

赤水河上游泉水鱼的年龄、 生长与繁殖特征

王钦^{①②} 夏治俊^{①②} 曾旭茂^{①②} 王硕^{①②}

刘飞^① 黄显杰^③ 李兴华^③ 王剑伟^{①*}

① 中国科学院水生生物研究所 武汉 430072; ② 中国科学院大学 北京 100049;

③ 长江上游珍稀特有鱼类国家级自然保护区云南管护局 昭通 657000

摘要: 基于 2023 年 3 月至 2024 年 2 月在赤水河上游的逐月采样, 对泉水鱼 (*Pseudogyrinocheilus procheilus*) 年龄、生长和繁殖特征进行了研究, 以期为赤水河鱼类资源保护和生态修复提供基础资料。结果表明, 赤水河上游泉水鱼样本由 5 个龄组组成, 其中以 2、3 龄为主, 雌雄性比 1 : 0.53。雌、雄鱼的体重 (W , g) 和体长 (L , mm) 关系分别为 $W_{\text{♀}} = 3.948 \times 10^{-6} L^{3.317}$ 和 $W_{\text{♂}} = 2.137 \times 10^{-5} L^{2.989}$, 经统计检验, 雌鱼为正异速生长模式, 而雄鱼为均速生长模式。用 von Bertalanffy 方程对其生长进行了拟合, 得到雌鱼各参数为: 渐近体长 $L_{\infty} = 324.89$ mm, 生长系数 $k = 0.139$, $t_0 = -2.216$; 雄鱼各参数为 $L_{\infty} = 236.25$ mm, $k = 0.239$, $t_0 = -1.828$ 。泉水鱼的体长生长速度和加速度不具拐点, 生长速度随年龄增加而持续下降, 生长加速度始终为负值; 体重的生长速度具拐点, 雌雄个体的拐点年龄 (t_i) 分别为 6.41 龄和 3.40 龄。泉水鱼雌、雄鱼的初次性成熟体长分别为 170.35 mm 和 155.28 mm, 对应年龄为 3.12 龄和 2.65 龄。性体指数和性腺发育月变化表明, 泉水鱼的繁殖时间为 5~9 月份, 产卵高峰在 5 和 6 月份。卵径分布和卵巢组织学观察均表明, 赤水河的泉水鱼为一次产卵类型, 个体绝对繁殖力和相对繁殖力的平均值分别为 4 496 粒/尾和 31 粒/g, 其绝对繁殖力与体长和体重分别呈正线性相关和二项式相关。基于以上研究结果, 我们认为, 捕捞对于像泉水鱼这样个体繁殖力较低、生长拐点年龄较高的鱼类影响很大, 保持长期禁渔是赤水河上游鱼类保护的基本措施。

关键词: 年龄; 生长; 繁殖; 赤水河; 泉水鱼

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2025) 02-201-12

Age, Growth and Reproduction of *Pseudogyrinocheilus procheilus* in the Upper Reaches of the Chishui River

WANG Qin^{①②} XIA Zhi-Jun^{①②} ZENG Xu-Mao^{①②} WANG Shuo^{①②}

LIU Fei^① HUANG Xian-Jie^③ LI Xue-Hua^③ WANG Jian-Wei^{①*}

① Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072; ② University of Chinese Academy of

基金项目 科技基础资源调查专项 (No. 2022FY100402);

* 通讯作者, E-mail: wangjw@ihb.ac.cn;

第一作者介绍 王钦, 男, 硕士研究生; 研究方向: 鱼类生态学; E-mail: wangqin2109@163.com.

收稿日期: 2024-09-19, 修回日期: 2024-11-21 DOI: 10.13859/j.cjz.202524210 CSTR: 32109.14.cjz.24210

Sciences, Beijing 100049; ③ *Yunnan Management and Conservation Bureau of National Nature Reserve of Rare and Endemic Fishes in the Upper Reaches of Yangtze River, Zhaotong* 657000, China

Abstract: [Objectives] To support fish resource protection and ecological restoration, this study investigated the age, growth and reproduction of *Pseudogyrinocheilus procheilus* based on monthly samples collected in the Chishui River between March 2023 and February 2024. **[Methods]** Scales were used as material for age determination, and von Bertalanffy growth functions were fitted based on the ages determined from scales and the measured body length data. The Chi-square test is used for further validation of the goodness-of-fit of the equation. **[Results]** The results indicated that the age of *P. procheilus* ranged from 1 to 5 years, with a predominance of 2 and 3 years of age (Fig. 1), and a sex ratio of 1 : 0.53 (female : male). The relationship between body length and weight was described by the equations $W_{\text{♀}} = 3.948 \times 10^{-6} L^{3.317}$ for females and $W_{\text{♂}} = 2.137 \times 10^{-5} L^{2.989}$ for males (Fig. 3). The *t*-test of the allometric growth index (*b*) was further analyzed, uncovering the *b* value of females is significantly greater than 3 ($P < 0.01$), indicating a positive allometric growth pattern. Differently, males exhibited a *b* value of 2.989, suggesting an isometric growth pattern. The von Bertalanffy functions were $L_{t_{\text{♀}}} = 324.89[1 - e^{-0.139(t+2.216)}]$ for females and $L_{t_{\text{♂}}} = 236.25[1 - e^{-0.239(t+1.828)}]$ for males (Fig. 4). The growth rate and acceleration of body length show no inflection point, with growth rate decreasing with age and the acceleration remaining negative. In contrast, the growth rate and acceleration of body weight exhibited inflection points, with inflection ages (*t_i*) of 6.41 years for females and 3.40 years for males (Fig. 5). The analysis indicated that the first sexual maturation and age occurred at a length of 170.35 mm and an age of 3.12 years for females, and 155.28 mm and 2.65 years for males (Fig. 6), respectively. Analysis of the gonadal somatic index and ovarian development period indicated that spawning occurred from May to September, peaking in May and June (Fig. 7). Studies on egg diameter frequency distributions (Fig. 9) and histological observations of ovarian development (Fig. 8) revealed that *P. procheilus* employs a single-batch spawning strategy. The mean absolute fecundity and relative fecundity were 4 496 eggs per female and 31 eggs per gram, respectively, with absolute fecundity positively correlated with body length and binomially correlated with body weight (Fig. 11). **[Conclusion]** Based on the above conclusions, we believe that fishing has a great impact on fish like *P. procheilus*, which have low individual fecundity and high growth inflection age. Maintaining a long-term fishing ban is the basic measure for fish protection in the upper reaches of the Chishui River.

