

DOI: 10.12264/JFSC2024-0069

雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的繁殖特性与种群增长潜力

李筱芹¹, 曾如奎², 倪达富¹, 哈西², 任军全¹, 徐丹², 田辉伍³, 万卓坤¹, 梁嘉峻¹, 付梅¹, 姚维志¹, 吕红健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, 西南大学渔业资源环境研究中心, 重庆 400715;
2. 雅砻江流域水电开发有限公司, 四川 成都 610000;
3. 中国水产科学研究院长江水产研究所, 湖北 武汉 430223

摘要: 为研究雅砻江中游厚唇裸重唇鱼(*Gymnoditychus pachycheilus*)的繁殖特性与种群增长潜力, 本研究于 2020 年 10 月至 2022 年 5 月在四川省甘孜藏族自治州内的新龙县至雅江县江段采集厚唇裸重唇鱼样本 248 尾, 对其进行繁殖特性分析。结果显示, 248 尾厚唇裸重唇鱼样本中性腺发育达 II 期的样本数量最多($n=143$), 其次是 I 期($n=66$), 未采集到性腺发育达 VI 期, 即产卵或排精后的样本; 雄性和雌性样本的平均性成熟系数分别为 $(5.21\pm0.93)\%$ 和 $(4.75\pm0.87)\%$; 平均卵径为 (2.14 ± 0.30) mm; 产卵类型属单峰一次产卵型; 平均绝对繁殖力和相对繁殖力分别为 (9054 ± 2310) 粒和 (6.56 ± 0.69) 粒/g, 其中绝对繁殖力与体长、体重之间呈显著正相关关系($P<0.05$), 但与性腺重无显著相关关系($P>0.05$); 182 尾性别可辨样本的雌雄性比为 1.49 : 1, 雌雄性最小性成熟个体的年龄均为 4 龄。考虑该物种本身繁殖特性的限制, 以及栖息地演变与人为干扰等因素对种群增长的不利影响, 初步推测雅砻江中游厚唇裸重唇鱼群体的种群增长潜力较低, 未来发展将面临严峻挑战。

关键词: 裂腹鱼亚科; 厚唇裸重唇鱼; 繁殖特性; 种群增长潜力

中图分类号: S937

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2024)11-1291-15

厚唇裸重唇鱼(*Gymnoditychus pachycheilus*)属鲤形目(Cypriniformes)、鲤科(Cyprinidae)、裂腹鱼亚科(Schizothoracinae)、裸重唇鱼属(*Gymnoditychus*), 又称豹子鱼、石花鱼、麻子鱼等, 主要分布于陇西亚区黄河水系上游以及川西亚区金沙江水系雅砻江中上游等高原水域, 为我国特有高原裂腹鱼种之一^[1-3]。众所周知, 我国高原地区水生生态系统具有结构简单、生产力低等特点, 系统的轻微扰动即可对高原鱼类的种群动态造成不同程度的影响, 甚至破坏^[4-5]。裂腹鱼类作为我国高原鱼类区系的重要组成部分, 在系统

演化上主要表现为对高寒、高海拔、强辐射等高原自然环境的适应, 因此裂腹鱼类具有生长缓慢、资源补充周期长、对生境高度适应和依赖等特点^[2]。相较于大部分裂腹鱼类, 厚唇裸重唇鱼具有自然寿命较长、生长缓慢、初次性成熟较晚、繁殖力较低等基础生物学特点, 由于其野生种群分布范围较窄、资源量较少, 其野生资源量更易受到水生生态系统变动和人为干扰的影响^[6-9]。近年来, 受过度捕捞、污水排放、涉水工程建设等人类活动以及全球气候变化等因素的影响, 厚唇裸重唇鱼的野生资源量明显衰退^[9-12], 于 2021 年

收稿日期: 2024-03-21; 修订日期: 2024-08-20.

基金项目: 国家重点研发计划项目(2022YFC3204200); 国家自然科学基金项目(31802296); 雅砻江流域水电开发有限公司资助科研项目(YLGZ-GZA-ZZ2020232).

作者简介: 李筱芹(1999-), 女, 硕士研究生, 研究方向为渔业资源. E-mail: 1968448759@qq.com

通信作者: 吕红健, 副教授, 研究方向为渔业资源. E-mail: hongjianlv@swu.edu.cn

被列为国家二级保护动物^[13], 同时被《中国生物多样性红色名录》收录为易危物种^[14]。因此, 深入研究厚唇裸重唇鱼基础生物学, 将为其野生资源的保护工作提供理论依据和技术支持。

鱼类野生资源保护通常以目标种类基础生物学为基础, 而研究鱼类繁殖生物学特征, 不仅可以积累相关鱼类种群生活史参数, 也可服务于种群增长潜力估算、人工繁育技术开发、资源养护措施制定等实践活动, 对鱼类野生资源保护具有重要意义^[15-16]。据历史资料记载, 厚唇裸重唇鱼的初次性成熟年龄最早为 4 龄, 繁殖期在每年的 4—6 月^[1-2,6,17]。娄忠玉等^[7]2012 年对黄河上游 235 尾厚唇裸重唇鱼开展的繁殖生物学研究发现, 该群体繁殖期为每年的 4—6 月, 盛期为 5 月, 雌性和雄性均在 6 龄可达性成熟。张艳萍等^[18]对厚唇裸重唇鱼的胚胎发育进行了形态学观察, 发现其受精卵呈卵圆形, 卵径较大, 吸水膨胀后为 (4.41±0.13) mm; 在水温为 9 ℃条件下, 授精后 9 h 进入卵裂期, 210 h 开始破膜而出, 初孵仔鱼全长 9.35 mm, 破膜后 16 d 仔鱼开始上浮。此外, 虎永彪等^[19]开展了厚唇裸重唇鱼人工繁殖研究, 相关研究结果在完善厚唇裸重唇鱼繁殖生物学资料的同时, 也为其他裂腹鱼的人工繁殖提供了技术参考。然而, 上述研究均以黄河上游厚唇裸重唇鱼为研究对象, 关于该鱼种另一地理群体——雅砻江厚唇裸重唇鱼的繁殖生物学鲜有研究报道。本研究以雅砻江中游厚唇裸重唇鱼群体为对象, 观察不同发育分期性腺的形态和组织学特征, 并测算分析其性成熟系数、卵径特征、繁殖力、性比和最小性成熟个体等繁殖生物学特征, 进而结

合其生长、摄食、死亡等生物学特性及其他因素对种群增长的影响, 总结其种群发展潜力, 旨在丰富厚唇裸重唇鱼生物学资料, 为其野生资源评估与管理、人工繁育技术开发、保护措施制定等实践活动提供基础数据和科学依据。

1 材料与方法

1.1 样本采集

本研究在雅砻江中游共设 5 个采样点, 自上而下依次编号为 S1~S5 (图 1), 分别于 2020 年 10 月至 12 月、2021 年 3 月和 2022 年 5 月, 分 5 次采集厚唇裸重唇鱼样本 248 尾。采样渔具为三层流刺网(长度: 30 m, 高度: 1.5 m, 网目: 10 cm)和地笼(长度: 10 m, 网目: 2 cm)。将采集的厚唇裸重唇鱼样本冷冻保存后, 带回实验室统一分析, 样本采集信息见表 1。此外, 相关样本采集工作均在取得四川省农业农村厅特许捕捞证后, 在地方渔政监管部门监督下开展。

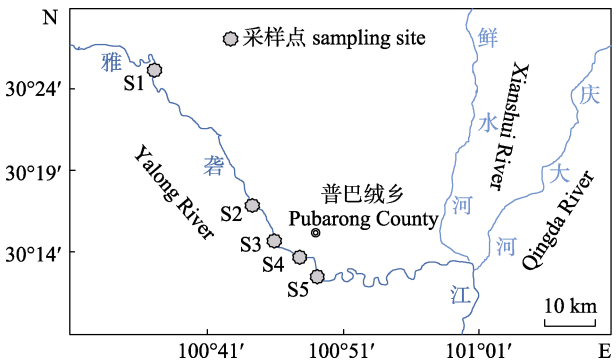


图 1 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼采样点示意图
Fig. 1 Sampling sites for *Gymnoditychus pachycheilus* in the middle reach of the Yalong River

表 1 厚唇裸重唇鱼的样本信息
Tab. 1 Sample information of *Gymnoditychus pachycheilus*

采样点 sampling site	纬度 latitude	经度 longitude	不同采样时间的采集样本数 number of samples collected in different months								总数 total number	体长范围/ mm range of body length	体重范围/g range of body weight
			2020				2021		2022				
			10 月 October	11 月 November	12 月 December	3 月 March	5 月 May						
S1	30°26'N	100°38'E	7	8	16	22	0	53	186.0–455.0	73.8–1240.0			
S2	30°17'N	100°43'E	6	25	0	0	10	41	176.0–436.0	65.7–1159.3			
S3	30°15'N	100°47'E	6	26	0	13	0	45	191.0–507.0	72.8–1838.5			
S4	30°13'N	100°49'E	10	6	0	13	8	37	184.0–515.0	58.0–1848.0			
S5	30°12'N	100°50'E	11	18	28	15	0	72	184.0–557.0	74.0–1068.1			

