

DOI: 10.19663/j.issn2095-9869.20190909001

http://www.yykxjz.cn/

谢振辉, 吕红健, 付梅, 赵荣荣, 陈灵涵, 史建全, 祁洪芳, 姚维志. 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

Xie ZH, Lü HJ, Fu M, Zhao RR, Chen LH, Shi JQ, Qi HF, Yao WZ. A comparative study of reproductive characteristics among different spawning stocks of naked carp *Gymnocypris przewalskii*. Progress in Fishery Sciences, 2021, 42(1): 84-91

青海湖裸鲤不同繁殖群体繁殖特性的比较研究*

谢振辉¹ 吕红健¹ 付梅¹ 赵荣荣² 陈灵涵¹
史建全³ 祁洪芳³ 姚维志^{1①}

(1. 西南大学动物科技学院 西南大学渔业资源环境研究中心 国家贝类产业技术体系重庆综合试验站 重庆 400715;
2. 中国水产科学研究院黄海水产研究所 农业农村部海洋渔业可持续发展重点实验室 青岛市海水鱼类
种子工程与生物技术重点实验室青岛 266071; 3. 青海湖裸鲤救护中心 西宁 810016)

摘要 2017年7月~2018年6月,在青海湖的洱海、大湖、黑马河口、泉吉河口、沙柳河口和布哈河口6处采样点,共采集青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalskii*)繁殖群体样本295尾,对不同繁殖群体的繁殖特性进行比较研究。结果显示,除泉吉河口的性比(♀:♂)<1(即0.82:1)外,其余5个繁殖群体雌性个体数量均大于雄性(♀:♂>1);6个繁殖群体的所有样本中,雌性的生物学最小型大于雄性。其中,雌性群体(布哈河口)的生物学最小型的年龄、全长和体重分别为5龄、157 mm和42.5 g,雄性(沙柳河口)为4龄、124 mm和24.5 g;6个繁殖群体的雌性性成熟系数(GSI)显著高于雄性($P<0.05$),沙柳河口雌性GSI(19.67±1.36)%显著高于洱海(10.28±1.36)%和大湖(13.35±1.24)%($P<0.05$),而不同繁殖群体雄性GSI间差异不显著($P>0.05$);黑马河口平均绝对繁殖力 F_t [(3338.18±324.25)粒]和相对繁殖力 F_r [(21.88±2.10)粒/g]分别与沙柳河口的 F_t [(10699.40±613.91)粒]和 F_r [(82.68±4.63)粒/g]存在显著差异($P<0.05$)。以上研究结果表明,青海湖裸鲤的繁殖特性在不同群体之间已出现分化趋势或已经分化。本研究可为进一步了解青海湖裸鲤的种群结构以及制定合理的渔业资源管理措施提供基础数据,特别是增殖放流策略的优化。

关键词 青海湖裸鲤;繁殖群体;性比;生物学最小型;性成熟系数;繁殖力

中图分类号 S917 **文献标识码** A **文章编号** 2095-9869(2021)01-0084-08

青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalskii*),又名湟鱼,属于高原裂腹鱼类,仅分布在青海湖及其水系(Tong *et al.*, 2015)。青海湖裸鲤作为湖中特有的本土硬骨鱼类,是在青海湖的形成发展过程中经过长期演化的鱼种,是湖中唯一的经济鱼类,处于青海湖整个生态系统的核心地位(武云飞等, 1991; 王玉娇等,

2014)。从20世纪60年代初~90年代末,由于受到自然环境和人为因素的双重干扰,加之繁殖力低和生长缓慢的特性,导致青海湖裸鲤的资源量由开发利用前的6.9亿尾降至不足0.25亿尾(Tong *et al.*, 2015; 蒋鹏等, 2009; 陈大庆等, 2011)。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,

* 国家科技基础条件平台水产种质资源平台(2019DKA30470)和国家自然科学基金项目(31802296)共同资助 [This work was supported by the National Infrastructure of Fishery Germplasm Resources (2019DKA30470), and the National Natural Science Foundation of China (31802296)]. 谢振辉, E-mail: xiezhenhui@email.swu.edu.cn

① 通讯作者: 姚维志, 教授, E-mail: yaowz@swu.edu.cn

收稿日期: 2019-09-09, 收修改稿日期: 2019-11-11

2004)。进入 21 世纪以来, 青海湖裸鲤一直是当地政府和学者关注和重点保护的對象, 并采取了封湖育渔、增殖放流和修设洄游通道等资源保护措施(史建全等, 2009)。仅 2018 年, 在青海湖沙柳河就投放裸鲤幼鱼(1 龄)约 1100 万尾(未发表数据)。

青海湖位于海拔为 3200 m 的青藏高原, 是中国最大的半咸水湖泊。由于青海湖极端的水文环境, 如高盐、低温、低溶氧和食物匮乏等, 青海湖裸鲤的生长十分缓慢(Walker *et al.*, 1995; 李吉均等, 1998), 大约 3 年才能达到性成熟的个体大小(张信等, 2005)。每年的 5~7 月, 性成熟的个体集群到青海湖周边各淡水支流进行产卵(Cao *et al.*, 2009), 一般根据洄游至淡水支流的不同, 将其分为不同的产卵群体。Tian 等(2019)研究表明, 这种季节性繁殖受到内在和外信号的严格控制。目前, 对青海湖裸鲤繁殖特性的研究, 特别是针对不同繁殖群体间繁殖特性的比较研究仍然缺乏。此外, 随着向湖区投放裸鲤幼鱼数量的逐渐增多, 研究人员不得不考虑是否应该针对不同的繁殖群体采取不同的增殖措施, 以便更加有效地养护其野生资源。