Key words: Age; Growth; Reproduction; Chishui River; *Pseudogyrinocheilus procheilus*

赤水河是长江上游为数不多仍保留自然水文节律、栖息地异质性极高、人类活动影响较小的大型一级支流(刘飞等 2020)。在金沙江中下游梯级开发对长江干流珍稀特有鱼类造成严重的、叠加的和不可逆的不利背景下,赤水河成为“长江上游珍稀特有鱼类最后的庇护所”(刘飞 2014, 王渝栋等 2024)。同时,赤水河还是长江十年禁渔的先行示范区,也是长江上

游河流生态修复的样板(刘飞等 2023)。近年来,许多作者对赤水河鱼类生物学进行过一些调查(刘飞等 2011, 吴金明等 2011, 赵海涛等 2011, 王俊等 2012, 刘焕章等 2023),但对某些物种的生长及繁殖特性的调查仍缺乏完整性,难以支撑赤水河流域濒危鱼类保护和生态修复的需求。

泉水鱼(*Pseudogyrinocheilus procheilus*)隶

属于鲤形目 (Cypriniformes) 鲤科 (Cyprinidae) 野鲮亚科 (Labeoninae) 泉水鱼属, 是一种喜浅滩流水环境的底栖中小型鱼类, 主要分布在长江上游干、支流中 (乐佩琦 2000), 其食性较为单一, 主要以着生硅藻为食 (张富斌 2018)。在赤水河流域, 泉水鱼主要分布于上游 (源头至赤水镇江段), 是赤水河上游的优势种之一 (刘飞等 2020, 陈文善等 2024)。在 2017 年赤水河全面禁渔以前, 它是当地重要的经济鱼类。掌握泉水鱼的生长、繁殖特征是赤水河上游鱼类保护和生态修复的基础。目前, 国内学者对泉水鱼的研究工作多集中在系统发育 (Zhang 1994) 和种群遗传 (史方等 2009, 司从利等 2012, 邹远超等 2016, 史方等 2018) 等方面, 仅有少数研究者对泉水鱼的基础生物学开展研究, 例如, 对乌江思南泉水鱼的年龄生长 (熊美华等 2016) 和个体繁殖力 (熊美华等 2012) 进行了研究, 发现泉水鱼雌鱼呈正异速生长模式, 且渐进体长大于雄鱼, 产卵类型为分批产卵型。但该研究样本为春秋两次季节性采样, 且乌江中游思南江段的种群与赤水河种群可能会存在一定的差异, 亟需对赤水河泉水鱼的生物学特征进行详细的研究。

本文基于周年逐月采样, 对赤水河上游泉水鱼的年龄、生长和繁殖进行研究, 以期鱼类资源的保护提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 样品采集及处理

自 2023 年 3 月至 2024 年 2 月, 在赤水河源威信县江段 (云南省威信县) 和赤水镇江段 (四川省叙永县) 逐月采集泉水鱼样品, 每月采样时间一般为 15 至 25 日, 集中在 1 ~ 3 日内完成当月样品的采集。采样地点主要为河源段的斑鸠井、果哈峡和赤水镇江段的里匡岩、赤水镇和生机镇。采样工作在云南管护局和渔政部门的许可与监督下进行。采样当日对所采集样本进行测量、解剖和编号, 通过解剖观察性腺特征来判断样品的性别和发育期。总共采

集和解剖了 611 尾样本, 体长 (body length, BL) 和全长 (total length, TL) 的测量使用量鱼板 (武汉彼德森科技有限公司, 精度 1 mm) 完成, 体重 (body weight, BW) 和空壳重 (eviscerated body weight, EW) 的测量使用电子天平 (TP-A2000, 华志电子科技有限公司, 精度 0.1 g) 完成, 性腺重 (gonadal weight, GW) 的测量使用精密电子天平 (PTT-A+200, 华志电子科技有限公司, 精度 0.01 g) 完成。

1.2 年龄

取泉水鱼侧线上方、背鳍前下方 5 ~ 10 枚鳞片作为年龄鉴定材料。将采集的鳞片在 4% NaOH 溶液中浸泡 30 min 后洗净装片, 放置在 Nikon SMZ745T 体视显微镜上观察、拍照, 鳞径 (R) 和轮径 (r_n) 的测量均在成像系统 Lightools 上完成。

1.3 生长

使用幂函数方程进行体重-体长关系曲线的拟合: $W = aL^b$, 式中, L 为体长 (mm), W 为体重 (g), a 和 b 是待拟合的常数, 分别表示生长条件因子和异速生长因子, $b = 3$ 时, 鱼类为匀速生长类型, $b \neq 3$ 时则为异速生长类型。分别使用线性方程和幂函数方程拟合体长与鳞径间的关系, 最终用拟合效果较好的方程计算各龄的退算体长。

von Bertalanffy 生长方程式 (von Bertalanffy et al. 1957) 为:

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}], W_t = W_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]^b,$$

式中, t 为年龄, L_t 和 W_t 为 t 龄时的体长 (mm) 和体重 (g), L_∞ 和 W_∞ 为渐近体长和渐近体重, k 为生长系数, t_0 为理论生长起点年龄, b 为体重体长方程的指数。von Bertalanffy 生长方程的拟合使用实测体长和判读年龄的数据进行。表观生长指数 (\emptyset) 使用公式 $\emptyset = \lg k + 2 \lg L_\infty$ 来计算 (Munro et al. 1983)。

上述体重体长关系的拟合、退算体长的计算以及 von Bertalanffy 生长方程的拟合均分别基于雌、雄两性独立进行。

体长增长率 (R_L) 和体重增长率 (R_W) 的

方程为： $R_L = (L_2 - L_1)/L_1$ ， $R_W = (W_2 - W_1)/W_1$ ，式中， L_1 、 L_2 和 W_1 、 W_2 分别为年龄 t_1 、 t_2 时的体长和体重。

1.4 繁殖

泉水鱼性腺发育分期参考殷名称（1995）的方法。记录每尾鱼的性腺发育期和重量，将 IV、V 期卵巢使用 4% 中性多聚甲醛保存，带回实验室清水冲洗，统计沉积卵黄的卵粒数并计为绝对繁殖力（absolute fecundity, F ）。使用绝对繁殖力与空壳重和体长的比值作为体重相对繁殖力（eviscerated body weight relative fecundity, F_W ）和体长相对繁殖力（body length relative fecundity, F_L ）。根据逐月性腺发育情况和性体指数（gonado somatic index, I_{GS} ）的变化确定繁殖季节，计算公式为： $I_{GS} = (W_G/W_E)$ 100%，式中， W_G 为性腺重（g）， W_E 为空壳重（g）。

将 4% 中性多聚甲醛保存的卵巢依次经过梯度酒精脱水、二甲苯透明、石蜡包埋切片、苏木精-伊红染色后用中性树胶封片。使用显微成像系统对卵巢组织切片进行观察和拍照。使用 Nikon SMZ745T 体式显微镜和成像系统 Lightools 对繁殖季节两尾成熟雌鱼卵巢的全部卵粒拍照并测量卵径。

