

doi: 10.7541/2022.2021.0370

人工模拟条件下青海湖裸鲤自然繁殖环境条件需求研究

周杨浩^{1,2} 荣义峰³ 周卫国⁴ 刘黄欣^{1,5} 王谱渊³ 俞录贤⁴ 付生云⁴
杨建新⁴ 祁洪芳⁴ 杜浩^{1,2,3,4,5}

(1. 中国水产科学研究院, 农业农村部淡水生物多样性保护重点实验室, 武汉 430223; 2. 华中农业大学, 武汉 430070;
3. 上海海洋大学, 上海 201306; 4. 青海湖裸鲤繁育与保护重点实验室, 西宁 810016; 5. 长江大学, 荆州 434025)

摘要: 为对青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalskii*)的自然繁殖需求条件进行定量研究, 实验结合青海湖裸鲤自然产卵场原位生境调查, 通过室内人工模拟构建产卵环境诱发野生亲鱼自然繁殖, 解答可控环境中青海湖裸鲤自然繁殖的环境需求。结果表明, 青海湖裸鲤自然繁殖发生与水温、水深、流速、光照及底质因素密切相关, 其中卵石河床质较细砂等底质环境可显著提升自然交配诱导率及繁殖效果; 在合适的底质条件下, 青海湖裸鲤自然繁殖的适宜条件: 水深为0.15—0.2 m、流速为0.2—0.4 m/s、水温为10.8—14.3℃; 15D:9L比例的光周期有利于促进青海湖裸鲤自然繁殖的发生。在人工模拟环境中, 水深≥0.45 m、流速≥0.8 m/s、温度≥17℃或≤6℃、全光照等环境中未观测到自然繁殖活动的发生, 这些被认为是其自然繁殖环境的限制条件。研究阐明了可控环境中青海湖裸鲤野生亲鱼自发产卵繁殖的环境需求, 构建人工模拟产卵环境技术, 为自然产卵场生境调查评估、改进人工繁育模式提供技术支撑和新思路。

关键词: 自然繁殖; 环境需求; 原位生境; 模拟产卵; 河床质; 青海湖裸鲤

中图分类号: S961.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2022)06-0779-09



繁殖是鱼类种群延续中的关键生活史环节, 栖息地的环境条件是诱发鱼类自然繁殖的主要原因。目前, 许多研究表明, 不同鱼类的产卵场具有独有的特性, 如大西洋鲑(*Atlantic salmon*)、河鲑(*Salmonidae*)和中华鲟(*Acipenser sinensis*)等, 流速、水温、光照、底质和水深等外界环境条件都是对鱼类繁殖效果产生影响的重要环境因子, 不同鱼类繁殖对环境参数需求不尽相同。鱼类繁殖需求依托于产卵场环境特征, 因产卵场环境改变或缺失使繁殖力下降甚至失去繁衍能力的例子比比皆是^[1]。因此, 围绕鱼类繁殖特性的研究在生境保护工作上也逐渐受到重视, 揭示鱼类独特的生境需求, 对于鱼类自然栖息地保护有重要意义。

青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalskii*), 当地俗称“湟鱼”, 隶属于鲤形目(Cypriniformes), 鲤科(*Cymnocypris*), 裂腹鱼亚科(*Schizothoracinae*), 裸鲤

属(*Gymnocypris*), 是青海湖中唯一的优势种类^[2]。它具有生长缓慢、性成熟晚和生命周期长等特点, 为每年盘踞在青海湖的数十万鸟类提供了丰富的食物条件, 在“鱼鸟共生”系统中占据不可替代的核心地位^[3,4]。气候变化、过渡捕捞及生境破坏等因素导致其种质资源严重衰退。随着保护工作逐渐受到重视, 人工增殖放流和自然栖息地保护是青海湖裸鲤近年来资源养护的重要工作。经过近20年的封湖育鱼和增殖放流等保护措施, 最新评估结果表明, 2021年青海湖裸鲤的资源量逐渐恢复到10万吨以上, 达到历史最高捕捞水平的30%^[5-7]。青海湖裸鲤的保护工作逐渐加强了对青海湖入湖河流保护和生态修复的重视。因此, 了解青海湖裸鲤的产卵场和栖息地状况十分迫切。而这需要对青海湖裸鲤的自然繁殖需求全面了解。目前青海湖裸鲤的繁殖特性还停留在一些不系统的观察描述层

收稿日期: 2021-12-08; **修订日期:** 2022-02-16

基金项目: 青海省自然科学基金面上项目(2018-ZJ-908); 中央公益性基本科研业务费项目(2020TD08和2019 HY-JC01)资助 [Supported by the Natural Science Foundation of Qinghai Province (2018-ZJ-908); Basic Scientific Research Funds for the Central Public Welfare (2020TD08 and 2019 HY-JC01)]

作者简介: 周杨浩(1995—), 男, 硕士研究生; 主要从事濒危鱼类保护行为学研究。E-mail: zhouyanghao0424@126.com

通信作者: 杜浩, 研究员; 主要从事濒危水生动物保护生物学研究。E-mail: duhao@yfi.ac.cn

面。青海湖裸鲤繁殖所需的河床形态、河床质、流速特征详细参数仍缺乏定量研究和实验验证,许多关于其野外生境所开展的调查工作在不清楚物种本身繁殖特性的情况下缺乏可靠依据。另外,大量研究表明,相较自然繁殖野生群体,传统人工繁育模式下养殖群体因缺乏鱼类自然选择的过程而在表型特征、生境适宜度和行为适应性等方面有显著的缺陷。养殖群体极低的放流成活率、繁殖能力低下和潜在生态风险都指出传统全人工繁育模式还存在相当的弊端^[4,8-10]。若能了解青海湖裸鲤的繁殖需求,可以实现仿生态的繁殖技术突破,将为青海湖裸鲤的科学增殖放流奠定基础。基于此,本研究在前期研究中通过可控环境中营造合适的环境参数,成功诱导了青海湖裸鲤的自然繁殖,为人工可控条件中开展青海湖裸鲤繁殖环境需求研究提供了可能。