1.2 研究方法

将 248 尾厚唇裸重唇鱼样本编号, 逐尾测定全长、体长(精确至 1 mm)、体重、纯体重(精确至 0.1 g), 并解剖分离其耳石、性腺。参照万卓坤等^[8]的方法用微耳石鉴定样本年龄。采用目测等级法判断样本的性别和性腺发育分期, 参照陈新军等^[15]将性腺发育划分为 6 个时期, 用罗马数字 I~VI 表示。

测定性腺发育达 III 期及以上个体的性腺重(精确至 0.1 g), 根据公式 1 计算性成熟系数(gonadosomatic index, GSI)。在每个性腺发育分期的样本中, 随机选取 4 尾样本(雌、雄各 2 尾)制作性腺组织切片, 先用 10%福尔马林固定性腺; 然后依次酒精梯度脱水, 二甲苯透明, 石蜡包埋切片(5~7 μm), 苏木精-伊红染色, 甘油封片后通过显微成像系统(Olympus BX53, Olympus SC180)对性腺组织切片进行观察和拍照。

选取 IV 期卵巢测算卵径和繁殖力, 测量卵径时, 先用 10%福尔马林固定卵巢, 从卵巢组织各部位随机取 100 粒卵, 将卵粒分散、清洗后置于体视解剖镜(Olympus SZ61)下观察, 并使用软件(Image Analysis System 11)测量卵径(精确至 1 μm)。繁殖力测算采用质量法, 称量固定后的卵巢总重, 随后取 1.0 g 卵巢组织(从卵巢的前、中、后部各取一部分), 统计有卵黄沉积的卵粒数, 每尾样本取两份样品分别计数并取平均值, 根据公式(2)计算绝对繁殖力(total fecundity, F), 再根据公式(3)计算相对繁殖力(relative fecundity, F_r)。

具体计算公式如下:

$$\text{GSI} = \frac{W_g}{W_n} \times 100\% \quad (1)$$

$$F = n \times \frac{W_o}{w} \quad (2)$$

$$F_r = \frac{F}{W_n} \quad (3)$$

式中, W_g 为性腺重(g), W_n 为净重(g), W_o 为固定后的卵巢总重(g), n 为计数的卵粒数, w 为选取计数的卵巢重量(g)。

1.3 数据统计分析

实验相关数据以平均值 $\pm$ 标准差($\bar{x} \pm \text{SD}$)表

示。分别以样本的体长、体重、性腺重为横坐标, 绝对繁殖力为纵坐标绘制散点图, 并使用幂指数、采用最小二乘法进行数据拟合; 以样本中雌性与雄性个体的数量之比($\text{♀} : \text{♂}$)表示厚唇裸重唇鱼的性比, 并采用卡方检验判断其性比与 1:1 之间是否存在显著性差异, 以 0.05 为差异显著性水平。数据统计分析使用 Microsoft Excel (2019)、SPSS (IBM SPSS Statistics 26.0), 绘制图表使用 OriginPro (2021)。

2 结果与分析

2.1 性成熟系数及不同发育分期性腺的形态与组织学特征

在 248 尾厚唇裸重唇鱼样本中, 性腺发育分期为 II 期的样本数量最多, 其次是 I 期。性腺发育分期为 IV 期与 V 期的样本主要在 3 月采集, 5 月未采集到。此外, 本研究未采集到排卵或排精后的样本, 即性腺发育达到 VI 期的样本(表 2)。性腺发育达 III 期及以上的样本共 39 尾, 包括雄性 15 尾, 雌性 24 尾。雄性与雌性样本的 GSI 分别在 3.65%~7.29%和 2.51%~6.38%之间, 均值分别为(5.21 $\pm$ 0.93)%和(4.75 $\pm$ 0.87)%, 性腺发育 III、IV、V 期的雄性与雌性样本的 GSI 范围与均值具体见表 2。

本研究对处于 I~V 期的雄性(精巢)与雌性(卵巢)性腺进行目测法和组织学分期描述, 具体结果如下:

精巢分期:

I 期: 性腺紧附于体壁内侧、鰾下两侧体腔膜上, 呈透明细线状, 肉眼不能分辨雌雄。组织切片显示精巢中有许多被结缔组织包裹的精原细胞, 呈圆形或椭圆形(图 2a)。

II 期: 精巢呈灰白色半透明细带状, 体积较小, 血管分布不明显, 肉眼仍难分辨雌雄。组织切片显示精巢的精小叶中还有少量精原细胞, 出现大量初级精母细胞, 成群排列; 细胞核较大, 细胞质较少(图 2b)。

III 期: 精巢呈灰白色圆杆状, 体积变大。组织切片显示精小叶由大量次级精母细胞组成, 且有少量精细胞出现, 呈深紫色(图 2c)。

表 2 不同月份厚唇裸重唇鱼样本的性腺发育分期信息

Tab. 2 Information on the gonad development stages for sampled *Gymnoditychus pachycheilus* in different months

性别 sex	性腺发育期 gonad development stage	不同月份的样本采集数量 number of sampled <i>Gymnoditychus pachycheilus</i> in different months					样本总数 total sample number	性成熟系数/% gonadosomatic index, GSI	
		10 月 October	11 月 November	12 月 December	3 月 March	5 月 May		范围 range	均值 mean
未成熟 immature	I	11	16	18	10	11	66	—	—
	II	10	19	16	8	5	58	—	—
雄性 male	III	0	2	0	2	0	4	4.12–5.91	4.98±0.74
	IV	0	0	1	8	0	9	3.65–5.86	5.14±0.83
	V	0	0	0	2	0	2	4.64–7.29	5.96±1.88
	II	17	45	9	12	2	85	—	—
	III	1	0	0	2	0	3	2.51–4.53	3.48±1.01
雌性 female	IV	1	1	0	17	0	19	3.48–5.81	4.82±0.62
	V	0	0	0	2	0	2	5.65–6.38	6.01±0.52

注: —表示未做研究。
Note: — indicates no study.

IV 期: 精巢呈乳白色, 体积占腹腔体积的一半以上。组织切片显示精小叶空腔增大, 生殖细胞主要由精细胞和精子组成(图 2d)。

V 期: 精巢呈乳白色, 体积发展到最大, 精巢内充满流动的精子。组织切片显示精小叶空腔继续扩大, 精巢发育成熟(图 2e)。

卵巢分期:

I 期: 性腺紧附于体壁内侧、鳔下两侧体腔膜上, 呈透明细线状, 肉眼不能分辨雌雄。组织切片显示第 1 时相卵母细胞出现, 其细胞质嗜碱性较强, 呈深紫色, 细胞核呈浅紫色, 细胞中细胞质较少, 具有较大的核质比(图 2f)。

II 期: 卵巢呈白色半透明扁带状, 体积较小, 血管分布不明显, 肉眼仍难分辨雌雄。组织切片显示卵巢由大量第 2 时相卵母细胞、少量第 1 时相卵母细胞, 以及卵原细胞组成; 此时卵母细胞体积增大, 细胞质增加, 细胞中深紫色面积占比增大, 核质比减小, 滤泡细胞在卵母细胞外形成滤泡膜(图 2g)。

III 期: 卵巢呈浅黄色, 体积占腹腔体积接近一半, 卵粒呈淡黄色, 近圆形, 卵粒之间有轻微黏性。组织切片显示第 3 时相卵母细胞出现, 且显著增大, 在滤泡膜和卵细胞膜之间形成放射带, 细胞质嗜碱性减弱, 呈浅紫色, 开始出现空泡状的皮质液泡和呈紫红色的卵黄颗粒; 第 1、2 时相

卵母细胞占比较少(图 2h)。

IV 期: 卵巢呈黄色, 并占据腹腔大部分, 卵巢膜较薄有弹性, 卵粒可分离。组织切片显示卵母细胞中卵黄大量沉积, 卵黄颗粒迅速向细胞质外周扩散; 卵母细胞体积增大, 放射带明显增厚, 细胞核呈紫红色, 为不规则的椭圆形, 位于卵母细胞的中央, 核外空间几乎被卵黄充满, 细胞质仅在细胞核的周围以及细胞膜边缘存在(图 2i)。

V 期: 卵巢体积达到最大, 卵巢松软, 卵粒呈淡黄色半透明状, 可轻松分离。组织切片显示卵母细胞发育为成熟卵泡, 近圆形, 此时卵母细胞的细胞核已不可见, 卵黄颗粒充满整个卵细胞(图 2j)。

2.2 卵径及繁殖力

厚唇裸重唇鱼的卵径在 0.83~2.93 mm 之间, 平均卵径为(2.14±0.30) mm, 优势卵径为 2.0~2.4 mm, 占总数的 54.79% ($n/N=1041/1900$), 卵径分布呈现单峰(图 3)。此外, IV 期厚唇裸重唇鱼雌性样本的平均体长为(487.3±30.3) mm, 平均体重为(1612.3±302.5) g, 其绝对繁殖力在 5721~13987 粒之间, 均值为(9054±2310)粒; 相对繁殖力在 4.82~9.76 粒/g 之间, 均值为(6.56±0.69)粒/g。厚唇裸重唇鱼的绝对繁殖力与体长、体重之间呈显著正相关关系($P<0.05$), 但与性腺重无显著相关关系($P>0.05$), 拟合曲线见图 4, 其绝对繁殖力与体长、体重的最佳关系式如下:

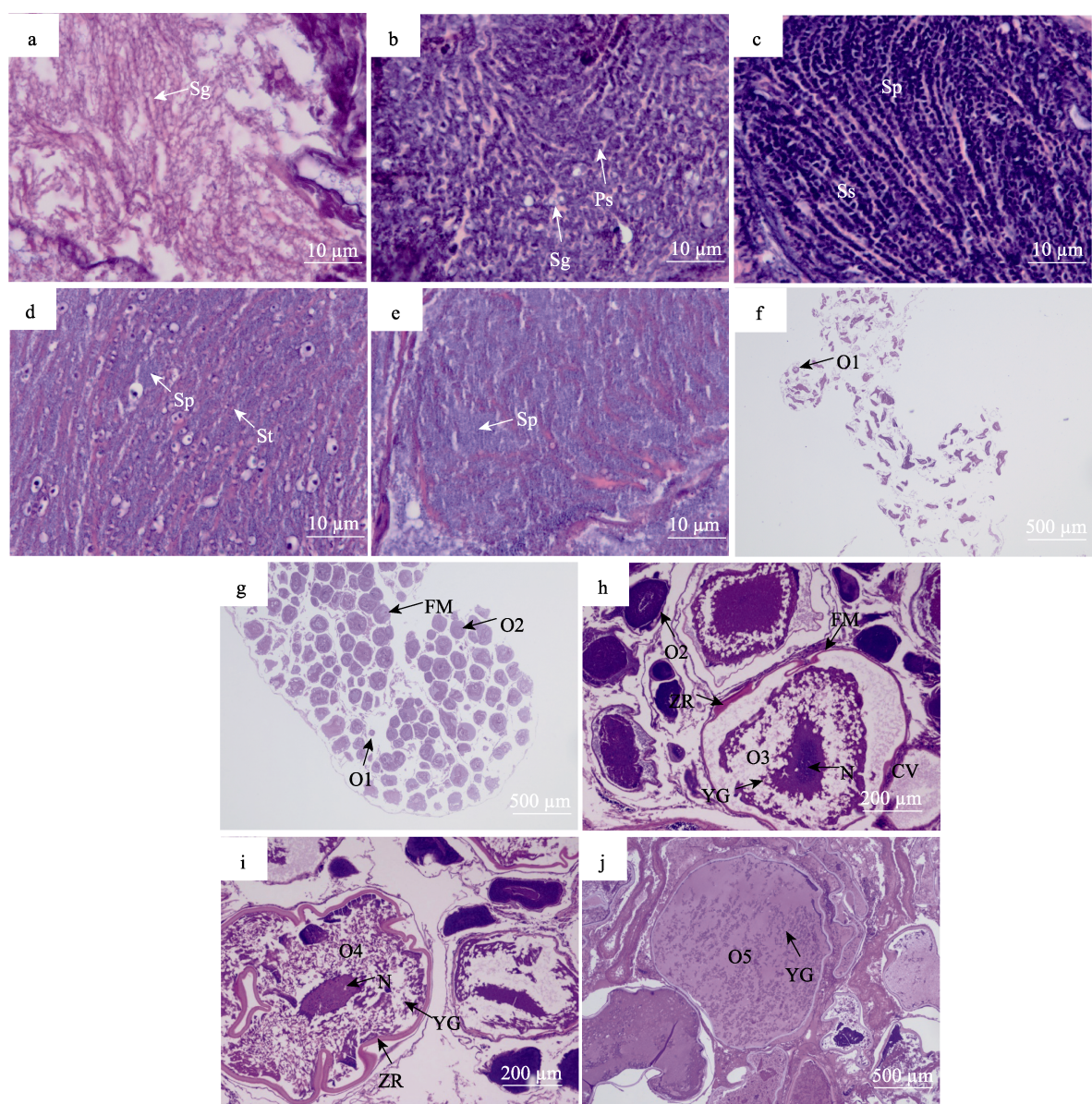


图 2 厚唇裸重唇鱼不同发育分期的性腺切片图

a-e 分别表示 I-V 期的精巢; f-j 分别表示 I-V 期的卵巢; Sg: 精原细胞, Ps: 初级精母细胞, Ss: 次级精母细胞, St: 精子细胞, Sp: 精子; O1-O5 分别表示 1-5 时相的卵母细胞, FM: 滤泡膜, N: 细胞核, ZR: 放射带, CV: 皮质液泡, YG: 卵黄颗粒.

Fig. 2 Gonad slices at different development stages of *Gymnodiptychus pachycheilus*
a-e respectively show the testis in the stage I-V; f-j respectively show the ovary in the stage I-V. Sg: spermatogonium, Ps: primary spermatocyte, Ss: secondary spermatocyte, St: spermatid, Sp: spermatozoa; O1-O5 respectively indicate the oocyte in the phase 1-5, FM: follicular membrane, N: nucleus, ZR: zona radiata, CV: cortical vacuole, YG: yolk granules.

绝对繁殖力与体长: $F=0.179L^2-127.1L+28611$ ($n=19, R^2=0.490$)

绝对繁殖力与体重: $F=0.003W^2-5.217W+8962.3$ ($n=19, R^2=0.585$)

2.3 性比及最小性成熟个体

厚唇裸重唇鱼样本的总性比为 1.49 : 1 (♀ :

♂=109 : 73), 卡方检验结果显示与 1 : 1 之间存在显著性差异($\chi^2=7.12, P<0.05$)。另外, 各年龄组及各体长组样本的性比(♀ : ♂)均 ≥ 1 (图 5)。厚唇裸重唇鱼雄性与雌性最小性成熟个体的年龄均为 4 龄, 体长分别为 220.0 mm 与 202.0 mm, 体重分别为 133.0 g 与 105.0 g。

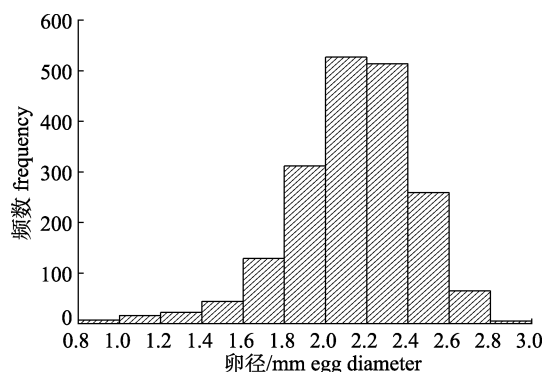


图 3 厚唇裸重唇鱼的卵径分布频率图

Fig. 3 Distribution frequency of egg diameters for *Gymnodontichus pachycheilus*

3 讨论

3.1 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的繁殖特性

鱼类的 GSI 能够反映其性腺发育程度, 以及

鱼体能量资源在性腺发育和机体生长之间的分配比例^[15]。本研究中雅砻江中游厚唇裸重唇鱼样本雌性和雄性的 GSI 均值(分别为 4.75%和 5.21%)均远低于黄河上游厚唇裸重唇鱼(分别为 15.21%和 10.18%)^[7]。本研究未进行逐月采样, 繁殖期的样本量较少, 这可能导致雅砻江中游种群的 GSI 偏低。另外, 鱼类性腺发育受到自身生理机制与外部环境的双重调节^[20], 雅砻江中游与黄河上游的海拔、水温、流速等环境条件差异较大, 也可能导致两个厚唇裸重唇鱼群体的性腺发育差异^[21]。亦有研究指出鱼类性腺发育的能量投入与种或种群的遗传特性有关^[22]。因此, 引起雅砻江中游厚唇裸重唇鱼 GSI 远低于黄河上游厚唇裸重唇鱼 GSI 的原因, 有待从内分泌调控、栖息环境差异、种群遗传特性等角度进行综合分析验证。

