

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20201207004

http://www.yykxjz.cn/

李新丹, 肖新平, 周卫国, 罗江, 周杨浩, 荣义峰, 祁洪芳, 史建全, 杜浩. 青海湖裸鲤的游泳能力及鱼梯通过效果. 渔业科学进展, 2022, 43(2): 44–52

LI X D, XIAO X P, ZHOU W G, LUO J, ZHOU Y H, RONG Y F, QI H F, SHI J Q, DU H. Swimming capacity of *Gymnocypris przewalskii* and the efficiency of fish passing the fish ladder. Progress in Fishery Sciences, 2022, 43(2): 44–52

青海湖裸鲤的游泳能力及鱼梯通过效果*

李新丹^{1,2} 肖新平² 周卫国³ 罗江² 周杨浩^{2,4}
荣义峰^{1,2} 祁洪芳³ 史建全³ 杜浩^{1,2,3,4①}

(1. 上海海洋大学海洋科学学院 上海 201306; 2. 中国水产科学研究院长江水产研究所
农业农村部淡水生物多样性保护重点实验室 湖北 武汉 430223; 3. 青海湖裸鲤繁育与保护重点实验室
青海 西宁 810016; 4. 华中农业大学 湖北 武汉 430070)

摘要 本研究采用递增流速法对青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalskii*)野生洄游群体和人工养殖 1 龄、2 龄群体的临界游泳速度进行测试, 采用固定流速法和人工模拟鱼梯对野生群体的克流能力进行评估。结果显示, 野生洄游组的绝对临界游泳速度(U_{crit}) (35.73 ± 6.56) cm/s 与养殖 1 龄组 (31.66 ± 9.97) cm/s 相比差异不显著($P > 0.05$), 但显著低于养殖 2 龄组 (57.77 ± 10.25) cm/s ($P < 0.01$)。比较分析表明, 养殖 1 龄组 (3.25 ± 1.42) BL/s、养殖 2 龄组 (2.71 ± 0.61) BL/s 和野生洄游组 (1.71 ± 0.35) BL/s 的相对临界游泳速度(U'_{crit}) 随体长和年龄的增加呈下降趋势($P < 0.01$)。野生洄游组雄鱼的 U'_{crit} (1.96 ± 0.27) BL/s 显著高于雌鱼 (1.54 ± 0.31) BL/s ($P < 0.01$), 而养殖 1 龄组和养殖 2 龄组中不同性别间无显著差异($P > 0.05$)。青海湖裸鲤野生群体在高流速 100 cm/s 时的持续游泳时间极短 (27.67 ± 5.67) s, 持续游泳时间与水流速度呈显著负相关($P < 0.01$)。野生洄游群体在 3 级不同鱼梯的通过率差异显著 ($P < 0.01$), 最低通过率仅为 36%。本研究表明, 青海湖裸鲤作为高海拔、高盐碱环境的典型冷水性鱼类, 其游泳能力相对较弱, 在洄游过程中更容易受到水坝等障碍的影响。本研究结果可为今后鱼梯设计和优化及青海湖裸鲤洄游群体保护提供基础数据。

关键词 青海湖裸鲤; 临界游泳速度; 洄游障碍; 鱼梯

中图分类号 Q145 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2022)02-0044-09

不同环境和体型的鱼类游泳能力存在显著差异 (Fu *et al.*, 2014)。游泳能力影响着鱼类在水流中位置的保持、食物与配偶的搜索、适宜生境的探寻 (Brett, 1964)。由于鱼类躲避渔具捕捞与其游泳能力关系密切, 20 世纪 60 年代末, 人们开展大量鱼类游泳能力实验应用于捕捞技术。随着我国的水力资源开发, 过

鱼设施的建设需求越来越高, 作为基础设计参数的鱼类游泳能力成为技术讨论的重要内容 (陈凯麒等, 2012)。游泳能力的好坏决定着鱼类能否通过鱼梯。王永猛等 (2020) 采用递增流速法对雅砻江长丝裂腹鱼 (*Schizothorax dolichonema*) 与齐口裂腹鱼 (*Schizothorax prenanti*) 的游泳能力进行测试, 长丝裂

* 青海省自然科学基金面上项目 (2018-ZJ-908) 和中央公益性基本科研业务费项目 (2020TD08; 2019 HY-JC01) 共同资助 [This work was supported by Project of Natural Science Foundation of Qinghai Province (2018-ZJ-908), and Basic Scientific Research Funds for the Central Public Welfare (2020TD08; 2019 HY-JC01)]. 李新丹, E-mail: li_xindan@163.com

① 通讯作者: 杜浩, 研究员, E-mail: duhao@yfi.ac.cn

收稿日期: 2020-12-07, 收修改稿日期: 2021-01-15

腹鱼和齐口裂腹鱼的临界游泳速度分别为 (4.90 ± 1.73) BL/s 和 (6.88 ± 2.82) BL/s, 突进游泳速度分别为 (9.77 ± 1.72) BL/s 和 (11.75 ± 2.77) BL/s (BL 为体长), 二者的感应流速均 < 0.2 m/s。鱼类游泳能力研究的各项参数为鱼梯的设计提供了科学依据, 与鱼类游泳能力相适应的鱼梯才能达到良好的过鱼效果。游泳能力的研究对于洄游性鱼类保护具有重要意义。