因此,本研究通过人工产卵环境模拟实现不同环境参数的精确调控,诱发青海湖裸鲤野生自然亲体在模拟产卵环境中进行自然繁殖,研究青海湖裸鲤的自然繁殖环境需求。研究成果可为青海湖裸鲤的自然产卵场修复和重建提供基础参考,也为未来推进青海湖裸鲤保护性养殖模式改革提供技术支撑。

1 材料与方法

1.1 自然产卵场环境因子调查

沙流河和泉吉河作为青海湖裸鲤的重要繁殖流域,其河道环境中具有较多适宜青海湖裸鲤繁殖的产卵场,因此本研究原位观察河流选定为沙流河及泉吉河的中下游。调查于青海湖裸鲤洄游繁殖期开展(2019年6—8月),研究团队监测青海湖裸鲤洄游群体集群位点和停留时间的同时,结合青海湖裸鲤卵为沉性卵的特点,对河床卵粒情况进行统计,以此对多个产卵场位点进行定位并展开调查,主要对其水温、流速、水深、底质种类、规格及组成比例等指标进行观测。

调查位点:定位沙流河和泉吉河中青海湖裸鲤洄游群体数量最多、停留时间最长的位点,在定位点与非定位点放置多个捞网对比24h捞卵量,并采用自主研发的吸卵器(未公开)按断面来比对附近浅滩“聚卵窝”数量、卵粒数及受精率。最终在两河道中各选取10个繁殖效果最佳的产卵场作为观察及实验鱼获取位点(图1)。

水温:每观测位点投放一枚Hoboware温度记录仪,以每分钟为单位记录水温。

水深及流速:将调查区域以5 m一个横截面,每个横截面以2 m为间隔,然后使用DLP-LS12型多普

勒流速仪对每个点流速及水深进行测量。测量将水深分为3个层次:低于0.2 m、0.2—0.3 m、高于0.3 m,低于0.2 m的水深测底部流速,0.2—0.3 m的水深测底部与表层流速,高于0.3 m的水深测表层、中层、底部的流速。

底质:确定底质种类,并用0.5 m×0.5 m的木框在定位处随机取30框,测量底质粒径及组成比例。

1.2 人工模拟产卵环境营造方法

基于野外产卵场原位观察结果对人工模拟产卵环境进行布设,诱导野生亲体在内进行自然繁殖。研究于青海湖裸鲤自然繁殖季节开展,在青海湖裸鲤刚察放流站中进行。实验装置位于室内,包括直径1.5 m,深0.7 m聚乙烯圆形水池和悬挂于上方的监控系统两部分(图2)。池边缘配备进水口,中心通过插入式排水管控制水位高度及新老水交换。实验水源为抽送过滤的沙柳河河水,与自然环境一致,池底河床质均使用原位自然产卵场中的卵石、泥和砂底质作为材料。

池中造流采用潜水推进泵(上海人民企业集团,Qy 100-4.5-2型潜水泵)和变频调节器(安达变频Vcd1000型,380 V,3.0 kW)实现,通过水流大小和水泵方位布置可以营造不同的流速场;流速监测采用Flowmate 2000型便携式流速仪搭配三维多层网格化网格法进行;光周期通过室内灯光控制光照环境,同时使用挡板及遮光布达到无光环境;池底设温度记录仪(Oneset, Hoboware Ua-002-64)实时监控,实验环境无噪音并尽量避免人为及外界环境干扰。实验池正上方架设海康威视全彩高清摄像机及录像机对全池进行持续不断地监控拍摄。

1.3 实验鱼

实验用青海湖裸鲤亲鱼主要捕捞自泉吉河和

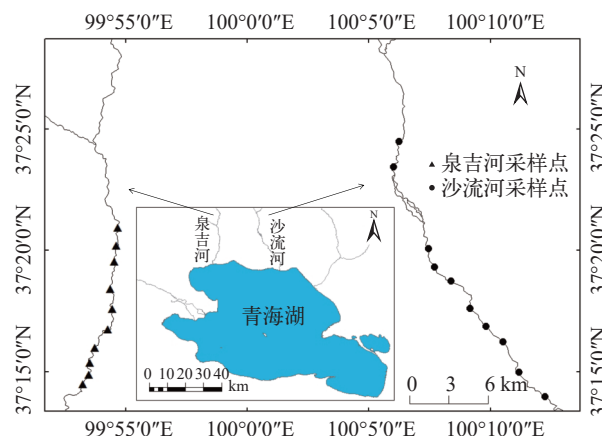


图1 产卵场原位观测及实验鱼捕获点

Fig. 1 In-situ observation of spawning ground and capture point of experimental fish

沙柳河(图 1), 使用3 cm规格网目, 16 m长, 2 m高的拖网进行捕捞。捕回后放置于青海湖裸鲤增殖放流站(刚察), 用引自沙柳河的河水进行为期1—2d的暂养, 避免应激反应对实验造成影响。实验挑选第二性征明显(雄鱼通体粗糙, 尾柄及尾鳍上有大量珠星; 雌鱼腹部相对膨大, 泄殖孔呈鲜红色)的健康亲鱼, 成熟的精液或卵粒可随着手指轻推鱼腹进行观察, 然后使用B超鉴定其性腺发育期, 3年共计筛选上千尾性腺发育至Ⅳ期的亲体作为实验用鱼, 为保证实验的准确性, 每次实验采用同一批次捕捞且体格和性腺发育时期相近的个体进行(表 1)。

1.4 人工模拟环境控制与繁殖实验

在人工模拟产卵环境布设完毕后, 将捕获的野生亲体放入实验池中诱导其进行自然繁殖。研究采用单因子实验方法, 通过精准控制其他环境因子不变的情况下对单一环境因子进行调控评估其繁殖效果。实验周期为24h, 亲鱼放置雌雄比例为3♀3♂, 放置完毕待亲鱼适应环境1h后正式开始实验, 每种环境参数变动因子重复6组实验。在实验结束后通过监控系统记录的视频数据对青海湖裸鲤在人工环境下的繁殖行为进行观察分析, 并对全池进行捞卵, 统计产卵量及受精率。实验初期人工

