

DOI: 10.5846/stxb202205181416

李筱芹, 郑江, 万卓坤, 曾如奎, 丁钰玮, 宋以兴, 赵春娴, 冯雪, 倪达富, 付梅, 姚维志, 吕红健. 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群结构与生长特性. 生态学报, 2023, 43(16): 6833-6850.

Li X Q, Zheng J, Wan Z K, Zeng R K, Ding Y W, Song Y X, Zhao C X, Feng X, Ni D F, Fu M, Yao W Z, Lü H J. Population structure and growth characteristics of *Gymnodiptychus pachycheilus* in the middle reach of Yalong River. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(16): 6833-6850.

雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群结构与生长特性

李筱芹¹, 郑江², 万卓坤¹, 曾如奎², 丁钰玮¹, 宋以兴², 赵春娴¹, 冯雪¹, 倪达富¹, 付梅¹, 姚维志¹, 吕红健^{1,*}

1 西南大学水产学院, 农业农村部长江上游水生生物多样性保护研究中心, 渔业资源环境研究中心, 重庆 400716

2 雅砻江流域水电开发有限公司, 成都 610000

摘要:于 2020 年 10 月至 2021 年 3 月在四川省甘孜藏族自治州雅砻江江段(雅江县至新龙县)采集厚唇裸重唇鱼(*Gymnodiptychus pachycheilus*)样本 189 尾,用以研究雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的种群结构与生长特性,分析其野生资源现状、影响因素及保护对策。结果显示雅砻江中游厚唇裸重唇鱼调查种群由 3—9 龄组成,其中优势年龄组为 4—6 龄,占样本总数的 87.83%;种群平均体长和体重分别为 264.1 mm 和 250.5 g,雌雄性比为 1.48:1,雌性和雄性最小性成熟个体年龄均为 4 龄,对应体长分别为 202.0 mm 和 220.0 mm,对应体重分别为 105.0 g 和 133.0 g;种群的平均肥满度为 1.22,体长(L)与体重(W)关系式为 $W = 5.00 \times 10^{-6} L^{3.146}$ ($R^2 = 0.948$, $n = 189$),属于匀速生长类型;种群体长和体重的 Von Bertalanffy 生长方程分别为 $L_t = 727.5 [1 - e^{-0.097(t-0.508)}]$, $W_t = 5224.9 [1 - e^{-0.097(t-0.508)}]^{3.146}$;生长拐点年龄为 12.4 龄,对应的体长和体重分别为 505.2 mm 和 1568.3 g。研究表明目前雅砻江中游厚唇裸重唇鱼表现出年龄结构趋于低龄化,体型趋于小型化的种群结构特点,且具有自然寿命较长、生长缓慢、渐近体长较大等生长特性,加之雅砻江饵料基础和水文条件较差等因素,推测雅砻江中游厚唇裸重唇鱼所具备的种群增长潜力较低,其野生资源的自然恢复面临挑战。因此,应尽快开展雅砻江流域厚唇裸重唇鱼野生资源的保护工作。

关键词:裂腹鱼亚科;厚唇裸重唇鱼;种群结构;生长特性;雅砻江中游

Population structure and growth characteristics of *Gymnodiptychus pachycheilus* in the middle reach of Yalong River

LI Xiaoqin¹, ZHENG Jiang², WAN Zhuokun¹, ZENG Rukai², DING Yuwei¹, SONG Yixing², ZHAO Chunxian¹, FENG Xue¹, NI Dafu¹, FU Mei¹, YAO Weizhi¹, LÜ Hongjian^{1,*}

1 Research Center of Fishery Resources and Environment, Conservation and Research Center for Aquatic Biodiversity in the Upper Reaches of Yangtze River, College of Fisheries, Southwest University, Chongqing 400716, China

2 Yalong River Hydropower Development Company, Ltd., Chengdu 610000, China

Abstract: *Gymnodiptychus pachycheilus*, a unique Schizothoracinae fish species in China, is mainly distributed in the upper reach of the Yellow River and the middle-upper reaches of Yalong River. In order to analyze the fishery status and growth potential of *G. pachycheilus* population in the middle reach of Yalong River, a total of 189 *G. pachycheilus* were collected from the middle Yalong River, Ganzi Tibetan Autonomous Prefecture, Sichuan Province, from October 2020 to March 2021. The population structure and growth characteristics were studied by mathematical models and statistical methods. The results showed that the *G. pachycheilus* population was consisted of individuals of 3—9 years old, and dominated by ones of 4—6

基金项目:国家自然科学基金(31802296);雅砻江流域水电开发有限公司资助科研项目(YLGZ-GZA-ZZ2020232);农业农村部长江流域渔政监督管理办公室资助项目(17200302, 171821301354051042)

收稿日期:2022-05-18; 网络出版日期:2023-04-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hongjianlv@swu.edu.cn

years old ($n=166$), accounting for 87.83% of the total samples ($n=189$). The average standard length and body weight of the fish samples were (264.1 ± 3.4) mm (mean $\pm$ SE) and (250.5 ± 12.6) g (mean $\pm$ SE), respectively, which had the standard length range from 176.0 to 455.0 mm and body weight range from 65.7 to 1240.0 g. There were 134 sexually mature individuals among 189 *G. pachycheilus* samples, and the sex ratio of the population was ($\text{♀}:\text{♂}$) 1.48:1 (i.e., 80:54). In addition, the smallest sexually mature female and male fish sample were both 4 years old, with standard length of 202.0 mm (♀) and 220.0 mm (♂), body weight of 105.0 g (♀) and 133.0 g (♂), respectively. The average fatness of all *G. pachycheilus* samples was (1.22 ± 0.01) (mean $\pm$ SE). The relationship between body weight and standard length could be expressed as $W = 5.00 \times 10^{-6} L^{3.146}$ ($R^2 = 0.948$, $n = 189$). The Von Bertalanffy growth equations of standard length and body weight were $L_t = 727.5[1 - e^{-0.097(t - 0.508)}]$ and $W_t = 5224.9[1 - e^{-0.097(t - 0.508)}]^{3.146}$, respectively. The age for the growth inflection point of body weight was 12.36 years, and the corresponding standard length and body weight were 505.2 mm and 1568.3 g. Overall, the results indicated that the population structure of *G. pachycheilus* in the middle reach of Yalong River tended to be younger in age and smaller in size, and the *G. pachycheilus* had the characteristics of long natural life, slow growth, and large asymptotic standard length. Besides, due to the poor feeding base and hydrological conditions in the Yalong River, and the reduction and fragmentation of habitat caused by the construction of hydropower stations, the population growth potential of *G. pachycheilus* in the middle reach of Yalong River may be low, and the natural recovery of *G. pachycheilus*' wild resources is still facing challenges. Therefore, it is necessary to protect the wild fishery resources of *G. pachycheilus* in the Yalong River as soon as possible.

Key Words: Schizothoracinae; *Gymnodiptychus pachycheilus*; population structure; growth characteristics; middle reach of Yalong River

厚唇裸重唇鱼(*Gymnodiptychus pachycheilus*), 隶属鲤形目(Cypriniformes)、鲤科(Cyprinidae)、裂腹鱼亚科(Schizothoracinae)、裸重唇鱼属(*Gymnodiptychus*), 俗称厚嘴鱼、麻花鱼、石花鱼、翻嘴鱼等^[1]。据历史调查数据和文献记载, 厚唇裸重唇鱼主要分布在黄河水系上游和金沙江水系雅砻江中游, 多栖息于高原宽谷河流以及河湾处, 是我国特有的高原冷水性鱼类之一^[2]。相较于裂腹鱼亚科其他鱼类而言, 厚唇裸重唇鱼具有生长速度慢, 初次性成熟晚, 繁殖力较低等生活史特点^[3], 加之其野生种群分布范围较窄, 资源量较少, 数量比例(即渔获比例中的数量百分比)较小等特征, 因此其野生资源量易受生态系统扰动和人为干扰的影响^[4]。此外, 厚唇裸重唇鱼的上述生活史特点和资源特征, 也使其在鱼类种质资源保护, 以及鱼类系统分类和生物地理学方面具有重要的研究价值。近年来, 随着人类活动在高原地区的逐渐增加, 包括涉水工程建设、过度捕捞、水环境污染等, 以及受到全球气候变化和外来水生生物入侵等因素的影响, 致使厚唇裸重唇鱼野生种群数量锐减^[5-7], 于 2021 年被列为国家二级保护动物^[8], 同时被《中国生物多样性红色名录》收录为易危物种^[9]。加之高原水生生态系统具有结构简单、易受干扰、环境脆弱和生产力低下等特点, 使高原鱼类资源受到破坏后难以恢复^[10]。综上, 目前厚唇裸重唇鱼野生资源面临严重衰退, 甚至枯竭的危机, 因此亟待开展厚唇裸重唇鱼的基础生物学研究, 为其野生渔业资源的保护与评估工作提供数据支持。

种群年龄结构和生长特性是鱼类生物学研究的基本内容之一, 同时也是评估天然水域鱼类资源变动趋势的依据^[11]。通过对年龄与生长的研究, 不仅可以掌握鱼类的生长特征, 分析同种鱼类不同性别、不同地理种群, 以及同属种类之间的生长差异, 而且通过拟合生长方程, 获取生长系数、初始生长年龄、极限体长、极限体重、拐点年龄等生长参数, 可为生活史类型判定、自然死亡率评估、种群动态预测、渔业资源管理等提供基础数据^[12-13]。截至目前, 关于厚唇裸重唇鱼的研究主要集中在生物学特性描述^[4]、繁殖生物学^[3]及其胚胎发育观察^[14]、种群遗传结构分析^[5]、生物地理学探讨^[15]等方面, 而有关年龄与生长方面的数据资料除在部分较久远书籍资料中被记载下来外^[1-2, 16-17], 数据库中却鲜见报道。此外, 上述研究均以黄河上游的厚唇裸重唇鱼种群为研究对象, 而雅砻江作为厚唇裸重唇鱼的另一主要分布水域, 迄今未见关于该水域厚唇裸重唇鱼个体

或种群生物学特征的研究报道,以及种群结构分析研究。在此背景下,本研究以雅砻江中游厚唇裸重唇鱼为研究对象,对其部分种群结构指标,包括年龄结构、体长和体重组成、性比和最小性成熟个体,以及生长特性开展研究,并将本研究的结果与历史调查数据、黄河上游厚唇裸重唇鱼和其它裂腹鱼类进行比较研究,进一步分析其野生资源现状及形成原因,以及种群增长潜力,为环境变化和人为影响下的厚唇裸重唇鱼野生渔业资源保护提供基础数据和科学依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本研究自 2020 年 10 月至 2021 年 3 月,在四川省雅砻江中游甘孜藏族自治州内的新龙县至雅江县江段,采集厚唇裸重唇鱼样本 189 尾。采样渔具为三层流刺网(长度:30 m,高度:1.5 m,网目:10 cm)和地笼(长度:10 m,网目:2 cm)。采样点共 5 个,自上游至下游依次编号为 I 至 V(图 1)。将所采集厚唇裸重唇鱼样本带回实验室统一分析,样本采集信息见表 1。