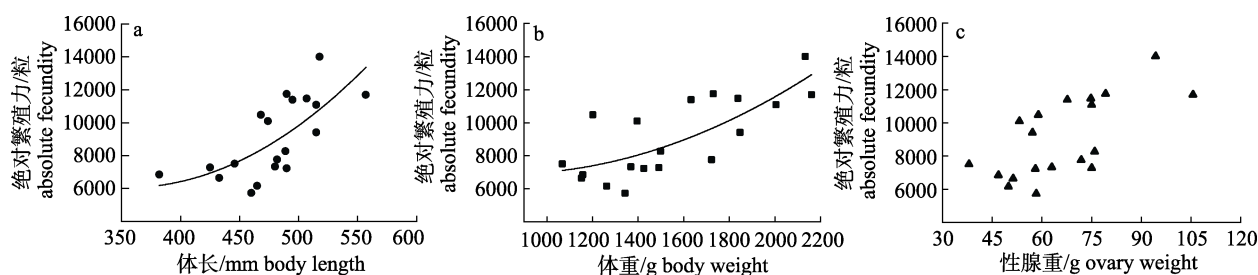


图 4 厚唇裸重唇鱼绝对繁殖力与体长(a)、体重(b)、性腺重(c)的关系图

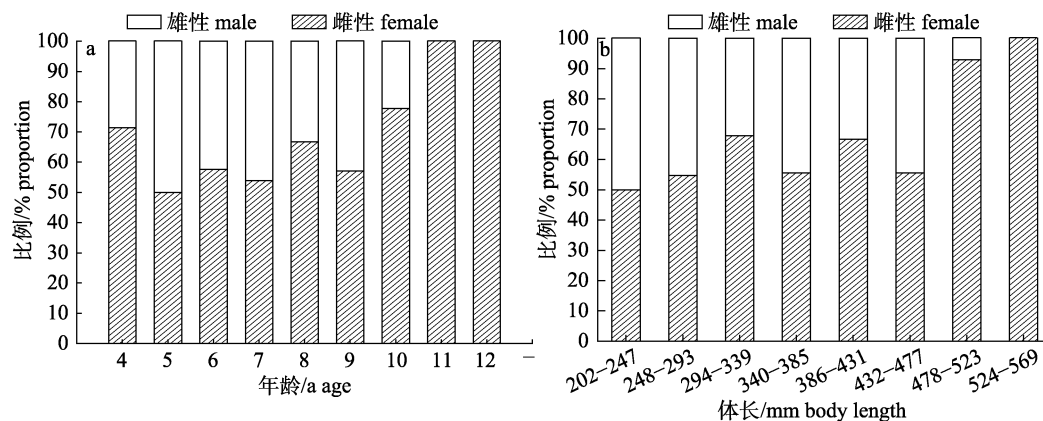
Fig. 4 The relationships between absolute fecundity and body length (a), body weight (b), and ovary weight (c) for *Gymnodontichus pachycheilus*

图 5 厚唇裸重唇鱼样本不同年龄组(a)和体长组(b)的雌雄比例

Fig. 5 Male/female ratios of *Gymnodontichus pachycheilus* samples at different age groups (a) and standard length groups (b)

产卵是鱼类补充种群个体的一个重要途径, 研究鱼类的产卵类型对鱼类资源的增殖和有效补充具有重要意义^[23]。由于卵巢内发育到一定大小

的卵子仍有被重吸收的可能, 仅采用卵径频率分布图来确认产卵类型有时难以奏效, 此时往往还需组织切片观察的方法加以辅助性验证^[15]。雅砻

江中游厚唇裸重唇鱼的卵径频率分布图显示其卵径呈单峰分布, 卵巢组织切片结果显示, 虽然 IV 期卵巢中会存在少量 3 期卵母细胞, 但 V 期卵巢中的卵母细胞基本处于同一时相, 即同步发育状态。综合上述结果推断分布于雅砻江中游的厚唇裸重唇鱼为一次产卵型鱼类。此外, 鱼类卵径是反映鱼类卵子质量的重要指标, 而鱼类卵子质量会直接影响到鱼类繁殖效率(包括受精率、孵化率、存活率等)、种群数量与遗传多样性等, 且已有研究表明卵径的大小与仔鱼的大小、存活率呈正相关关系^[24]。本研究中, 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的平均卵径为 2.14 mm, 这一结果大于黄河上游厚唇裸重唇鱼的平均卵径 2.10 mm^[7]。据此推测雅砻江中游厚唇裸重唇鱼仔鱼的存活率和资源的有效补充可能较黄河上游种群高。

一般而言, 鱼类性比是反映鱼类繁殖策略的重要指标, 也是决定其种群繁殖力的重要因素^[15]。本研究中, 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群的雌雄性比为 1.49 : 1, 与 1 : 1 之间存在显著性差异($P < 0.05$), 并且大于黄河上游厚唇裸重唇鱼种群的雌雄性比(1.33 : 1)^[7]。此外, 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼各年龄组及各体长组的雌雄性比均 ≥ 1 , 表明在不同生长阶段雌性个体数量在繁殖群体中占比均较高, 并占有优势。已有研究表明种群中雌性个体数量占优势有利于维持和增加种群的个体数量, 而且性比的变化总是倾向于使物种保持一定的种群数量^[23,25]。据此, 初步推测雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的雌雄性比较大, 可能是该群体对栖息环境的一种适应, 以提高个体数量或保证种群具有一定规模, 有助于保持群体延续。

最小性成熟个体的年龄和体型大小会影响亲体量和繁殖持续时间, 进而改变种群的繁殖潜力^[26]。黄河上游雌性和雄性厚唇裸重唇鱼最小性成熟个体的年龄均为 6 龄, 体长分别为 308 mm 与 272 mm, 体重分别为 380.7 g 与 335.7 g^[7], 均大于雅砻江中游厚唇裸重唇鱼。这可能是因为雅砻江中游的纬度低于黄河上游, 年平均水温相对较高, 因此分布于雅砻江中游的厚唇裸重唇鱼能够用更短的时间达到性腺发育成熟的积温, 进而导致其

初次性成熟年龄小于黄河上游群体。其次, 21 世纪以来, 雅砻江厚唇裸重唇鱼面临的环境阻力较大, 例如涉水工程的持续建设, 以及捕捞压力的增大^[9]。已有研究表明, 过度捕捞会引起目标鱼种种群年龄低龄化和体型小型化, 鱼类为了适应过大的捕捞压力, 并延续种群, 会出现“捕捞诱导进化现象”, 即鱼类为了适应过大的捕捞压力, 会逐渐出现初次性成熟年龄提前, 以及最小性成熟个体体型变小的现象^[27]。因此认为相较于黄河上游, 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼所表现出的初次性成熟年龄和最小性成熟个体体型较小的现象, 可能与地理分布所引起的水环境和面临的环境阻力差异有关。

3.2 不同裂腹鱼类的繁殖特性比较

我国裂腹亚科鱼类共有 11 属, 97 种或亚种^[28], 截至目前共有 30 种裂腹鱼类开展过关于繁殖特性的调查研究。本研究统计并整理了上述 30 种裂腹鱼类的采集水域、GSI、卵径、产卵类型、绝对繁殖力及其与生长参数之间的关系、相对繁殖力、性比(♀ : ♂)和最小性成熟年龄(表 3), 用于与雅砻江中游厚唇裸重唇鱼繁殖特性的比较研究。

不同裂腹鱼类的 GSI 比较结果(表 3)显示, 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼雌性的 GSI 在裂腹鱼类中处于极低水平, 雄性的 GSI 处于中等水平。此外, 根据 21 种裂腹鱼类的卵径统计结果, 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的卵径处于中等偏下水平。通常按卵径分布频率和产卵次数可把鱼类的产卵类型分为: 单峰一次产卵型、单峰数次产卵型、双峰分批产卵型、多峰一次产卵型和多峰连续产卵型^[23,25]。本研究统计了 22 种裂腹鱼类的产卵类型, 其中 15 种裂腹鱼类的产卵类型与雅砻江中游厚唇裸重唇鱼同属单峰一次产卵型, 4 种裂腹鱼类属单峰数次产卵型, 4 种裂腹鱼类属双峰分批产卵型。这里需要指出的是分布于青衣江、玉泉河和长坊河、嘉陵江的齐口裂腹鱼均属单峰一次产卵型^[40-42], 而分布于金沙江下游的齐口裂腹鱼属双峰分批产卵型^[43]。换言之, 同种裂腹鱼类在不同水域的产卵类型可能也有所不同。