青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalskii*)属鲤形目(Cypriniformes), 鲤科(Gyprinidae), 裂腹鱼亚科(Schizothoracinae), 裸鲤属(*Gymnocypris*), 是一种内陆耐盐碱性鱼类, 常年栖于青海湖中, 个体性成熟期较晚, 一般 3~4 龄达到性成熟(张信等, 2005; 谢振辉等, 2021), 每年 4~8 月由青海湖向周边入湖河流进行生殖性洄游(O'Bryan *et al.*, 2010)。2004 年, 青海湖裸鲤被《中国物种红色名录》收录并列为濒危物种(汪松等, 2004)。青海湖裸鲤是青海湖中唯一的经济鱼类, 处于青海湖生态系统的核心地位(朱松泉等, 1975)。由于拦河筑坝破坏了青海湖与周边河流的连通性, 造成河流生态环境碎片化, 阻断了青海湖裸鲤产卵亲鱼的洄游通道, 导致青海湖裸鲤产卵场面积萎缩, 严重影响了自然种群资源量的补充和渔业生态环境。鱼梯作为上下游水生生物交流的生态廊道在一定程度上缓解了青海湖裸鲤当前所面临的困境。目前, 尚未有青海湖裸鲤游泳能力相关的研究报道, 对青海湖裸鲤游泳能力进行研究可为过鱼通道的设计提供科学支撑。

本研究以生殖洄游期的野生青海湖裸鲤及人工养殖的 1 龄和 2 龄青海湖裸鲤为研究对象, 先采用递增流速法对其临界游泳速度进行测试, 比较不同规格青海湖裸鲤的游泳能力; 然后, 采用固定流速法和模拟鱼梯来评估野生洄游青海湖裸鲤的克流能力, 从而为过鱼设施的设计和优化及未来青海湖裸鲤的生殖洄游保护提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 实验鱼

实验所用的生殖洄游期野生群体为 2019 年 7 月在距离青海湖河口 3 km 左右的泉吉河捕获, 暂养于青海湖裸鲤增殖放流站(青海省刚察县)。挑选健康无损伤的野生青海湖裸鲤 236 尾为研究对象。实验所用的人工养殖青海湖裸鲤来自青海湖裸鲤救护中心, 其中, 1 龄、2 龄组各 30 尾。实验前将实验鱼置于室内暂养池中, 禁食暂养 2 d 后开始实验。暂养期间, 采用流水养殖, 每天换水量约 50%, 保证溶解氧(DO)

> 6 mg/L。实验期间, 水温为 $(11.55 \pm 0.95)^\circ\text{C}$ 。各实验所用实验鱼的具体形态学参数见表 1。

1.2 临界游泳速度测试

本研究中, 测试临界游泳速度及游泳耐受时间的沉水半开放式装置参考 Du 等(2014)的研究方法。测试临界游泳速度的装置如图 1。该装置包括: 进水口(1)和出水口(9)进行水位调节, 水泵(3)将水槽中的水泵入测试管道的缓冲区(4), 测试区(6)流速通过变频器(2)调节水泵(3)功率从而间接调节试验管道内水流速度实现, 测试区(6)前后由隔网(5、7)分隔, (8)为隔网。实验装置的缓冲区(4)和测试区直径内径为 21.50 cm 透明聚乙烯圆形管道, 其中, 缓冲区(4)长 80 cm, 测试区(6)长 1 m。

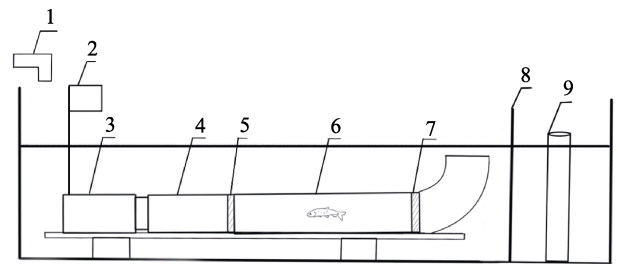


图 1 游泳能力测试装置

Fig.1 Swimming ability testing device

实验前, 多次调节变频器, 记录并测试每个变频频率对应的流速值, 得到系统的水流流速递增表。

临界游泳速度的测定采用递增流速法(Brett, 1964)。首先, 使实验鱼在 5 cm/s 的水流下适应 1 h, 以消除在转移过程中对其产生的影响, 然后, 每 30 min 速度增加 5 cm/s, 直至实验鱼疲劳不能继续抵抗水流游泳, 实验测试完成。实验鱼疲劳判定依据为实验鱼停靠在下游筛网, 轻拍下游水面 20 s, 鱼体无反应(涂志英等, 2012)。将青海湖裸鲤分为养殖 1 龄、养殖 2 龄和野生洄游组群体, 每组各 30 尾用于临界游泳速度测试。绝对临界游泳速度(U'_{crit} cm/s)的计算:

$$U'_{crit} = U_{max} + \frac{t}{\Delta t} \Delta U \quad (1)$$

式中, U_{max} 为实验鱼能够完成持续游泳时间的游泳速度最大值; Δt 为每次改变水流速度的时间间隔(20 min); t 为最高水流速度下的实验鱼游泳时间(min); ΔU 为每次水流速度的变化量(5 cm/s)。

相对临界游泳速度(U'_{crit} , BL/s)的计算:

$$U'_{crit} = \frac{U_{crit}}{BL} \quad (2)$$

表 1 游泳能力测试相关参数
Tab.1 Test parameters related to swimming ability

游泳耐力测试 Swimming ability test	实验鱼 Experimental fish	样本量 Numbers	全长 Total length/cm	体长 Body length/cm	湿重 Wet weight/g	$U_{crit}/(cm/s)$	$U_{crit}/(BL/s)$
临界游泳速度 Critical swimming speed	养殖 1 龄群体 1-year-old cultured population	30	♂15.30±4.62 ^a ♀12.90±2.28 ^a	♂10.87±4.27 ^b ♀11.33±4.57 ^a	♂29.90±23.8 ^a ♀38.73±39.65 ^a	♂32.10±7.67 ^a ♀30.94±8.50 ^a	♂2.72±1.01 ^a ♀2.39±0.31 ^a
	养殖 2 龄群体 2-year-old cultured population	30	♂23.51±3.23 ^b ♀27.01±2.15 ^a	♂20.68±3.33 ^a ♀23.28±1.81 ^a	♂116.76±51.43 ^b ♀165.08±37.69 ^a	♂57.72±10.98 ^a ♀57.83±9.03 ^a	♂2.86±0.69 ^a ♀2.49±0.36 ^a
	野生洄游群体 Wild migratory population	30	♂24.62±2.41 ^a ♀27.87±1.85 ^a	♂21.13±2.24 ^a ♀22.28±1.82 ^a	♂71.31±25.94 ^b ♀107.98±20.73 ^a	♂37.90±5.96 ^a ♀34.28±6.54 ^a	♂1.96±0.27 ^a ♀1.54±0.31 ^b
游泳耐力 Swimming endurance	野生洄游群体 Wild migratory population	66	23.92±2.53	20.70±2.45	83.77±31.35	—	—
鱼梯通过效果 Effect of the fish ladder passing	野生洄游群体 Wild migratory population	140	23.60±2.37	20.62±2.42	87.96±29.35	—	—