因此, 本研究尝试比较不同繁殖群体的繁殖特性, 包括性比(Sex ratio, SR)、生物学最小型(Biological minimum size, BMS)、性成熟系数(Gonadosomatic index, GSI)、绝对繁殖力(Total fecundity, F_t)和相对繁殖力(Relative fecundity, F_r), 进而从繁殖生物学角度来验证不同繁殖群体的分化趋势, 为不同青海湖裸鲤野生群体的资源养护措施, 特别是增殖放流策略的优化提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 样本采集

本研究自 2017 年 7 月~2018 年 6 月, 在青海湖的洱海、大湖、黑马河口、布哈河口、泉吉河口和沙柳河口 6 处采样点, 使用 30 m 三层刺网共采集青海湖裸鲤样本 295 尾, 不同采样点青海湖裸鲤样本的基本信息见表 1, 各采样点设置见图 1。性成熟青海湖裸鲤一般按照洄游河流进行分群, 因此, 采样点按照地理平均分布, 且尽量采集河口繁殖群体的原则进行设置。

表 1 不同采样点青海湖裸鲤的基本数据
Tab.1 Basic data of *G. przewalskii* from different sampling sites

采样地点 Sampling sites	采样时间 Sampling time	全长 Total length (Mean±SE) (mm)	体重 Body weight (Mean±SE) (g)	样本数量 Individual
洱海 Erhai	2018-06	285.8±2.9	169.0±5.8	32
大湖 Dahu	2018-06	256.9±9.1	147.1±12.6	45
黑马河口 Heima estuary	2018-06	276.9±4.7	160.0±6.9	46
布哈河口 Buha estuary	2017-07	248.2±6.4	130.4±8.3	72
泉吉河口 Quanji estuary	2018-06	257.5±5.7	124.2±7.9	31
沙柳河口 Shaliu estuary	2017-07	277.4±5.7	167.0±10.0	69
总计 Total				295

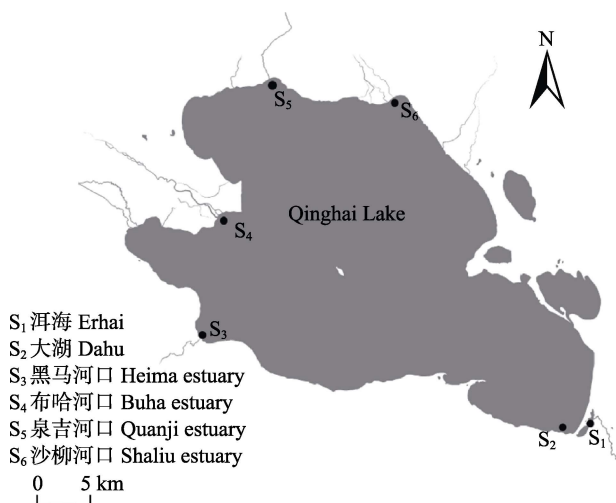


图 1 青海湖裸鲤采样点示意

Fig.1 Sampling sites of *G. przewalskii* in Qinghai Lake

1.2 样本处理

采样现场对鱼体样本进行体长、全长、体重、纯体重和性腺重等常规生物学测量, 全长和体长精确到 1 mm, 体重、纯体重以及性腺重精确到 0.1 g。样本鉴定性别并记录性腺发育时期后, 使用 10%福尔马林对雌性样本的卵巢进行固定, 卵巢将用于后续繁殖力计算。本研究采用臀鳞作为年龄鉴别的材料(熊飞等, 2006)。

1.3 数据处理

本研究中, SR 指在一个繁殖群体中, 雌性个体数量与雄性的比值。BMS 指鱼类初次达到性成熟的最小体长或体重, 称为生物学最小型。 F_t 指在繁殖季节, 一个青海湖裸鲤雌性个体成熟卵巢(包括IV末和V

期)中卵细胞的绝对数量。 F_r 是指一个雌性青海湖裸鲤的 F_t 与纯体重(W_p , 即空壳重)的比值, 即单位重量所含有的可能排出的卵子的数量, 用公式表示如下:

$$F_r = \frac{F_t}{W_p} \quad (1)$$

样本 GSI 由性腺重(W_g)与 W_p 的比值再乘 100% 得到:

$$\text{GSI} = \frac{W_g}{W_p} \times 100\% \quad (2)$$

数据使用 Excel 2016 进行统计汇总。使用单因素方差(One-way ANOVA)分析不同采样点青海湖裸鲤的 GSI、 F_t 和 F_r 。使用成对数据 t 检验(Two-samples t test)比较同一采样点雌雄性样本间的 GSI。使用 0.05 差异显著性水平, 数据处理软件使用 SPSS 23.0。

2 结果

2.1 性比

在采集的 295 尾样本中, 雌雄个体分别为 195 尾和 100 尾, SR(♀:♂)为 66.1%:33.9%。单独分析不同繁殖群体的 SR, 大湖、黑马河口、布哈河口和沙柳河口繁殖群体的性比均大于 2 (♀:♂), 分别为 71.1%:28.9%、69.6%:30.4%、72.2%:27.8%和 68.2%:31.8%, 4 个群体雌性个体数量是雄性的 2 倍多; 洱海繁殖群体的 SR 略低, 为 56.3%:43.7%, 但雌性个体的数量仍多于雄性; 然而, 泉吉河口繁殖群体的 SR 为 45.1%:54.9%, 是唯一雌性个体数量小于

