curves: an example using the von Bertalanffy growth function with random effects [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2007, **64**(2): 205-218.
- [30] Branstetter S. Age and growth estimates for blacktip, *Carcharhinus limbatus*, and spinner, *C. brevipinna*, sharks from the northwestern Gulf of Mexico [J]. *Copeia*, 1987(4): 964-974.
- [31] Yang Z, Gong Y, Zhu D, *et al.* A preliminary study on the reproductive biology of *Coreius guichenoti* (Sauvage & Dabry de Thiersant, 1874) in the middle and lower stream of Jinsha River, China [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2018, **42**(5): 1010-1018. [杨志, 龚云, 朱迪, 等. 金沙江中下游圆口铜鱼的繁殖生物学 [J]. 水生生物学报, 2018, **42**(5): 1010-1018.]
- [32] Zhang X B, Hu Y P, Yang W, *et al.* Effect of water temperature on the life activities of temperate freshwater fish [J]. *Journal of Hydroecology*, 2021, **42**(4): 117-122. [张先炳, 胡亚萍, 杨威, 等. 水温对淡水温水性鱼类生命活动的影响 [J]. 水生态学杂志, 2021, **42**(4): 117-122.]
- [33] Zhang Z M, Liu C J, Ding H P, *et al.* Reproductive biology of *Carassius auratus gibelio* in the Irtysh River, China [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2020, **44**(2): 389-398. [张志明, 刘成杰, 丁慧萍, 等. 额尔齐斯河银鲫繁殖生物学研究 [J]. 水生生物学报, 2020, **44**(2): 389-398.]
- [34] Zhang S C, Sun X T, Li H Y. Review on vitellogenin [J]. *Marine Sciences*, 2002(7): 32-35. [张士瑾, 孙旭彤, 李红岩. 卵黄蛋白原研究及其进展 [J]. 海洋科学, 2002(7): 32-35.]
- [35] Zhang F X, Zhang X M, Li W T, *et al.* Age composition, growth, and fecundity of *Sebastes hubbsi* in Jiaozhou Bay, Qingdao [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2016, **23**(3): 630-640. [张凤侠, 张秀梅, 李文涛, 等. 青岛胶州湾铠平鲷年龄、生长和种群繁殖力 [J]. 中国水产科学, 2016, **23**(3): 630-640.]

- [36] Huang Y F, Peng L P, Chen L Y, *et al.* Characteristics of fecundity and oocyte diameter of *Hemiculter leucisculus* during the spawning season in the lower reaches of the Yuanshui River in Hunan province [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2021, **45**(1): 97-105. [黄艳飞, 彭林平, 陈丽媛, 等. 湖南沅水下游鳊繁殖期内繁殖力和卵径的变化研究 [J]. *水生生物学报*, 2021, **45**(1): 97-105.]
- [37] Qiu W C, Jiang D H. A study of the individual fecundity of *Trichiurus haumela* (Forsk.) of East China Sea [J]. *Journal of Fisheries of China*, 1965(2): 13-25. [邱望春, 蒋定和. 东海带鱼 *Trichiurus haumela* (Forsk.) 个体生殖力的研究 [J]. *水产学报*, 1965(2): 13-25.]
- [38] Mu X X, Zhang C, Zhang C L, *et al.* The fisheries biology of the spawning stock of *Scomberomorus niphonius* in the Bohai and Yellow Seas [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2018, **25**(6): 1308-1316. [牟秀霞, 张弛, 张崇良, 等. 黄渤海蓝点马鲛繁殖群体渔业生物学特征研究 [J]. *中国水产科学*, 2018, **25**(6): 1308-1316.]

BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF *CLUPANODON THRISSA* IN PEARL RIVER ESTUARY

ZHANG Cui-Ping, YUAN Li-Mei, WU Yu-Xin, YE Zhi-Quan, CHEN Xiao-Ying,
LAI Xing-Xing, LI Qiang and SHU Hu

(College of Life and Sciences, Guangzhou University, Guangzhou 510006, China)

Abstract: In order to understand the biological characteristics and resource status of *Clupanodon thrissa* in the Pearl River, a total of 408 samples of *C. thrissa* were collected monthly from October 2020 to September 2021 in Guangzhou section of the Pearl River Estuary. The age composition, growth and reproductive characteristics of *C. thrissa* were analyzed according to the methods such as biological measurement, age structure analysis and histological observation. The results showed that the average standard length and body weight of females were (173.60±17.10) mm and (92.30±24.37) g, respectively. While the average standard length and body weight of males were (155.94±15.10) mm and (65.81±19.97) g, respectively. The population age was ranged from 0⁺ to 5⁺, and the dominant age was 1⁺—3⁺, accounting for 89.03% of the total number of samples. There was power function relationship between standard length and body weight of *C. thrissa*: $W=1\times10^{-5}L^{3.0525}$ ($R^2=0.9057$), indicating that it was uniform growth pattern. Von Bertalanffy growth equation was used to describe the growth characteristics of *C. thrissa* with the growth parameters: $L_{\infty}=176.14$ mm, $W_{\infty}=71.70$ g, $k=0.62$, $t_0=-0.27$, $\phi=4.28$, and $t_i=1.53$. The sex ratio (female/male) was 2.28:1, and the number of female individuals was significantly higher than that of male. The trend of gonadosomatic index and hepatosomatic index is opposite, indicating that the liver may provide energy for gonad development. It was speculated that the propagation period was from March to July. The absolute fecundity ranged from 1625 to 72882 eggs, with a mean of (20361±2601) eggs, and the relative fecundity ranged from 19 to 602 eggs/g, with a mean of (190±23) eggs/g. The distribution of egg diameter frequency was unimodal, which indicated it was one-time spawning fish. Compared with previous data, the fecundity of *C. thrissa* showed a decline tendency, so it is necessary to strengthen the protection and utilization of its resources.

Key words: Biological characteristics; Age; Fecundity; Pearl River Estuary; *Clupanodon thrissa*