注：表中数据均以平均值±标准差(Mean±SD)表示；实验期间所有实验鱼无重复利用情况。临界游泳速度测试不同群体间的数据采用 Mann-Whitney U 检验进行统计学分析，相同群体组内不同性别间采用独立样本分析。同一列上标字母不同的数据表示差异显著(P<0.05)

Note: Data in the table were expressed as Mean±SD. There was no reuse of all the experimental fish during the experiment. Data of critical swimming speed test among different groups were statistically analyzed by Mann-Whitney U test, and independent sample analysis was conducted among different genders in the same group. Data with different superscript letters in the same column indicate significant differences (P<0.05)

式中, U'_{crit} 为相对临界游泳速度(BL/s)。本研究所用实验鱼身体的横截面积均小于游泳管横截面积的 10%, 未引发阻挡效应, 故无需校正(Peake, 2004)。

1.3 鱼梯通过效果评估

1.3.1 游泳耐力测试 耐久游泳速度是指持续游泳时间为 20 s~200 min 的速度值(涂志英等, 2011)。本研究采用固定流速法(Brett, 1964), 对 66 尾野生洄游青海湖裸鲤[体长为(20.70±2.45) cm/s, 体重为(83.77±31.35) g]的游泳耐力进行测试(表 1)。根据临界游泳速度测试结果设定游泳耐力测试的目标流速。在最大临界游泳速度的基础上依次提高 20% (60 cm/s)、60% (80 cm/s)和 100% (100 cm/s)作为实验水流速度(目标流速), 3 种流速分别有 25、21 和 20 尾野生洄游青海湖裸鲤用于实验。为避免转移实验鱼过程给接下来的实验带来干扰, 首先, 使实验鱼在 5 cm/s 流速下适应 30 min, 然后, 将水流速度直接调至设定目标流速后开始计时, 直至实验鱼疲劳, 结束实验记录时间。

1.3.2 鱼梯通过效果实验 根据对沙柳河、泉吉河鱼梯进行观察及原位测量结果, 在实验场地铺设 4 级阶梯, 每个阶梯之间的间隔 100 cm, 鱼梯宽度为 30 cm, 每级阶梯高度差 10 cm, 最低阶梯高为 15 cm, 阶梯 3 和阶梯 4 高度一致。阶梯 4 用作水流缓冲区, 阶梯 1~3 为实验区(图 2)。通过蓄水池控制流速, 使阶梯 1、阶梯 2 和阶梯 3 的流速分别为(41.00±0.99)、(55.86±2.39)和(74.57±2.49) cm/s。每组过梯实验选用实验鱼 20 尾, 将实验鱼放入阶梯 1 和隔网中间区域对过梯进行观察, 实时统计并记录各级阶梯实验鱼的通过数量, 鱼梯通过实验以野生洄游青海湖裸鲤为研究对象, 每组实验周期为 3 h, 共进行 7 组。

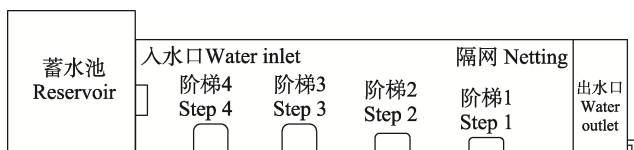


图 2 鱼梯实验场地示意图

Fig.2 Diagram of fish ladder test site

1.4 数据处理

实验数据采用 Excel 2019 和 Origin 2018 软件进行处理和绘图。统计分析采用 SPSS 23.0 软件。体长和临界游泳速度之间的关系采用线性方程回归分析。采用 Kolmogorov-Smirnov 检验数据正态分布情况, 符合正态分布的数据进行独立样本检验, 反之则采用 Mann-Whitney U 检验对实验数据进行统计学分析。

统计数据均以平均值±标准差(Mean±SD)表示, 以 $P<0.05$ 作为数据均值差异达到显著性的标准。

2 结果与分析

2.1 青海湖裸鲤的临界游泳速度

30 尾人工养殖 1 龄青海湖裸鲤(养殖 1 龄组)的 U_{crit} 和 U'_{crit} 分别为(31.66±9.97) cm/s 和(3.25±1.42) BL/s; 30 尾人工养殖 2 龄青海湖裸鲤(养殖 2 龄组)的 U_{crit} 和 U'_{crit} 分别为(57.77±10.25) cm/s 和(2.69±1.36) BL/s; 30 尾生殖洄游期野生青海湖裸鲤(野生洄游组)的 U_{crit} 和 U'_{crit} 分别为(35.73±6.56) cm/s 和(1.71±0.35) BL/s (表 1)。野生洄游组的 U_{crit} 和养殖 1 龄组相比差异不显著($P=0.058$); 野生洄游组($P<0.01$)和养殖 1 龄组($P=0.000$)的 U_{crit} 均显著低于养殖 2 龄组; 野生洄游组的 U'_{crit} 显著低于养殖 1 龄组($P<0.01$)和养殖 2 龄组($P<0.01$); 养殖 1 龄组和养殖 2 龄组的 U'_{crit} 相比差异不显著($P=0.464$)(图 3)。