表 3 不同裂腹鱼类的繁殖特性

Tab. 3 Reproductive characteristics of different Schizothoracinae fishes

物种 species	采集水域 sampling area	性成熟系数/% gonadosomatic index, GSI		卵径/ mm egg diameter	产卵类型 spawning type	绝对繁殖力/粒 absolute fecundity	绝对繁殖力与生长参数之间的关系 relationship between absolute fecundity and growth parameter			相对繁殖力/(粒/g) relative fecundity	性比 sex ratio (♀:♂)	最小性成熟年龄 minimum age at sexual maturity		参考文献 reference
		雌性 female	雄性 male				体长/mm standard length	体重/g body weight	性腺重/g ovary weight			雌性 female	雄性 male	
厚唇裸重唇鱼 <i>Gymnodontichthys pachycheilus</i>	黄河上游	15.21	10.18	2.1	-	-	-	-	-	-	1.33:1	6	6	[7]
新疆裸重唇鱼 <i>G. dybowskii</i>	伊犁河	10.6	4.05	2	单峰一次产卵型	3087	二次函数	幂函数	幂函数	21.2	1.14:1	2	1	[29]
拉萨裂腹鱼 <i>Schizothorax waltoni</i>	雅鲁藏布江	8.48	4.99	2	单峰一次产卵型	21693	指数函数	二次函数	幂函数	13.4	1.19:1	6	5	[30]
异齿裂腹鱼 <i>S. o'connori</i>	雅鲁藏布江	10.6	4.05	2.40	单峰一次产卵型	21190	线性函数	三次函数	-	16.8	1.2:1	10	6	[31]
中华裂腹鱼 <i>S. sinensis</i>	嘉陵江	-	-	-	-	7563	-	-	-	5.14	1.79:1	5	4	[32]
昆明裂腹鱼 <i>S. graham</i>	毕节市水产站养殖基地	7.07	3.72	1.82	单峰一次产卵型	9263	幂函数	线性函数	-	9.5	-	4	3	[33]
光唇裂腹鱼 <i>S. lissolabiatius</i>	北盘江	-	-	-	-	4049	二次函数	二次函数	幂函数	17.32	-	3	3	[34]
塔里木裂腹鱼 <i>S. biddulphi</i>	渭干河	-	-	2.11	单峰一次产卵型	-	-	-	-	-	1.21:1	4	3	[35]
云南裂腹鱼 <i>S. yunnanensis</i>	阿克苏河	0.67	0.75	-	-	-	-	-	-	-	1:1.4	-	-	[36]
巨须裂腹鱼 <i>S. macropogon</i>	弥苴河	-	-	2.0	单峰一次产卵型	10980	-	-	-	24.23	1:5	3	2	[37]
四川裂腹鱼 <i>S. kozlovi</i>	雅鲁藏布江	-	-	2.04	单峰一次产卵型	9749	线性函数	线性函数	-	7.96	1.13:1	-	-	[38]
齐口裂腹鱼 <i>S. prenanti</i>	乌江上游	-	-	-	-	8681	二次函数	线性函数	线性函数	7.93	-	-	-	[39]
重口裂腹鱼 <i>S. davidi</i>	青衣江	-	-	2.96	单峰一次产卵型	25600	不显著	不显著	不显著	7.99	2.25:1	-	-	[40]
短须裂腹鱼 <i>S. davidi</i>	玉泉河、长坊河	11.12	-	2.68	单峰一次产卵型	4259	二次函数	二次函数	-	12.83	1.79:1	3	2	[41]
扁吻鱼 <i>Aspiorhynchus laticeps</i>	嘉陵江	12.82	5.06	2.46	单峰一次产卵型	8979	-	-	-	13.2	1.8:1	-	-	[42]
	金沙江下游	6.63	-	2.1	双峰分批产卵型	2604	-	-	-	12	1.67:1	3	3	[43]
	青衣江	-	-	-	-	-	-	正相关	-	-	-	5	3	[44]
	四川省攀枝花市国胜乡裂腹鱼类养殖基地	13.57	5.54	-	双峰分批产卵型	11270	-	-	-	10.59	-	4	3	[45]
	渭干河上游	9.34	-	1.46	单峰一次产卵型	27772	-	-	-	44.6	-	-	-	[46]

(待续 to be continued)

(续表 3 Tab. 3 continued)

物种 species	采集水域 sampling area	性成熟系数/% gonadosomatic index, GSI		卵径/ mm egg diameter	产卵类型 spawning type	绝对繁殖力/粒 absolute fecundity	绝对繁殖力与生长参数之间的关系 relationship between absolute fecundity and growth parameter			相对繁殖力/(粒/g) relative fecundity	性比 sex ratio (♀ : ♂)	最小性成熟年龄 minimum age at sexual maturity		参考文献 reference
		雌性 female	雄性 male				体长/mm standard length	体重/g body weight	性腺重/g ovary weight			雌性 female	雄性 male	
双须叶须鱼 <i>Ptychobarbus dipogon</i>	拉萨河 雅鲁藏布江	-	-	3.27	单峰一次产卵型	4597	正相关	-	-	8.54	-	11	8	[47]
高原裸鲤 <i>Gymnocypris waddelli</i>	哲古错 羊卓雍错	8.31	7.08	3.63	-	3487	线性函数	线性函数	-	4.3	1 : 1.23	13	13	[48]
硬刺松潘裸鲤 <i>G. potanini fimispinatus</i>	安宁河	-	-	2.22	-	11574	线性函数	线性函数	-	28	2.85 : 1	5	5	[49]
兰格湖裸鲤 <i>G. chui</i>	浪错	15.98	8.92	2.18	单峰一次产卵型	2885	线性函数	线性函数	-	15	1 : 0.97	7	6	[52]
花斑裸鲤 <i>G. eckloni</i>	黄河上游	-	-	2.1	单峰一次产卵型	23521	-	-	-	26.32	-	4	3	[53]
青海湖裸鲤 <i>G. przewalskii</i>	青海湖	17.94	6.49	2.33	单峰数次产卵型	4338	幂函数	线性函数	线性函数	27.09	1.66 : 1	6	4	[54]
	青海湖	15.44	7.86	-	单峰数次产卵型	5385	幂函数	线性函数	线性函数	35.09	1.65 : 1	3	3	[55]
	青海湖	15.48	6.92	-	-	6911	-	-	-	49.91	1.94 : 1	5	4	[56]
纳木错裸鲤 <i>G. namensis</i>	纳木错	-	-	-	单峰数次产卵型	-	-	-	-	-	-	-	-	[57]
尖裸鲤 <i>Oxygymnocypris stewartii</i>	雅鲁藏布江	10.06	6.98	2.18	单峰数次产卵型	34211	线性函数	线性函数	不显著	25.4	1.80 : 1	7	5	[58]
祁连山裸鲤 <i>G. chilianensis</i>	甘肃省张掖市祁连雪 冷水鱼良种繁育中心	-	-	-	-	4236	二次函数	线性函数	-	11.74	-	-	-	[59]
色林错裸鲤 <i>G. selincuoensis</i>	色林错	-	-	-	单峰数次产卵型	12607	-	正相关	-	25.53	0.99 : 1	8	7	[60]
高原裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis stoliczkae</i>	狮泉河	-	-	-	单峰一次产卵型	1938	线性函数	二次函数	-	41.3	-	6	-	[61]
拉萨裸裂尻鱼 <i>S. younghusbandi</i>	雅鲁藏布江	10	6.34	2.26	单峰一次产卵型	18682	线性函数	线性函数	不显著	57.8	-	5	3	[62]
宝兴裸裂尻鱼 <i>S. malacanthus baotingensis</i>	宝兴河	10.03	15.48	1.47	双峰分批产卵型	2311	幂函数	线性函数	线性函数	56.64	0.98 : 1	10	5	[63]
大渡裸裂尻鱼 <i>S. malacanthus chengi</i>	绰斯甲河	-	-	2.25	双峰分批产卵型	2659	二次函数	线性函数	-	26.03	1.11 : 1	4	2	[64]
极边扁咽齿鱼 <i>Platypharodon extremus</i>	黄河上游	-	-	2.1	-	-	-	-	-	-	-	6	6	[65]

注: -表示未做研究。

Note: - indicates no study.

鱼类繁殖力能够体现物种或种群对环境变动的适应性特征,是预测种群数量和种群动态变化的重要参数^[15,23],且繁殖力的大小还可以反映鱼类早期生活史的成活率和所面临的捕捞压力,以及鱼类在饵料短缺情况下的竞争压力^[66]。本研究统计了 25 种裂腹鱼类的绝对繁殖力与相对繁殖力(表 3),雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的绝对繁殖力低于其中的 13 种,在已研究裂腹鱼类中处于中等偏下水平;其相对繁殖力也仅高于中华裂腹鱼(*Schizothorax sinensis*)^[32]和双须叶须鱼(*Ptychobarbus dipogon*)^[47],在已研究裂腹鱼类中处于极低水平。此外,鱼类的个体繁殖力与其形态学指标、性腺重等有一定关系,深入揭示他们之间的内在联系有利于通过各生物学指标预测种群繁殖力和种群动态^[66]。根据现有研究结果,多数裂腹鱼类的绝对繁殖力与体长或体重之间存在明显的相关关系。本研究中,雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的绝对繁殖力随体长、体重的增加而变大,但与性腺重无显著相关性,这一特性与绝大部分裂腹鱼类相类似(表 3)。综上,根据雌性厚唇裸重唇鱼 GSI、卵径、绝对繁殖力、相对繁殖力与其他裂腹鱼类的比较结果,可以推断雅砻江中游厚唇裸重唇鱼对能量资源在繁殖,

特别是性腺发育上的分配比例明显偏少。

根据现有裂腹鱼类的性比研究,共有 11 种裂腹鱼类的性比大于 1,占已研究裂腹鱼种数的 61.11% ($n/N=11/18$),雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的性比高于其中的 15 种裂腹鱼类,在已研究裂腹鱼类中处较高水平(表 3)。不同裂腹鱼类最小性成熟年龄的比较结果显示,仅有 10 种裂腹鱼类雌、雄性的最小性成熟年龄大于雅砻江中游厚唇裸重唇鱼,占已研究裂腹鱼种数的 41.67% ($n/N=10/24$) (表 3),表明雅砻江中游厚唇裸重唇鱼属初次性成熟较晚的裂腹鱼类。

3.3 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群的增长潜力

种群动态一直被看作是种群生态学的核心问题,其核心研究内容便是种群的数量变动规律^[67]。鱼类种群的数量变动通常受到环境条件的影响或限制,且与个体的生长、繁殖和死亡等生活史事件密切相关,同时还与鱼类的迁入和迁出有关系^[66]。本研究通过综合整理和分析分布于雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的个体生物学特征(包括年龄与生长特性、摄食习性、繁殖特性、死亡系数)、栖息地演变、人为干扰等因素对其种群数量变动的影响(表 4),进一步预测和评估其种群增长潜力。

表 4 影响雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群增长潜力的因素分析表
Tab. 4 Analysis of impact factors affecting the population growth potential of *Gymnoditychus pachycheilus* in the middle reach of Yalong River