产卵环境中未探明的环境参数均采用自然产卵场调查阈值的平均值开展, 待某个环境参数探明后即对环境进行调整并重复实验验证结果是否存在差异。

各单一环境因子实验方法:

底质: 经底质偏好研究得知, 相较其他环境因子而言, 青海湖裸鲤对底质条件需求更为显著。因此, 通过拆分组合的方式对所有底质种类进行繁殖诱导, 共包括4种底质进行筛选: 卵石(与产卵场比例一致, 10—18 cm大卵石22.2%; 6—9 cm中卵石29.9%; 2—5 cm小卵石47.9%)、砂质(0.1 mm<粒径<1 mm)、泥质(采自河口)及空白底质。

光照: 在保证其他环境因子不变的情况下, 对实验池打光或遮盖控制光照条件, 以青海湖裸鲤繁殖效果为基础评估最适繁殖光照和可繁殖光照条件。实验组分为全光照组、无光照组、日光节律组(与自然光照周期一致, 15L:9D)、反日光节律组(与自然光照周期相反, 15D:9L)。

水深: 通过更换不同长度排水管对水深进行调控, 以0.1 m为起点, 0.05 m为一梯度对水深进行上涨, 筛选可繁殖及繁殖偏好水深。

流速: 通过变频器调频, 对高功率水泵电压进行调试以控制出水量, 经流场测绘显示全池各处流

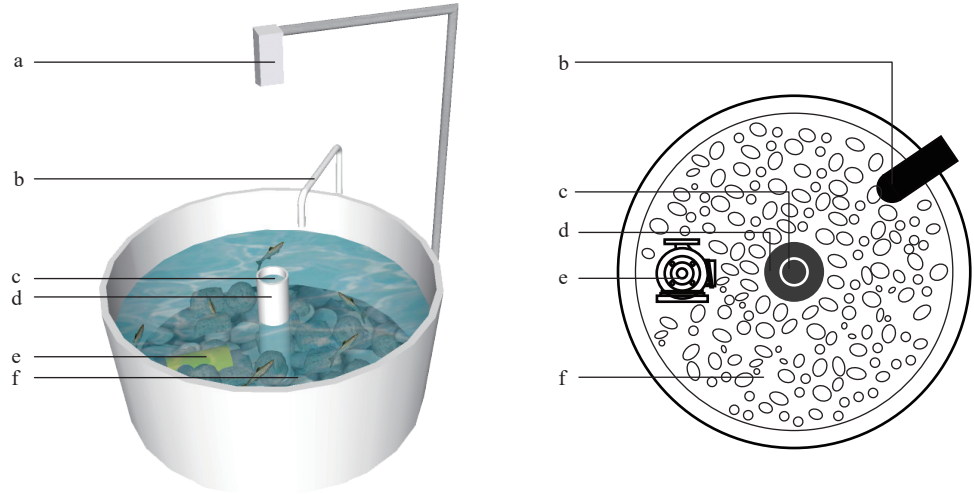


图2 人工产卵环境示意图和实景图

Fig. 2 Schematic and realistic views of the artificial spawning environment
a. 摄像机; b. 进水口; c. 出水口; d. 过滤网; e. 水泵; f. 底质
a. Camera; b. Inlet; c. Outlet; d. Filter; e. Pump; f. Substrate

表1 青海湖裸鲤实验亲鱼生理学平均参数

Tab. 1 Physiological parameters of *G. przewalskii* (n=324)

性别 Gender	全长 Full length (cm)	体长 Body length (cm)	头长 Head length (cm)	性腺重 Gonadal weight (g)	空壳重 Carcass weight (g)	体重 Body weight (g)
♀	23.75±6.95	21.05±5.45	4.80±1.10	9.75±9.25	91.30±54.35	105.90±65.00
♂	22.00±4.90	18.95±3.75	4.50±0.80	4.80±4.40	56.90±34.75	70.65±34.55

场略有差异,因此造流以每0.1—0.2 m/s为一梯度,评估从静水开始提升流速的环境条件下青海湖裸鲤可繁殖及繁殖效果最佳范围。

温度:因实验均于青海湖裸鲤自然生殖洄游期间进行,水源取自温度与自然环境一致的沙柳河河水,故我们通过观测记录的方式研究青海湖裸鲤繁殖瞬时水温。通过温度记录仪(Oneset, Hoboware Ua-002-64)以分钟为单位对自然产卵场及人工模拟产卵环境水温进行监测。同时,通过人为观察或录像监控的方式观察记录青海湖裸鲤在模拟环境及野外的交尾瞬时时间,进而比对得到繁殖交尾的水温偏好。

1.5 数据处理

研究所有统计结果在Microsoft Excel中分析处理。采用平均值±标准差(Mean±SD),根据不同环境因子划分多个单因子变量。同时,对数据进行正态性检验和方差齐性检验,均满足正态分布和方差齐性,通过SPSS 20.0统计软件进行One-way ANOVA 方差分析,并采用Duncan氏法进行多重比较检验每个环境因子下青海湖裸鲤繁殖诱导率及产卵效果的组间差异,结果以“平均值±标准差(Mean±SD)”表示。

2 结果

2.1 青海湖裸鲤自然及人工模拟产卵环境参数

在不同气候条件下青海湖裸鲤的自然产卵场环境参数已基本探明,自然河道底质主要由卵石、砂和泥质组成,而产卵场的底质主要为卵石夹砂类型,且人工模拟产卵场的环境营造能力均可涵盖青海湖裸鲤自然产卵场的参数范围(表2)。

2.2 青海湖裸鲤自然繁殖的河床质需求

由人工可控环境繁殖底质筛选结果来看(图3),青海湖裸鲤相比其他底质条件,在卵石底质的自然繁殖发生比例最高且效果最佳,最高产卵量为1278(±121)粒,与其他底质类型相比具有显著性差异($P<0.05$),空白、泥底质中未发生繁殖。同时,为验证卵石底质在自然繁殖过程中的诱发性作用,对无产卵或繁殖效果不佳的底质进行了验证实验。原底质实验24h后加入卵石继续诱导12h,统计发现泥质、空白质和砂质3种底质在加入卵石后均成功诱导自然繁殖发生,且繁殖效果显著提升。