雄性的繁殖群体(图 2)。

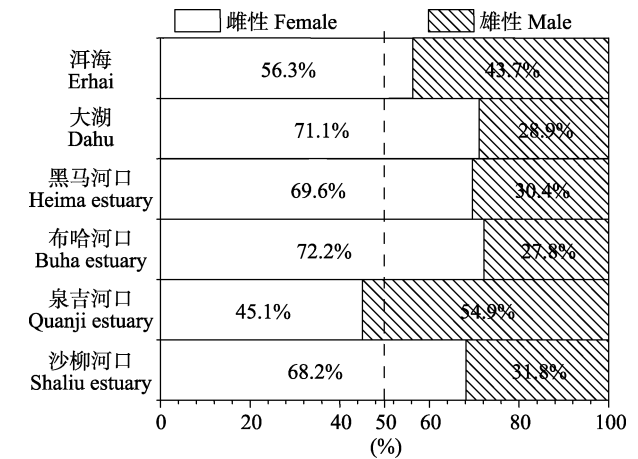


图 2 青海湖裸鲤不同繁殖群体的性比

Fig.2 Sex ratio of *G. przewalskii* from different spawning stocks

数据以百分比(%)表示; 虚线为 50%

Data were presented as percentages (%); dotted lines=50%

2.2 生物学最小型

本研究中, 6 个繁殖群体的雌雄样本 BMS 信息见表 2, 雌性的 BMS 均大于雄性。从表 2 可以看出, 综合 6 个繁殖群体的所有鱼体样本, 雌性个体 BMS 为 5 龄, 体长为 157 mm, 体重为 42.5 g, 为布哈河口采集样本; 雄性个体 BMS 年龄为 4 龄, 体长为 124 mm, 体重为 24.5 g, 为沙柳河口采集样本(表 2)。其中, 洱海群体雄性和雌性个体的 BMS 均最大。

表 2 不同采样点青海湖裸鲤的生物学最小型

Tab.2 Biological minimum size of *G. przewalskii* from different sampling sites

采样地点 Sampling sites	雌性 Female			雄性 Male		
	全长 Total length(mm)	体重 Body weight(g)	年龄 Year	全长 Total length(mm)	体重 Body weight(g)	年龄 Year
洱海 Erhai	258	190.2	6	222	119.5	6
大湖 Dahu	225	153.4	5	184	67.0	5
黑马河口 Heima estuary	245	116.9	4	219	112.1	4
布哈河口 Buha estuary	157	42.5	5	138	31.9	4
泉吉河口 Quanji estuary	165	56.1	5	142	28.8	4
沙柳河口 Shaliu estuary	185	71.8	4	124	24.5	4

2.3 性成熟系数

6 个繁殖群体的雌性个体平均 GSI 为(15.48±0.49)% (Mean±SE), 雄性为(6.92±0.32)% (Mean±SE)。不同群体内部雌性样本 GSI 均显著大于雄性样本 GSI($P<0.05$)。此外, 沙柳河口雌性样本 GSI 显著

($P<0.05$)大于洱海、大湖雌性样本的 GSI, 而与其他群体间差异不显著($P>0.05$)(表 3)。其中, 沙柳河口雌性个体 GSI 最大, 为(19.67±1.36)% (Mean±SE), 洱海群体 GSI 最小, 为(10.28±1.36)% (Mean±SE) (表 3)。此外, 本研究所有雄性群体 GSI 间差异不显著($P>0.05$)(表 3)。

表 3 不同采样点青海湖裸鲤的性成熟系数

Tab.3 GSI of *G. przewalskii* from different sampling sites

采样地点 Sampling sites	雌性 Female GSI (Mean±SE)(%)	雄性 Male GSI (Mean±SE)(%)
洱海 Erha	10.28±1.36 ^{a,A}	6.04±0.94 ^{a,B}
大湖 Dahu	13.35±1.24 ^{a,A}	7.25±1.10 ^{a,B}
黑马河口 Heima estuary	16.12±1.58 ^{ab,A}	7.29±0.95 ^{a,B}
布哈河口 Buha estuary	14.94±1.26 ^{ab,A}	7.29±1.26 ^{a,B}
泉吉河口 Quanji estuary	13.58±1.93 ^{ab,A}	5.82±0.77 ^{a,B}
沙柳河口 Shaliu estuary	19.67±1.36 ^{b,A}	7.58±0.91 ^{a,B}

注: 英文小写字母表示不同群体雌性或雄性样本间的差异程度, 大写字母表示同一群体内雌性与雄性样本间的差异程度, 字母相同或包含关系表示差异不显著, 不同或交集关系表示差异显著。P<0.05 为差异显著。下同

Note: Lower case letters indicate the degree of difference between female or male samples among different groups. Uppercase letters indicate the degree of difference between female and male samples in the same group. The same or inclusive relationship indicates that the difference is not significant, and the difference or intersection relationship indicates significant difference. Significant difference when P<0.05. The same as below