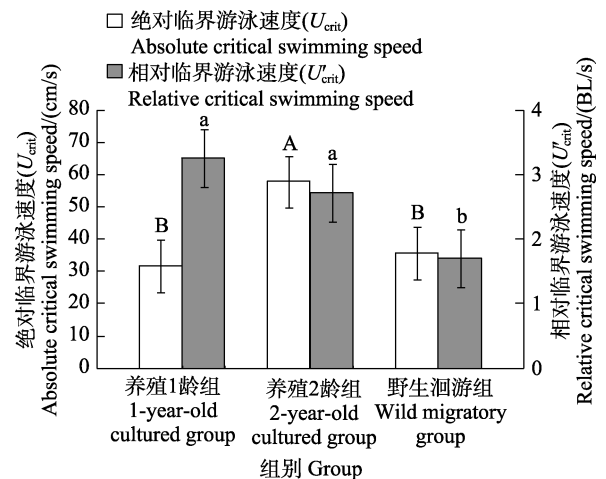


图 3 青海湖裸鲤绝对临界游泳速度(U_{crit})和相对临界游泳速度(U'_{crit})

Fig.3 Absolute critical swimming speed and critical swimming speed of *G. przewalskii*

大写字母 AB 和小写字母 ab 分别为绝对临界游泳速度(U_{crit})和相对临界游泳速度(U'_{crit})统计差异标注, 不同字母表示差异显著($P<0.05$), 下同 AB and ab are the statistical difference marks of absolute critical swimming speed (U_{crit}) and relative critical swimming speed (U'_{crit}) respectively, and different letters indicate significant difference ($P<0.05$), the same as below

2.2 不同体长和性别组的临界游泳速度

通过对 3 种青海湖裸鲤群体的临界游泳速度分析发现, 青海湖裸鲤的体长随临界游泳速度的增加而增加, U_{crit} 随体长的增加而减少(图 4)。养殖 1 龄组

青海湖裸鲤不同性别的 U_{crit} ($P=0.814$) 和 U'_{crit} ($P=0.565$) 无显著差异; 养殖 2 龄组青海湖裸鲤不同性别的 U_{crit} ($P=0.978$) 和 U'_{crit} ($P=0.104$) 相比差异不显著; 野生洄游组不同性别青海湖裸鲤的 U_{crit} 无显著性差异 ($P=0.053$), 雄鱼的 U'_{crit} (1.96 ± 0.27) BL/s 显著高于雌鱼 (1.54 ± 0.31) BL/s ($P<0.01$) (图 5)。

2.3 青海湖裸鲤游泳耐力测试

采用固定流速法对青海湖裸鲤野生洄游群体在不同流速下持续游泳时间测试结果显示, 在 60 cm/s 流速下, 25 尾实验鱼中 36% (9 尾) 持续游泳时间在 1 min 以内, 48% (12 尾) 持续游泳时间在 1~5 min 之间, 16% (4 尾) 持续游泳时间在 5~15 min 之间; 在 80 cm/s 流

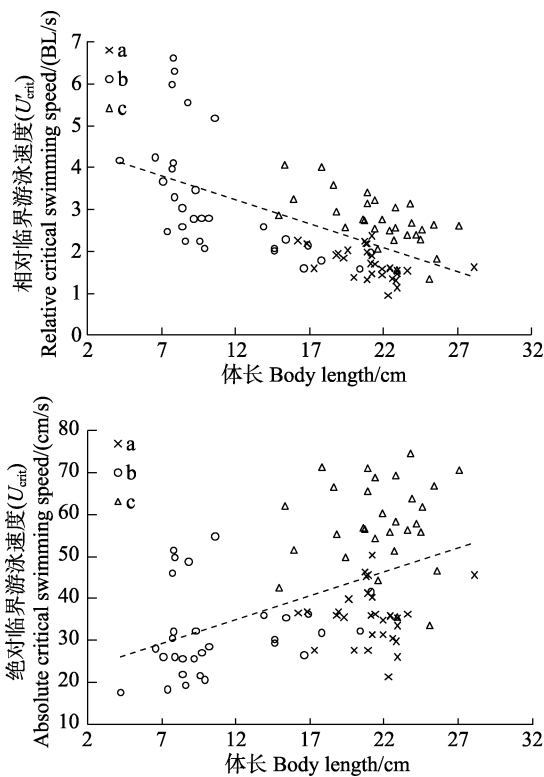


图 4 青海湖裸鲤临界游泳速度与体长的关系
Fig.4 The relationship between body length and critical swimming speed of *G. przewalskii*

体长与绝对临界游泳速度 (U_{crit}) 和相对临界游泳速度 (U'_{crit}) 二者的拟合方程分别为 ($y=1.148x+21.163$, $R^2=0.22$, $P<0.01$) 和 ($y=-0.115x+4.607$, $R^2=0.38$, $P<0.01$)。

a: 生殖洄游期野生青海湖裸鲤; b: 人工养殖 1 龄青海湖裸鲤; c: 人工养殖 2 龄青海湖裸鲤

The fitting equations of body length and absolute critical swimming speed (U_{crit}) and relative critical swimming speed (U'_{crit}) are ($y=1.148x+21.163$, $R^2=0.22$, $P<0.01$), and ($y=-0.115x+4.607$, $R^2=0.38$, $P<0.01$), respectively. a: *G. przewalskii* wild during reproductive migration; b: 1-year-old *G. przewalskii* cultured; c: 2-year-old *G. przewalskii* cultured