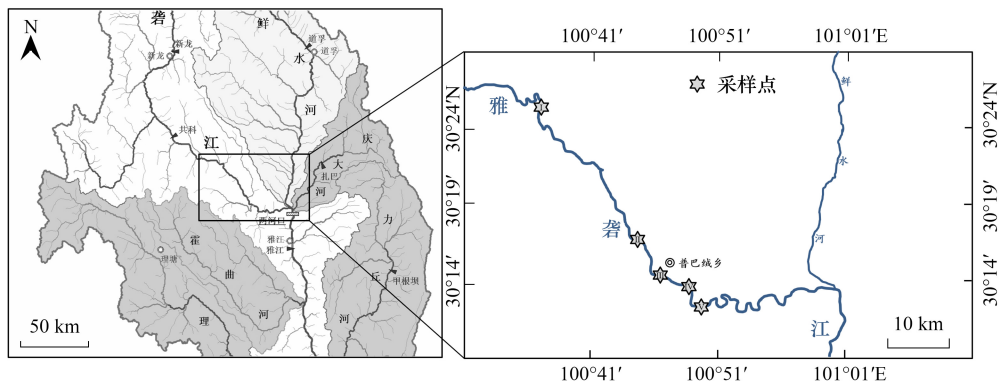


图 1 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼采样点示意图

Fig.1 Sampling sites for *G. pachycheilus* in the middle reach of Yalong River

表 1 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的采集信息

Table 1 Basic data of *G. pachycheilus* from different sampling sites in the middle reach of Yalong River

采样点 Sampling sites	经纬度 Longitude and latitude		不同采样时间的采集样本数 Number of samples collected in different months				样本总数 Total number of samples	体长范围/mm Range of standard length	体重范围/g Range of body weight
			2020			2021			
			10 月	11 月	12 月	3 月			
			October	November	December	March			
I	30°26'N	100°38'E	7	8	16	22	53	186.0—455.0	73.8—1240.0
II	30°17'N	100°43'E	6	25	0	0	31	176.0—382.0	65.7—1159.3
III	30°15'N	100°47'E	6	26	0	0	32	191.0—296.0	72.8—239.8
IV	30°13'N	100°49'E	10	6	0	0	16	184.0—317.0	72.4—385.4
V	30°12'N	100°50'E	11	18	28	0	57	184.0—446.0	74.0—1068.1

I: 采样点 I sampling site I; II: 采样点 II sampling site II; III: 采样点 III sampling site III; IV: 采样点 IV sampling site IV; V: 采样点 V sampling site V

1.2 样本预处理与分析

使用精度为 1 mm 的量鱼板测量厚唇裸重唇鱼样本的体长(即标准长),使用精度为 0.1 g 的电子天平称量厚唇裸重唇鱼样本的体重,解剖样本,用目测等级法依据性腺的体积、色泽、性细胞成熟与否等标准判断样本的性腺发育分期,通过观察样本的第一性征鉴定性别。

1.3 样本年龄鉴定

本研究使用微耳石作为厚唇裸重唇鱼的年龄鉴定材料,微耳石具体处理方法参照谢从新^[18],即微耳石取

出后用酒精漂洗,纯水冲净后于 40℃ 烘箱中烘烤 24 h,电子天平称重(称量 3 次,取平均值,精确至 0.1 mg),用水晶胶将其内侧面(即较平整一面)向下固定在载玻片上,先用 600 # 水砂纸粗磨,再用 1000 # 的水砂纸细磨。打磨过程中加水湿润,并反复在显微镜(Olympus SC180)下观察,防止磨偏或磨过,直至出现清晰轮纹后,再使用 3000 # 的水砂纸进行抛光,最后在上述显微镜下观察,并采集图像。厚唇裸重唇鱼年龄鉴定及年龄表示方法参照殷名称^[19],即在不清楚样本大小、性别的情况下对微耳石进行年龄鉴定,并按照实际生长周期对年轮进行计数,不仅要记录年轮,而且要记录年轮外缘新增生的部分。

此外,本研究检索了数据库中有关我国裂腹鱼亚科鱼类种群结构与生长特性的研究文献,并统计这些研究中对裂腹鱼亚科鱼类的采样地点、年龄鉴定材料、性比、样本年龄范围、最小性成熟年龄、肥满度和生长特征等参数,并将裂腹鱼类的最大调查年龄与其调查水域的海拔进行了比较分析。

1.4 数据统计与分析

1.4.1 计算公式

采用幂函数(公式 1)来描述厚唇裸重唇鱼的体长与体重关系。

$$W = aL^b \quad (1)$$

厚唇裸重唇鱼的肥满度计算公式如公式 2 所示。

$$K = (W/L^3) \times 1000\% \quad (2)$$

式中, W 为样本体重(g), L 为样本体长(mm), a 和 b 均为常数。

采用非线性回归拟合厚唇裸重唇鱼的 Von Bertalanffy 生长方程,体长和体重生长方程的表达式分别如公式 3 和公式 4 所示。

$$L_t = L_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}] \quad (3)$$

$$W_t = W_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}]^b \quad (4)$$

式中, L_t 与 W_t 为 t 时间时的体长与体重; L_{∞} 、 W_{∞} 、 k 、 t_0 、 b 为生长方程的参数; e 为自然常数。其中,公式 4 与公式 1 中的 b 为同一常数。

对上述体长和体重 von Bertalanffy 生长方程分别求一阶导数,得到厚唇裸重唇鱼体长、体重的生长速度方程分别如公式 5 和公式 6 所示。

$$dL/dt = L_{\infty} k e^{-k(t-t_0)} \quad (5)$$

$$dW/dt = b W_{\infty} k e^{-k(t-t_0)} [1 - e^{-k(t-t_0)}]^{b-1} \quad (6)$$

对上述体长和体重 von Bertalanffy 生长方程分别求二阶导数,得到厚唇裸重唇鱼的体长、体重的生长加速度方程分别如公式 7 和公式 8 所示。

$$d^2L/dt^2 = -L_{\infty} k^2 e^{-k(t-t_0)} \quad (7)$$

$$d^2W/dt^2 = b W_{\infty} k^2 e^{-k(t-t_0)} [1 - e^{-k(t-t_0)}]^{b-2} [b e^{-k(t-t_0)} - 1] \quad (8)$$

厚唇裸重唇鱼的生长拐点年龄(t_i)和表观生长指数(φ)的计算公式分别如公式 9 和公式 10 所示。

$$t_i = \ln b/k + t_0 \quad (9)$$

$$\varphi = \lg(k) + 2\lg(L_{\infty}) \quad (10)$$

上述公式 5、6、7、8、9、10 中的所有参数同公式 1、2、3、4 中的一致。

本研究使用体长相对增长率(R_L)、生长比速(C_v)、生长常数(C_{vt})、生长指标(C_{lt}) 4 种生长指标描述厚唇裸重唇鱼不同年龄的生长速度,具体计算公式分别如公式 11、12、13、14 所示。

$$R_L = (L_2 - L_1) / [L_1(t_2 - t_1)] \quad (11)$$

$$C_v = (\lg L_2 - \lg L_1) / [0.4343 \times (t_2 - t_1)] \quad (12)$$

$$C_{vt} = C_v(t_2 + t_1) / 2 \quad (13)$$

$$C_{lt} = C_v L_1 = (\ln L_2 - \ln L_1) L_1 / (t_2 - t_1) \quad (14)$$

式中, t_1 和 t_2 分别代表单位时间的起点和止点; L_2 、 L_1 和 W_2 、 W_1 分别为终止(t_2)和起始(t_1)时的体长和体重。

此外,0.4343 为自然常数转换为以 10 为底数一般对数,即 $\lg(e)$ 。

1.4.2 数据分析

在本研究中,所有数据采用平均值 $\pm$ 标准误(mean $\pm$ SE)表示,图表采用 Microsoft Excel 2016 或 Origin 2021 (Origin Lab)绘制。本研究使用协方差分析(ANCOVA)比较雌雄个体体长—体重关系式的差异性、雌雄个体体长与年龄以及体重与年龄关系的差异性;使用单因素方差分析(ANOVA)比较不同群体、各年龄组个体间的肥满度差异性;使用 t 检验分析比较指数 b 与理论值 3 的差异性、实测体长与理论体长的差异性;并使用 0.05 差异显著性水平。数据统计分析使用 SPSS(IBM SPSS Statistics 22.0)。

2 结果

2.1 种群结构特征

2.1.1 年龄结构

年龄鉴定结果表明,本研究在雅砻江中游所取 189 尾厚唇裸重唇鱼渔获样本的年龄分布在 3 至 9 龄之间,平均年龄为(5.31 $\pm$ 0.08)龄。其中,优势年龄组为 4 至 6 龄,有 166 尾,占比 87.83%,种群年龄结构较简单(图 2)。

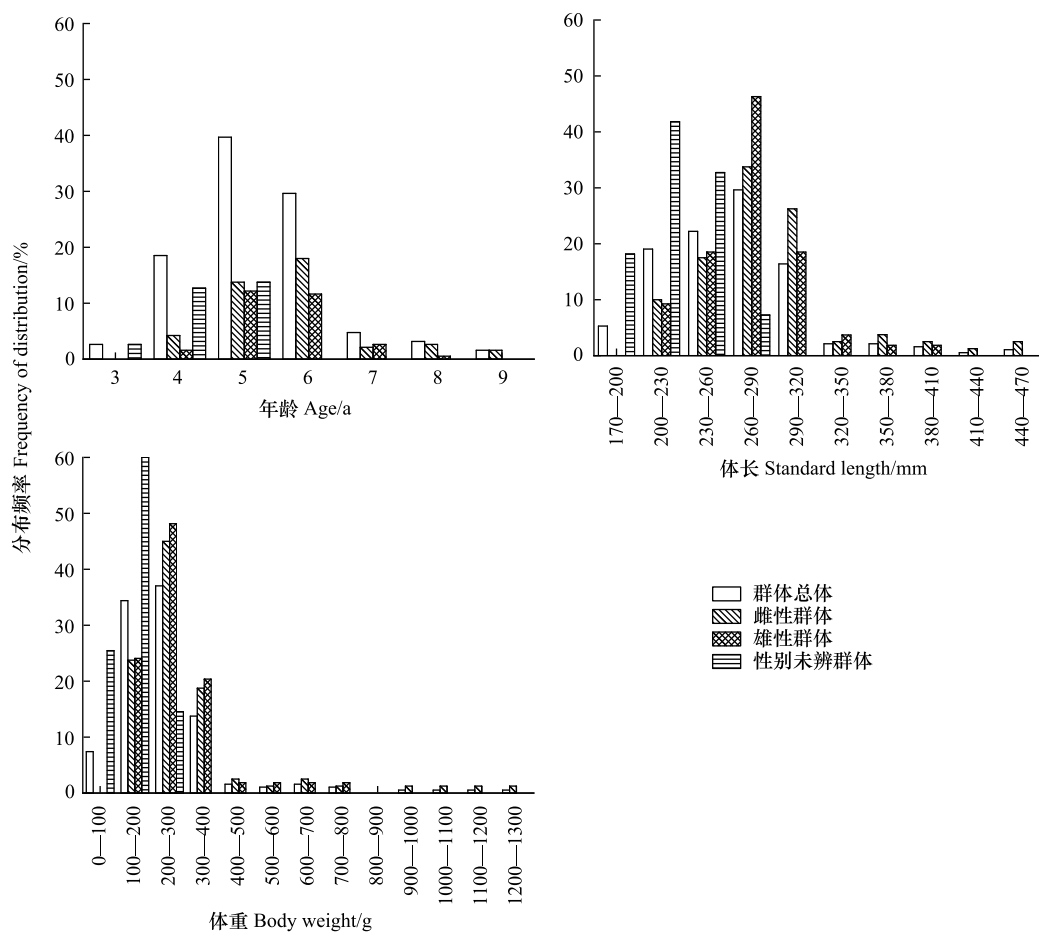


图 2 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的年龄、体长和体重组成

Fig.2 Age, standard length and body weight distribution of *G. pachycheilus* in the middle reach of Yalong River