2.4 绝对繁殖力和相对繁殖力

本研究中, 所有青海湖裸鲤雌性样本的平均 F_t 为 6910.94 粒, 平均 F_r 为 49.91 粒/g。其中, 沙柳河口 F_t 为(10699.40±613.91)粒、 F_r 为(82.68±4.63)粒/g, 均大于其他群体; 黑马河口 F_t 为(3338.18±324.25)粒、 F_r 为(21.88±2.10)粒/g, 均最小。沙柳河口繁殖群体 F_t 显著高于大湖、黑马河口、布哈河口与泉吉河口 (P<0.05); 泉吉河口和沙柳河口的 F_r 显著高于洱海、大湖、黑马河口与布哈河口 (P<0.05)(表 4)。

3 讨论

3.1 性比

SR 是鱼类种群结构的重要指标, 其在一定程度上影响种群数量的变动, 对于繁殖群体来说尤为重要 (Alonzo *et al*, 2004)。赵利华(1982)研究表明, 20 世纪 60 年代和 80 年代青海湖裸鲤种群性比(♀:♂)分别为 1.7:1 和 3.7:1。史建全等(2000)调查发现, 1997 年和 1998 年青海湖裸鲤的性比(♀:♂)分别为 1.4:1 和 1.9:1。本研究所采集青海湖裸鲤总体性比(♀:♂)为 1.95:1, 雌性个体数量约为雄性个体的 2 倍。本研究

表 4 不同采样点青海湖裸鲤的繁殖力

Tab.4 Fecundity of *G. przewalskii* from different sampling sites

采样地点 Sampling sites	绝对繁殖力 Total fecundity (Mean±SD)	相对繁殖力 Relative fecundity (Mean±SD)(粒/g)
洱海 Erhai	8449.26±891.21 ^{a,b}	27.57±1.49 ^{b,c}
大湖 Dahu	4414.00±284.28 ^{c,d}	44.67±1.21 ^b
黑马河口 Heima estuary	3338.18±324.25 ^d	21.88±2.10 ^c
布哈河口 Buha estuary	6632.08±230.98 ^b	39.95±1.22 ^b
泉吉河口 Quanji estuary	7124.00±615.06 ^{b,c}	81.72±3.54 ^a
沙柳河口 Shaliu estuary	10699.40±613.91 ^a	82.68±4.63 ^a

结果与历史数据一致, 即青海湖裸鲤雌雄数量关系一直是雌性多于雄性, 且与 1998 年调查数据基本相同。

鱼类大多数是雌雄异体, 行两性生殖 (Brito *et al*, 2003; Guimaraes-Cruz *et al*, 2005), 在一个鱼类群体中, 雄性个体的比例或数量偏大, 可能会影响群体的结构和繁殖潜力 (Ospina-Alvarez *et al*, 2008)。换句话说, 在一个群体中, 性别比例发生变化, 雄性个体数量增加, 群体的繁殖潜力会出现降低的趋势 (Smith *et al*, 2018)。本研究中, 除泉吉河口繁殖群体外, 其余繁殖群体的 SR(♀:♂)均大于 1。基于以上理论, 6 个繁殖群体的繁殖潜力从大到小依次为布哈河口>大湖>黑马河口>沙柳河口>洱海>泉吉河口。胡安等(1975)研究发现, 在繁殖时期, 青海湖裸鲤产卵场雄性个体数量要多于雌性, 而在湖区雌性多于雄性, 但总体上雌性个体数量多于雄性。因此, 本研究中, 不同采样群体间 SR 的差异可能与采样地点和采样时间有关。此外, 随着近年来青海湖裸鲤种群数量的迅速增长, 也不应轻易排除不同繁殖群体间 SR 差异是由群体分化引起的可能性。

3.2 生物学最小型

鱼类性成熟不仅与年龄有关, 也与个体的大小有关 (Aim, 1959; Stearns *et al*, 1986; 苏锦祥, 1980), 鱼类即便是年龄达到了性成熟年龄, 个体太小也不能性成熟。本研究中的青海湖裸鲤为重复产卵类型鱼类, 综合本次调查 6 个采样点的研究结果, 雌性青海湖裸鲤 BMS 的年龄为 5 龄, 体长为 157 mm, 体重为 42.5 g; 雄性 BMS 的年龄为 4 龄, 体长为 124 mm, 体重为 24.5 g。与陈大庆等(2006)的调查结果(雌性 BMS 为 170 mm, 雄性 BMS 为 130 mm)相似, 然而, 却明显小于史建全等(2000)的调查结果(雌性 BMS 为 220 mm,

雄性 BMS 为 190 mm)。因此,推断雌性和雄性青海湖裸鲤部分繁殖群体的初次性成熟体型,较 20 世纪初仍然处于小型化阶段。

此外,本研究比较 6 个繁殖群体的 BMS 数据发现,不同群体雌雄个体的 BMS 差异较大。鱼类的生长与其周围的生态因子息息相关,如温度、盐度、光照和饵料等(Borowsky, 1973; Sohn, 1977; 陈大刚, 1997; 赵文, 2011)。本研究中,除洱海群体外,其余 5 个群体分别位于 5 条河流的河口处,水环境条件受河流的径流量、人类活动、降雨和冰川融化等影响较大,5 条河流的河口处水文条件差异较大。此外,洱海群体的雌雄性 BMS 大于其他 5 个群体。洱海作为位于青海湖东的一个淡水湖泊(王基琳等, 1986),由于周边人类活动较多,生活污水为水体带来丰富的营养盐,增加了洱海水体的初级生产力;另外,人类活动还间接减少了鸟类的捕食。上述因素均为洱海中青海湖裸鲤的生长创造了优良的环境条件,从而造成洱海中青海湖裸鲤 BMS 大于其他群体的结果。