半数个体达到性成熟时的平均体长为初次性成熟体长。以性腺达到 III 期及以上为性成熟标准，分别将雌、雄鱼性成熟个体比例与体长数据进行逻辑斯蒂回归拟合（Chen et al. 1994），方程为： $P_L = 100/[1 + e^{-k(L_T - L_{T50})}]$ ，式中， P_L 指体长 L 时的性成熟个体百分比， L_T 为体长区间的中间值， k 为成熟曲线的曲率， L_{T50} 为初次性成熟的平均体长，再根据 von Bertalanffy 生长方程可求得初次性成熟年龄。

1.5 统计分析

使用卡方（ χ^2 ）检验分析种群性比是否偏离 1:1；使用 t 检验分析异速生长因子 b 值与 3 的显著性差异。初步的数据分析和整理使用 Excel 2021 完成，生长方程拟合在开源统计软件 R 语言（4.3.1 版本）中使用 FST 程序包完成，图形绘制使用 Origin 2022 完成，照片编辑

使用 Photoshop 2022 完成。

2 结果

2.1 年龄与生长

2.1.1 年龄特征与年龄结构 泉水鱼鳞片多呈梨形，鳞片软而薄，再生鳞较多，年轮的界限较为清晰，年轮形成方式主要为普通切割型、间隙型和破碎型，少部分为普通疏密型，部分鳞片可见副轮。对鳞片进行两次年龄判读，时间间隔 2 周以上，剔除判读结果不同的样品。

根据年龄判读结果，所获样本包括 5 个龄组，其中，雌鱼由 1 ~ 5 龄 5 个年龄组构成，而雄鱼只由 1 ~ 4 龄 4 个年龄组构成；雌、雄鱼均以 2、3 龄个体为主，分别占其总数的 71.2% 和 74.2%（图 1）。

泉水鱼各龄组的平均体长和体重见图 2。随着年龄的增长，泉水鱼雌鱼的体长从 1 龄的 121.8 mm 增长到 5 龄的 202.7 mm，增长率为 66.4%，体重从 1 龄的 39.5 g 增长到 5 龄的 184.9 g，增长率为 368.1%；雄鱼的体长从 1 龄的 124.1 mm 增长到 4 龄的 177.5 mm，增长率为 43.0%，体重从 1 龄的 39.6 g 增长到 4 龄的 118.6 g，增长率为 199.5%。

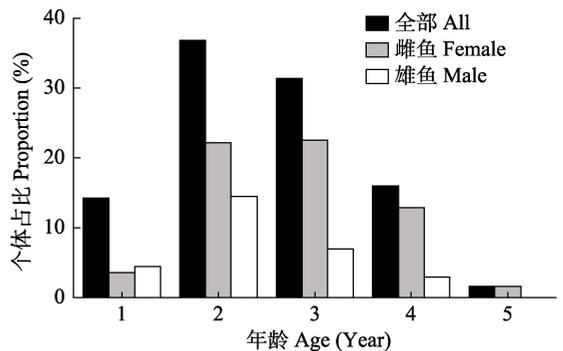


图 1 赤水河上游泉水鱼的年龄结构分布

Fig. 1 Age distribution of *Pseudogyrinocheilus procheilus* in the upper reach of the Chishui River

2.1.2 体重与体长关系 分别对泉水鱼雌鱼和雄鱼的体重体长关系进行幂函数曲线拟合（图 3）。雌、雄泉水鱼的体重（ W ）与体长（ L ）关系式分别为：

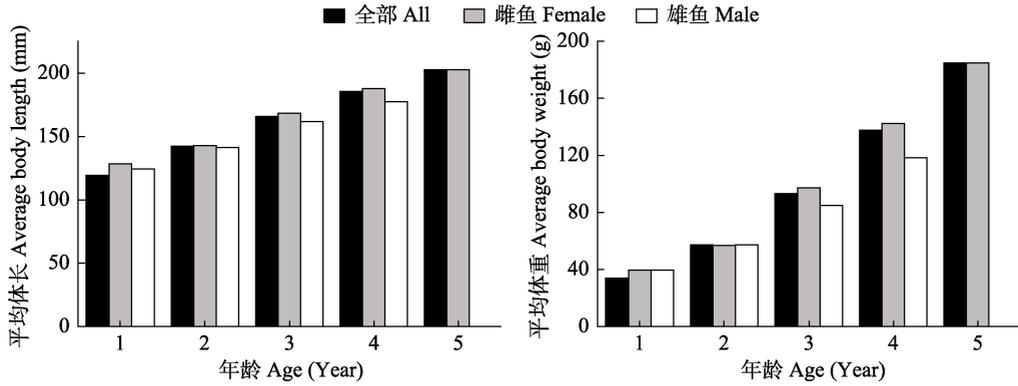


图2 泉水鱼年龄与体长、体重关系

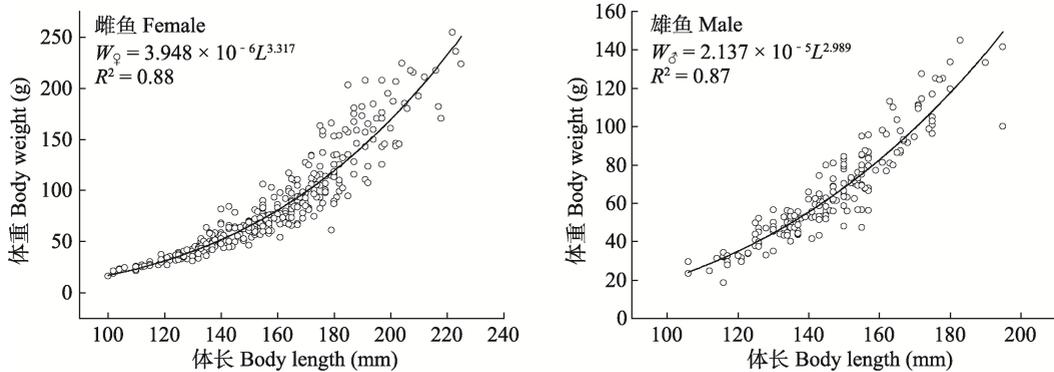
Fig. 2 Relationship between age, body length and body weight of *Pseudogyrinocheilus procheilus*

图3 赤水河上游泉水鱼雌鱼和雄鱼体重与体长关系

Fig. 3 Relationship between body weight and body length of female and male *Pseudogyrinocheilus procheilus* in the upper reach of the Chishui River

$W_{\text{♀}} = 3.948 \times 10^{-6} L^{3.317}$, $n = 350$, $R^2 = 0.88$, $P < 0.01$