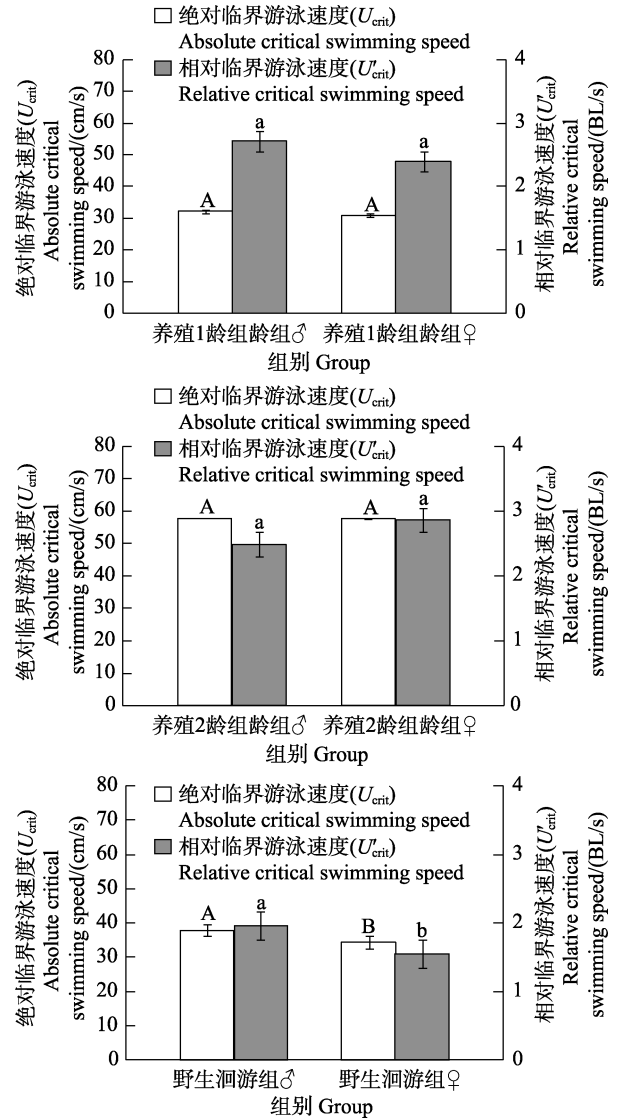


图 5 青海湖裸鲤临界游泳速度与性别的关系
Fig.5 Relationship between sex and critical swimming speed of *G. przewalskii*

速下, 20 尾实验鱼中 80% (16 尾) 持续游泳时间在 1 min 以内, 15% (3 尾) 持续游泳时间在 1~5 min 之间, 5% (1 尾) 持续游泳时间在 5~15 min 之间; 在 100 cm/s 流速下, 21 尾实验鱼的持续游泳时间均集中分布在 1 min 以内, 持续时间为 (27.67 ± 5.67) s (图 6)。不同水流速度下持续游泳时间差异显著, 水流速度与持续游泳时间呈负相关 ($P<0.01$) (图 7)。

2.4 鱼梯通过效果评估

对野生青海湖裸鲤鱼梯通过情况统计发现, 3 h 内, 阶梯 1 (41.00 ± 0.99) cm/s 实验鱼通过率为 84%, 阶梯 2 (55.86 ± 2.39) cm/s 实验鱼的通过率为 60%, 阶梯 3 (74.57 ± 2.49) cm/s 实验鱼通过率为 36%。不同阶梯间通过率差异显著, 随着阶梯水流流速的逐渐增

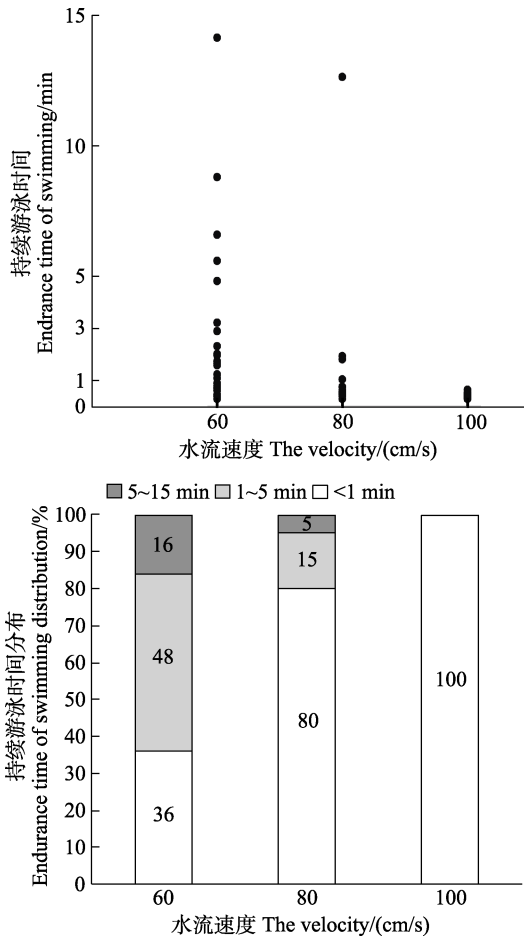


图 6 66 尾实验鱼在不同固定流速下的持续游泳时间
Fig.6 Endurance time of 66 experimental fish at different fixed velocity

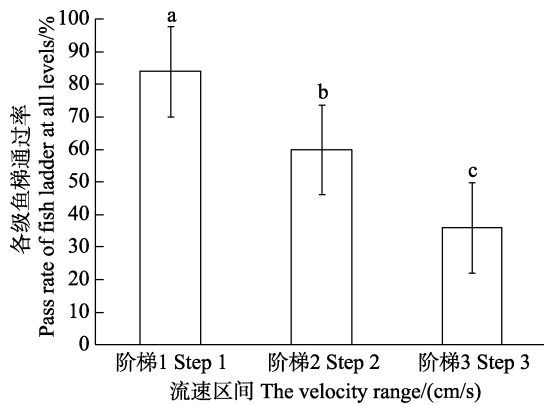


图 7 不同流速区间实验鱼的通过情况
Fig.7 The passage of experimental fish at different velocity
大, 实验鱼的通过率显著减小($P<0.01$)。