2.1.2 体长和体重组成

本研究 189 尾厚唇裸重唇鱼样本中,渔获样本体长多数集中在 200.0—320.0 mm,占比 87.30%(图 2);体

重多数集中在 100.0—400.0 g,占比 85.19%(图 2)。其中,最小体长为 176.0 mm,最大体长为 455.0 mm,平均体长为 (264.1 ± 3.4) mm;最小体重为 65.7 g,最大体重为 1240.0 g,平均体重为 (250.5 ± 12.6) g。

雌性样本的体长分布在 202.0—455.0 mm 之间,体重分布在 103.6—1240.0 g 之间,平均体长和平均体重分别为 (284.4 ± 5.3) mm 和 (309.9 ± 24.2) g;雄性样本的体长分布在 213.0—382.0 mm 之间,体重分布在 122.5—743.1 g 之间,平均体长和平均体重分别为 (274.2 ± 4.6) mm 和 (273.9 ± 16.0) g;性别未辨样本的体长分布在 176.0—270.0 mm 之间,体重分布在 65.7—259.1 g 之间,平均体长和平均体重分别为 (253.3 ± 3.4) mm 和 (53.0 ± 7.1) g。

2.1.3 性比及最小性成熟个体

本研究使用传统目测等级法的性腺分析结果表明,在 189 尾样本中,55 尾性腺发育为 I 期,116 尾为 II 期,14 尾为 III 期,4 尾为 IV 期。其中,共有 134 尾达性成熟,占比 70.90% ($n=189$)。其中,雌性样本 80 尾,占比 59.70% ($n=134$),年龄组成为 4—9 龄;雄性样本 54 尾,占比 40.30% ($n=134$),年龄组成为 4—8 龄;种群的雌雄总性比为 1.48:1 (♀:♂)。55 尾 3—5 龄样本未达性成熟(图 2)。根据上述 134 尾厚唇裸重唇鱼性成熟样本统计结果,雅砻江中游厚唇裸重唇鱼雌性最小性成熟个体(即鱼类的生物学最小型)样本的对应体长为 202.0 mm,体重为 105.0 g,年龄为 4 龄;雄性最小性成熟个体样本的对应体长为 220.0 mm,体重为 133.0 g,年龄为 4 龄。

2.2 生长特性

2.2.1 肥满度

雅砻江中游厚唇裸重唇鱼群体总体、雌性群体、雄性群体、性别未辨群体以及不同群体各年龄组的平均肥满度见表 2。单因素方差分析(ANOVA)结果显示雄性群体的肥满度显著大于性别未辨群体的($P<0.05$),其余群体之间的肥满度不存在显著性差异($P>0.05$)。此外,群体总体的 3 龄、4 龄、5 龄和 6 龄组个体的肥满度与 8 龄组个体的存在显著性差异($P<0.05$),雌性群体的 4 龄、5 龄和 6 龄组个体的肥满度与 8 龄组个体的存在显著性差异($P<0.05$),且群体总体和雌性群体均为 8 龄组个体的肥满度最大,其余各年龄组之间的肥满度不存在显著性差异($P>0.05$);雄性群体和性别未辨群体各年龄组个体之间的肥满度不存在显著性差异($P>0.05$)。

表 2 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的肥满度

Table 2 Fatness of *G. pachycheilus* in the middle reach of Yalong River

不同群体 Different groups	样本数量 Number of samples	总体 Total	不同年龄组 Different age groups						
			3	4	5	6	7	8	9
群体总体 Whole group	189	1.22±0.01A	1.18±0.03a	1.17±0.02a	1.22±0.01a	1.22±0.01a	1.28±0.02ab	1.44±0.12b	1.22±0.17ab
雌性群体(♀) Female group	80	1.22±0.02AB	—	1.20±0.03a	1.21±0.02a	1.18±0.02a	1.25±0.03ab	1.46±0.00b	1.22±0.04ab
雄性群体(♂) Male group	54	1.26±0.01B	—	1.21±0.05a	1.26±0.01a	1.26±0.02a	1.31±0.03a	1.33±0.00a	—
性别未辨群体 Gender-indistinguishable group	55	1.18±0.01AB	1.18±0.03a	1.16±0.02a	1.20±0.02a	—	—	—	—

不同大写字母表示不同群体之间的肥满度差异显著,不同小写字母表示同一群体不同年龄组个体之间的肥满度差异显著($P<0.05$)

2.2.2 体长与体重关系

厚唇裸重唇鱼群体总体、雌性、雄性和性别未辨群体的体长与体重关系式为:

群体总体: $W=5.00\times10^{-6}L^{3.146}$ ($R^2=0.948$, $n=189$)

雌性群体(♀): $W=6.00\times10^{-6}L^{3.125}$ ($R^2=0.931$, $n=80$)

雄性群体(♂): $W=7.00\times10^{-6}L^{3.112}$ ($R^2=0.976$, $n=54$)

性别未辨群体: $W=5.00\times10^{-6}L^{3.377}$ ($R^2=0.942$, $n=55$)

协方差分析(ANCOVA)结果显示雅砻江中游厚唇裸重唇鱼雌性与雄性群体的体长—体重关系式不存在

显著性差异 ($n=134$, $F=0.960$, $P>0.05$)。因此,雌性与雄性厚唇裸重唇鱼的体长—体重关系式可合并,并使用群体总体的,即: $W=5.00\times 10^{-6}L^{3.146}$, ($R^2=0.948$, $n=189$) (图 3)。由上式可知目前雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群体长—体重关系中的指数 b 值为 3.146,后经 t 检验发现指数 b 值与 3 之间不存在显著性差异 ($t=1.681$, $P>0.05$),据此推断雅砻江中游厚唇裸重唇鱼属匀速生长类型。

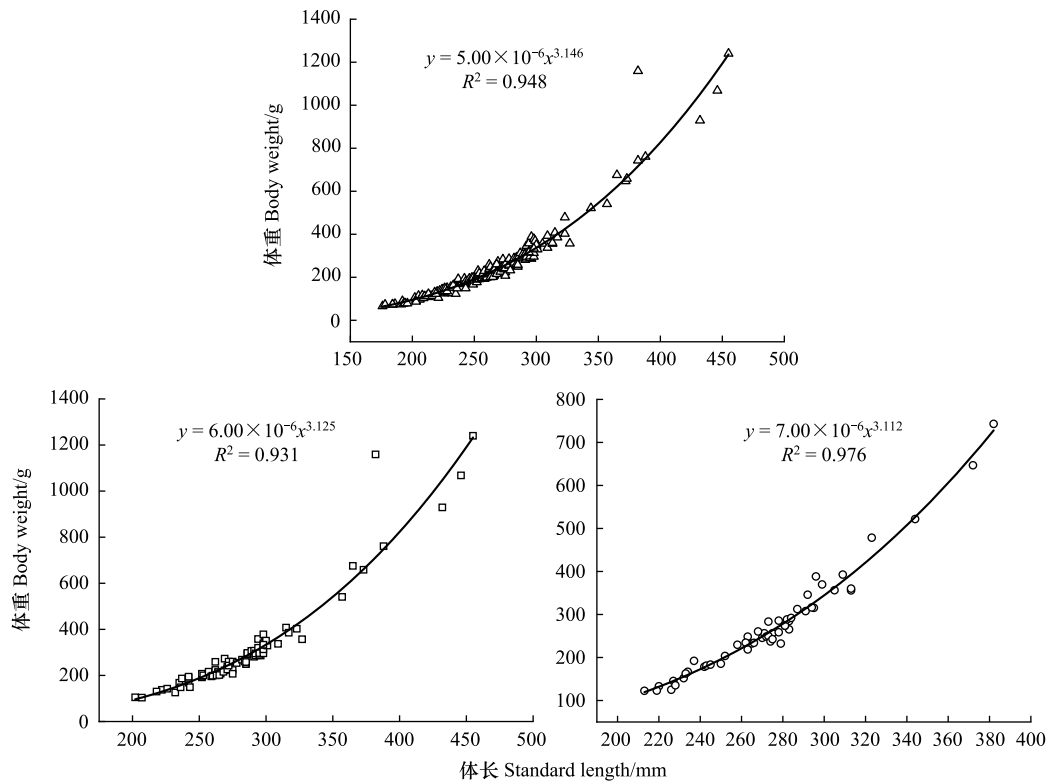


图 3 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼群体总体、雌性群体、雄性群体体长与体重的关系

Fig.3 The relationship between standard length and body weight of *G. pachycheilus* whole group, female group, male group in the middle reach of Yalong River

W: 体重; L: 体长

2.2.3 生长方程

协方差分析 (ANCOVA) 结果显示雅砻江中游厚唇裸重唇鱼雌性和雄性群体的体长与年龄关系 ($F=0.002$, $P>0.05$), 以及体重与年龄关系 ($F=3.130$, $P>0.05$) 均无显著性差异, 故本研究拟合体长和体重生长方程时未区分性别。

根据实测体长, 采用非线性回归拟合得到雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的体长 Von Bertalanffy 生长方程为:

$$L_t = 727.5 [1 - e^{-0.097(t-0.508)}] \quad (n=189, R^2=0.994)$$

将群体总体体重—体长关系式中的指数 b 以及体长生长方程的相关参数代入体重生长方程, 拟合得到雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的体重 Von Bertalanffy 生长方程为:

$$W_t = 5224.9 [1 - e^{-0.097(t-0.508)}]^{3.146} \quad (n=189, R^2=0.996)$$

将生长方程中的生长系数 k 和渐近体长 L_∞ 代入 $\varphi = \lg(k) + 2\lg(L_\infty)$ 计算出雅砻江中游厚唇裸重唇鱼群体总体的表观生长指数 φ 为 4.7104。根据雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的体长和体重 Von Bertalanffy 生长方程分别计算出各年龄组个体的理论体长和体重, 作出其体长和体重生长曲线 (图 4)。然后, 经统计得出雅砻江中游厚唇裸重唇鱼群体总体的实测平均体长, 经配对 t 检验发现实测体长与理论体长之间不存在显著性差异 ($t=2.450$, $P>0.05$) (表 3)。据此推断, 上述 Von Bertalanffy 生长方程能够较好地拟合雅砻江中游厚唇裸重