2.3 青海湖裸鲤自然繁殖的光照需求

经观测发现,青海湖裸鲤在野外环境下昼夜均有产卵活动发生,因此在人工模拟产卵环境中模拟出所有可行的光周期条件进行繁殖诱导。基于自然繁殖行为发生观察及产卵量统计结果表明,青海

湖裸鲤于逆日光节律(15D:9L)繁殖效果最佳(图4),最高产卵量966(±228)颗,与其他光周期类型相比具有显著性差异($P<0.05$)。全黑组虽产卵量较低但诱导率很高,而在全光照环境不进行自然繁殖。以此可以推断青海湖裸鲤在多种光照条件下始终需要一定时长的无光环境,且无光环境的持续时间并不是越长越好,而是需要与光照时长达成一定比例方可达到最适产卵光照条件。此外,日光节律环境中亲鱼喜好在无光时间段进行繁殖,与自然环境特性一致。

2.4 青海湖裸鲤自然繁殖的水深需求

基于自然繁殖诱导率及产卵量统计结果表明,水深0.15—0.3 m时均可诱导青海湖裸鲤自然繁殖发生,但繁殖效果差异较大(图5)。当水深为0.15—0.2 m产卵量最高可达1274(±347)颗,与其他水深相比具有显著性差异($P<0.05$),且随着水深升高繁殖效果递减。基本可认为青海湖裸鲤自然繁殖偏好0.15—0.3 m水深。此外,水深高于0.45 m后无法诱发裸鲤进行自然繁殖,为验证这个结果,我们对该水深条件下各流速梯度进行繁殖诱导,结果发现0.45 m水深下青海湖裸鲤亲体从0—0.6 m/s的流速环境下均不进行自然繁殖。

2.5 青海湖裸鲤自然繁殖的流速需求

结果显示,青海湖裸鲤繁殖最佳流速为0.2—0.4 m/s,此流速环境下均可诱发青海湖裸鲤进行自然繁殖,最高产卵量为1945(±471)颗(图6),繁殖效果相较其他梯度存在显著性差异($P<0.05$)。此外流速超过0.6 m/s后繁殖诱导率开始显著降低,产卵量及受精率也较差,直至流速高于0.8 m/s后不再进行自然繁殖。

表2 青海湖裸鲤自然及人工模拟产卵环境参数对比

Tab. 2 Comparison of natural and artificial spawning environment parameters in *G. przewalskii*

环境需求 Reproductive need	自然产卵场 参数范围 Parameter range of natural spawning field	人工模拟产卵环境 参数范围 Parameter range of artificial simulated spawning environment
流速 Velocity of flow (m/s)	0.02—0.95	0—1.2
光周期 Photoperiod	15L:9D/24h	全光照、全黑、 日光节律、 逆日光节律
水深 Water depth (m)	0.05—0.5	0—0.7
温度 Temperature (°C)	5.8—18.1	5.8—18.1
底质 Bottom material	砂(<1 mm)、卵石 (2—18 cm)、泥	砂(<1 mm)、小卵石 (2—5 cm)、 中卵石(6—9 cm)、 大卵石(10—18 cm)、 泥、空白

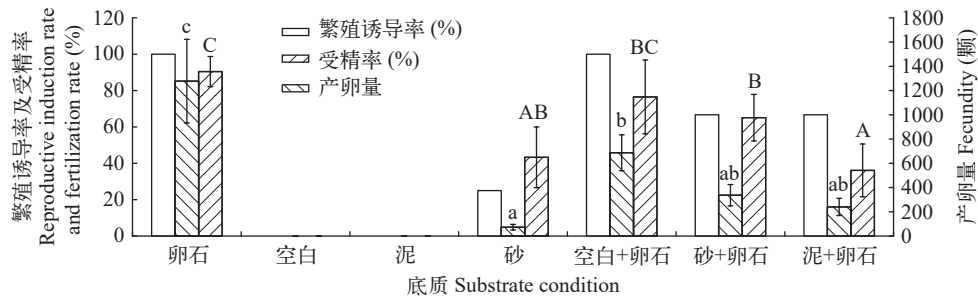


图3 多种底质条件下青海湖裸鲤繁殖诱导率及产卵情况

Fig. 3 Reproductive induction rate and oviposition of *G. przewalskii* under different substrate conditions

同一参数下不同的字母表示有显著性差异($P<0.05$); 虚线框表示没有自然繁殖活动发生

Significant differences between different letters in the uniform parameter ($P<0.05$); Dotted line indicates that no natural reproductive activity has occurred

2.6 青海湖裸鲤自然繁殖的水温需求

通过近3年野外自然繁殖及人工模拟环境中繁殖行为观察, 记录确认了90次成功繁殖交尾时间点的水温(图7)。统计结果显示, 青海湖裸鲤在6—16℃的水文条件下可进行繁殖, 且当水环境温度在10.8—14.3℃时, 繁殖活动显著增多, 13.8℃时最为活跃。

3 讨论

3.1 青海湖裸鲤自然繁殖的环境需求

在自然繁殖生态需求研究中, 水温、水流、水深、河床质和光照等环境参数是普遍考虑的因素^[11—14]。环境因子对鱼类繁殖的影响是一个综合且复杂的结果, 环境因子的差异、变化的幅度对鱼类的自然繁殖都会起到促进或抑制的作用, 因此不同鱼类也需要在特定的环境因子下才能进行产卵活动。一般来说, 鱼类的繁殖活动不会因某一单因素环境因子而被决定, 其繁殖特定需求往往是多种环境因素共同产生影响的结果。