编号 number	不同因素 different factor	影响分析 impact analysis	
		有利影响 positive effect	不利影响 negative effect
1	年龄与生长特性 age and growth characteristics	①自然寿命较长,极限体长较大	①年龄结构趋于低龄化 ②体型趋于小型化 ③生长速度缓慢
2	摄食习性 feeding habits	②属广食性鱼类	④摄食强度较低 ⑤偏食底栖无脊椎动物
3	繁殖特性 reproductive characteristics	③雌雄性比较大 ④初次性成熟年龄提前 ⑤最小性成熟个体的体型小型化	⑥雌性 GSI 在裂腹鱼类中处极低水平 ⑦卵径在裂腹鱼类中处中等偏下水平 ⑧绝对繁殖力在裂腹鱼类中处中等偏下水平,相对繁殖力处极低水平
4	死亡系数 mortality parameters	无	⑨总死亡系数较高
5	栖息地演变 habitat evolution	⑥未来潜在适宜栖息地高、中适生区的范围有扩张趋势	⑩未来潜在适宜栖息地向更高海拔地区迁移的趋势
6	其他 others	⑦全面禁渔	⑪涉水工程建设 ⑫水体污染 ⑬偷捕

目前雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的种群增长受到的不利影响远多于有利影响(表 4)。首先, 从年龄与生长特性来看, 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的自然寿命较长, 极限体长较大, 即使其拥有较多的繁殖次数, 但其年龄结构趋于低龄化、体型趋于小型化及生长速度缓慢的特性均不利于种群增长^[9]。其次, 从摄食习性来看, 其属广食性鱼类, 相对狭食性鱼类而言有较强的生态适应性, 但其偏食底栖无脊椎动物, 受到雅砻江饵料资源匮乏、水环境多变等因素的影响, 野生种群的摄食强度较低(未发表数据), 不利于种群增长。再次, 从繁殖特性来看, 雌雄性比较大、初次性成熟年龄和最小性成熟个体体型较小等对其种群增长产生有利作用, 然而, 正如前文所述, 上述繁殖特性可能是在受到栖息环境变化、过度捕捞等高环境阻力下所产生的适应性对策。GSI、相对繁殖力在裂腹鱼类中均处于极低水平, 会对种群增长产生不利影响。然后, 从死亡系数来看, 基于 Chapman-Robson 法估算得到其总死亡系数较高(0.88/年), 不利于种群增长(未发表数据)。另外, 从栖息地演变来看, 笔者基于最大熵模型(maximum entropy models, MaxEnt)预测了当代和未来厚唇裸重唇鱼在雅砻江的潜在适宜栖息地分布, 结果表明厚唇裸重唇鱼在雅砻江的高、中适生区范围在未来有扩张趋势, 但其未来潜在适宜栖息地有向更高海拔地区迁移的趋势(未发表数据)。栖息于更高海拔地区, 厚唇裸重唇鱼未来将面临太阳辐射更强、全年气温更低、昼夜温差更大、多风雪少雨、降水量不均衡等更为恶劣的高原环境^[68]。最后, 自 2020 年 1 月 1 日起雅砻江中游厚唇裸重唇鱼野外资源受长江流域十年禁渔计划的保护^[69], 但偷捕事件时有发生, 同时还受到涉水工程建设、水体污染等不利影响。综合现有研究结果, 推测分布于雅砻江中游的厚唇裸重唇鱼种群所具备的增长潜力较低, 其野生资源的自然恢复面临挑战。

参考文献:

- [1] Fish Department, Hubei Institute of Hydrobiology. Yangtze fish[M]. Beijing: Science Press, 1976. [湖北省水生生物研究所鱼类研究室. 长江鱼类[M]. 北京: 科学出版社, 1976.]
- [2] Wu Y F, Wu C Z. The Fishes of the Qinghai-Xizang Plateau[M]. Chengdu: Sichuan Scientific & Technical Publishers, 1982. [武云飞, 吴翠珍. 青藏高原鱼类[M]. 成都: 四川科学技术出版社, 1982.]
- [3] Li S Z. Fishes of the Yellow River[M]. Qingdao, China: China Ocean University Press, 2017. [李思忠. 黄河鱼类志[M]. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2017.]
- [4] Liu L L, Liu H P, Wang X X, et al. Age and growth characteristics of *Ptychobarbus dipogon* in Tibet[J]. Biotic Resources, 2020, 42(6): 617-628. [刘乐乐, 刘海平, 王纤纤, 等. 西藏双须叶须鱼年龄与生长特点研究[J]. 生物资源, 2020, 42(6): 617-628.]
- [5] An B S, Cheng G D. Dynamic analysis of the ecological footprint and carrying capacity of Tibet[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(4): 1002-1009. [安宝晟, 程国栋. 西藏生态足迹与承载力动态分析[J]. 生态学报, 2014, 34(4): 1002-1009.]
- [6] Li K M, Gao G X. *Gymnodiptychus pachycheilus* Herzenstein in Yellow River biological characteristics and protection suggestions[J]. Hebei Fisheries, 2012(6): 18-19, 25. [李柯懋, 高桂香. 厚唇裸重唇鱼生物学特性及保护建议[J]. 河北渔业, 2012(6): 18-19, 25.]
- [7] Lou Z Y, Qin Y, Wang T, et al. Reproductive biology and spawning habitats of *Gymnodiptychus pachycheilus*[J]. Fisheries Science, 2012, 31(1): 32-36. [娄忠玉, 秦懿, 王太, 等. 厚唇裸重唇鱼繁殖生物学[J]. 水产科学, 2012, 31(1): 32-36.]
- [8] Wan Z K, Gan W X, Zhao C X, et al. Comparative studies on age identification materials of *Gymnodiptychus pachycheilus* from the middle reaches of Yalong River[J/OL]. Journal of Fisheries of China, 2024, 48(6): 58-71. [万卓坤, 甘维熊, 赵春炯, 等. 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼不同年龄鉴定材料的比较研究[J]. 水产学报, 2024, 48(6): 58-71.]
- [9] Li X Q, Zheng J, Wan Z K, et al. Population structure and growth characteristics of *Gymnodiptychus pachycheilus* in the middle reach of Yalong River[J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(16): 6833-6850. [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[J]. 生态学报, 2023, 43(16): 6833-6850.]
- [10] Su J H, Zhang Y P, Lou Z Y, et al. Genetic structure of *Gymnodiptychus pachycheilus* from the upper reaches of the Yellow River as inferred from mtDNA control region[J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(13): 4191-4198. [苏军虎, 张艳萍, 娄忠玉, 等. 基于线粒体控制区序列的黄河上游厚唇裸重唇鱼种群遗传结构[J]. 生态学报, 2012, 32(13): 4191-4198.]
- [11] Yao K, Zhang C J, He L, et al. Dynamic evaluation and