3.3 性成熟系数

GSI 是鱼体繁殖投入的一个重要指标,能够反映鱼类性腺发育程度和鱼体能量在性腺和躯体之间的分配比例(Smith *et al*, 2018)。本研究调查得到所有青海湖裸鲤雌性个体平均 GSI 为 15.48%, 雄性样本仅为 6.92%。这与张信等(2005)的调查结果类似,其青海湖裸鲤雌性个体平均 GSI 为 18.95%, 雄性为 7.02%, 即雌性卵巢的 GSI 要远大于雄性精巢的 GSI(殷名称, 1995)。

Brewer 等(2008)研究表明,仅仅通过 GSI 来分析鱼类的繁殖周期是片面的,因为不同繁殖策略的种群内部和种群间的 GSI 存在差异。本研究首次对不同产卵群体间的 GSI 进行了比较,结果表明,不同群体内部雌性个体 GSI 显著大于雄性个体($P < 0.05$)。除洱海、大湖 2 个群体外,其他 4 个群体雌性 GSI 均是雄性的 2 倍多。这种现象体现了在繁殖期间亲鱼将能量主要分配给卵巢,使卵黄足够沉积,以保证受精卵发育成为仔鱼(殷名称, 1995)。

此外,不同群体之间,沙柳河口雌性个体 GSI 显著大于洱海和大湖渔场($P < 0.05$),而与其他群体之间无差异($P > 0.05$)。各群体雄性个体 GSI 无差异($P > 0.05$)。研究表明,影响硬骨鱼类性成熟的环境因素不是单独存在的,而是相互作用的结果(殷名称, 1995),且部分环境因素的作用机制尚不清楚(温海深等, 2001)。推测环境差异是造成不同雌性群体 GSI 出现差异的外源性因素,如温度和盐度(Louiz *et al*, 2009)。

Brewer 等(2008)指出,鱼类的生长状况可能会影响 GSI 的大小,因为性腺的重量取决于体重,即性腺重和体重不一致,就会使得 GSI 值出现偏差(Hails *et al*, 1982)。总之,青海湖裸鲤雌性群体之间 GSI 的差异可能与环境以及鱼类的生长状况有关,但也不排除本研究未提到的外源性和内源性因素导致的差异,而雄性个体 GSI 无差异可能是因为雄性个体受环境制约较少所致(温海深等, 2001)。

3.4 繁殖力

鱼类的繁殖力体现了物种或种群对环境变化的适应性(Levanduski *et al*, 1988),青海湖裸鲤的繁殖能力较弱,熊飞(2003)与张霞等(2018)研究表明,这与其极端的生存环境有关。本研究采集所有青海湖裸鲤的 F_t 平均为 6910.94 粒, F_r 平均为 49.91 粒/g。此结果高于秦桂香等(2001)调查得到的青海湖裸鲤 F_t 为 4407 粒、 F_r 为 28.11 粒/g,同时,也高于熊飞(2003)统计得到的青海湖裸鲤的 F_t 为 4337.81 粒、 F_r 为 27.09 粒/g 的研究结果。此外,此研究结果与 20 世纪 60 年代调查数据相比, F_t 明显低于当时的 16242 粒,而 F_r 却高于当时的 28.75 粒/g(胡安等, 1975)。基于鱼类随着年龄和体重的增加,而 F_r 会降低的理论(Murua *et al*, 2003; Cakmak *et al*, 2018),推测青海湖裸鲤呈现个体小型化的趋势,这一结论与 BMS 的结果一致。

本研究结果显示,6 个群体间 F_t 和 F_r 存在不同程度的差异。沙柳河口的 F_t 和 F_r 均最大,分别为(10699.23±613.91)粒和(82.68±4.63)粒/g;黑马河口最小,分别为(3338.18±324.25)粒和(21.88±2.10)粒/g,且二者的 F_t 和 F_r 均存在显著差异($P < 0.05$)。Ganias (2013)提出,鱼类不同群体的繁殖模式选择主要受其生境的影响。据此推断,6 个繁殖群体的 F_t 和 F_r 的差异,有可能是其生存环境的差异所引起的(Witthames *et al*, 1995),但也不排除繁殖策略(Brewer *et al*, 2008)以及个体大小不同(Kjesbu *et al*, 1996、1998)等因素的作用。此外,张春霖等(2005)与王朝溪等(2015)对青海湖裸鲤遗传多样性的研究表明,不同繁殖群体具有固定的洄游模式以及交配对象。据此推断,不同青海湖裸鲤群体间繁殖力的差异也可能是由不同群体遗传特性的差异所引起的,此推论有待进一步验证。

进入 21 世纪以来,随着封湖育渔、增殖放流和修设洄游通道等资源保护措施的实施,青海湖裸鲤的资源量迅速增加。但是,青海湖裸鲤的个体小型化的问题仍然存在。此外,不同繁殖群体的 SR、BMS、GSI、 F_t 和 F_r 均存在不同程度的差异。以上研究结果均从

