



## 人工模拟产卵环境中青海湖裸鲤的繁殖行为

周杨浩 吴艳红 张平梅 周卫国 荣义峰 肖新平 李新丹 祁洪芳 史建全 杜浩

### REPRODUCTIVE BEHAVIORS OF *GYMNOCYPRIS PRZEWALSKII* IN ARTIFICIAL MIMIC SPAWNING ENVIRONMENTS

ZHOU Yang-Hao, WU Yan-Hong, ZHANG Ping-Mei, ZHOU Wei-Guo, RONG Yi-Feng, XIAO Xin-Ping, LI Xin-Dan, QI Hong-Fang, SHI Jian-Quan, DU Hao

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.7541/2021.2020.031>

---

## 您可能感兴趣的其他文章

### Articles you may be interested in

#### 青海湖裸鲤和黄河裸裂尻鱼感染多子小瓜虫的病理学比较研究

THE DIFFERENT PATHOLOGY OF *GYMNOCYPRIS PRZEWALSKII PRZEWALSKII* AND *SCHIZOPYGOPSIS PYLZOVI* INFECTED WITH *ICHTHYOPHTHIRIUS MULTIFILIIS*

水生生物学报. 2019, 43(5): 1081–1091 <https://doi.org/10.7541/2019.127>

#### 青海湖裸鲤舌状绦虫裂头蚴的分子鉴定及系统发育研究

MOLECULAR IDENTIFICATION AND PHYLOGENETIC STUDY OF *LIGULA INTESTINALIS* PLEROCEROID IN *GYMNOCYPRIS PRZEWALSKII* FROM THE QINGHAI LAKE, CHINA

水生生物学报. 2018, 42(1): 33–38 <https://doi.org/10.7541/2018.005>

#### 几何形态测量法结合Micro CT扫描对两水系花斑裸鲤的形态分析

MORPHOLOGICAL ANALYSIS USED BY GEOMETRIC MORPHOMETRICS COMBINED WITH MICRO CT AMONG *GYMNOCYPRIS ECKLONI* IN TWO DRAINAGE (TELEOSTEI: CYPRINIDAE)

水生生物学报. 2020, 44(4): 853–861 <https://doi.org/10.7541/2020.102>

#### 青海湖刚毛藻分布特征变化及成因分析

ANALYSIS ON THE DISTRIBUTION AND ORIGIN OF *CLADOPHORA* IN THE NEARSHORE WATER OF QINGHAI LAKE

水生生物学报. 2020, 44(5): 1152–1158 <https://doi.org/10.7541/2020.133>

#### 松潘裸鲤仔稚鱼耳石生长轮日周期确证及其孵化期推算

CHARACTERISTICS OF HATCHING TIME AND DAILY INCREMENTS CONFIRMATION OF OTOLITH IN *GYMNOCYPRIS POTANINI* LARVAE AND JUVENILE

水生生物学报. 2019, 43(5): 1034–1040 <https://doi.org/10.7541/2019.122>

#### 人工驯养鼋繁殖习性研究

REPRODUCTION TRAITS OF CAPTIVE ASIAN GIANT SOFTSHELL TURTLES, *PELOCHELYS CANTORII*

水生生物学报. 2018, 42(4): 794–799 <https://doi.org/10.7541/2018.097>



关注微信公众号，获得更多资讯信息

doi: 10.7541/2021.2020.031

## 人工模拟产卵环境中青海湖裸鲤的繁殖行为

周杨浩<sup>1,2\*</sup> 吴艳红<sup>3\*</sup> 张平梅<sup>1,4</sup> 周卫国<sup>3</sup> 荣义峰<sup>1,4</sup> 肖新平<sup>1</sup> 李新丹<sup>1,4</sup>  
祁洪芳<sup>3</sup> 史建全<sup>3</sup> 杜 浩<sup>1,2,3,4</sup>

(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. 华中农业大学水产学院, 武汉 430070;  
3. 青海湖裸鲤繁育与保护重点实验室, 西宁 810016; 4. 上海海洋大学, 上海 201306)

**摘要:** 研究通过人工产卵环境模拟, 成功诱导青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalskii*)自然产卵受精, 通过标志跟踪和视频监控等方法对青海湖裸鲤的繁殖行为进行了研究。结果表明, 青海湖裸鲤的繁殖过程包含了追逐、伴游、潜尾、溅戏和交尾等典型行为。其中溅戏行为(单尾雌鱼或雄鱼背鳍露出水面并用尾部拍击水面)首次被观察确认, 常被误认为是交配行为。追逐、伴游、潜尾和溅戏等繁殖行为平均频次分别为: 5.7、14.7、9.3和3.5 次/d。通过采用不同性比重复配对实验发现, 在观测到的34次交配行为中, 32次(94.1%)均为1雌和1雄配对交配。研究还发现性成熟的雌性青海湖裸鲤为一次产卵类型, 短时间内多次交尾排卵, 雌雄交配(排卵授精)行为约每天3—9次, 每次排卵耗时约4—9s, 每次平均排卵量131粒(范围15—376), 每尾雌鱼可连续交配产卵3—7d。观测到34次的交配行为中, 31次(91.1%)均发生在夜间(23: 00—次日2: 00), 3次(8.9%)发生在白天(早晨6:00—7:00)。研究首次基于人工模拟产卵环境观察描述了青海湖裸鲤的繁殖行为特征, 可为青海湖裸鲤人工产卵场构建、自然繁殖监测和产卵场保护提供科学依据。