底质在自然繁殖发生中的重要作用 对底层产卵鱼类而言, 繁殖活动对河床质粒径、组成和布局等同样有严苛的要求。如大马哈鱼(*Oncor-*

hynchus keta)等鲑鳟类, 需要将受精卵埋在砂质巢穴中孵化, 砂粒的大小及布局决定了巢穴数量、稳定性、溶氧及氨氮交换量, 因此砂粒成为其繁殖不可或缺的环境因素^[13]。不同的是, 河床质的清洁度和充塞度因素是诱发多数鲑类自然产卵的因子^[15—18]。因此, 在非生物的环境因子中, 河床质对产卵行为或卵粒孵化有举足轻重的作用, 在研究中, 我们发现青海湖裸鲤对繁殖底质的要求比较特殊, 无卵石的底质环境几乎无法诱发繁殖, 但不含卵石底质的实

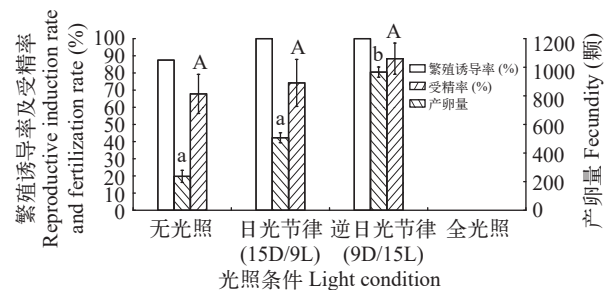


图4 不同光照条件下青海湖裸鲤繁殖诱导及产卵情况

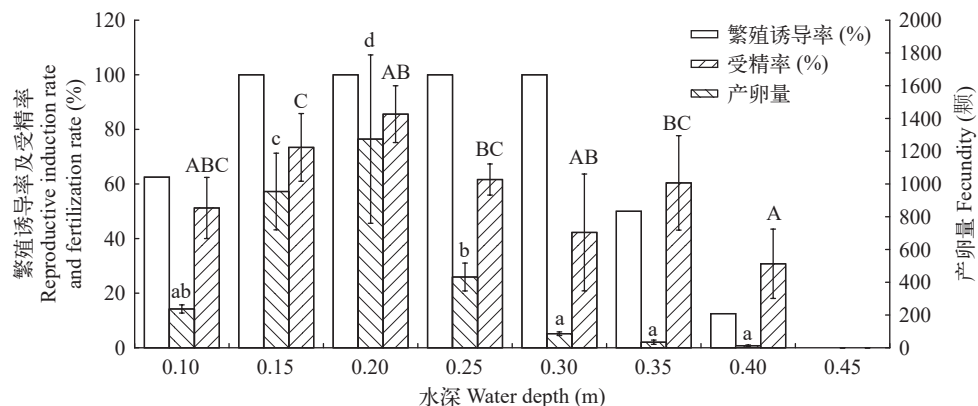
Fig. 4 Propagation induction of *G. przewalskii* under different light conditions in Qinghai Lake

图5 不同水深条件下青海湖裸鲤繁殖诱导及产卵情况

Fig. 5 Reproduction induction and oviposition of *G. przewalskii* in different water depth

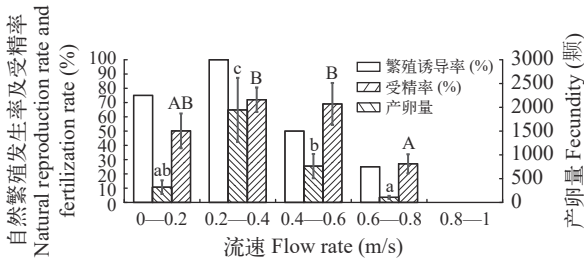


图6 多种流速条件下青海湖裸鲤繁殖诱导率及产卵情况

Fig. 6 Reproductive induction rate and oviposition of *G. przewalskii* under various flow rate conditions

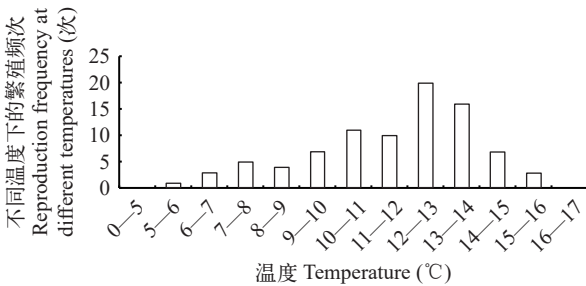


图7 青海湖裸鲤繁殖温度偏好

Fig. 7 Breeding preferential temperature for *G. przewalskii*

验组在加入卵石后也可进行繁殖,这意味着卵石对于青海湖裸鲤而言是有繁殖指示作用的,且卵石可显著提升其繁殖效果,这与底质偏好实验结果一致^[19]。此外,当我们除卵石外其他环境因子调整至最适参数时,无卵石的产卵环境依然无法诱导亲体发生自然繁殖,这预示着卵石对裸鲤繁殖诱发作用中占有相当大部分的权重占比,其原因可能是因为自然产卵场构成成分与之相似,在漫长的生殖洄游历史中,青海湖裸鲤或许以卵石作为主要的“印痕”物质。并且,许多研究认为河床质及地形决定了产卵场中的流速场特征,繁殖与卵石相关的生境的选择很可能是由其他变量驱动的,如流体动力学,而不是卵石或其相关基质的具体物理特征^[20, 21]。根据Bernoulli原理及其推论,水流在卵石周围将加速,进而侵蚀卵石周围的物质,并随着时间的推移从河床基底上保持良好的清洁度^[22, 23],同时流场加速形成的“尾流区”还有助于提高孵化期间胚胎发育所需的较高含氧量^[24-28]。因此,卵石所创造微水流环境,可能是诱发青海湖裸鲤性腺发育及其主动进行繁殖活动的关键因子。

自然繁殖发生的水文需求 河流流量最终表现为河流流速、水位和水深等特征参数,影响自然繁殖的选择和繁殖效果。以中华鲟为例,研究表明水流流量、流速场环境和涡流量等水流特征与中华鲟自然繁殖选择有密切关联^[29, 30]。许多鱼类的繁殖