繁殖生物学角度证明了不同繁殖群体间出现了分化趋势或已经分化。不难推测这一分化趋势,会随着青海湖裸鲤资源量的进一步增加,以及青海湖面积的进一步扩大,将愈加明显。这一研究结论也有待从分子生物学角度进行印证。此外,青海湖中不同群体之间个体的迁移对不同群体繁殖特性的影响,也应作为未来青海湖裸鲤研究的一个重要部分。综上所述,在保护和扩大青海湖裸鲤产卵场的同时,封湖育鱼和增殖放流政策应该继续实施,但对青海湖裸鲤资源量的保护,应“分群”进行,即针对青海湖中不同群体制定不同的渔业资源保护措施和增殖放流策略。最后,为了更好地了解和评价青海湖裸鲤繁殖特性差异的原因,还需要进行更多的遗传学和组织学方面的研究。

参 考 文 献

- Aim G. Connection between maturity, size and age in fishes. Institute of Freshwater Research Report, 1959, 40: 5–145
- Alonzo SH, Mangel M. The effects of size-selective fisheries on the stock dynamics of and sperm limitation in sex-changing fish. *Fishery Bulletin*, 2004, 102: 1–13
- Borowsky RL. Social control of adult size in males of *Xiphophorus variatus*. *Nature*, 1973, 245(5424): 332–335
- Brewer SK, Rabeni CF, Papoulias DM. Comparing histology and gonadosomatic index for determining spawning condition of small-bodied riverine fishes. *Ecology of Freshwater Fish*, 2008, 17(1): 54–58
- Brito MFG, Bazzoli N. Reproduction of the Surubim catfish (Pisces, Pimelodidae) in the São Francisco River, Pirapora Region, Minas Gerais, Brazil. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, 2003, 55(5): 624–633
- Cakmak E, Firidin S, Duzgunes ZD, *et al.* The age-dependent reproductive performance of 4th generation Black Sea trout (*Salmo labrax* Pallas, 1814) females. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2018, 19(6): 496–502
- Cao YB, Chen XQ, Wang S, *et al.* Growth hormone and insulin-like growth factor of naked carp (*Gymnocypris przewalskii*) in Lake Qinghai: Expression in different water environments. *General and Comparative Endocrinology*, 2009, 161(3): 400–406
- Chen DG. *Biology of fishery resources*. Beijing: China Agriculture Press, 1997, 32–40 [陈大刚. 渔业资源生物学. 北京: 中国农业出版社, 1997, 32–40]
- Chen DQ, Xiong F, Shi JQ, *et al.* The protection research of *Gymnocypris przewalskii*. Beijing: Science Press, 2011, 132 [陈大庆, 熊飞, 史建全, 等. 青海湖裸鲤研究与保护. 北京: 科学出版社, 2011, 132]
- Chen DQ, Zhang X, Xiong F, *et al.* Growth characteristics of *Gymnocypris przewalskii* in Qinghai Lake. *Chinese Journal of Aquatic Biology*, 2006, 30(2): 173–179 [陈大庆, 张信, 熊飞, 等. 青海湖裸鲤生长特征的研究. 水生生物学报, 2006, 30(2): 173–179]
- Ganias K. Determining the indeterminate: Evolving concepts and methods on the assessment of the fecundity pattern of fishes. *Fisheries Research*, 2013, 138(s1): 23–30
- Guimaraes-Cruz RJ, Santos JE, Santos GB. Gonadal structure and gametogenesis of *Loricaria lentiginosa* Isbrücker (Pisces, Teleostei, Siluriformes). *Revista Brasileira de Zoologia*, 2005, 22(3): 556–564
- Hails AJ, Abdullah Z. Reproductive biology of the tropical fish *Trichogaster pectoralis* (Regan). *Journal of Fish Biology*, 1982, 21(2): 157–170
- Hu A, Tang SS, Gong SX. *The fish fauna of Qinghai Lake and biology of *Gymnocypris przewalskii* (Kessler)*. Beijing: Science Press, 1975, 46–64 [胡安, 唐诗生, 龚生兴. 青海湖地区的鱼类区系和青海湖裸鲤的生物学. 北京: 科学出版社, 1975, 46–64]
- Jiang P, Shi JQ, Zhang Y, *et al.* Microsatellite variation analysis of genetic diversity in six wild-populations of naked common carp *Gymnocypris przewalskii* (Kessler). *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(2): 939–945 [蒋鹏, 史建全, 张研, 等. 应用微卫星多态分析青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalskii*(Kessler)) 六个野生群体的遗传多样性. 生态学报, 2009, 29(2): 939–945]
- Kjesbu OS, Solemdal P, Bratland P, *et al.* Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1996, 53(3): 610–620
- Kjesbu OS, Witthames PR, Solemdal P, *et al.* Temporal variations in the fecundity of Arcto-Norwegian cod (*Gadus morhua*) in response to natural changes in food and temperature. *Journal of Sea Research*, 1998, 40(3–4): 303–321
- Levanduski MJ, Cloud JG. Rainbow trout (*Salmo gairdneri*) semen: Effect of non-motile sperm on fertility. *Aquaculture*, 1988, 75(1): 171–179
- Li JJ, Fang XM. Uplift of the Tibetan Plateau and environmental changes. *Chinese Science Bulletin*, 1998(15): 1569–1574 [李吉均, 方小敏. 青藏高原隆起与环境变化研究. 科学通报, 1998(15): 1569–1574]
- Louiz I, Ben-Attia M, Ben-Hassine OK. Gonadosomatic index and gonad histopathology of *Gobius niger* (Gobiidea, Teleost) from Bizerta lagoon (Tunisia): Evidence of reproduction disturbance. *Fisheries Research*, 2009, 100(3): 266–273
- Murua H, Kraus G, Saborido-Rey F, *et al.* Procedures to estimate fecundity of marine fish species in relation to their reproductive strategy. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 2003, 33: 33–54
- Ospina-Alvarez N, Piferrer F. Temperature-dependent sex determination in fish revisited: Prevalence, a single sex ratio response pattern, and possible effects of climate change. *PLoS One*, 2008, 3(7): e2837
- Qin GX, He GC, Li JX, *et al.* Study on the biology of