唇鱼的生长特征。

表 3 雅砻江中游 3 至 9 龄组厚唇裸重唇鱼的理论体长与实测体长

Table 3 Theoretical and measured standard length of *G. pachycheilus* from age groups 3 to 9 in the middle reach of Yalong River

年龄/a Age	实测体长 Measured standard length/mm	理论体长 Theoretical standard length/mm	样本数量 Number of samples
3	187.0±4.6	158.6	5
4	215.8±2.7	212.2	35
5	251.2±2.2	260.9	75
6	288.1±1.8	305.1	56
7	325.7±8.3	345.3	9
8	364.7±12.5	381.7	6
9	444.3±5.5	414.8	3

2.2.4 生长速度和加速度

雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的生长速度和生长加速度方程为：

体长生长速度： $dL/dt = 71.62e^{-0.097(t-0.508)}$

体长生长加速度： $d^2L/dt^2 = -6.80e^{-0.097(t-0.508)}$

体重生长速度： $dW/dt = 1589.26e^{-0.097(t-0.508)} [1 - e^{-0.097(t-0.508)}]^{2.146}$

体重生长加速度： $d^2W/dt^2 = 153.68e^{-0.097(t-0.508)} [1 - e^{-0.097(t-0.508)}]^{1.146} [3.146e^{-0.097(t-0.508)} - 1]$

结果显示,雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的体长生长速度随着年龄的增长逐渐下降但均为正值,体长生长加速度逐渐上升但均为负值,体长生长速度和加速度均不具有拐点,且最后都趋于平缓(图 5)。然而,雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的体重生长速度和加速度都具有明显的拐点。其中,体重生长速度最快,即当生长加速度为 0 时,对应的年龄为 12.36 龄,此时便是雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的生长拐点年龄。在拐点年龄之前,体重生长速度逐渐上升,体重生长加速度先上升后逐渐下降,二者均为正值;在拐点年龄之后,体重生长速度逐渐下降但均为正值,体重生长加速度缓慢下降,且均为负值(图 5)。

2.2.5 生长指标

采用 4 种生长指标描述了雅砻江中游厚唇裸重唇鱼不同年龄组的体长生长特性。结果显示,雅砻江中游厚唇裸重唇鱼在 10 龄以内,除体长生长指标外,其体长相对生长率、生长比速、生长常数均随着年龄的增长逐渐减小,且体长生长指标在 2—3 龄期间增大,3—10 龄又随着年龄的增长而逐渐减小。此外,体长相对生长率、生长比速、生长常数与生长指标在 10—11 龄期间出现小幅增加,随后均又随着年龄的增长而逐渐减小(图 6)。综上,所采用的 4 种生长指标总体呈现出随年龄的增长而逐渐减小的趋势。

2.2.6 不同裂腹鱼类的研究结果统计

我国已发现裂腹鱼亚科鱼类 97 种或亚种^[20],截至目前共有 28 种开展过年龄和生长特性方面的研究,占裂腹鱼亚科鱼类总数的 28.87%。统计了已有研究中裂腹鱼类的采样地点、年龄鉴定材料、性比、最小性成熟年龄及生长特征参数(表 4)。其中,生长特征参数包括体长—体重关系式中的 a 、 b 值、渐近体长 L_{∞} 、生长系数 k 、理论起点年龄 t_0 、表观生长指数 φ 和拐点年龄 t_i (表 4)。

2.2.7 裂腹鱼类最大调查年龄与其调查水域海拔的关系

统计了 8 种裂腹鱼类的最大调查年龄与其调查水域的海拔(图 7)。统计结果显示,不同裂腹鱼类的最大调

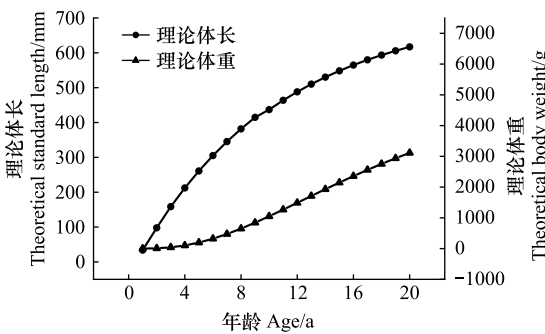


图 4 雅砻江中游各年龄组厚唇裸重唇鱼的理论体长和体重生长
Fig.4 The growth of theoretical standard length and body weight for *G. pachycheilus* from different age groups in the middle reach of Yalong River

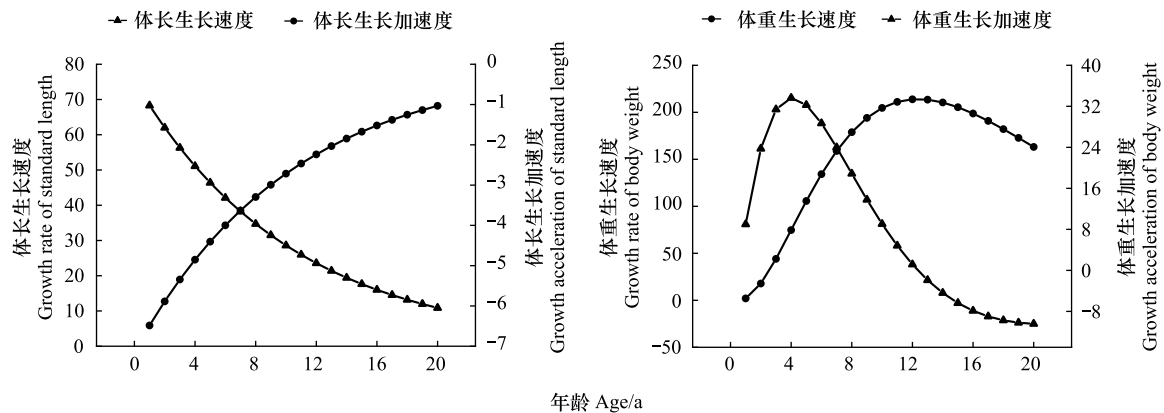


图5 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼体长和体重生长速度与加速度

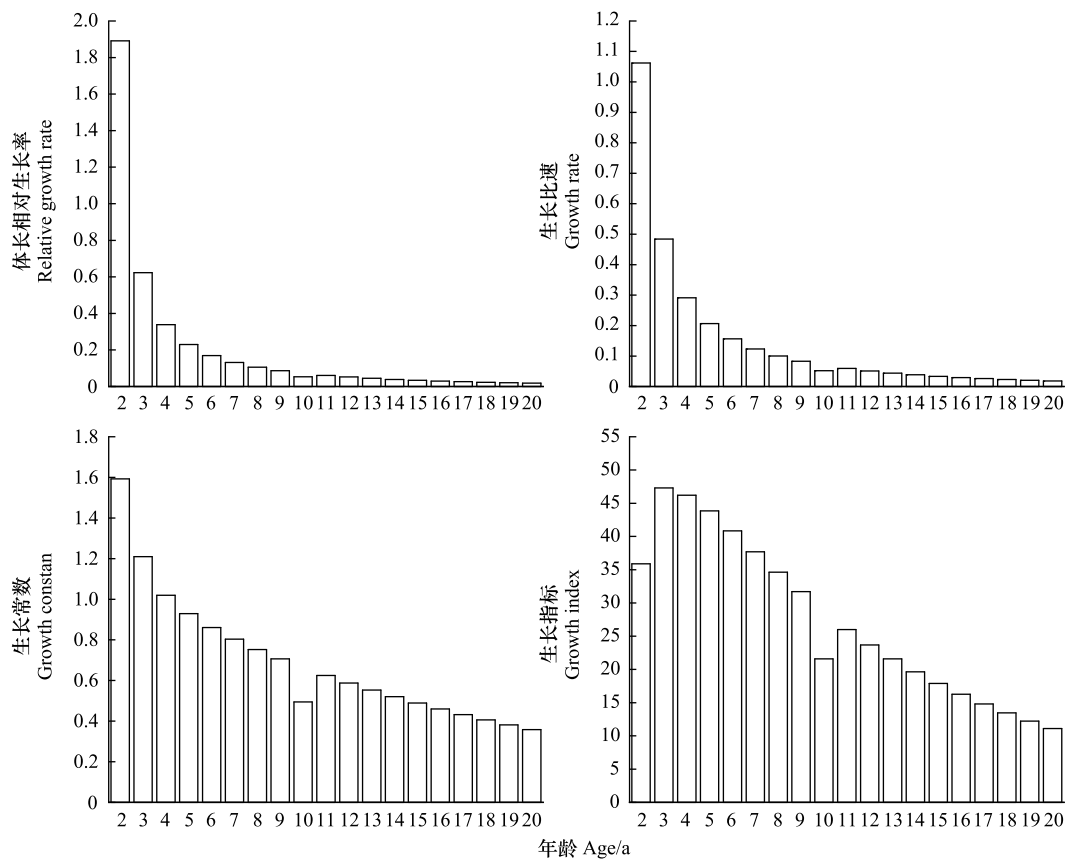
Fig.5 Growth rate and growth acceleration of standard length and body weight for *G. pachycheilus* in the middle reach of Yalong River

图6 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的体长相对生长率、生长比速、生长常数和生长指标

Fig.6 Relative growth rate of standard length, specific growth rate, growth constant and growth index of *G. pachycheilus* in the middle reach of Yalong River

查年龄随着调查水域海拔的增高而增大,同时,由双须叶须鱼 (*Ptychobarbus dipogon*)^[21—23] 和异齿裂腹鱼 (*Schizothorax o'connori*)^[24—26] 的调查结果可发现同种裂腹鱼类的最大调查年龄也随调查水域海拔的增高而增大。

表 4 裂腹鱼类生长参数的比较
Table 4 Comparison of growth characters of Schizothoracinae fishes