活动诱导或发生都需要特定参数的流速和流量值或持续某个过程。例如四大家鱼在繁殖时,需要连续不断的流量上涨,随之水位也会上升,当它们的性腺接近成熟时,鱼群才会进入合适的产卵场,等待流量升高带来的水位上涨,在湍急的水动力环境中进行繁殖^[31]。此外,大黄鱼(*Larimichthys crocea*)不仅在水流中将性腺发育至V期后,鱼群还会集中前往流速更高的水域进行产卵活动。这个特点多适用于流水环境中产卵的鱼类,青海湖裸鲤就是其中的典型,需要在河道急流处停留大量时间对性腺进行刺激,或是主动上溯提高水体相对自身的流速。而又因其产沉性微黏卵,为保证卵粒处于稳定环境中发育,适宜的水深相较于深水而言水体交换性及溶氧更充分,卵粒可持续保证得到充足的氧气供给,且可避免水位下降而导致卵粒脱水暴露在空气中。

光照及温度对自然繁殖的影响 光照可促进或抑制鱼类性腺发育,通过对中枢神经进行刺激,促使垂体进行帮助性腺发育的分泌活动;亦或是直接通过光照本身作为信号诱导成熟个体进行排卵^[32]。同时,水温对鱼类繁殖的影响同样颇多,能促进鱼类的性成熟、受精卵孵化、行为指示作用和体内血液指标变化等。目前众多有关温度对鱼类繁殖活动影响的研究主要是集中在“积温效应”上^[33, 34]。研究表明,许多鱼类性腺发育都伴随着温度持续升高或降低这个积温过程,而不是温度顷刻间达到阈值则可进行繁殖,这一点在我国多种鱼类中均显著体现,如方正银鲫(*Carassius auratus gibelio*)、中华鲟和长江鲟(*Acipenser dabryanus dumeril*)等,而部分鱼类甚至以水温变化作为繁殖活动的主要指示因子^[35]。

在自然界中,光照是影响水温变化的直接因素之一,两者对鱼类繁殖的影响往往是复合作用,最直接的现象表现在温度较高的热带地区,许多鱼类因光照节律非常恒定,因此全年均可怀卵。青海湖裸鲤对光照和水温的需求原因可能是复杂的,光照作为提供温度的主要来源之一,受阳光照射时间的影响,每年洄游季节的水温变动指示着青海湖裸鲤繁殖活动的始末。其次,在性腺发育过程中光照带来的“积温效应”及对神经的刺激可能都起到一定作用,但长时间的光照也可能引起其性腺发育过度而退化^[36]。每年短暂的繁殖期间,亲鱼需要花费大量的时间洄游寻找适宜的产卵场,并且3—7d才能将体内成熟的卵粒排空,最后回到青海湖中,这个过程亲鱼需要抓紧时间进行繁殖,并承受来自捕食者、气候、河道变化和力竭等风险。因此在研究结果中,青海湖裸鲤喜好昼短夜长的光照节律,其

原因可能在于亲鱼本身即偏好夜间繁殖, 但自然日光节律本身昼长夜短, 在环境压力下白天也不得不在捕食者活跃的时段进行繁殖活动。入夜后, 青海湖裸鲤最大的消费群体“鸟类”会进入短暂的休息时间, 亲鱼们的繁殖效率得到显著提升, 在漫长的演化后形成偏好黑暗环境繁殖的特性。

虽然每年溯河洄游的季节都在夏季, 但随着当年气候的变化其洄游时间也会提前或延后, 研究表明, 当湖周淡水支流水温达到6—16℃这个阈值后, 青海湖裸鲤亲体即大规模开始生殖洄游, 若当年繁殖季节多雨水, 河道水温较低的情况下鱼群的大规模回溯则会延后半月左右。由此可见, 温度不仅作为青海湖裸鲤性腺发育的因素之一, 同时还起着指示生殖洄游的重要作用。

3.2 基于青海湖裸鲤繁殖环境需求的保育可行性启示

目前, 围绕鱼类自然繁殖生态需求的研究已经通过自然产卵场修复和人工产卵场模拟等在珍稀濒危鱼类保护方面开始得到运用。国外学者在鲑科鱼类、鲟的保护中已经有较多成功的经验, 通过添加河床质于河床中的方式取得高首鲟(*Acipenser transmontanus*)和大马哈鱼等特异性鱼类的自然产卵场修复和重建成功^[21]。此外野生短吻鲟(*Acipenser brevirostrum*)、铲鲟(*Acipenser medirostris*)及我国的长江鲟在人工模拟的水流和底质的半自然环境中成功诱发自然繁殖, 并被认为这种繁殖模式有利于亲本繁殖贡献的提升。同时齐口裂腹鱼(*Schizothorax prenanti*)和四川裂腹鱼(*Schizothorax kozlovi nikolsky*)等同属裂腹鱼属的产卵场修复和人工建造成功案例也表明通过工程措施实现产卵场改良和修复是可行的^[38]。这也支撑了我们通过室内模拟和优化产卵场条件, 解答和验证现有产卵场功能有效性, 探寻青海湖裸鲤产卵场修复对策的基本想法。研究历时3年, 印证了在人工模拟环境下青海湖裸鲤的繁殖环境需求与自然环境基本一致^[18], 并通过不断优化人工模拟产卵环境, 使繁殖诱导率维持在67.8%。产卵量及受精率平均764颗、88.9%^[38]。

本研究成功诱导青海湖裸鲤野生洄游群体于人工模拟产卵环境中进行自然繁殖, 解答了其自然繁殖的关键环境参数。并通过不断调整优化, 初步建立了青海湖裸鲤人工模拟产卵环境构建技术, 为改革传统人工繁育模式提供新的启发。同时, 研究结果可为自然栖息地保护与修复工作提供理论基础。

参考文献:

- [1] Milot E, Perrier C, Papillon L, *et al.* Reduced fitness of Atlantic salmon released in the wild after one generation of captive breeding [J]. *Evolutionary Applications*, 2013, 6(3): 472-485.
- [2] Shi J Q, Tang H Y, Qi H F, *et al.* Observation on the gonad maturation of *Gymnocypris przewalskii* [J]. *Freshwater Fisheries*, 2004, 34(3): 7-9. [史健全, 唐洪玉, 祁洪芳, 等. 青海湖裸鲤性腺发育观察 [J]. *淡水渔业*, 2004, 34(3): 7-9.]
- [3] Chen D Q. The requirement of natural breeding environment of *Gymnocypris przewalskii* and the construction technology of artificial simulated ovipositing field [D]. Wuhan: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, 2004: 17-32. [陈大庆. 青海湖裸鲤资源评估与繁殖群体遗传多样性 [D]. 武汉: 中国科学院水生生物研究所, 2004: 17-32.]
- [4] Yang Y Q, Yi X F, Li N, *et al.* Analysis on trophic structure of main waterbirds in Qinghai Lake based on stable isotopic technology [J]. *Zoological Research*, 2009, 30(4): 418-422. [杨月琴, 易现峰, 李宁. 利用稳定同位素技术分析青海湖优势水鸟的营养级结构 [J]. *动物学研究*, 2009, 30(4): 418-422.]
- [5] Araki H, Schmid C. Is hatchery stocking a help or harm? Evidence, limitations and future directions in ecological and genetic surveys [J]. *Aquaculture*, 2010(308): S2-S11.
- [6] Brown C, Day L. The future of stock enhancements: lessons for hatchery practice from conservation biology [J]. *Fish and Fisheries*, 2002, 3(2): 79-94.
- [7] Chebanov S, Galich V, Chmir N. Stock enhancement and conservation culture of sturgeons: problems and prospects [J]. *Journal of Fish Biology*, 2004, 65(s1): 316.
- [8] Johnsson I, Näslund J, Brockmark S. Environmental effects on behavioural development consequences for fitness of captive-reared fishes in the wild [J]. *Journal of Fish Biology*, 2014, 85(6): 1946-1971.
- [9] Thériault V, Banks M, Blouin S, *et al.* Reduced reproductive success of hatchery Coho salmon in the wild: insights into most likely mechanisms [J]. *Molecular Ecology*, 2011, 20(9): 1860-1869.
- [10] Araki H, Ardren W R, Olsen E, *et al.* Reproductive success of captive-bred Steelhead trout in the wild: evaluation of three hatchery programs in the Hood River [J]. *Conservation Biology*, 2007, 21(1): 181-190.
- [11] Seesholtz A M, Manuel M J, Eenennaam J P. First documented spawning and associated habitat conditions for green sturgeon in the Feather River, California [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2015, 98(3): 905-912.
- [12] Ban X, Du Y, Liu H Z, *et al.* Applying instream flow incremental method for the spawning habitat protection of Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis*) [J]. *River Research and Applications*, 2011, 27(1): 87-98.
- [13] Coutant C. A riparian habitat hypothesis for successful reproduction of White sturgeon [J]. *Reviews in Fisheries Science*, 2004, 12(1): 23-73.