- Gymnocypris przewalskii przewalskii* (Kessler). Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine, 2001, 12: 7–8 [秦桂香, 赫广春, 李军祥, 等. 青海湖裸鲤生物学特性的研究. 黑龙江畜牧兽医, 2001, 12: 7–8]
- Shi JQ, Qi HF, Yang JX, *et al.* An overview on the resource enhancement of *Gymnocypris przewalskii* (Kessler). Agricultural Technology Service, 2009, 27(5): 80–84 [史建全, 祁洪芳, 杨建新, 等. 青海湖裸鲤资源增殖放流概述. 中国渔业经济, 2009, 27(5): 80–84]
- Shi JQ, Qi HF, Yang JX, *et al.* Study on breeding biology of *Gymnocypris przewalskii*. Qinghai Science and Technology, 2000, 7(2): 12–15 [史建全, 祁洪芳, 杨建新, 等. 青海湖裸鲤繁殖生物学的研究, 青海科技, 2000, 7(2): 12–15]
- Smith GH, Murie DJ, Parkyn DC. Effects of sex-specific fishing mortality on sex ratio and population dynamics of Gulf of Mexico greater amberjack. Fisheries Research, 2018, 208: 219–228
- Sohn J. Socially induced inhibition of genetically determined maturation in the platyfish, *Xiphophorus maculatus*. Science, 1977, 195(4274): 199–201
- Stearns SC, Koella JC. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: Predictions of reaction norms for age and size at maturity. Evolution, 1986, 40(5): 893–913
- Su JX. Ichthyology and mariculture. Beijing: China Agriculture Press, 1980 [苏锦祥. 鱼类学与海水鱼类养殖. 北京: 中国农业出版社, 1980]
- Tian F, Liu SJ, Shi JQ, *et al.* Transcriptomic profiling reveals molecular regulation of seasonal reproduction in Tibetan highland fish, *Gymnocypris przewalskii*. BMC Genomics, 2019, 20(1): 2
- Tong C, Zhang CF, Shi JQ. Characterization of two paralogous myostatin genes and evidence for positive selection in Tibet fish: *Gymnocypris przewalskii*. Gene, 2015, 565(2): 201–210
- Walker KF, Dunn IG, Edwards, D, *et al.* A fishery in a changing lake environment: The naked carp *Gymnocypris przewalskii* (Kessler) (Cyprinidae: Schizothoracinae) in Qinghai Lake, China. International Journal of Salt Lake Research, 1995, 4(3): 169–222
- Wang CX, Shi JQ, Wei FL, *et al.* AFLP genetic diversity of scaleless carp (*Gymnocypris przewalskii*) in different freshwater tributaries of Qinghai Lake. Genomics and Applied Biology, 2015(1): 82–89 [王朝溪, 史建全, 卫福磊, 等. 青海湖不同支流中青海湖裸鲤的 AFLP 遗传多样性分析. 基因组学与应用生物学, 2015(1): 82–89]
- Wang JL, Chen YQ, Wang HP. Preliminary study on fishery utilization value of Ear-Sea in Qinghai Lake. Freshwater Fishery, 1986(1): 20–21 [王基琳, 陈燕琴, 王海平. 青海湖洱海的渔业利用价值初探. 淡水渔业, 1986(1): 20–21]
- Wang S, Xie Y. China species red list. Beijing: Higher Education Press, 2004, 468 [汪松, 解焱. 中国物种红色名录. 北京: 高等教育出版社, 2004, 468]
- Wang YJ, Jin ZD, Zhou L, *et al.* Stratigraphy and otolith microchemistry of the naked carp *Gymnocypris przewalskii* (Kessler) and their indication for water level of Lake Qinghai during the Ming Dynasty of China. Science China: Earth Sciences, 2014, 44(8): 1833–1843 [王玉娇, 金章东, 周玲, 等. 青海湖裸鲤(湟鱼)鱼骨产出层位及其耳石微化学对明朝青海湖水位的指示. 中国科学: 地球科学, 2014, 44(8): 1833–1843]
- Wen HS, Lin HR. Regulation of environmental factors on gonadal maturation, ovulation and oviposition in teleost fishes. Chinese Journal of Applied Ecology, 2001(1): 151–155 [温海深, 林浩然. 环境因子对硬骨鱼类性腺发育成熟及其排卵和产卵的调控. 应用生态学报, 2001(1): 151–155]
- Witthames PR, Walker MG, Dinis MT, *et al.* The geographical variation in the potential annual fecundity of Dover sole *Solea solea* (L.) from European shelf waters during 1991. Netherlands Journal of Sea Research, 1995, 34(1–3): 45–58
- Wu YF, Wu CZ. The Qinghai-Tibetan Plateau fish. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press, 1991 [武云飞, 吴翠珍. 青藏高原鱼类. 成都: 四川科学技术出版社, 1991]
- Xiong F, Chen DQ, Liu SP, *et al.* Annuli characteristics of the different ageing materials of *Gymnocypris przewalskii przewalskii* (Kessler). Acta Hydrobiologica Sinica, 2006, 30(2): 185–191 [熊飞, 陈大庆, 刘绍平, 等. 青海湖裸鲤不同年龄鉴定材料的年轮特征. 水生生物学报, 2006, 30(2): 185–191]
- Xiong F. Studies on biology of spawning stocks of *Gymnocypris przewalskii przewalskii* (Kessler). Master's Thesis of Huazhong Agricultural University, 2003 [熊飞. 青海湖裸鲤繁殖群体生物学. 华中农业大学硕士研究生学位论文, 2003]
- Yin MC. Fish ecology. Beijing: China Agriculture Press, 1995, 105–128 [殷名称. 鱼类生态学. 北京: 中国农业出版社, 1995, 105–128]
- Zhang CL, Chen DQ, Shi JQ, *et al.* Genetic diversity analysis of different populations of *Gymnocypris przewalskii* by RAPD. Journal of Fisheries of China, 2005, 29(3): 307–312 [张春霖, 陈大庆, 史建全, 等. 青海湖裸鲤繁殖群体遗传多样性的 RAPD 分析. 水产学报, 2005, 29(3): 307–312]
- Zhang X, Wei FL, Zhang Y, *et al.* Cloning and expression analysis of CYP17a2 gene in *Gymnocypris przewalskii* from Qinghai Lake. Genomics and Applied Biology, 2018, 37(5): 1859–1867 [张霞, 卫福磊, 张娅, 等. 青海湖裸鲤 CYP17a2 基因的克隆及表达分析. 基因组学与应用生物学, 2018, 37(5): 1859–1867]
- Zhang X, Xiong F, Tang HY, *et al.* Study on reproductive biology of *Gymnocypris przewalskii przewalskii*. Marine Fisheries Research, 2005, 26(3): 66–77 [张信, 熊飞, 唐红玉, 等. 青海湖裸鲤繁殖生物学研究. 海洋水产研究, 2005, 26(3): 66–67]
- Zhao LH. Variation of the population structure of naked carps [(*Gymnocypris przewalskii przewalskii*) (Kessler)] in the