物种 Species	采样地点 Sampling locations	年龄材料 Aging structure	性别 Sex	性比 Sex ratio (♀:♂)	最小性成熟年龄/a Minimum age of sexual maturity	肥满度 Fatness	a	b	生长参数 Growth parameters				拐点年龄 Inflection point age t_i	文献来源 References
									L_{∞}/mm	k	t_0	φ		
四川裂腹鱼 <i>Schizothorax kolzoni</i>	乌江上游	鳞片	—	—	—	1.70	0.00002	2.95	598.4	0.09	-3.363	4.52	8.30	李忠利等 ^[11]
双须叶须鱼 <i>Ptychobarbus dipogon</i>	雅鲁藏布江、拉萨河	脊椎骨	♀	0.80	4	—	0.0005	2.35	431.8	0.19	-1.190	4.75	3.30	刘乐乐等 ^[21]
	尼洋河	鳞片	♂	—	6	—	0.000028	2.84	367.6	0.42	-3.370	4.55	6.69	王强等 ^[22]
	雅鲁藏布江	耳石	—	—	—	—	0.00014	2.54	489.9	0.12	-1.240	4.45	9.10	杨鑫等 ^[23]
		耳石	♀	1.52	7	—	0.000024	2.88	606.9	0.11	-0.163	4.62	6.50	马宝珊 ^[24]
异齿裂腹鱼 <i>Schizothorax o'connori</i>	雅鲁藏布江	耳石	♂	1.20	4	1.44	0.00002	2.94	576.9	0.08	-0.946	4.43	12.40	贺舟挺 ^[25]
	拉萨河	耳石	♀	—	10	1.41	—	2.83	554.0	0.09	-0.875	4.46	10.10	Jing-long Yao 等 ^[26]
	雅鲁藏布江	耳石	♂	0.80	6	—	0.00004	2.84	492.4	0.11	-0.543	4.43	8.69	王新月等 ^[27]
	开都河	耳石、脊椎骨	♂	0.47	2	1.70	0.05	2.47	377.2	0.13	-1.750	4.54	7.03	王玉娟 ^[28]
新疆裸重唇鱼 <i>Gymnodontichthys dybowskii</i>	伊犁河	耳石	♀	1.14	2	1.68	0.00001	3.05	312.0	0.15	-0.949	4.17	6.95	—
花斑裸鲤 <i>Gymnocypris eckloni</i>	黄河上游	脊椎骨	♂	—	1	—	—	—	287.4	0.17	-0.873	4.15	5.80	—
裸腹叶须鱼 <i>Ptychobarbus kaznakovi</i>	怒江	耳石	—	—	—	—	0.000018	2.98	559.5	0.07	0.175	4.34	16.88	韩永 ^[29]
	金沙江上游	耳石	♀	0.69	—	1.52	0.00002	2.86	699.6	0.06	-0.843	4.47	16.27	李钊 ^[30]
	澜曲	耳石	♂	2.95	3	0.91	0.011	2.91	527.5	0.09	-0.535	4.38	11.74	王宇峰 ^[31]
	青海湖	鳞片	♀	—	3	1.53	0.00002	2.88	668.4	0.07	-0.830	4.47	15.17	李飞等 ^[32]
青海湖裸鲤 <i>Gymnocypris przewalskii</i>	青海湖	耳石	—	—	—	—	0.00005	2.88	885.0	0.04	-1.400	4.49	27.46	张武学等 ^[33]
	青海湖	耳石	♀	1.65	3	0.79	0.000096	2.72	478.2	0.09	-0.325	4.30	15.00	朱奕龙 ^[34]
	青海湖	耳石	♂	1.66	3	0.81	0.000024	2.88	581.3	0.06	-0.923	4.33	23.00	陈大庆等 ^[35]
	纳斯甲河	耳石	♀	1.11	5	1.18	0.00017	2.50	551.9	0.07	-0.304	4.39	12.57	胡华锐等 ^[36]
大渡软刺裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis malacanthus chengi</i>	雅鲁藏布江	耳石	♂	0.83	4	1.17	0.00004	2.75	682.9	0.05	-0.424	4.74	8.10	—
裂腹裂腹鱼 <i>Schizothorax curvibatus</i>	雅鲁藏布江	耳石	♀	—	2	—	0.024	2.79	323.2	0.09	-4.034	3.95	6.00	王健等 ^[37]
			♂	—	2	—	0.000028	2.93	590.2	0.09	0.282	4.52	11.50	—
			♂	—	2	—	0.021	2.86	439.2	0.21	-1.008	4.61	11.90	—

续表

物种 Species	采样地点 Sampling locations	年龄材料 Aging structure	性别 Sex	性比 Sex ratio (♀:♂)	年龄/a Age	最小性成熟年龄/a Minimum age of sexual maturity	肥满度 Fatness	a	b	生长参数 Growth parameters			拐点年龄 Inflection point age t_i	文献来源 References
										L_{∞}/mm	k	t_0	φ	
巨须裂腹鱼 <i>Schizothorax macropogon</i>	雅鲁藏布江	耳石	♀	1.13	2—24	2	1.89	0.000088	3.10	523.0	0.12	-0.425	4.51	刘洁雅 ^[38]
			♂		2—19	2		0.00001	3.07	648.0	0.09	-0.518	4.57	8.90
			♀	1.03	1—23	2	2.03	0.000025	2.94	446.0	0.19	0.576	4.57	5.60
			♂		1—15	3		0.000036	2.87	428.5	0.22	0.218	4.60	7.60
	雅鲁藏布江	青鳉条	♀	1.36	2—16	—	—	0.024	2.88	656.8	0.06	-3.305	4.43	朱秀芳等 ^[39]
			♂							496.2	0.07	-4.017	4.26	10.70
拉萨裂腹鱼 <i>Schizothorax waltoni</i>	拉萨河	耳石	—	—	3—11	—	1.54	0.039	2.70	465.9	0.12	-2.523	4.41	郝汉舟 ^[40]
	雅鲁藏布江	耳石	♀	1.19	1—40	6	1.24	0.000014	2.98	644.3	0.08	0.247	4.54	周贤君 ^[41]
			♂		1—37	5	1.24	0.000012	3.00	586.2	0.08	-0.250	4.46	10.80
	雅鲁藏布江	耳石	♀	0.71	1—28	4	—	0.000025	2.88	691.1	0.06	-2.466	4.43	Hao Qiu 等 ^[42]
			♂		1—26	5				689.8	0.05	-3.275		17.48
尖裸鲤 <i>Oxygymnocypris stewartii</i>	雅鲁藏布江	耳石	♀	1.81	3—25	2	—	0.0000061	3.13	618.2	0.11	0.315	4.60	霍斌 ^[43]
			♂		3—17	3		0.0000099	3.05	526.8	0.14	0.491	4.59	8.40
	雅鲁藏布江	耳石	♀	1.98	3—11	—	—	0.000013	3.00	877.5	0.11	0.573	4.91	Yin-Tao Jia 等 ^[44]
			♂		3—6					599.4	0.17	0.617	4.78	7.12
伊犁裂腹鱼 <i>Schizothorax pseudokasiansis</i>	伊犁河	臂鳞	♀	—	—	4	—	0.013	3.09	425.9	0.06	-0.683	4.94	林楠等 ^[45]
			♂			4								
高原裸鲤 <i>Gymnocypris vaddelli</i>	哲古错	耳石	♀	1.63	1—11	5	—	0.0095	3.15	410.2	0.15	0.620	4.40	谭博真 ^[46]
			♂			5								
光唇裂腹鱼 <i>Schizothorax lissolabittus</i>	北盘江	鳞片	♀	—	1—6	3	—	0.00004	2.82	475.5	0.14	-0.139	4.49	肖海等 ^[47]
			♂			3								
高原裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis stoliczkae</i>	狮泉河	臂鳞	♀	—	4—15	6	—	0.011	3.04	446.3	0.16		4.51	万法江 ^[48]
			♂			6								
拉萨裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis younghusbandi</i>	雅鲁藏布江	耳石	♀	2.70	2—17	5	—	0.00026	2.48	433.9	0.19	0.397	4.56	段友健 ^[49]
			♂			3		0.00091	2.25	338.4	0.22	0.403	4.42	5.10
全唇裂腹鱼 <i>Schizothorax integrilabittus</i>	西藏布裙湖	耳石	—	—	1—7	—	2.50	0.015	3.06	271.5	0.15	-0.527	2.05	龚君华等 ^[50]
齐口裂腹鱼 <i>Schizothorax prenanti</i>	金沙江下游	臂鳞	♀	1.67	—	3	—	0.00002	2.97	624.1	0.15	-0.828	4.76	段鹏翔 ^[51]
			♂			3								

续表

物种 Species	采样地点 Sampling locations	年龄材料 Aging structure	性别 Sex	性比 Sex ratio (♀:♂)	最小性成熟年龄/a Minimum age of sexual maturity	肥满度 Fatness	a	b	生长参数 Growth parameters			拐点年龄 Inflection point age t_i	文献来源 References
									L_{∞}/mm	k	t_0	φ	
细鳞裂腹鱼 <i>Schizothorax chongi</i>	金沙江中下游	臀鳞、耳石	—	0.90	1—5	—	0.000007	3.19	774.7	0.13	-0.130	4.89	朱其广等 ^[52]
软刺裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis malacanthus</i>	金沙江上游	耳石	—	—	2—9	—	0.00002	2.97	404.3	0.11	-0.104	4.18	胡睿等 ^[53]
扁吻鱼 <i>Aspiorhynchus laticeps</i>	克孜尔水库	—	—	—	—	—	—	—	1182.0	0.06	0.275	4.28	任波等 ^[54]
怒江裂腹鱼 <i>Schizothorax nukiangensis</i>	怒江	耳石	—	—	1—22	—	0.018	2.98	776.5	0.03	-0.542	4.25	丁刘勇 ^[55]
中华裂腹鱼 <i>Schizothorax sinensis</i>	嘉陵江	臀鳞	♀ ♂	1.79	1—10	—	—	—	581.0	0.16	-0.376	4.06	冷永志等 ^[56]
错鄂裸鲤 <i>Gymnocypris cuoensis</i>	错鄂湖	耳石	♀	1.16	1—29	1.90	0.00003	2.83	639.7	0.03	-4.675	4.07	杨军山等 ^[57]
兰格湖裸鲤 <i>Gymnocypris chui</i>	浪错	耳石	♂	1.28	3—23	1.37	0.00003	2.81	571.1	0.03	-4.674	4.05	24.79
色林错裸鲤 <i>Gymnocypris selincuoensis</i>	色林错湖泊	耳石	♀ ♂	1.15	3—22 1—26	—	0.025 0.00046	2.74 2.41	342.4 485.3	0.14 0.07	-0.110 0.568	4.20 4.22	刘飞等 ^[58] 陈毅峰等 ^[59]
硬刺松潘裸鲤 <i>Gymnocypris potanini</i>	安宁河	耳石	♂	0.97	1—13	—	0.00023 0.00002	2.53 2.96	484.2 258.0	0.08 0.10	0.603 -1.058	4.29 3.84	14.20 9.26
<i>furnispinatus</i>			♂	—	1—9	—	—	—	188.0	0.10	-3.494	3.56	7.13

a; 生长的条件因子 conditioned factors for growth; b; 幂指数系数 power exponential coefficient; L_{∞} ; 渐近体长 asymptotic standard length; k; 生长系数 growth coefficient; t_0 ; 理论上体长和体重等于零时的年龄 the age at which body length and weight theoretically equal zero; φ ; 表观生长指数 apparent growth index