$W_{\text{♂}} = 2.137 \times 10^{-5} L^{2.989}$, $n = 183$, $R^2 = 0.87$, $P < 0.01$

t 检验表明, 泉水鱼雌鱼异速生长因子 b 与 3 具有显著性差异 ($t = 5.02$, $df = 348$, $P < 0.01$), 而雄鱼的 b 值与 3 无显著性差异 ($t = 0.13$, $df = 181$, $P > 0.05$), 表明泉水鱼雌鱼呈正异速生长, 体重的增长稍快于体长的增长, 而泉水鱼雄鱼则为匀速生长类型。

2.1.3 生长方程和生长式型 对体长 (L , mm) 和鳞径 (R , mm) 关系进行线性方程和幂函数方程的拟合, 保留拟合效果较好的方程式, 其

方程式为: $L = 89.14 R^{0.63}$, ($n = 549$, $R^2 = 0.69$, $P < 0.05$)。使用上述方程进行生长退算, 获得雌鱼和雄鱼各龄的退算体长 (表 1)。

根据实测体长和判读年龄, 在开源统计软件 R 语言 (4.3.1 版本) 中使用 FST 程序包进行体长 von Bertalanffy 生长方程的拟合, 可得到雌鱼 $L_{\infty} = 324.89$, $k = 0.139$, $t_0 = -2.216$; 雄鱼 $L_{\infty} = 236.25$, $k = 0.239$, $t_0 = -1.828$ (图 4)。根据 $W = aL^b$ 进一步求得, 雌鱼 $W_{\infty} = 846.85$, 雄鱼 $W_{\infty} = 265.35$ 。泉水鱼雌雄两性的 von Bertalanffy 生长方程分别为:

$$\begin{aligned} \text{雌鱼 } L_{t\text{♀}} &= 324.89[1 - e^{-0.139(t+2.216)}], \\ W_{t\text{♀}} &= 846.85[1 - e^{-0.139(t+2.216)}]^{3.317} \end{aligned}$$

表 1 泉水鱼雌鱼和雄鱼各龄的退算体长

Table 1 Back calculated body length of female and male *Pseudogyrinocheilus procheilus*

年龄 (龄) Age (Year)	样本量 (ind) Sample size	实测体长 (mm) Observed body length	退算体长 Back-calculated body length (mm)			
			L_1	L_2	L_3	L_4
雌鱼 Female						
1+	80	117.64	114.47			
2+	88	142.66	111.56	139.49		
3+	89	168.06	107.35	136.89	161.76	
4+	27	187.65	108.84	135.56	160.30	182.33
退算体长加权均值 (mm) The weighted average of back-calculated body length			110.80	137.83	161.41	182.33
雄鱼 Male						
1+	35	116.0	116.41			
2+	64	141.4	112.36	141.89		
3+	39	161.7	107.90	137.45	162.19	
退算体长加权均值 (mm) The weighted average of back-calculated body length			112.13	140.51	162.19	

雄鱼 $L_{t\sigma} = 236.25[1 - e^{-0.239(t+1.828)}]$,

$W_{t\sigma} = 265.35[1 - e^{-0.239(t+1.828)}]^{2.989}$

χ^2 检验表明, 实测平均体长和使用生长方程计算的理论体长无显著性差异(♀: $\chi^2 = 0.06$, $P > 0.05$; ♂: $\chi^2 = 0.05$, $P > 0.05$)。根据拟合参数, 求得泉水鱼雌鱼和雄鱼的表现生长指数(\emptyset)分别为 4.17 和 4.13。分别对雌鱼和雄鱼的生长方程进行一次求导和二次求导, 得到生长速度和生长加速度曲线(图 5)。生长速度方程和生长加速度方程分别为:

雌鱼 $dL/dt = 45.160e^{-0.139(t+2.216)}$,

$dW/dt = 390.451e^{-0.139(t+2.216)}$.

$(1 - e^{-0.139(t+2.216)})^{2.317}$,

$d^2L/dt^2 = -6.277e^{-0.139(t+2.216)}$,

$d^2W/dt^2 = 54.273e^{-0.139(t+2.216)}$.

$(1 - e^{-0.139(t+2.216)})^{1.317}$.

$(3.317e^{-0.139(t+2.216)} - 1)$;

雄鱼 $dL/dt = 56.559e^{-0.239(t+1.828)}$,

$dW/dt = 198.558e^{-0.239(t+1.828)}$.

$(1 - e^{-0.239(t+1.828)})^{1.989}$,

$d^2L/dt^2 = -13.518e^{-0.239(t+1.828)}$,

$d^2W/dt^2 = 45.304e^{-0.239(t+1.828)}$.

$(1 - e^{-0.239(t+1.828)})^{0.989}$.

$(2.989e^{-0.239(t+1.828)} - 1)$ 。

式中, W 为体重 (g), L 为体长 (mm), t 为年龄。

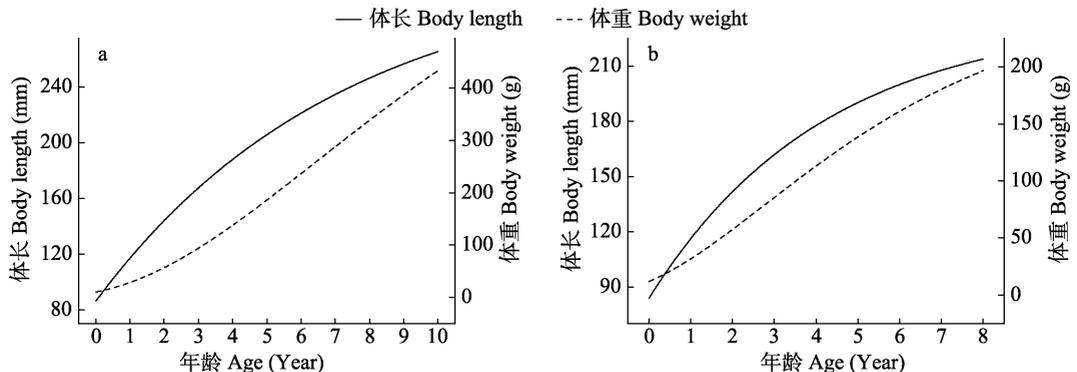


图 4 泉水鱼雌鱼 (a) 和雄鱼 (b) 的体长和体重生长曲线

Fig. 4 The growth curve of body length and weight of female (a) and male (b) *Pseudogyrinocheilus procheilus*