3 讨论

3.1 青海湖裸鲤的游泳能力

鱼类游泳能力关系到其洄游、捕食、反捕食及繁

殖等生态习性, 可以为水利水电工程过鱼、拦鱼和诱鱼等设施的设计提供依据(于晓明等, 2017)。临界游泳速度作为鱼梯设计的重要参考因素之一, 最早被国外学者研究并应用于鲑鳟鱼类的保护(Kieffer, 2010)。近年来, 我国学者陆续开展了大量关于鱼类游泳能力相关研究。本研究中, 养殖 1 龄青海湖裸鲤幼鱼的临界游泳速度和鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)幼鱼相比更低。29℃~31℃水温下, 鲢(体长为 7.3~16.8 cm)的临界游泳速度为 52~100 cm/s (李会锋等, 2016); 27℃~29℃水温下, 草鱼(体长为 5.0~15.0 cm)临界游泳速度为 68.0~100.0 cm/s (龚丽等, 2015)。于晓明等(2017)研究表明, 低温能使能量底物的利用及转化效率降低, 进而导致游泳能力下降。青海湖裸鲤是典型的高原冷水性鱼类, 故推测水温可能是导致其游泳能力较弱的重要原因。本研究结果表明, 野生洄游青海湖裸鲤的临界游泳速度相较于短须裂腹鱼(*Schizothorax wangchiachii*)和巨须裂腹鱼(*Schizothorax macropogon*)更低。在 12.1℃~16.1℃水温时短须裂腹鱼[体长为(23.83±2.47) cm]的临界游泳速度为(75.04±7.60) cm/s (3.17±0.42) BL/s (张沙龙等, 2016); 在 10℃水温时巨须裂腹鱼[体长(24.6±2.6) cm]的临界游泳速度为(109.0±7.0) cm/s (4.40±0.16) BL/s (涂志英等, 2012)。鱼类游泳能力与其生物进化过程相适应, 与生活习性有关(石小涛等, 2012)。除了水温之外, 栖息环境也会影响鱼类的游泳能力, 如生活在急流中的鱼类一般具有更高的游泳速度, 而生活在静水中的鱼类游泳速度更低(吴青怡等, 2016)。本研究中, 青海湖裸鲤野生群体常年栖息于高盐碱、高海拔、饵料贫乏的青海湖, 与短须裂腹鱼(金沙江)和巨须裂腹鱼(雅鲁藏布江)栖息环境的差异可能是导致野生青海湖裸鲤游泳能力更低的重要原因(吴青怡等, 2016)。

本研究中, 野生洄游群体年龄均在 3 龄以上, 其游泳能力显著低于养殖 2 龄组, 同时, 养殖 2 龄组游泳能力显著高于养殖 1 龄组。这可能体现的是发育阶段的固有差异(曾令清等, 2018)。因环境不同, 随着青海湖裸鲤年龄的增长其体重和体长增加并无明显规律, 致使年龄增长的同时其游泳能力并不一定得到提升。胭脂鱼(*Myxocyprinus asiaticus*)仔鱼随着日龄的增加其 U_{crit} 也表现出先增加后降低的趋势(石小涛等, 2013)。另外, 本实验中, 养殖 1 龄、养殖 2 龄和野生洄游组处于不同的发育阶段, 日常的摄食水平存在差异, 这可能导致不同年龄间表现出游泳能力差异(曾令清等, 2018; 徐革锋等, 2016), 具体原因还有待进

一步验证。

通过不同性别组的临界游泳速度对比分析发现,仅野生洄游期青海湖裸鲤的 U'_{crit} 在不同性别间表现出显著差异。本研究中,野生青海湖裸鲤雌鱼的体长、体重显著高于雄鱼,这种雌雄规格差异可能导致了洄游时期青海湖裸鲤雌鱼和雄鱼的 U'_{crit} 的差异(Hammer, 1995; Makiguchi *et al.*, 2017)。如洄游时期鲑鱼(*Oncorhynchus gorbusha*)雄性大于雌性,雄鱼的 U_{crit} 显著高于雌性(Makiguchi *et al.*, 2017)。在洄游过程中,青海湖裸鲤雌鱼性腺逐渐发育成熟,机体能量逐步向性腺进行转移,洄游时青海湖裸鲤性别间 U'_{crit} 的差异可能是不同性别间体能消耗能量调度差异的体现(吴朗等, 2013; Makiguchi *et al.*, 2017)。

3.2 鱼梯对青海湖裸鲤生殖洄游的影响

水坝等水利工程的修建造成的河流碎片化已成为全球正在面临的一个重大挑战(Belletti *et al.*, 2020)。20世纪70年代,为发展农业,在青海湖的入湖河流修建水坝,阻碍了青海湖裸鲤的生殖洄游。为缓解水利设施对青海湖裸鲤洄游造成的阻碍,2006年首次在青海湖裸鲤洄游产卵的沙柳河修建了过鱼通道,之后经过多次改良才初显过鱼成效(吴晓春等, 2014)。近年来,受水利工程的修建和取水的影响,现有的鱼道设施不能有效发挥作用(郭守财, 2019)。青海湖裸鲤游泳能力参数在今后过鱼设施的修建与改良过程中至关重要。本研究中,青海湖裸鲤游泳耐力实验结果显示,高流速为100 cm/s时,青海湖裸鲤持续游泳时间为(27.67±5.67) s。鱼类在洄游过程中,通过高流速区时往往需要较长时间保持高速游泳,如洄游的红大马哈鱼(*Oncorhynchus nerka*)在通过弗雷泽河一段通道时,持续3 min游泳速度大于临界游泳速度(Hinch *et al.*, 2000)。鱼梯实验中阶梯3(74.57±2.49) cm/s通过率仅为36%。综上所述,鱼梯流速对青海湖裸鲤的过梯效率影响显著。结合实际测量在沙柳河的过鱼通道处,高流速区流速达100 cm/s,青海湖裸鲤从该水域上溯,虽有一定的过鱼效果,但效果不佳。结合过鱼对象的游泳能力来设计鱼梯流速,才能达到最佳的过鱼效果。建议以青海湖裸鲤为过鱼对象的鱼梯修建和改良过程中,需要考虑青海湖裸鲤的游泳速度和克流能力,适当降低鱼梯流速才能达到更好的过鱼效果。