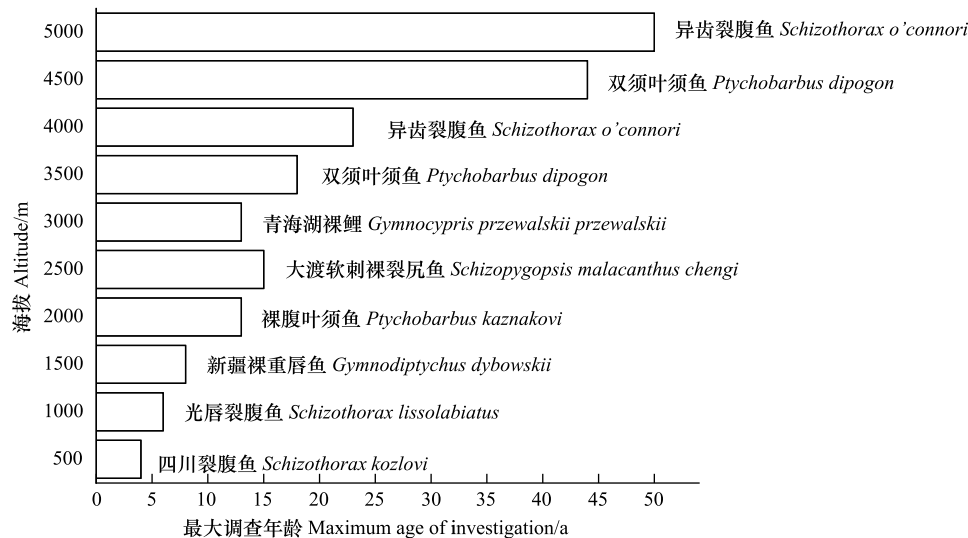


图 7 裂腹鱼类的最大调查年龄与调查水域海拔的关系示意图

Fig.7 Relationship between Schizothoracinae fishes' maximum investigation age and the altitude of distribution water area

3 讨论

3.1 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的年龄结构与体长体重组成

一般来说,鱼类的寿命会受自身遗传特性和环境因素的双重影响,且环境对鱼类产生的影响,以及鱼类自身对于环境的适应可在其种群年龄结构中有所体现^[19],由于裂腹鱼类对高原特殊水生态环境的适应性,往往都具有较长的寿命,且雌性个体的寿命普遍大于雄性个体^[61]。研究表明,厚唇裸重唇鱼与新疆裸重唇鱼(*Gymnodiptychus dybowskii*)的遗传距离最短,其次为斑重唇鱼(*Diptychus maculatus*)、全裸裸重唇鱼(*Gymnodiptychus integrigymnatus*)、裸腹叶须鱼(*Ptychobarbus kaznakovi*)、青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalskii przewalskii*)和花斑裸鲤(*Gymnocypris eckloni eckloni*)^[62]。根据现有裂腹鱼类年龄与生长的研究报道,新疆裸重唇鱼^[27—28]和花斑裸鲤^[29]的最大调查年龄均为 8 龄,裸腹叶须鱼^[30—32]和青海湖裸鲤^[33—35]的最大调查年龄均为 13 龄(表 4)。通过统计已有裂腹鱼类最大调查年龄与其调查水域海拔的关系,可以发现同种和不同种裂腹鱼类的最大调查年龄均呈现出随着调查水域海拔的升高而增大的趋势(图 7)。分析原因,可以发现低温可以诱导鱼类等变温动物体内过氧化氢酶(catalase, CAT)、谷胱甘肽过氧化物酶(glutathione peroxidase, GPx)和超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性的上调,并帮助鱼体清除活性氧自由基,促使其体内蛋白质、脂质氧化损伤程度降低,进而延缓了鱼体的老化进程^[63—64]。低温是高原的主要特征之一,海拔平均每升高 1000m 气温和水温会降低 5—6℃^[65]。据此推测,随着裂腹鱼类分布水域海拔的升高,水温会随之降低,鱼体能量代谢速率和细胞损伤也会随之下降和减少,从而使得分布于更高海拔地区的裂腹鱼类往往具有更长的寿命。本研究中厚唇裸重唇鱼采样地点的海拔大约在 2600—3500 m 之间,分布于此海拔区间的有绰斯甲河(海拔约 2500 m)的大渡软刺裸裂尻鱼(*Schizopygopsis malacanthus chengi*)^[36]、青海湖(海拔约 3000 m)的青海湖裸鲤^[33—35]和尼洋河(海拔约 3500 m)的双须叶须鱼^[22],上述三种鱼类的最大调查年龄分别为 15 龄、13 龄和 18 龄。另据有关裂腹鱼类年龄的报道,调查群体最大年龄在 10 龄及以上的裂腹鱼类共 18 种,占报道总数的 64.29% ($n=28$),最大年龄在 20 龄及以上的共 10 种,占报道总数的 35.71% ($n=28$),最大年龄在 30 龄及以上的共 4 种,占报道总数的 14.29% ($n=28$) (表 4)。这里需要指出的是,上述裂腹鱼类最大年龄统计结果,是建立在野外科研调查的基础上,且是在大部分目标物种处在一定环境阻力(主要指人为干扰,包括涉水工程建设、过度捕捞、水环境污染等)下得到的调查结果。然而,如适当排除上述环境阻力的条件下,部分裂腹鱼类的最大调查年龄可能会有所提高。例如,最大年龄在 20 龄及以上的 10 种裂腹鱼类中,就有 6 种分布于

受经济发展和宗教因素影响从而缺少人为因素干扰的雅鲁藏布江流域(包括干流和一级支流),即双须叶须鱼^[21-23]、异齿裂腹鱼^[24-26]、弧唇裂腹鱼(*Schizothorax curvilabius*)^[37]、巨须裂腹鱼(*Schizothorax macropogon*)^[38-39]、拉萨裂腹鱼(*Schizothorax waltoni*)^[40-42]、尖裸鲤(*Oxygymnocypris stewartii*)^[43-44]。

根据相关历史文献记载,10 龄的厚唇裸重唇鱼,雌鱼和雄鱼的平均体长分别为 445.0 mm 和 433.0 mm^[16],且厚唇裸重唇鱼的体长、体重的记载最大值分别为 580.0 mm^[2,17]、2500.0 g^[1]。根据雅砻江中游厚唇裸重唇鱼群体总体 Von Bertalanffy 生长方程可以推算 10 龄的厚唇裸重唇鱼对应的理论体长为 437.0 mm,与上述文献记载数据^[16]基本吻合。另外,由上述 Von Bertalanffy 生长方程推算当厚唇裸重唇鱼的体长为 580.0 mm 时,其对应的理论年龄和理论体重分别为 17 龄和 2561.8 g,而由群体总体的体长—体重关系式推算当厚唇裸重唇鱼的体长为 580.0 mm 时,其对应的理论体重为 2462.3 g。综合上述分析结果,可以推断在实际野外调查过程中,当调查样本的最大体长为 580.0 mm 时,其对应理论体重应在 2462.3—2561.8 g 之间,且对应的理论年龄应为 17 龄左右,这一推断同样得到了历史文献记载数据^[1-2,17]的印证。据此,推断雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的理论最长寿命应 ≥ 17 龄。然而,本研究结果显示雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群的平均年龄为 (5.31 ± 0.08) 龄,最大样本年龄为 9 龄,远低于 17 龄,且群体中 7—9 龄个体占样本总数的 9.52%。雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群的高龄个体占比较少,且未调查到 10 龄及以上个体。研究中 5 个采样点均未采集到 1 至 2 龄厚唇裸重唇鱼样本,所采集到的 3 龄个体也仅有 5 尾(占比 2.64%, $n = 189$),样本中低龄个体的数量较少可能与采集样本时使用的渔具(即三层流刺网和地笼)更适用于成鱼采集有关,也可能与厚唇裸重唇鱼低龄个体(≤ 2 龄)主要生活在雅砻江支流有关。所有 189 尾样本的最大体长和体重分别为 455.0 mm 和 1240.0 g,均低于文献记载最大的 580.0 mm 和 2500.0 g,且体长小于 320.0 mm 和体重低于 400.0 g 的样本占比均为 92.59%($n = 189$)。因此,相较于有关历史记载资料,并根据上述所有分析和调查结果可推测目前雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群的年龄结构趋于低龄化,体型趋于小型化,种群结构趋于简单化,其野生种群的未来发展趋势不容乐观。

3.2 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的性比与最小性成熟个体

性比是鱼类种群结构的重要指标,其通过影响鱼类繁殖群体的繁殖潜力和繁殖习性,间接地影响种群数量的变化^[66]。一般而言,在一个鱼类种群中若雄性个体比例升高,种群的繁殖潜力和繁殖效率会出现降低的趋势^[67]。雅砻江中游厚唇裸重唇鱼繁殖群体的雌雄性比为 1.48:1(♀:♂),大于娄忠玉等^[3]对黄河上游厚唇裸重唇鱼的调查结果,黄河上游厚唇裸重唇鱼繁殖群体的雌雄性比为 1.33:1(♀:♂)。据此推测目前雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群较黄河上游厚唇裸重唇鱼种群的繁殖潜力和繁殖效率更高,且在种群数量和个体繁殖力接近的前提下,雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的种群数量增加速度应该更快。有学者指出不同鱼类之间,甚至同种鱼类不同群体之间的性比差异,通常与鱼类自身的繁殖习性和对环境的生态适应性差异有关,且性比总是朝着有利于物种保持一定种群数量的方向发展^[68]。雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的性比较 13 种裂腹鱼类的研究结果小,占报道总数的 68.42%($n = 19$)(表 4)。与厚唇裸重唇鱼遗传距离最短的新疆裸重唇鱼在开都河和伊犁河群体的雌雄性比分别为 0.47:1(♀:♂)和 1.14:1(♀:♂)^[27-28],上述新疆裸重唇鱼两个群体的雌雄性比远小于雅砻江中游厚唇裸重唇鱼群体的。此外,研究还表明当鱼类长时间处于较小种间竞争和环境压力下时,其种群雌雄性比会有降低的趋势^[38,43]。这一现象也在双须叶须鱼^[21,23]、巨须裂腹鱼^[38-39]、尖裸鲤^[43-44]等裂腹鱼类的研究中得到验证,即上述 3 种分布于雅鲁藏布江中的鱼类,排除体型较大的个体更容易被捕捞的影响后,同种鱼类群体的雌雄性比体现出报道时间越晚性比越低趋势。据此推断,雅砻江中游厚唇裸重唇鱼群体的雌雄性比较大可能是其在恶劣多变的栖息环境以及多类型的人为因素干扰下,为保持一定的种群数量而产生的一种生态适应性。

鱼类性成熟不仅与年龄有关,也与个体的大小有关,鱼类达到初次性成熟的时间和大小会通过影响种群的繁殖群体组成,进而影响到种群的繁殖潜力和数量^[34]。雅砻江中游厚唇裸重唇鱼雌性和雄性最小性成熟个体对应的年龄均为 4 龄,雌性最小性成熟个体的对应体长为 202.0 mm,体重为 105.0 g;雄性最小性成熟个