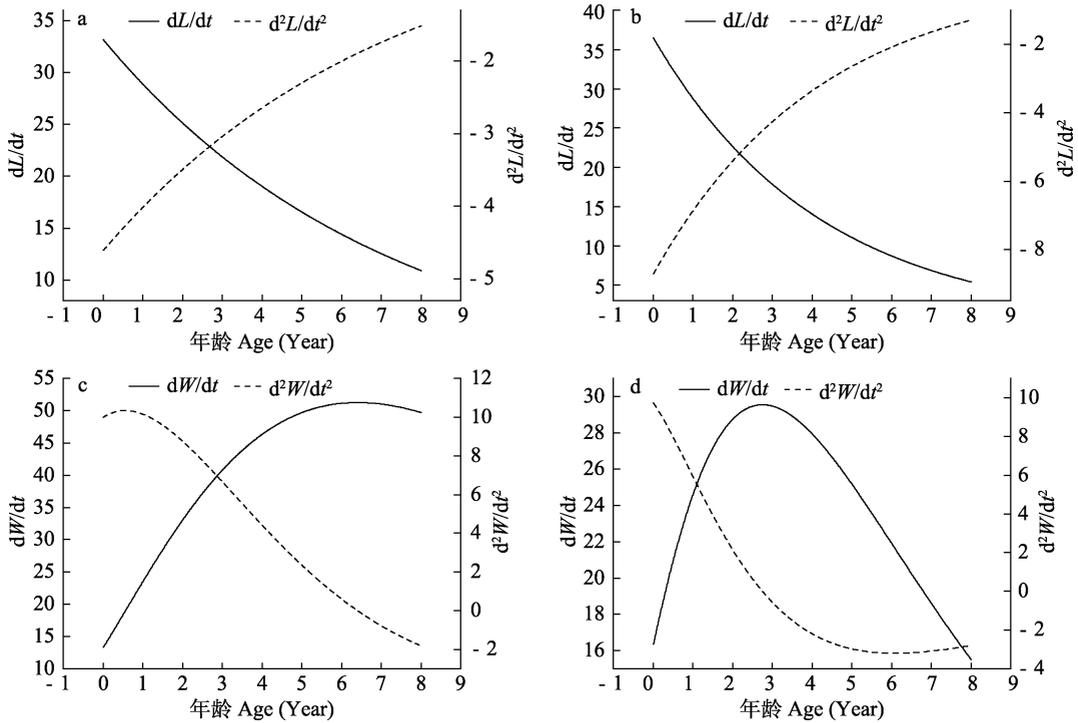


图 5 泉水鱼体长和体重的生长速度和生长加速度曲线

Fig. 5 Growth rate and acceleration curves of standard length and weight of *Pseudogyrinocheilus procheilus*

a. 雌鱼体长生长速度和加速度曲线；b. 雄鱼体长生长速度和加速度曲线；c. 雌鱼体重生长速度和加速度曲线；d. 雄鱼体重生长速度和加速度曲线。

a. Growth rate and acceleration curves of body length for females; b. Growth rate and acceleration curves of body length for males; c. Growth rate and acceleration curves of weight for females; d. Growth rate and acceleration curves of weight for males.

泉水鱼雌鱼和雄鱼体长增长的速度和加速度都不具有拐点，生长速度随年龄增长呈递减趋势，体长生长速度出生时最高，年龄越大，体长生长越慢。雌雄鱼体重的生长速度均为先上升再下降，具生长拐点。雌鱼拐点年龄 (t_1) 为 6.41 龄，拐点处对应的体长和体重分别为 304.16 mm 和 680.47 g，雄鱼拐点年龄 (t_1) 在 3.40 龄，拐点处对应的体长和体重分别为 169.67 mm 和 98.64 g。

2.2 繁殖

2.2.1 性比 泉水鱼第二性征如吻端的颗粒突起、胸鳍的形状、泄殖腔的形状等均无法准确鉴定性别，因此本研究的性别判定均通过解剖观察性腺完成。在采集的 611 尾样品中，雌鱼 352 尾，雄鱼 185 尾，未鉴定性别 74 尾，雌

雄比例为 1 : 0.53，经卡方检验，与 1 : 1 具有极显著性差异 ($\chi^2 = 51.31, P < 0.01$)。以繁殖季节 5 ~ 9 月份性腺发育 III 期及以上个体为性成熟个体，繁殖群体中雌雄比例为 1 : 0.39 (个体数比 44 : 17)，与 1 : 1 具有极显著性差异 ($\chi^2 = 11.08, P < 0.01$)

2.2.2 初次性成熟大小 在解剖的 611 尾样本中，雌鱼最小性成熟个体的体长为 143 mm，体重为 63.5 g，年龄为 2 龄；雄鱼最小性成熟个体的体长为 116 mm，体重为 34.3 g，年龄为 1 龄，但并不是所有 1 龄雄鱼或 2 龄雌鱼均能达到性腺成熟。为了进一步分析不同个体大小泉水鱼的成熟情况，筛选 3 ~ 9 月份的样本，雌鱼以 10 mm 为体长区间，雄鱼以 8 mm 为体长区间，统计各体长区间内性成熟个体 (以性

腺发育达III期及以上为性成熟个体)所占比例, 使用 $P_L = 100/(1 + e^{-k(L_T - L_{T50})})$ 方程进行拟合 (图 6)。拟合结果为:

雌鱼 $P_L = 100 / (1 + e^{(-0.065(L_T - 170.35)})$, $R^2 = 0.981$, $P < 0.01$

雄鱼 $P_L = 100 / (1 + e^{(-0.073(L_T - 155.28)})$, $R^2 = 0.939$, $P < 0.01$

泉水鱼雌鱼的初次性成熟体长为 170.35 mm, 雄鱼的初次性成熟体长为 155.28 mm。结合生长方程可进一步求得雌、雄鱼初次性成熟年龄分别为 3.12 龄和 2.65 龄。

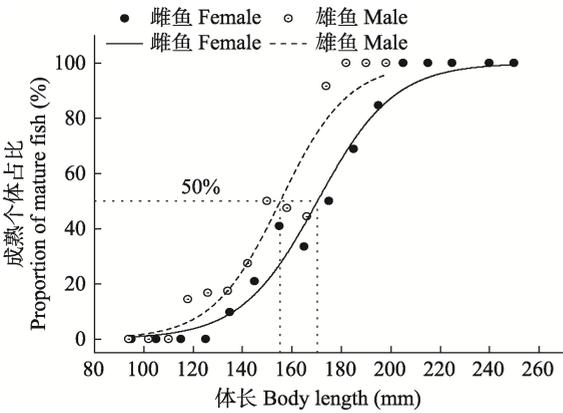


图 6 泉水鱼初次性成熟体长的逻辑斯蒂拟合

Fig. 6 Logistic regression model for estimating the body length at first maturity (L_{T50}) of *Pseudogyrinocheilus procheilus*

2.2.3 繁殖季节 剔除体长小于最小观测性成熟体长的样本后, 以性腺发育期百分比的月变化和性体指数 (I_{GS}) 月变化来判断泉水鱼的繁殖活动。泉水鱼的繁殖季为 5 ~ 9 月份, 繁殖高峰在 5 和 6 月份 (图 7)。