综上所述,青海湖裸鲤作为高海拔、高盐碱环境具有生殖洄游习性的冷水鱼类,其游泳能力相对较弱,在洄游过程中更容易受到水坝等障碍的影响。本研究目前获得了野生洄游期青海湖裸鲤及人工养殖青海湖裸鲤临界游泳速度及野生洄游期青海湖裸鲤克

流能力基础数据,对过鱼设施的优化、改良、维护水域生态平衡及青海湖裸鲤种群资源的保护具有重要意义。

参 考 文 献

- BELLETTI B, DE LEANIZ C G, JONES J, *et al.* More than one million barriers fragment Europe's rivers. *Nature*, 2020, 588(7838): 436–441
- BRETT J R. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1964, 21(5): 1183–1226
- CHEN K Q, CHANG Z N, CAO X H, *et al.* Recent progress in studies of overland flow resistance. *Journal of Hydraulic Engineering*, 2012, 43(2): 182–188 [陈凯麒, 常仲农, 曹晓红, 等. 我国鱼道的建设现状与展望. *水利学报*, 2012, 43(2): 182–188]
- DU H, WEI Q W, XIE X, *et al.* Improving swimming capacity of juvenile Dabry's sturgeon, (*Acipenser dabryanus* Duméril, 1869) in current-enriched culture tanks. *Journal of Applied Ichthyology*, 2014, 30: 1445–1450
- FU S J, FU C, YAN G J, *et al.* Interspecific variation in hypoxia tolerance, swimming performance and plasticity in cyprinids that prefer different habitats. *The Journal of Experimental Biology*, 2014, 217(4): 590–597
- GONG L, WU Y H, BAI Y B L F, *et al.* Experimental study on swimming capability and swimming behavior of juvenile grass carp. *Journal of China Institute of Water Resources and Hydropower Research*, 2015, 13(3): 211–216 [龚丽, 吴一红, 白音包力皋, 等. 草鱼幼鱼游泳能力及游泳行为试验研究. *中国水利水电科学研究院学报*, 2015, 13(3): 211–216]
- GUO S C. Design of migratory fish passage in Qinghai Lake. *Water Conservancy Technical Supervision*, 2019, 149(3): 216–218 [郭守财. 青海湖洄游鱼道设计. *水利技术监督*, 2019, 149(3): 216–218]
- HAMMER C. Fatigue and exercise tests with fish. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A: Physiology*, 1995, 112(1): 1–20
- HINCH S G, BRATTY J. Effects of swim speed and activity pattern on success of adult sockeye salmon migration through an area of difficult passage. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2000, 129(2): 598–606
- KIEFFER J D. Perspective-exercise in fish: 50+ years and going strong. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 2010, 156(2): 163–168
- LI H F, CAI D S, YANG P S. Swimming ability and behavior of different sized silver carp. *Journal of Hydroecology*, 2016, 37(3): 88–92 [李会锋, 蔡德所, 杨培思. 鲢幼鱼游泳能力及游泳行为的试验研究. *水生态学杂志*, 2016, 37(3): 88–92]
- MAKIGUCHI Y, NII H, NAKAO K, *et al.* Sex differences in metabolic rate and swimming performance in pink salmon