- prediction of ecological environment vulnerability in the middle-upper reaches of the Yalong River[J]. Remote Sensing for Land & Resources, 2020, 32(4): 199-208. [姚昆, 张存杰, 何磊, 等. 雅砻江中上游流域生态环境脆弱性动态评价及预测[J]. 国土资源遥感, 2020, 32(4): 199-208.]
- [12] Du Y Y, Shi X N, Song F J, et al. Distribution and research status of *Gymnodiptychus pachycheilus* resources in the upper reaches of the Yellow River, Gansu[J]. Gansu Animal Husbandry and Veterinary, 2016, 46(15): 124-126. [杜岩岩, 史小宁, 宋福俊, 等. 黄河上游甘肃段厚唇裸重唇鱼资源分布现状调查[J]. 甘肃畜牧兽医, 2016, 46(15): 124-126.]
- [13] He J P. List of key protected wild animals in China[R]. Gazette of the State Council of the People's Republic of China, 1989(2): 46-60. [何静平. 国家重点保护野生动物名录[R]. 中华人民共和国国务院公报, 1989(2): 46-60.]
- [14] Jiang Z G, Zhang Y Y, Zheng G M. China's Red List Biodiversity: Vertebrates. Volume II[M]. Beijing: Science Press, 2021. [蒋志刚, 张雁云, 郑光美. 中国生物多样性红色名录: 汉英对照: 脊椎动物. 第二卷, 鸟类[M]. 北京: 科学出版社 2021.]
- [15] Chen X J, Liu B L. Fishery Resources Biology[M]. Beijing: Science Press, 2017. [陈新军, 刘必林. 渔业资源生物学[M]. 北京: 科学出版社, 2017.]
- [16] Thorson J T, Cope J M, Patrick W S. Assessing the quality of life history information in publicly available databases[J]. Ecological Applications, 2014, 24(1): 217-226.
- [17] Zhang C G, Yang J X, Zhao Y H, et al. Fishes in the Jinsha Jiang River Basin, the Upper Reaches of the Yangtze River, China[M]. Beijing: Science Press, 2019. [张春光, 杨君兴, 赵亚辉, 等. 金沙江流域鱼类[M]. 北京: 科学出版社, 2019.]
- [18] Zhang Y P, Wang T, Jiao W L, et al. Morphology observation of the embryonic development of *Gymnodiptychus pachycheilus*[J]. Sichuan Journal of Zoology, 2013, 32(3): 389-392. [张艳萍, 王太, 焦文龙, 等. 厚唇裸重唇鱼胚胎发育的形态学观察[J]. 四川动物, 2013, 32(3): 389-392.]
- [19] Hu Y B, Zhang Y P, Shi X N, et al. Artificial breeding techniques of *Gymnodiptychus pachycheilus*[J]. China Fisheries, 2014(8): 63-64. [虎永彪, 张艳萍, 史小宁, 等. 厚唇裸重唇鱼人工繁殖技术[J]. 中国水产, 2014(8): 63-64.]
- [20] Niu Y Y, Liu Z C. Study on ecological factors affecting fish gonad development[J]. Agriculture and Technology, 2016, 36(16): 109. [牛景彦, 刘占才. 影响鱼类性腺发育的生态因素研究[J]. 农业与技术, 2016, 36(16): 109.]
- [21] Lin H R. Fish Physiology[M]. Guangzhou: Sun Yat-sen University Press, 2011. [林浩然. 鱼类生理学[M]. 广州: 中山大学出版社, 2011.]
- [22] Liu C B, Xu G F, Huang T Q, et al. A review of research progress on gonadal development in fish[J]. Chinese Journal of Fisheries, 2019, 32(1): 46-54. [刘晨斌, 徐革锋, 黄天晴, 等. 鱼类性腺发育研究进展[J]. 水产学杂志, 2019, 32(1): 46-54.]
- [23] Yin M C. Fishery Ecology[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1995. [殷名称. 鱼类生态学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.]
- [24] Melo R M C, Ferreira C M, Luz R K, et al. Comparative oocyte morphology and fecundity of five characid species from São Francisco River basin, Brazil[J]. Journal of Applied Ichthyology, 2011, 27(6): 1332-1336.
- [25] Li H J. Studies on the biology and population ecology of *Glyptosternum maculatum* (Regan) in the Brahmaputra River, China[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2008. [李红敬. 黑斑原鲃个体生物学及种群生态研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2008.]
- [26] Sinovčić G, Keč V Č, 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)[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2008, 76(4): 739-744.
- [27] Shan X J, Hu Z J, Shao C W, et al. Progress in the study of fishing-induced evolution of fish biological characteristics[J]. Progress in Fishery Sciences, 2020, 41(3): 165-175. [单秀娟, 胡芷君, 邵长伟, 等. 捕捞诱导鱼类生物学特征进化研究进展[J]. 渔业科学进展, 2020, 41(3): 165-175.]
- [28] Xie C X, Huo B, Wei K J, et al. Biology and Resource Conservation of Schizothoracinae Fishes in the Middle Reaches of the Yarlung Zangbo River[M]. Beijing: Science Press, 2019. [谢从新, 霍斌, 魏开建, 等. 雅鲁藏布江中游裂腹鱼类生物学与资源保护[M]. 北京: 科学出版社, 2019.]
- [29] Niu Y J. Study on the individual biology of *Gymnodiptychus dybowskii* Kessler in the Ili River[D]. Aral: Tarim University, 2015. [牛玉娟. 伊犁河新疆裸重唇鱼个体生物学研究[D]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2015.]
- [30] Zhou X J. Study on the biology and population dynamics of *Schizothorax waltoni*[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2014. [周贤君. 拉萨裂腹鱼个体生物学和种群动态研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2014.]
- [31] Ma B S. Study on the biology and population dynamics of *Schizothorax o'connori*[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2011. [马宝珊. 异齿裂腹鱼个体生物学和种群动态研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2011.]
- [32] Leng Y Z, Zhou Z Q, Huang D X. Biological data of *Schizothorax sinensis*[J]. Chinese Journal of Zoology, 1984,

- 19(6): 45-47. [冷永智, 周祖清, 黄德祥. 中华裂腹鱼的生物学资料[J]. 动物学杂志, 1984, 19(6): 45-47.]
- [33] Zhan H X, Zheng Y H, Yan H, et al. Study on reproductive biology of *Schizothorax grahami*[J]. Journal of Hydroecology, 2017, 38(5): 92-96. [詹会祥, 郑永华, 晏宏, 等. 昆明裂腹鱼繁殖生物学研究[J]. 水生态学杂志, 2017, 38(5): 92-96.]
- [34] Xiao H, Dai Y G. Study on individual fecundity of *Schizothorax lissolabiatu*s in Beipan River[J]. Journal of Hydroecology, 2010, 31(3): 64-70. [肖海, 代应贵. 北盘江光唇裂腹鱼个体繁殖力的研究[J]. 水生态学杂志, 2010, 31(3): 64-70.]
- [35] Nie Z L, Wei J, Ma Z H, et al. Reproductive biology of *Schizothorax biddulphi* Günther in Weigan River[C]//Chinese Society of Fisheries. Fishery Science and Technology innovation and development mode transformation -- Collection of abstracts of the Chinese Society of Fisheries Annual Meeting in 2011. 2011:1. [聂竹兰, 魏杰, 马振华, 等. 渭干河塔里木裂腹鱼繁殖生物学研究[C]//中国水产学会. 渔业科技创新与发展方式转变—2011 年中国水产学会学术年会论文摘要集. 2011: 1.]
- [36] Ma Y W, Zhang R M, Tu E X, et al. Preliminary study on the biological of *Schizothorax biddulphi* Günther in Aksu River[J]. Journal of Hydroecology, 2009, 30(2): 148-153. [马燕武, 张人铭, 吐尔逊, 等. 阿克苏河塔里木裂腹鱼生物学初步研究[J]. 水生态学杂志, 2009, 30(2): 148-153.]
- [37] Xu W Y, Liu Y T, Leng Y, et al. Studies on the reproductive biology of *Schizothorax (Racoma) yunnanensis yunnanensis*[J]. Reservoir Fisheries, 2006, 27(2): 32-33. [徐伟毅, 刘跃天, 冷云, 等. 云南裂腹鱼繁殖生物学研究[J]. 水利渔业, 2006, 27(2): 32-33.]
- [38] Liu J Y. Study on biology and population dynamics of *Schizothorax macropogon* in the Yarlung Tsangpo River[D]. Aral: Tarim University, 2016. [刘洁雅. 西藏巨须裂腹鱼个体生物学和种群动态研究[D]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2016.]
- [39] Chen Y X, Luo Q S. Study on fecundity of *Schizothorax kozlovi* in upper reaches of Wujiang River[J]. Zoological Research, 1995, 16(4): 324-324. [陈永祥, 罗泉笙. 乌江上游四川裂腹鱼繁殖力的研究[J]. 动物学研究, 1995, 16(4): 324-324.]
- [40] Zhou B, Long Z H, He B. Study on reproductive biology of *Schizothorax prenanti*[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2013, 26(2): 811-813. [周波, 龙治海, 何斌. 齐口裂腹鱼繁殖生物学研究[J]. 西南农业学报, 2013, 26(2): 811-813.]
- [41] Zhang J P, Liu Y G, Feng D P, et al. Study on reproductive biology characteristics and artificial reproduction technology of *Schizothorax prenanti* in Shennongjia[J]. Freshwater Fisheries, 2015, 45(3): 52-56. [张金平, 刘远高, 冯德品, 等. 神农架齐口裂腹鱼繁殖生物学特征与人工繁殖技术[J]. 淡水渔业, 2015, 45(3): 52-56.]
- [42] Zhang J L, Wang K F, Bian K, et al. Study on biology of *Schizothorax prenanti* in Hanzhong area[J]. Genomics and Applied Biology, 2018, 37(12): 5263-5268. [张建禄, 王开锋, 边坤, 等. 汉中地区齐口裂腹鱼生物学研究[J]. 基因组学与应用生物学, 2018, 37(12): 5263-5268.]
- [43] Duan P X. Study on the population dynamics of *Schizothorax prenanti* in the lower reaches of Jinsha River[D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2015. [段鹏翔. 金沙江下游齐口裂腹鱼种群动态研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2015.]
- [44] Peng Q, Wu B, Chen B, et al. Study on gonad development and preliminary artificial propagation of wild *Schizothorax (Racoma) davidi (sauvage)*[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2013, 44(3): 651-655. [彭淇, 吴彬, 陈斌, 等. 野生重口裂腹鱼[*Schizothorax(Racoma) davidi (sauvage)*]的性腺发育观察与人工繁殖研究[J]. 海洋与湖沼, 2013, 44(3): 651-655.]
- [45] Yan W B. Studies on reproductive behavioural ecology of *Schizothorax wangchiachii*[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2016. [颜文斌. 短须裂腹鱼繁殖行为生态学研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2016.]
- [46] Ren B, Ren M L, Guo Y, et al. Studies on the biological characteristics of *Aspiorhynchus laticeps*(Day)[J]. Chinese Journal of Fisheries, 2006, 19(2): 9-22. [任波, 任慕莲, 郭焱, 等. 扁吻鱼的生物学研究[J]. 水产学杂志, 2006, 19(2): 9-22.]
- [47] Li X Q, Chen Y F, He D K. Reproductive strategies of *Ptychobarbus dipogon* in Lhasa River, Tibet[C]//Chinese Fish Society. Compilation of abstracts of 2008 Academic Symposium of Chinese Fish Society. 2008:1. [李秀启, 陈毅峰, 何德奎. 西藏拉萨河双须叶须鱼的繁殖策略[C]//中国鱼类学会. 中国鱼类学会 2008 学术研讨会论文摘要汇编. 2008: 1.]
- [48] Liu H P, Liu Y C, Liu S Y, et al. Fecundity and reproductive strategy of *Ptychobarbus dipogon* populations from the middle reaches of the Yarlung Zangbo River[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2018, 42(6): 1169-1179.
- [49] Tan B Z. Study on the age, growth, reproduction and population dynamics of *Gymnocypris waddelli* in the Zhegu Lake, Tibet[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2020. [谭博真. 哲古错高原裸鲤年龄、生长、繁殖和种群动态研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2020.]
- [50] Yang H Y, Huang D M, Chi S Y, et al. Reproductive biology of *Gymnocypris waddellii* Regan in Yanmdrok region[J].