- [14] Bennion D H, Manny B A. A model to locate potential areas for Lake sturgeon spawning habitat construction in the St. Clair-Detroit River System [J]. *Journal of Great Lakes Research*, 2014(40): 43-51.
- [15] Soulsby C, Youngson A F, Moir H J, *et al.* Fine sediment influence on salmonid spawning habitat in a lowland agricultural stream: a preliminary assessment [J]. *Science of the Total Environment*, 2001, **265**(1/2/3): 295-307.
- [16] Du H, Wei Q W, Zhang H, *et al.* Changes of bottom substrate characteristics in spawning ground of Chinese sturgeon downstream the Gezhou Dam from impounding of Three Gorge Reservoir [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(9): 3124-3131. [杜浩, 危起伟, 张辉, 等. 三峡蓄水以来葛洲坝下中华鲟产卵场河床质特征变化 [J]. *生态学报*, 2015, **35**(9): 3124-3131.]
- [17] Dumont P, D'Amours J, Thibodeau S, *et al.* Effects of the development of a newly created spawning ground in the Des Prairies River (Quebec, Canada) on the reproductive success of Lake sturgeon (*Acipenser fulvescens*) [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2011, **27**(2): 394-404.
- [18] Zhou Y, Li J, Qi H, *et al.* Riverbed substrate requirements for natural reproduction of *Gymnocypris przewalskii* [J]. *Animals*, 2021, **11**(11): 3246.
- [19] Zhang H. Abiotic environment for natural reproduction of *Acipenser sinensis* [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2009: 34-36. [张辉. 中华鲟自然繁殖的非生物环境 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2009: 34-36.]
- [20] Riley S C, Marsden J E, Ridgway M S, *et al.* A conceptual framework for the identification and characterization of lacustrine spawning habitats for native lake charr *Salvelinus namaycush* [J]. *Environmental Biology of Fishes*, 2019, **102**(12): 1533-1557.
- [21] Thibodeaux L J, Boyle J D. Bedform-generated convective transport in bottom sediment [J]. *Nature*, 1987, **325**(6102): 341-343.
- [22] Denny M W. Life in moving fluids: the physical biology of flow [J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 1995, **57**(6): 949-951.]
- [23] Oh T G, Otake S, Lee M O. Estimating the Effective Wake Region (Current Shadow) of Artificial Reefs [M]. Japan: Research Gate, 2011: 78-81.
- [24] Chapman D W. Critical review of variables used to define effects of fines in redds of large salmonids [J]. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1988, **117**(1): 1-21.
- [25] Gunn J M, Keller W. Spawning site water chemistry and Lake trout (*Salvelinus namaycush*) sac fry survival during spring snowmelt [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1984, **41**(2): 319-329.
- [26] Sly P G. Interstitial water quality of Lake trout spawning habitat [J]. *Journal of Great Lakes Research*, 1988, **14**(3): 301-315.
- [27] Tonina D, Buffington J M. A three-dimensional model for analyzing the effects of salmon redds on hyporheic exchange and egg pocket habitat [J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2009, **66**(12): 2157-2173.
- [28] Guo H, Huang M, Jin F. The effect on the flow conditions of *Acipenser sinensis* spawning sites in the process of peak regulation between the Three Gorges Dam and Gezhou Dam [J]. *Physics Procedia*, 2012(33): 866-871.
- [29] Yi Y J, Sun J, Zhang S H. A habitat suitability model for *Acipenser sinensis* determined using the generalized additive method [J]. *Journal of Hydrology*, 2016(534): 11-18.
- [30] Yin M C. Biochemical changes during development of eggs and yolk-sac larvae of herring and plaice [J]. *Oecologia et Limnologia Sinica*, 1993, **24**(2): 43-51. [殷名称. 鲱, 鲽在卵和卵黄囊期仔鱼发育阶段生化成分的变化 [J]. *海洋与湖沼*, 1993, **24**(2): 43-51.]
- [31] Davies P R, Hanyu I, Furukawa K, *et al.* Effect of temperature and photoperiod on sexual maturation and spawning of the common carp: III. Induction of spawning by manipulating photoperiod and temperature [J]. *Aquaculture*, 1986, **52**(2): 137-144.
- [32] Yi B L, Yu Z T, Liang Z Y. Gezhou Dam Water Conservancy Project and the Four Major Major Domestic Fishes in the Yangtze River [M]. Wuhan: Hubei Science and Technology Press, 1988: 46-47. [易伯鲁, 余志堂, 梁秩桑. 葛洲坝水利枢纽与长江四大家鱼 [M]. 武汉: 湖北科学技术出版社, 1988: 46-47.]
- [33] Yang D G, Wei Q W, Chen X H, *et al.* Hydrology status on the spawning ground of *Acipenser sinensis* below the Gezhou Dam and its relation to the spawning run [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(3): 862-869. [杨德国, 危起伟, 陈细华, 等. 葛洲坝下游中华鲟产卵场的水文状况及其与繁殖活动的关系 [J]. *生态学报*, 2007, **27**(3): 862-869.]
- [34] Yin J S, Shen J B, Xu W, *et al.* Effect of water temperature on spawning of dace (*Leuciscus brandti*) in the Suifen River [J]. *Acta Zoologica Sinica*, 2001, **47**(6): 704-708. [尹家胜, 沈俊宝, 徐伟, 等. 水温变化对绥芬河滩头雅罗鱼产卵的影响 [J]. *动物学报*, 2001, **47**(6): 704-708.]
- [35] Barlaup B T, Gabrielsen S E, Skoglund H, *et al.* Addition of spawning gravel—a means to restore spawning habitat of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.), and Anadromous and resident brown trout (*Salmo trutta* L.) in regulated rivers [J]. *River Research and Applications*, 2008, **24**(5): 543-550.
- [36] van Eenennaam J P, Linares-Casenave J, Doroshov S I. Tank spawning of first generation domestic green sturgeon [J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2012, **28**(4): 505-511.
- [37] Zhang D Y. Influence of water conservancy and hydro-power engineering on fish and protection measures [J]. *Water Resources Protection*, 2011, **27**(5): 75-77. [张东

- 亚. 水利水电工程对鱼类的影响及保护措施 [J]. 水资源保护, 2011, 27(5): 75-77.]
- [38] Zhou Y H. The requirement of natural breeding environment of *Gymnocypris przewalskii* and the construction technology of artificial [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2021: 10-17. [周杨浩. 青海湖裸鲤自然繁殖环境需求及其人工模拟产卵场构建技术 [D]. 华中农业大学, 2021: 10-17.]

ENVIRONMENTAL REQUIREMENTS OF NATURAL REPRODUCTION OF *GYMNOCYPRIS PRZEWALSKII* UNDER ARTIFICIAL SIMULATED CONDITIONS

ZHOU Yang-Hao^{1,2}, RONG Yi-Feng³, ZHOU Wei-Guo⁴, LIU Huang-Xin^{1,5}, WANG Pu-Yuan³, YU Lu-Xian⁴, FU Sheng-Yun⁴, YANG Jian-Xin⁴, QI Hong-Fang⁴ and DU Hao^{1,2,3,4,5}

(1. Key Laboratory of Freshwater Biodiversity Conservation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuhan 430223, China; 2. Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China; 3. Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 4. Qinghai Naked Carp Rescue Center, Xining 810016, China; 5. Yangze University, Jinzhou 434025, China)

Abstract: The natural reproduction of fish is a physiological response process under the stimulation of specific environment. The environment condition of fish spawning habitat is very important for the reproduction of fish. Currently, there is no quantitative study on the demand for natural reproduction of *Gymnocypris przewalskii*. In combination with the *in situ* investigation of the natural spawning grounds of *G. przewalskii*, artificial spawning environment was simulated in the laboratory to answer the environmental requirement for the natural reproduction of *G. przewalskii*. The results showed that the occurrence of spawning activities of *G. przewalskii* was closely related to the water temperature, water depth, flow rate, light and substrate factors. The results showed that the natural mating induction rate and reproductive effect can be significantly increased in the substrate of pebble than that in the sand or the mud substrate. The suitable range of the water depth, water velocity, water temperature for spawning is 0.15—0.2 m, 0.2—0.4 m/s, and 10.8—14.3 °C, respectively. Increasing the everyday's dark cycle is beneficial for the occurrence of spawning. Under the controlled environment, when the water depth is above 0.45 m, water velocity is more than 0.8 m/s, and the water temperature is higher than 17 °C or lower than 6 °C, there will be no spawning activities, which maybe the limit conditions required for the natural reproductive. This study elucidated the environmental parameters for the spontaneous spawning and reproduction of *G. przewalskii* in a controlled environment, and successfully constructs a simulated spawning environment. It can provide technical supports and new ideas in the natural spawning habitat investigation and contribute for improving the artificial breeding technologies of *G. przewalskii*.

Key words: Natural spawning; Environmental requirement; Natural *in situ* habitat; Simulated spawning; Bottom substrate; *Gymnocypris przewalskii*