体对应体长为 220.0 mm, 体重为 133.0 g。娄忠玉等^[3]发现, 黄河上游厚唇裸重唇鱼雌性和雄性的最小性成熟个体对应的年龄均为 6 龄, 雌性最小性成熟个体对应体长为 308.0 mm, 体重为 380.7 g; 雄性最小性成熟个体对应体长为 272.0 mm, 体重为 335.7 g。因此, 无论是初次性成熟年龄, 还是初次性成熟时的体型, 分布于雅砻江中游的厚唇裸重唇鱼均小于黄河上游的, 且这一研究结果, 是雅砻江中游厚唇裸重唇鱼体型趋于小型化的又一证据。鱼类的生长速率和繁殖策略之间有着密切的联系, 例如: 鱼类在未达到一定体型(包括体长和体重)的情况下, 即使到了繁殖季节或年龄其性腺也不会发育^[38]。一般恶劣的高原水域环境会使分布其间的裂腹鱼类生长速度变得缓慢, 进而导致其初次性成熟较晚。此外, Jorgensen^[69]的研究还发现人为捕捞强度的增加会明显导致鱼类初次性成熟的年龄提前, 且持续不断的高捕捞压力会加剧目标鱼种种群的小型化趋势。综上所述, 认为雅砻江中游厚唇裸重唇鱼初次性成熟年龄提前和初次性成熟个体体型小型化可能是受到高环境阻力, 包括过度捕捞、涉水工程建设、环境污染等多种因素的影响, 其野生资源量衰减明显, 为了补充野生种群数量而产生的适应性变化。

3.3 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的生长特性

鱼体肥满度能够反映鱼类在不同时期或不同水域的摄食和饵料生物情况, 其随鱼体长度与重量之间的关系变化, 同时也会受到鱼类性腺成熟情况、肠胃饱满度、性别、含脂量等因素的影响^[13]。雅砻江中游厚唇裸重唇鱼群体总体、雌性群体、雄性群体的平均肥满度均大于性别未辨群体, 且雄性群体肥满度显著高于性别未辨群体($P < 0.05$) (表 2)。分析引起这一现象的原因, 一方面可能是由于本研究采样时间为秋季、冬季和春季, 雌雄性个体性腺发育所引起的肥满度升高; 另一方面可能是高原裂腹鱼亚科鱼类幼鱼逃避捕食和应对激流环境的适应性对策, 即体长生长速度快于体重增长速度所造就的修长体型有利于逃避捕食和减少游泳阻力^[29]。此外, 鱼体肥满度随季节及年龄的周期变化可以反映鱼类的生长规律^[70]。雅砻江中游厚唇裸重唇鱼群体总体的肥满度在 4—8 龄总体呈现增长趋势, 结合体长生长指标分析, 即在 10 龄以前, 体长生长指标总体呈现下降趋势, 10—11 龄期间增大, 11—20 龄之间持续下降, 且 11—20 龄期间的下降幅度较 10 龄之前的小(图 6)。综合分析肥满度呈现出上述变化趋势的原因, 推测 4—8 龄期间应为雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的高密度繁殖期, 此时体重增长速度快于体长增长速度, 有利于性成熟个体的繁殖储能, 进而有利于提高繁殖群体的繁殖效率和野生种群的有效补充。

在鱼类体长—体重关系式 $W = aL^b$ 中, 参数 a 、 b 都有特殊的生态学意义, a 值为生长的条件因子, 当饵料基础、水文等环境条件较好时 a 值较大; b 值则被用来判断鱼类的生长类型, 当 b 值与 3 不存在显著性差异时为匀速生长, 反之则为异速生长^[12]。根据现有文献资料统计, 裂腹鱼类的 a 值在 0.000006—0.05 之间, b 值在 2.25—3.19 之间(表 4)。雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的 a 值为 0.000005, 是目前所有已知裂腹鱼类中 a 值最小的(表 4), 且显著小于与其亲缘关系最近的新疆裸重唇鱼^[27—28](a 值在 0.00001—0.05 之间) ($P < 0.05$)。分析原因: 首先, 雅砻江流域自然条件错综复杂, 地形变化急剧, 水文波动较大, 加之地质构造复杂, 新构造运动强烈, 破坏性地震时有发生, 滑坡、崩塌、泥石流等灾害频繁发生, 导致雅砻江干流水生生物饵料资源相对匮乏^[71—72]; 其次, 根据消化道镜检结果, 我们发现雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的饵料生物以纹石蛾科的纹石蛾幼虫(Hydropsychidae larvae)占绝对优势(出现频率为 100%), 且厚唇裸重唇鱼对该种饵料生物选择性指数为 0.57(未发表数据)。据此推测厚唇裸重唇鱼在雅砻江中游对饵料生物的选择性较强, 摄食特化程度较高。综合上述分析, 雅砻江中上游的饵料基础和水文条件较差, 加之分布其间的厚唇裸重唇鱼摄食特化程度较高, 是引起 a 值较小的两个重要原因。雅砻江中游厚唇裸重唇鱼群体总体的 b 值为 3.146, 与伊犁河伊犁裂腹鱼(*Schizothorax pseudaksaiensis*)^[45]和哲古错高原裸鲤(*Gymnocypris waddelli*)^[46]的研究结果相近, 且均为匀速生长类型。

作为评估鱼类种群增长潜力重要参数之一的生长系数 k , Branstetter^[73]认为鱼类的生长系数 k 值在 0.05—0.10 之间时属缓慢生长类型, 在 0.10—0.20 之间时属匀速生长类型, 在 0.20—0.50 之间时属快速生长类型。根据现有文献资料记载, 除雅鲁藏布江双须叶须鱼雄性群体的 k 值较大外($k = 0.42$)^[21], 其他裂腹鱼类的 k 值

均在 0.03—0.22 之间(表 4)。本研究雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的 k 值为 0.097, 小于 0.10, 属缓慢生长类型, 且较现有研究 28 种裂腹鱼类中的 18 种的 k 值都要小(表 4), 例如北盘江光唇裂腹鱼(*Schizothorax lissolabius*)^[47]、狮泉河高原裸裂尻鱼(*Schizopygopsis stoliczkai stoliczkai*)^[48] 和雅鲁藏布江拉萨裸裂尻鱼(*Schizopygopsis younghusbandi younghusbandi*)^[49] 等。上述研究结果表明厚唇裸重唇鱼的生长速度较大多数裂腹鱼类更为缓慢, 且具备的种群增长潜力可能较低。

我国裂腹鱼类的渐近体长 L_{∞} 分布于 188.0—1182.0 mm 之间, 且渐近体长 L_{∞} 在 700.0 mm 以上的裂腹鱼类仅 5 种, 占报道总数的 17.86% ($n=28$) (表 4)。雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的渐近体长 L_{∞} 为 727.5 mm, 处于裂腹鱼类的上游水平, 属于体型较大的裂腹鱼类。另据现有文献资料统计, 除布裙湖全唇裂腹鱼(*Schizothorax integrilabius*)群体总体的表观生长指数 φ 值较小外($\varphi=2.05$)^[50], 其它裂腹鱼类的 φ 值均在 3.56—4.94 之间, 且不同裂腹鱼类的 φ 值差异较小(表 4)。雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的表观生长指数 φ 值为 4.7104, 将其与分布于金沙江的裸腹叶须鱼^[31]、齐口裂腹鱼(*Schizothorax prenanti*)^[51]、细鳞裂腹鱼(*Schizothorax chongi*)^[52]、软刺裸裂尻鱼(*Schizopygopsis malacanthus malacanthus*)^[53] 以及与其亲缘关系最近的新疆裸重唇鱼^[27—28] 相比较, 结果显示雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的 φ 值仅比齐口裂腹鱼和细鳞裂腹鱼的 φ 值小。依据本研究的现有结果, 可以发现雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的表观生长指数 φ 分析结果同渐近体长 L_{∞} 分析结果一致, 即雅砻江中游厚唇裸重唇鱼属于体型较大的裂腹鱼类。

拐点年龄是对鱼类生活史从早期到老龄阶段较为可信的理论解释之一, 研究表明鱼类拐点年龄与性成熟年龄以及衰老期密切相关, 还与水温变化及饵料基础等有关^[40]。正如前文所述裂腹鱼类为冷水性鱼类, 具有生长缓慢, 初次性成熟晚, 寿命较长的生物学特点, 因此大多数裂腹鱼类的拐点年龄在 10 龄以上^[61]。根据已有裂腹鱼类的相关报道, 拐点年龄在 10 龄以上的共 16 种, 占报道总数的 57.14% ($n=28$) (表 4)。同时, 研究表明若目标渔获物大多数个体的年龄或平均年龄明显小于拐点年龄, 说明对该水域的渔业资源存在过度开发, 可能导致其种群数量衰减^[12]。雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的拐点年龄为 12.36 龄, 而本研究中的样本最大和平均年龄分别为 9 龄和 5.31 龄, 两者均小于拐点年龄。根据现有历史调查资料^[1—2, 16—17], 并考虑到 2020 年之前雅砻江未实施全面禁渔, 加之 2021 年之前处于本调查江段的两河口水电站还未下闸蓄水, 推断雅砻江中游的厚唇裸重唇鱼在 2020 年之前可能受到过度捕捞的影响而导致其野生资源出现了低龄化现象, 并致使其野生资源表现出衰退迹象。

4 结论

综合研究结果, 发现作为国家二级保护动物的厚唇裸重唇鱼, 目前在雅砻江中游表现出了年龄结构趋于低龄化, 体型趋于小型化的种群结构特点, 以及生长缓慢、自然寿命较长、渐近体长较大等生长特性。加之, 雅砻江中上游的饵料基础和水文条件较差, 分布区间的厚唇裸重唇鱼种群增长潜力可能较低和摄食特化程度较高等特点, 导致雅砻江中游厚唇裸重唇鱼虽然产生了雌雄性比较大、初次性成熟年龄提前、初次性成熟个体体型小型化等适应性对策, 其野生种群的未来发展趋势仍不容乐观。因此, 应尽快开展雅砻江流域厚唇裸重唇鱼野生资源的保护工作, 包括保护栖息地, 完成人工繁殖和苗种培育, 开展精准增殖放流, 并进一步完善渔业资源管理体系建设, 严厉打击非法捕捞等, 在厚唇裸重唇鱼种群数量较多, 以及水生生物物种多样性较高江段尝试建立地方或国家级自然保护区^[4, 52]。

参考文献(References):

- [1] 武云飞, 吴翠珍. 青藏高原鱼类. 成都: 四川科学技术出版社, 1982.
- [2] 湖北省水生生物研究所鱼类研究室. 长江鱼类. 北京: 科学出版社, 1976.
- [3] 姜忠玉, 秦懿, 王太, 周蓉. 厚唇裸重唇鱼繁殖生物学. 水产科学, 2012, 31(1): 32-36.
- [4] 李柯懋, 高桂香. 厚唇裸重唇鱼生物学特性及保护建议. 河北渔业, 2012(6): 18-19, 25.
- [5] 苏军虎, 张艳萍, 姜忠玉, 刘焕章, 焦文龙, 杨建宝, 魏彦明. 基于线粒体控制区序列的黄河上游厚唇裸重唇鱼种群遗传结构. 生态学