- Journal of Lake Sciences, 2011, 23(2): 277-280. [杨汉运, 黄道明, 池仕运, 等. 羊卓雍错高原裸鲤(*Gymnocypris waddellii* regan)繁殖生物学研究[J]. 湖泊科学, 2011, 23(2): 277-280.]
- [51] Nie Y Y. Studies on age, growth and reproductive biology of *Gymnocypris potanini firmispinatus* in the Anning River[D]. Dalian: Dalian Ocean University, 2017. [聂媛媛. 安宁河硬刺松潘裸鲤年龄、生长与繁殖特性研究[D]. 大连: 大连海洋大学, 2017.]
- [52] Liu F, Mou Z B, Wang Q L, et al. Reproductive biology characteristics in population of *Gymnocypris chui* in the Lake Lang tso, Tibet, China[J]. Chinese Journal of Zoology, 2020, 55(1): 58-66. [刘飞, 牟振波, 王且鲁, 等. 西藏浪错兰格湖裸鲤种群繁殖生物学特征[J]. 动物学杂志, 2020, 55(1): 58-66.]
- [53] Yan S L. Study on the biology of *Gymnocypris eckloni* and the research of reproductive property, embryo and artificial cultivation[D]. Nanchong: China West Normal University, 2016. [鄯思利. 花斑裸鲤的生物学特性、繁殖特性、胚胎发育及人工培育的研究[D]. 南充: 西华师范大学, 2016.]
- [54] Xiong F. Studies on biology of *Gymnocypris przewalskii przewalskii* (Kessler)[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2003. [熊飞. 青海湖裸鲤繁殖群体生物学[D]. 武汉: 华中农业大学, 2003.]
- [55] Zhu Y L. Research on growth and reproduction of *Gymnocypris przewalskii*[D]. Chongqing: Southwest University, 2018. [朱奕龙. 青海湖裸鲤生长与繁殖的研究[D]. 重庆: 西南大学, 2018.]
- [56] Xie Z H, Lü H J, Fu M, et al. A comparative study of reproductive characteristics among different spawning stocks of naked carp *Gymnocypris przewalskii*[J]. Progress in Fishery Sciences, 2021, 42(1): 84-91. [谢振辉, 吕红健, 付梅, 等. 青海湖裸鲤不同繁殖群体繁殖特性的比较研究[J]. 渔业科学进展, 2021, 42(1): 84-91.]
- [57] He D K, Chen Y F, Cai B. Histological studies on the gonadal development of an endemic Tibet fish *Gymnocypris namensis*[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2001, 25(1): 1-13. [何德奎, 陈毅峰, 蔡斌. 纳木错裸鲤性腺发育的组织学研究[J]. 水生生物学报, 2001, 25(1): 1-13.]
- [58] Huo B. Study on the biology and population dynamics of *Oxygymnocypris stewartii*[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2014. [霍斌. 尖裸鲤个体生物学和种群动态学研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2014.]
- [59] Wang W L. Study of *Cymnocypris chilianensis* artificial reproduction technology, embryonic development and the rule of oxygen[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2014. [王万良. 祁连山裸鲤人工繁殖技术、胚胎发育及其耗氧规律的研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2014.]
- [60] He D K, Chen Y F, Chen Z M, et al. Histological studies on the gonadal development of *Gymnocypris selincuoensis*[J]. Journal of Fisheries of China, 2001, 25(2): 97-102, 188. [何德奎, 陈毅峰, 陈自明, 等. 色林错裸鲤性腺发育的组织学研究[J]. 水产学报, 2001, 25(2): 97-102, 188.]
- [61] Wan F J. Aquatic biotic resources and biology of *Schizopygopsis stoliczkai stoliczkai* Steindachner in Shiquan River[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2004. [万法江. 狮泉河水生生物资源和高原裸裂尻鱼的生物学研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2004.]
- [62] Duan Y J. Study on the biology and population dynamics of *Schizopygopsis younghusbandi*[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2015. [段友健. 拉萨裸裂尻鱼个体生物学和种群动态研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2015.]
- [63] Zhou C P. Reproductive biology of *Schizopygopsis malacanthus baopingensis*[D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2007. [周翠萍. 宝兴裸裂尻鱼的繁殖生物学研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2007.]
- [64] Hu H R. Studies on age and growth characteristics and reproductive biology of *Schizopygopsis malacanthus chengi* in Chuosijia River[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2012. [胡华锐. 绰斯甲河大渡裸裂尻鱼年龄与生长特性和繁殖群体生物学研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2012.]
- [65] Zhang Y P, Lou Z Y, Su J H, et al. Artificial propagation of *Platypharodon extremus*[J]. Journal of Fisheries of China, 2010, 34(11): 1698-1703. [张艳萍, 娄忠玉, 苏军虎, 等. 极边扁咽齿鱼人工繁殖技术[J]. 水产学报, 2010, 34(11): 1698-1703.]
- [66] Niu C J, Lou A R, Sun R Y, et al. Foundations In Ecology[M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press, 2015. [牛翠娟, 娄安如, 孙儒泳, 等. 基础生态学[M]. 3版. 北京: 高等教育出版社, 2015.]
- [67] Fei H N, Zhang S Q. Science of Aquatic Resources[M]. Beijing: China Science and Technology Press, 1990. [费鸿年, 张诗全. 水产资源学[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1990.]
- [68] Ma B S, Wei K J, Zhao T Y, et al. Research progress on the systematic evolution and plateau adaptation of Schizothoracine fishes[J]. Journal of Lake Sciences, 2023, 35(3): 808-824. [马宝珊, 魏开金, 赵天一, 等. 裂腹鱼类系统进化及高原适应性研究进展[J]. 湖泊科学, 2023, 35(3): 808-824.]
- [69] Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China. Notice of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs on the Scope and Time of the Ban on Fishing in Key Waters of the Yangtze River Basin[CP/OL]. <http://>

www.cjyzbgs.moa.gov.cn/tzgg/201912/t20191227_6334009.htm. [农业农村部. 农业农村部关于长江流域重点水域禁

捕范围和时间的通告[CP/OL]. http://www.cjyzbgs.moa.gov.cn/tzgg/201912/t20191227_6334009.htm]

Reproductive characteristics and population growth potential of *Gymnoditychus pachycheilus* in the middle reach of the Yalong River

LI Xiaoqin¹, ZENG Rukui², NI Dafu¹, HA Xi², REN Junquan¹, XU Dan², TIAN Huiwu³, WAN Zhuokun¹, LIANG Jiajun¹, FU Mei¹, YAO Weizhi¹, LYU Hongjian¹

1. College of Fisheries, Southwest University; Conservation and Research Center for Aquatic Biodiversity in the Upper Reaches of Yangtze River, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Research Center of Fishery Resources and Environment of Southwest University, Chongqing 400715, China;
2. Yalong River Hydropower Development Company, Ltd., Chengdu 610000, China;
3. Yangtze River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuhan 430223, China

Abstract: *Gymnoditychus pachycheilus* (248 individuals) were collected from the middle reach of Yalong River from October 2020 to May 2022 and used to study reproductive characteristics and assess its population growth potential. The results showed that the number of samples with phase-I and phase-II gonads was 66 and 143, respectively. No individual with phase-VI gonad was observed. The average gonadosomatic index (GSI) of male and female samples were $(5.21 \pm 0.93)\%$ and $(4.75 \pm 0.87)\%$, respectively. The average egg diameter of the 24 female samples was (2.14 ± 0.30) mm, and the spawning type of female *G. pachycheilus* belongs to the unimodal single spawning type. The average absolute and relative fecundity of the female samples were (9054 ± 2310) eggs and (6.56 ± 0.69) eggs/g, respectively. A significant positive correlation was observed between absolute fecundity and standard length, body weight ($P < 0.05$). However, no significant correlation was observed between absolute fecundity, and gonad weight ($P > 0.05$). Of the 182 samples that could be sexed, the sex ratio was $1.49 : 1 (\text{♀} : \text{♂})$, and both the female and male samples presented the same minimum sexually mature age (4 years old). Furthermore, considering the constraints imposed by their biological characteristics and the detrimental impacts of habitat changes and human disturbances on population dynamics, the population growth potential of *G. pachycheilus* inhabiting the middle reaches of the Yalong River is limited, posing significant challenges for its future development.

Key words: Schizothoracinae; *Gymnoditychus pachycheilus*; reproductive characteristics; population growth potential

Corresponding author: LYU Hongjian. E-mail: hongjianlv@swu.edu.cn