Qinghai Lake and stock utilization. Chinese Journal of Ecology, 1982(3): 12–15 [赵利华. 青海湖裸鲤种群结构变异与资源利用. 生态学杂志, 1982(3): 12–15]

Zhao W. Ecology of aquaculture waters. Beijing: China Agriculture Press, 2011 [赵文. 养殖水域生态学. 北京: 中国农业出版社, 2011]

(编辑 陈 辉)

A Comparative Study of Reproductive Characteristics among Different Spawning Stocks of Naked Carp *Gymnocypris przewalskii*

XIE Zhenhui¹, LÜ Hongjian¹, FU Mei¹, ZHAO Rongrong², CHEN Linghan¹,
SHI Jianquan³, QI Hongfang³, YAO Weizhi¹①

(1. College of Animal Science and Technology, Southwest University, Research Central of Fishery Resources and Environment, Southwest University, National Shellfish Industry Technology System Chongqing Comprehensive Experimental Station, Chongqing 400715; 2. Key Laboratory of Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Qingdao Key Laboratory for Marine Fish Breeding and Biotechnology, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071; 3. Rescues Center of Qinghai-Lake Naked Carp, Xining 810016)

Abstract From July 2017 to June 2018, a total of 295 naked carp *Gymnocypris przewalskii*, which were used for comparative study of reproductive characteristics, were collected from Erhai, Dahu, and the estuaries of Heima River, Quanji River, Shaliu River, and Buha River in Qinghai Lake. With the exception of the Quanji estuary, spawning stock, sex ratios (female to male, SR) in all locations showed more female than male individuals (i.e., SR>1). The biological minimum size (BMS) of naked carp differed among spawning stocks, and all males reached sexual maturity at a smaller size compared with the females. The smallest BMS of female and male individuals, whose age, total length, and body weight, respectively was 5 y, 157 mm, and 42.5 g, and 4 y, 124 mm, and 24.5 g, was found in the Buha and Shaliu estuary stocks. The gonadosomatic index (GSI) of female naked carp was significantly higher than that of the males for each spawning stock ($P<0.05$). The GSI of Shaliu estuary female fish ($19.67\pm 1.36\%$) was significantly higher than that of Erhai ($10.28\pm 1.36\%$) and Dahu ($13.35\pm 1.24\%$) fish ($P<0.05$). However, the GSI of male fish did not differ significantly among the six stocks ($P>0.05$). Mean total fecundity (F_t) and relative fecundity (F_r) varied from (3338.18 ± 324.25) eggs/female and (21.88 ± 2.10) eggs/g W_b (from Heima estuary) to (10699.40 ± 613.91) eggs/female and (82.68 ± 4.63) eggs/g W_b (from Shaliu estuary), and significant differences were observed in both F_t and F_r between these two stocks ($P<0.05$). According to these results, the reproductive characteristics of naked carp in Qinghai Lake show a differentiation trend, with differentiation among different spawning populations already visible. The present study can provide potential data for a more accurate fish stocking and fisheries management plan, including stock optimization, enhancement, and release schedules, for naked carp.

Key words *Gymnocypris przewalskii*; Spawning stock; Sex ratio; Biological minimum size; Gonadosomatic index; Fecundity

① Corresponding author: YAO Weizhi, E-mail: yaowz@swu.edu.cn