2.2.4 产卵类型 选取III期卵巢和IV期卵巢进行组织学观察发现 (图 8), III期卵巢中除已开始沉积卵黄的 3 时相卵母细胞外, 还存在大量 2 时相卵母细胞。IV期卵巢切片中以 4 时相卵母细胞为主, 间有少量 2 时相卵母细胞; 4 时相卵母细胞大小较均匀, 发育程度较一致, 推断泉水鱼应为一次产卵类型。测量 5 月和 6 月各 1 尾成熟雌鱼的IV期卵巢全部卵粒直径并绘制卵径分布图 (图 9)。泉水鱼卵径分布呈单峰型 (图 9), 未见分批成熟现象, 进一步证实其为一次产卵类型。

2.2.5 繁殖力 统计了 30 尾IV、V期泉水鱼雌鱼的绝对繁殖力, 其变幅为 2 315 ~ 7 200 粒, 均值 ($4 495.6 \pm 1 340.6$) 粒; 体重相对繁殖力为 16.9 ~ 51.6 粒/g, 均值 (30.5 ± 7.3) 粒/g; 体长相对繁殖力为 12.3 ~ 33.5 粒/mm, 均值 (23.1 ± 5.8) 粒/mm。泉水鱼绝对繁殖力随着年龄的增长而增长 (图 10)。将绝对繁殖力和体长、体重数据分别用线性、二次项、立方、幂及指数函数这五种模型进行拟合, 保留拟合度

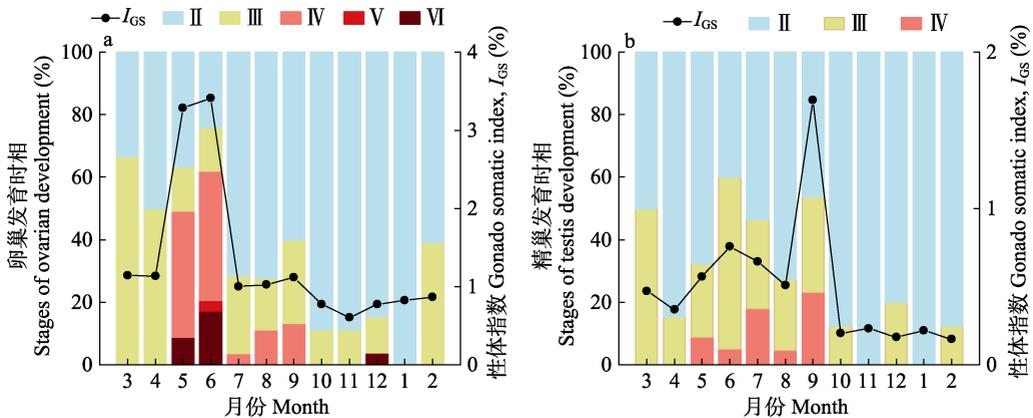


图 7 泉水鱼雌鱼 (a) 和雄鱼 (b) 的性腺发育月变化

Fig. 7 Monthly variations in the gonad development for female (a) and male (b) *Pseudogyrinocheilus procheilus*

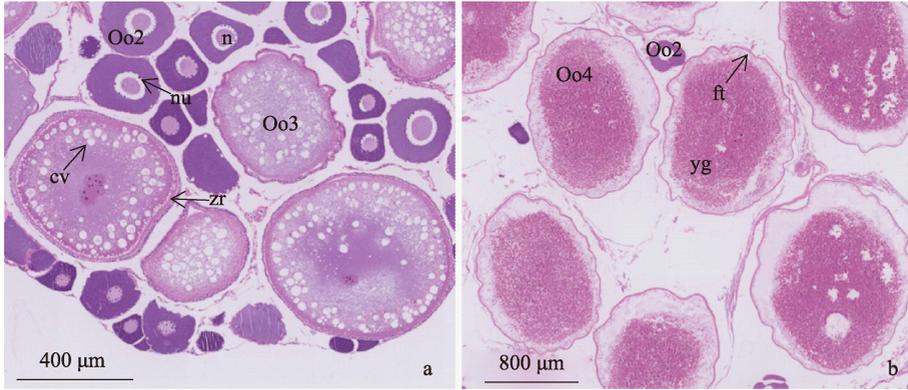


图 8 泉水鱼卵巢组织学观察

Fig. 8 Observation of ovarian development in *Pseudogyrinocheilus procheilus*

a. III期卵巢; b. IV期卵巢。cv. 卵黄泡; ft. 滤泡膜; n. 细胞核; nu. 核仁; Oo2. 2时相卵母细胞; Oo3. 3时相卵母细胞; Oo4. 4时相卵母细胞; yg. 卵黄颗粒; zr. 放射带

a. The late stage III ovaries; b. The late stage IV ovaries. cv. Cortical alveoli; ft. Follicle theca; n. Nucleus; nu. Nucleolus; Oo2. Phase II oocytes; Oo3. Phase III oocytes; Oo4. Phase IV oocytes; yg. Yolk granules; zr. Zona radiata

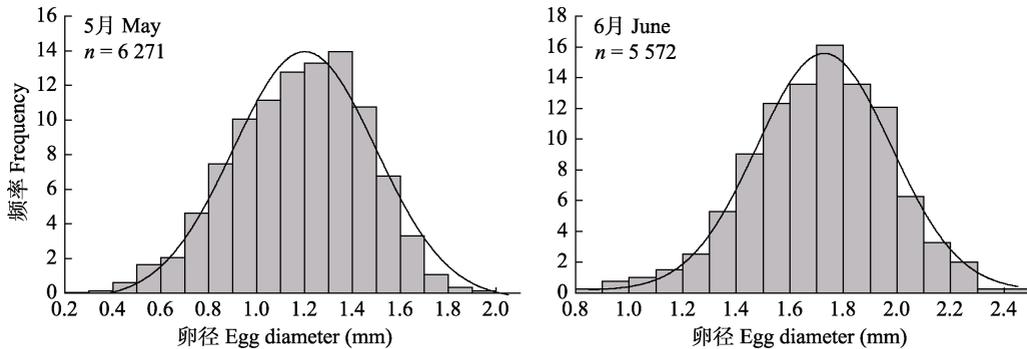


图 9 泉水鱼的卵径分布直方图

Fig. 9 Histogram of oocyte diameter distribution of *Pseudogyrinocheilus procheilus*