- 报, 2012, 32(13): 4191-4198.
- [6] 姚昆, 张存杰, 何磊, 李玉霞, 李小菊. 雅砻江中上游流域生态环境脆弱性动态评价及预测. 国土资源遥感, 2020, 32(4): 199-208.
- [7] 杜岩岩, 史小宁, 宋福俊, 杨顺文, 王太. 黄河上游甘肃段厚唇裸重唇鱼资源分布现状调查. 甘肃畜牧兽医, 2016, 46(15): 124-126.
- [8] 何静平. 国家重点保护野生动物名录. 中华人民共和国国务院公报, 1989(2): 46-60.
- [9] 王跃招. 中国生物多样性红色名录. 北京: 科学出版社, 2021.
- [10] 安宝晟, 程国栋. 西藏生态足迹与承载力动态分析. 生态学报, 2014, 34(4): 1002-1009.
- [11] 李忠利, 胡思玉, 陈永祥, 赵海涛. 乌江上游四川裂腹鱼的年龄结构与生长特性. 水生生态学杂志, 2015, 36(2): 75-80.
- [12] 詹秉义. 渔业资源评估. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [13] 陈新军, 刘必林. 渔业资源生物学. 北京: 科学出版社, 2017.
- [14] 张艳萍, 王太, 焦文龙, 杜岩岩, 史小宁. 厚唇裸重唇鱼胚胎发育的形态学观察. 四川动物, 2013, 32(3): 389-392.
- [15] 张艳萍, 杜岩岩, 虎永彪, 姜忠玉, 王太. 厚唇裸重唇鱼渭河亚种分类地位的探讨. 动物分类学报, 2013, 38(4): 705-713.
- [16] 曹文宣, 伍献文. 四川西部甘孜阿坝地区鱼类生物学及渔业问题. 水生生物学集刊, 1962(2): 79-112.
- [17] 伍献文. 中国鲤科鱼类志(上卷). 上海: 上海科学技术出版社, 1964.
- [18] 谢从新. 鱼类学. 北京: 中国农业出版社, 2010.
- [19] 殷名称. 鱼类生态学. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [20] 谢从新, 霍斌, 魏开建. 雅鲁藏布江中游裂腹鱼类生物学与资源保护. 北京: 科学出版社, 2019.
- [21] 刘乐乐, 刘海平, 王纤纤, 刘艳超, 刘书蕴, 刘孟君, 次仁罗杰, 饶昌伟. 西藏双须叶须鱼年龄与生长特点研究. 生物资源, 2020, 42(6): 617-628.
- [22] 王强, 王旭歌, 朱龙, 吴青, 朱成科. 尼洋河双须叶须鱼年龄与生长特性研究. 湖北农业科学, 2017, 56(6): 1099-1102.
- [23] 杨鑫, 霍斌, 段友健, 马宝珊, 谢从新. 西藏雅鲁藏布江双须叶须鱼的年龄结构与生长特征. 中国水产科学, 2015, 22(6): 1085-1094.
- [24] 马宝珊. 异齿裂腹鱼个体生物学和种群动态研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2011.
- [25] 贺舟挺. 西藏拉萨河异齿裂腹鱼年龄与生长的研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2005.
- [26] Yao J L, Chen Y F, Chen F, He D K. Age and growth of an endemic Tibetan fish, *Schizothorax o'onnori*, in the Yarlung Tsangpo River. Journal of Freshwater Ecology, 2009, 24(2): 343-345.
- [27] 王新月, 任道全, 马良, 陈生熬, 刘茂春, 谢从新. 开都河新疆裸重唇鱼生物学特性. 新疆农业科学, 2021, 58(2): 375-382.
- [28] 牛玉娟. 伊犁河新疆裸重唇鱼个体生物学研究[D]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2015.
- [29] 韩永. 黄河上游花斑裸鲤 *Gymnocypris eckloni eckloni* 年龄、生长和种群遗传特性分析[D]. 上海: 上海海洋大学, 2016.
- [30] 李钊. 怒江西藏段主要裂腹鱼类生长与繁殖力、时空分布的研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2019.
- [31] 王宇峰. 金沙江上游裸腹叶须鱼年龄与生长的研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2014.
- [32] 李飞, 杨德国, 何勇风, 姚德东, 姚建伟, 朱挺兵. 赠曲裸腹叶须鱼的年龄与生长. 淡水渔业, 2016, 46(6): 39-44, 63.
- [33] 张武学, 杨长锁, 庞卫东, 李军祥, 王基琳, 杨洪志. 青海湖裸鲤年龄与生长的研究. 青海畜牧兽医杂志, 1993, 23(6): 18-21.
- [34] 朱奕龙. 青海湖裸鲤生长与繁殖的研究[D]. 重庆: 西南大学, 2018.
- [35] 陈大庆, 张信, 熊飞, 刘绍平, 唐红玉. 青海湖裸鲤生长特征的研究. 水生生物学报, 2006, 30(2): 173-179.
- [36] 胡华锐, 张家波, 常毅. 绰斯甲河大渡裸裂尻鱼的年龄与生长特性研究. 淡水渔业, 2012, 42(6): 78-81.
- [37] 王健, 张富斌, 胡华明, 巩政, 曹文宣, 林鹏程. 雅鲁藏布江下游弧唇裂腹鱼的年龄结构与生长特性. 水生生物学报, 2022, 46(12): 1770-1779.
- [38] 刘洁雅. 西藏巨须裂腹鱼个体生物学和种群动态研究[D]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2016.
- [39] 朱秀芳, 陈毅峰. 巨须裂腹鱼年龄与生长的初步研究. 动物学杂志, 2009, 44(3): 76-82.
- [40] 郝汉舟. 拉萨裂腹鱼的年龄和生长研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2005.
- [41] 周贤君. 拉萨裂腹鱼个体生物学和种群动态研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2014.
- [42] Qiu H, Chen Y F. Age and growth of *Schizothorax waltoni* in the Yarlung Tsangpo River in Tibet, China. Ichthyological Research, 2009, 56(3): 260-265.
- [43] 霍斌. 尖裸鲤个体生物学和种群动态学研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2014.
- [44] Jia Y T, Chen Y F. Age structure and growth characteristics of the endemic fish *Oxygymnocypris stewartii* (Cypriniformes: Cyprinidae: Schizothoracinae) in the Yarlung Tsangpo River, Tibet. Zoological Studies, 2011, 50(1): 69-75.
- [45] 林楠, 钟俊生. 伊犁裂腹鱼年龄和生长的初步研究. 中国海洋湖沼动物学会鱼类学分会第七届中国会员代表大会暨朱元鼎教授诞辰110周年学术研讨会学术论文摘要集, 2006: 128.
- [46] 谭博真, 杨学芬, 杨瑞斌. 西藏哲古错高原裸鲤年龄结构与生长特性. 中国水产科学, 2020, 27(8): 879-885.
- [47] 肖海, 代应贵. 北盘江光唇裂腹鱼年龄结构、生长特征和生活史类型. 生态学杂志, 2011, 30(3): 539-546.

- [48] 万法江. 狮泉河水生生物资源和高原裸裂尻鱼的生物学研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2004.
- [49] 段友健. 拉萨裸裂尻鱼个体生物学和种群动态研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2015.
- [50] 龚君华, 王继隆, 李雷, 张驰, 马波, 李宝海, 纪锋. 西藏布裙湖全唇裂腹鱼年龄与生长的初步研究. 淡水渔业, 2017, 47(6): 26-31.
- [51] 段鹏翔. 金沙江下游齐口裂腹鱼种群动态研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2015.
- [52] 朱其广, 唐会元, 林晖, 龚云, 李析男, 杨志. 金沙江中下游细鳞裂腹鱼的年龄生长及种群动态. 水生态学杂志, 2021, 42(2): 56-63.
- [53] 胡睿, 王剑伟, 谭德清, 苗志国, 但胜国. 金沙江上游软刺裸裂尻鱼年龄和生长的研究. 四川动物, 2012, 31(5): 708-712, 719, 849.
- [54] 任波, 任慕莲, 郭焱, 张人铭, 马燕武, 刘宇, 艾则孜, 吐尔逊, 阿不都. 扁吻鱼的生物学研究. 水产学杂志, 2006, 19(2): 9-22.
- [55] 丁刘勇. 怒江裂腹鱼耳石形态及其生长特征沿河流纵向梯度的变化[D]. 昆明: 云南大学, 2019.
- [56] 冷永智, 周祖清, 黄德祥. 中华裂腹鱼的生物学资料. 动物学杂志, 1984, 19(6): 45-47.
- [57] 杨军山, 陈毅峰, 何德奎, 陈自明. 错鄂裸鲤年轮与生长特征的探讨. 水生生物学报, 2002, 26(4): 378-387.
- [58] 刘飞, 牟振波, 张驰, 周建设, 扎西拉姆, 李宝海, 韦慧, 久美. 西藏浪错兰格湖裸鲤的年龄与生长. 四川动物, 2019, 38(4): 425-432.
- [59] 陈毅峰, 何德奎, 曹文宣, 段中华. 色林错裸鲤的生长. 动物学报, 2002, 48(5): 667-676.
- [60] 聂媛媛. 安宁河硬刺松潘裸鲤年龄、生长与繁殖特性研究[D]. 大连: 大连海洋大学, 2017.
- [61] 马宝珊, 谢从新, 霍斌, 杨学峰. 裂腹鱼类生物学研究进展. 江西水产科技, 2011(4): 36-40.
- [62] 俞梦超. 通过裂腹鱼类的转录组比较分析揭示青藏高原鱼类的适应性进化[D]. 上海: 上海海洋大学, 2017.
- [63] 刘长水. 不同温度对一年生鱼类贡氏假鲮生长、发育、成熟及衰老的影响[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2010.
- [64] 常晴云. 晚发型低温可以延缓老龄贡氏假鲮的衰老[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2014.
- [65] 张宇, 杨德保, 王式功, 尚可政. 1975—2008年青藏高原冬季气温变化. 兰州大学学报: 自然科学版, 2010, 46(1): 72-76.
- [66] Alonzo S, 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.
- [67] Smith G H, Murie D J, Parkyn D C. Effects of sex-specific fishing mortality on sex ratio and population dynamics of Gulf of Mexico greater amberjack. Fisheries Research, 2018, 208: 219-228.
- [68] 李红敬. 黑斑原鲌个体生物学及种群生态研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2008.
- [69] Jørgensen T. Long-term changes in age at sexual maturity of Northeast Arctic cod (*Gadus morhua* L.). ICES Journal of Marine Science, 1990, 46(3): 235-248.
- [70] Iqbal K M, Suzuki H. Length-weight relationships and condition factor of the Japanese silver-biddy, *Gerres equulus*, in the Yatsushiro Sea, western Kyushu, Japan. Journal of Applied Ichthyology, 2009, 25(2): 219-222.
- [71] 常晓军, 魏伦武, 王德伟. 雅砻江流域地质灾害分布特征及其影响因素分析. 灾害学, 2009, 24(3): 83-88.
- [72] 吴乃成, 唐涛, 黎道丰, 刘瑞秋, 曹明, 蔡庆华. 雅砻江(锦屏段)及其主要支流底栖藻类群落与环境因子的关系. 生态学报, 2009, 29(4): 1697-1703.
- [73] Branstetter S. Age and growth estimates for blacktip, *Carcharhinus limbatus*, and spinner, *C. brevipinna*, sharks from the northwestern Gulf of Mexico. Copeia, 1987(4): 964-974.