- (*Oncorhynchus gorbusha*): The effect of male secondary sexual traits. *Ecology of Freshwater Fish*, 2017, 26(2): 322–332
- O'BRYAN D M, XIE Z, WANG Y, *et al.* Phylogeography and conservation genetics of Lake Qinghai scaleless carp *Gymnocypris przewalskii*. *Journal of Fish Biology*, 2010, 77(9): 2072–2092
- PEAKE S. An evaluation of the use of critical swimming speed for determination of culvert water velocity criteria for smallmouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2004, 133(6): 1472–1479
- SHI X T, CHEN Q W, LIU D F, *et al.* Critical swimming speed of young Chinese sucker (*Myxocyprinus asiaticus*). *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2012, 36(1): 133–136 [石小涛, 陈求稳, 刘德富, 等. 胭脂鱼幼鱼的临界游泳速度. *水生生物学报*, 2012, 36(1): 133–136]
- SHI X T, WANG B, WANG X, *et al.* Ontogenetic changes in schooling behaviour during larval and early juvenile stages of Chinese sucker (*Myxocyprinus asiaticus*). *Journal of Fisheries of China*, 2013(5): 705–710 [石小涛, 王博, 王雪等. 胭脂鱼早期发育过程中集群行为的形成. *水产学报*, 2013(5): 705–710]
- TU Z Y, YUAN X, HAN J C, *et al.* Research progress on swimming ability of fish. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2011(S1): 59–65 [涂志英, 袁喜, 韩京成, 等. 鱼类游泳能力研究进展. *长江流域资源与环境*, 2011(S1): 59–65]
- TU Z Y, YUAN X, WANG C F, *et al.* Swimming capability and activity metabolism of subadult *Schizothorax macropogon*. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2012, 36(4): 682–688 [涂志英, 袁喜, 王从锋, 等. 亚成体巨须裂腹鱼游泳能力及活动代谢研究. *水生生物学报*, 2012, 36(4): 682–688]
- WANG S, XIE Y. Red list of Chinese species. Beijing: Higher Education Press, 2004 [汪松, 解焱. *中国物种红色名录*. 北京: 高等教育出版社, 2004]
- WANG Y M, LI Z M, TU Z Y, *et al.* Fishway design based on the swimming ability of two *Schizothorax* species in the Yalung River, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(8): 2785–2792 [王永猛, 李志敏, 涂志英, 等. 基于雅砻江两种裂腹鱼游泳能力的鱼道设计. *应用生态学报*, 2020, 31(8): 2785–2792]
- WU L, LIU J S, ZHANG G, *et al.* Chemical compositions and energy densities of female neosalanx taihuensis with ovaries at different developmental stages. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2013, 37(3): 444–449 [吴朗, 刘家寿, 张国, 等. 太湖新银鱼卵巢发育不同阶段个体生化组成和能量密度研究. *水生生物学报*, 2013, 37(3): 444–449]
- WU Q Y, CAO Z D, FU S J. Flow velocity selection and its relationship to locomotive energetic metabolism in Chinese bream (*Parabramis pekinensis*) and pale chub (*Zacco platypus*). *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(13): 4187–4194 [吴青怡, 曹振东, 付世建. 鲮鱼和宽鳍鱮幼鱼流速选择与运动能量代谢特征的关联. *生态学报*, 2016, 36(13): 4187–4194]
- WU X C, SHI J Q. Construction and management of fish passage on Shaliu River adjacent to Qinghai Lake, based on ecological restoration. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2014, 30(22): 130–136 [吴晓春, 史建全. 基于生态修复的青海湖沙柳河鱼道建设与维护. *农业工程学报*, 2014, 30(22): 130–136]
- 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*. *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. *渔业科学进展*, 2021, 42(1): 84–91]
- XU G F, MOU Z B, HAN Y, *et al.* Effects of temperature and flow velocity on swimming of juvenile manchurian trout *Brachymystax lenok* (pallas) and the relationship to respiratory metabolism. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2015, 46(4): 786–792 [徐革锋, 牟振波, 韩英, 等. 温度和流速对细鳞鲑(*Brachymystax lenok*)幼鱼游泳能力的影响及其与呼吸代谢的关系. *海洋与湖沼*, 2015, 46(4): 786–792]
- YU X M, CUI W D, CHEN L, *et al.* Effects of water temperature, salinity, and dissolved oxygen on the swimming ability of Japanese pufferfish, *Takifugu rubripes* juveniles. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2017, 24(3): 543–549 [于晓明, 崔闻达, 陈雷, 等. 水温, 盐度和溶氧对红鳍东方鲀幼鱼游泳能力的影响. *中国水产科学*, 2017, 24(3): 543–549]
- ZENG L Q, FU C, FU S J. Individual variation and phenotypic correlations in swimming performance of juvenile crucian carp. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2018, 42(3): 561–570 [曾令清, 付成, 付世建. 鲫幼鱼游泳运动能力的个体变异与表型关联. *水生生物学报*, 2018, 42(3): 561–570]
- ZHANG S L, ZHANG J B, QIAO Y, *et al.* Experimental study on aerobic swimming performance and behavior of *Schizothorax wangchiachii* Fang. *Journal of Hydroecology*, 2016, 37(5): 56–62 [张沙龙, 张家波, 乔晔, 等. 短须裂腹鱼有氧游泳能力及其行为的实验研究. *水生态学杂志*, 2016, 37(5): 56–62]
- ZHANG X, CHEN D Q, YAN L, *et al.* Problem and countermeasure of resource protection in *Gymnocypris przewalskii* in Qianghai Lake. *Freshwater Fisheries*, 2005, 35(4): 57–60 [张信, 陈大庆, 严莉, 等. 青海湖裸鲤资源保护面临的问题与对策. *淡水渔业*, 2005, 35(4): 57–60]
- ZHU S Q, WU Y F. The fish fauna of Qinghai Lake and biology of *Gymnocypris przewalskii* (Kessler). Beijing: Science Press, 1975, 9–26 [朱松泉, 武云飞. *青海湖地区鱼类区系和青海湖裸鲤的生物学*. 北京: 科学出版社, 1975, 9–26]

Swimming Capacity of *Gymnocypris przewalskii* and the Efficiency of Fish Passing the Fish Ladder

LI Xindan^{1,2}, XIAO Xinping², ZHOU Weigu³, LUO Jiang², ZHOU Yanghao^{2,4},
RONG Yifeng^{1,2}, QI Hongfang³, SHI Jianquan³, DU Hao^{1,2,3,4}①

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. Key Laboratory of Freshwater Biodiversity Conservation, Ministry of Agriculture, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuhan, Hubei 430223; China; 3. Qinghai Naked Carp Rescue Center, Xining, Qinghai 810016, China;

4. Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei 430070, China)

Abstract The increasing velocity method was adopted to test critical swimming speed of *Gymnocypris przewalskii* using a wild migratory group and cultured groups of the ages of 1 and 2 years old, and then the fixed velocity method was used to test the swimming endurance of *G. przewalskii*. Finally, we simulated a three-stage fish ladder and calculated and analyzed the efficiency of fish passing the ladder. The results showed that: The absolute critical swimming speed (U_{crit}) of the wild migration group (35.73 ± 6.56) cm/s was significantly lower than that of the 2-year-old cultured group (57.77 ± 10.25) cm/s ($P < 0.01$), but there was no significant difference between the wild migration group and the 1-year-old cultured group (31.66 ± 9.97) cm/s ($P > 0.05$). The relative critical swimming speed (U'_{crit}) of the 1-year-old cultured group (3.25 ± 1.42) BL/s, the 2-year-old cultured group (2.71 ± 0.61) BL/s and the wild migratory group (1.71 ± 0.35) BL/s significantly decreased with the increase of body length and age ($P < 0.01$). The U'_{crit} of males in the wild migratory group (1.96 ± 0.27) BL/s was significantly higher than that of the female (1.54 ± 0.31) BL/s ($P < 0.01$), while there were no significant difference between the sexes in the 1-year-old and 2-year-old cultured groups ($P > 0.05$). The duration of swimming in wild *G. przewalskii* was very short at a high flow rate of 100 cm/s (27.67 ± 5.67) s, and there was a significant negative correlation between the duration of swimming and the flow velocity ($P < 0.01$). The passing rate of wild *G. przewalskii* at three levels of the fish ladder was significantly different ($P < 0.01$), and the lowest pass rate was only 36%. This study shows that *G. przewalskii*, a typical cold-water fish in high altitude and high salinity environments, has a relatively weak swimming ability and is likely to be affected by dams and other obstacles during their migration. The results of this study could provide basic data for the design and optimization of fish ladders and the protection of the migratory populations of *G. przewalskii*.

Key words *Gymnocypris przewalskii*; Critical swimming speed; Migration obstacles; Fish ladder

① Corresponding author: DU Hao, E-mail: duhao@yfi.ac.cn