最好的函数关系, 拟合结果为, 绝对繁殖力和体长呈线性相关、和体重呈二次项相关(图 11)。

3 讨论

鱼类的初次性成熟大小通过影响繁殖持续时间和繁殖群体的数量来影响种群的繁殖潜力 (Sinovčić et al. 2008)。赤水河泉水鱼雄鱼初次性成熟为 2.65 龄, 雌鱼为 3.12 龄, 对于一种中小型鱼类而言, 其初次性成熟年龄偏晚; 同时, 本研究发现, 泉水鱼的繁殖力仅数千粒 (2 315 ~

7 200 粒), 在鲤科鱼类中属于繁殖力较低的种类。卵的大小和数量之间的权衡一直是生态学家关注的焦点 (Duarte et al. 1989, Rollinson et al. 2013, Olsson et al. 2016)。赤水河上游干支流多为溪流性河流, 落差大、水流急, 底质多由大石块和卵石组成, 缺少典型的河漫滩等缓流、微流水环境, 适合于仔稚鱼生存的生境面积小、分散, 因而在卵的大小与数量之间的权衡中, 泉水鱼倾向于前者, 即通过提高后代的存活率来保证种群的延续, 这与异齿裂腹鱼

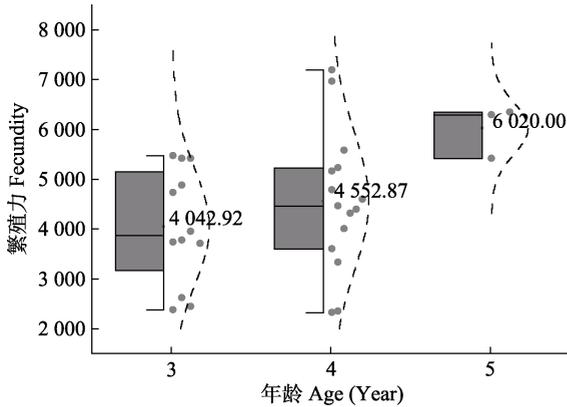


图 10 泉水鱼绝对繁殖力的年龄分布箱线图

Fig. 10 Boxplot of age distribution for absolute fecundity of *Pseudogyrinocheilus procheilus* over age

图中数字为相应年龄样本的繁殖力均值，散点为个体繁殖力，虚线为繁殖力正态分布曲线。

The numbers in the graph represent the mean fecundity of samples at each age, the scatter points represent individual fecundity, and the dashed line represents the normal distribution curve of fecundity.

(*Schizothorax oconnori*) (马宝珊等 2011)、侧条光唇鱼 (*Acrossocheilus parallens*) (蓝昭军等 2010)、白缘鲶 (*Liobagrus marginatus*) (于学颖等 2018) 等激流性鱼类的策略相似。鱼类的产卵时间与幼鱼孵化时的食物有效性有关 (Brander et al. 1992)，而产卵持续时间的延长能增加幼鱼捕获有效资源的几率 (Lambert

et al. 1984)。赤水河泉水鱼的繁殖高峰在 5 和 6 月份，不同于丁瑞华 (1994) 所描述的四川地区泉水鱼繁殖季为 3 和 4 月份。5 和 6 月份是赤水河汛期开始的时间 (张富斌 2018)，河水上涨淹没两岸缓坡和植物，能够为仔稚鱼创造饵料丰富的生境，保障更多的仔稚鱼存活；泉水鱼繁殖期一直持续到汛后的 9 月，推测与其重复利用分散而面积较小仔稚鱼栖息地有关，进一步体现其繁殖策略对赤水河上游生态环境条件的适应性。本研究还发现，赤水河泉水鱼生长拐点年龄较高，特别是雌鱼生长拐点年龄高达 6.41 龄，甚至高于实测样本中的最大年龄，这表明雌鱼一直保持较快的生长速度，通过增加个体繁殖力和繁殖次数增加繁殖收益。同时，泉水鱼种群雌雄性比 (1 : 0.53) 和繁殖群体性比 (1 : 0.39) 均极显著高于 1 : 1，雌鱼多于雄鱼的性别结构有利于种群获得更多的后代，这可能是对其卵较大、个体繁殖力较低这一总体生活史策略的一种补偿。表观生长指数 ϕ 常用于不同种群间的比较，乌江思南的泉水鱼雌鱼的渐进体长 L_{∞} 和 ϕ 均略高于赤水河 (熊美华等 2016)，而其绝对繁殖力和相对繁殖力均低于后者 (熊美华等 2012) (表 2)。相较于乌江思南种群，赤水河上游泉水鱼种群的能量分配更倾向于繁殖而非生长，这或是鱼类对不同水文环境适应的结果。

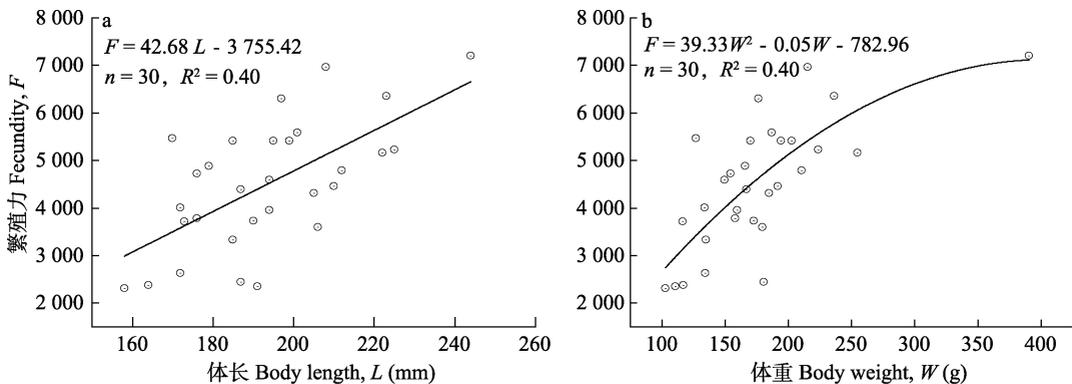


图 11 泉水鱼的体长 (a) 及体重 (b) 与绝对繁殖力的关系曲线

Fig. 11 The relationship curve between body length (a), weight (b) and absolute fecundity of *Pseudogyrinocheilus procheilus*

表 2 赤水河上游及乌江思南泉水鱼的生长和繁殖参数

Table 2 Growth and reproductive parameters of *Pseudogyrinocheilus procheilus* in different waters

流域 River basin	性别 Sex	L_{∞} (mm)	k	\emptyset	t_i	F	F_M	数据来源 Data sources
赤水河上游 Upstream of the Chishui River	雌鱼 Female	324.89	0.14	4.17	6.41	2 315 - 7 200	16.9 - 51.6	本研究 This study
	雄鱼 Male	236.25	0.24	4.13	3.40	4 495.6	30.5	
乌江思南 The Sinan section of the Wujiang River	雌鱼 Female	355.01	0.14	4.25	6.36	1 026 - 6 674	9.7 - 49.3	熊美华等 2012
	雄鱼 Male	224.04	0.32	4.21	1.73	3 606.0	27.0	

L_{∞} . 渐近体长; k . 生长系数; \emptyset . 表观生长指数; t_i . 生长拐点; F . 绝对繁殖力; F_M . 相对繁殖力。

L_{∞} . The theoretical maximum length; k . The growth coefficient; \emptyset . The growth performance index; t_i . Growth inflexion point; F . Absolute fecundity; F_M . Relative fecundity.

总之, 赤水河上游的栖息地环境相对简单且动荡, 泉水鱼等上游鱼类多通过将大量营养物质集中在较大的卵中来提高后代的存活力, 以度过早期发育所面临的不良环境, 其繁殖季节又与水文节律高度适应。通过对赤水河上游泉水鱼生长、繁殖特征的研究, 我们认为, 捕捞对于像泉水鱼这样个体繁殖力较低、生长拐点年龄较高的鱼类影响很大, 保持长期禁渔是赤水河上游鱼类保护的基本措施。由于上游水域中仔稚鱼栖息地零星、分散, 保护自然河道的岸坡、底质、水文节律是保证仔稚鱼存活的关键, 同时, 在局部遭到人类活动破坏的河段, 开展河流蜿蜒性修复可能有助于保护赤水河上游的鱼类。

参 考 文 献

- Brander K, Hurley P C F. 1992. Distribution of early-stage Atlantic cod (*Gadus morhua*), haddock (*Melanogrammus aeglefinus*), and witch flounder (*Glyptocephalus cynoglossus*) eggs on the Scotian shelf: a reappraisal of evidence on the coupling of cod spawning and plankton production. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(2): 238–251.
- Chen Y, Paloheimo J E. 1994. Estimating fish length and age at 50% maturity using a logistic type model. *Aquatic Sciences*, 56(3): 206–219.
- Duarte C M, Alcaraz M. 1989. To produce many small or few large eggs: a size-independent reproductive tactic of fish. *Oecologia*, 80(3): 401–404.
- Lambert T C, Ware D M. 1984. Reproductive strategies of demersal and pelagic spawning fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41(11): 1565–1569.
- Munro J L, Pauly D. 1983. A simple method for comparing the growth of fishes and invertebrates. *Fishbyte*, 1(1): 5–6.
- Olsson K H, Gislason H, Andersen K H. 2016. Differences in density-dependence drive dual offspring size strategies in fish. *Journal of Theoretical Biology*, 407: 118–127.
- Rollinson N, Hutchings J A. 2013. Environmental quality predicts optimal egg size in the wild. *The American Naturalist*, 182(1): 76–90.
- Sinović G, Keč V Č, Zorica B. 2008. 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). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76(4): 739–744.
- von Bertalanffy L. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *The Quarterly Review of Biology*, 32(3): 217–231.
- Zhang E. 1994. Phylogenetic relationships of the endemic Chinese cyprinid fish *Pseudogyrinocheilus procheilus*. *Zoological Research*, 15: 26–35.
- 陈文善, 陈泊霖, 卢群, 等. 2024. 赤水河河源段鱼类资源现状调查. *渔业研究*, 46(1): 60–68.
- 丁瑞华. 1994. 四川鱼类志. 成都: 四川科学技术出版社.
- 蓝昭军, 赵俊, 李强, 等. 2010. 北江侧条光唇鱼的个体生殖力. *华南师范大学学报: 自然科学版*, 42(1): 92–97.
- 乐佩琦. 2000. 中国动物志-下卷-硬骨鱼纲, 鲤形目: 硬骨鱼纲 鲤形目. 北京: 科学出版社.

- 刘飞. 2014. 长江上游珍稀特有鱼类的最后庇护所. *大自然*, (2): 4.
- 刘飞, 刘定明, 袁大春, 等. 2020. 近十年来赤水河不同江段鱼类群落年际变化特征. *水生生物学报*, 44(1): 122–132.
- 刘飞, 刘焕章. 2023. 长江上游赤水河示范区水生态修复的成效与挑战. *中国科学院院刊*, 38(12): 1883–1893.
- 刘飞, 吴金明, 王剑伟. 2011. 高体近红鲃的生长与繁殖. *水生生物学报*, 35(4): 586–595.
- 刘焕章, 刘飞, 陈永柏, 等. 2023. 赤水河鱼类生物学研究. 北京: 中国三峡出版社.
- 马宝珊, 谢从新, 霍斌, 等. 2011. 裂腹鱼类生物学研究进展. *江西水产科技*, (4): 36–40.
- 史方, 熊美华, 郑海涛, 等. 2018. 泉水鱼长江流域 3 个地理群体的遗传结构分析. *水生态学杂志*, 39(2): 58–63.
- 史方, 徐念, 熊美华, 等. 2009. 利用微卫星标记评估乌江彭水水电站对泉水鱼的遗传多样性影响. *水生态学杂志*, 30(2): 117–121.
- 司从利, 章群, 马奔, 等. 2012. 基于线粒体细胞色素 b 基因序列分析的泉水鱼遗传多样性研究. *广东农业科学*, 39(1): 6–8.
- 王俊, 王美荣, 但胜国, 等. 2012. 赤水河半鳌年龄与生长. *四川动物*, 31(5): 713–719.
- 王渝栋, 崔磊, 李茜, 等. 2024. 金沙江中游干流鱼类资源现状及梯级开发对其产生的影响分析. *水生生物学报*, 48(8): 1425–1435.
- 吴金明, 张富铁, 刘飞, 等. 2011. 赤水河大鳍鲃的年龄与生长. *淡水渔业*, 41(4): 21–25, 31.
- 熊美华, 邵科, 史方, 等. 2012. 乌江泉水鱼个体生殖力的研究. *水生态学杂志*, 33(5): 41–46.
- 熊美华, 史方, 郑海涛, 等. 2016. 乌江思南泉水鱼的年龄与生长研究. *水生态学杂志*, 37(4): 78–83.
- 殷名称. 1995. 鱼类生态学. 北京: 中国农业出版社.
- 于学颖, 谭德清, 但胜国, 等. 2018. 金沙江攀枝花江段白缘鳅的繁殖生物学. *四川动物*, 37(3): 291–297.
- 张富斌. 2018. 赤水河鱼类群落结构及主要鱼类营养关系研究. 北京: 中国科学院大学博士学位论文.
- 赵海涛, 王剑伟, 刘丽, 等. 2011. 赤水河上游墨头鱼年龄与生长研究. *毕节学院学报: 综合版*, 29(4): 106–111.
- 邹远超, 文正勇, 岳兴建, 等. 2016. 泉水鱼的细胞遗传学分析. *动物学杂志*, 51(1): 66–72.