**关键词:** 青海湖裸鲤; 繁殖行为; 追逐; 伴游; 潜尾; 溅戏

中图分类号: S965.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-3207(2021)05-1120-09



繁殖是物种繁衍生息的关键环节, 因栖息地破坏和环境丧失导致的繁殖失败是造成鱼类资源衰退的重要原因之一。蒋志刚<sup>[1]</sup>认为动物行为与物种保护之间有密切的关系, 但在濒危物种保护实践中动物行为往往被忽视。近年来, 繁殖行为研究在物种保护工作中得到越来越多的运用, 围绕繁殖行为的研究, 如短须裂腹鱼(*Schizothorax wangchiachii*)<sup>[2]</sup>、暹罗斗鱼(*Betta splendens*)<sup>[3]</sup>、斑头六线鱼(*Hexagram agrammus*)<sup>[4]</sup>、丽鱼(*Laetacara araguaiae*)<sup>[5]</sup>、大鱗大麻哈鱼(*Oncorhynchus tshawytsch*)<sup>[6]</sup>和欧洲鱂(*Rhodeus amarus*)<sup>[7]</sup>等在揭示鱼类进化、社群行为和鱼类保护实践应用中均有重要意义。

青海湖裸鲤(*Gymnocypris przewalskii*)当地俗称“湟鱼”, 隶属于鲤形目, 鲤科, 裂腹鱼亚科(*Schizothoracinae*), 裸鲤属(*Gymnocypris*), 是青海湖中唯一

的经济鱼类。青海湖每年有数10万只鸟类栖息<sup>[8]</sup>, 而青海湖裸鲤作为湖区唯一的优势种类, 约占鱼类资源总量的95%以上, 为鸟类提供了丰富的食物, 在青海湖生态系统中处于核心地位<sup>[9]</sup>。青海湖裸鲤具有生命周期长、生长缓慢和性成熟晚等生物学特性<sup>[10]</sup>, 其资源蕴藏量由20世纪60年代的 $19.9 \times 10^7$  kg下降到20世纪90年代的最低 $2.7 \times 10^6$  kg, 处于严重衰退之中<sup>[11]</sup>。其衰退的主要因素是由于气候干旱、人类活动加剧及过度捕捞等因素的影响, 直到20世纪末, 其保护工作才受到了重视<sup>[12]</sup>。目前, 人工增殖放流和自然栖息地保护是青海湖裸鲤资源养护的重要工作。青海湖裸鲤淡水全人工繁育技术方面已经成熟, 每年进行了大量的增殖放流<sup>[13]</sup>。然而, 青海湖各入湖河流中的青海湖裸鲤野生群体的自然繁殖状况和效果如何一直未得到有效的评

收稿日期: 2020-02-18; 修订日期: 2020-07-10

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;  
吴艳红(1994—), 女, 助理研究员; 研究方向为濒危鱼类保护。E-mail: 952114742@qq.com \*共同第一作者

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

估。目前, 关于青海湖裸鲤的繁殖行为有一些野外的观察研究, 但对于繁殖行为特征、性选择偏好、繁殖发生时间和过程等缺乏详细定量观测。现有许多观察认为, 在繁殖期, 自然水体中青海湖裸鲤亲体造成大量水花这一现象被认为是其繁殖交尾行为<sup>[14]</sup>, 而据我们研究结果显示, 不仅仅繁殖过程会造成水花溅射, 其他行为也可能造成大量水花却并没有伴随产卵行为, 因而许多研究者对繁殖行为的判断可能是不准确的。开展青海湖裸鲤繁殖行为研究对于解答青海湖裸鲤的自然繁殖需求条件、评估自然产卵场状况和自然繁殖效果等都有重要的意义。

本研究基于人工模拟产卵环境的构建成功实现了青海湖裸鲤的自然产卵繁殖, 在此基础上, 通过标志跟踪和视频监控等方法对青海湖裸鲤的繁殖行为进行了详细观察, 获得了青海湖裸鲤典型繁殖行为特征, 并对繁殖过程进行了描述, 以期为今后青海湖裸鲤自然繁殖生态需求研究、自然产卵场调查与评估、人工产卵场构建等提供基础数据。

## 1 材料与方法

### 1.1 产卵场原位环境调查与实验鱼选用

本实验人工模拟环境的布设是基于野外产卵场观察结果设置。原位产卵场观察实验在青海湖裸鲤繁殖高峰期6—7月进行, 主要调查河流为布哈河、泉吉河、沙柳河等3条入湖河流(图1)。青海湖裸鲤卵为沉性卵, 因此通过河底采集卵定位产卵地点, 观察野外的青海湖裸鲤行为。通过人工观察、现场测量, 青海湖裸鲤野外自然产卵场的底质主要为卵石夹砂类型, 大小不同的卵石中分布有不

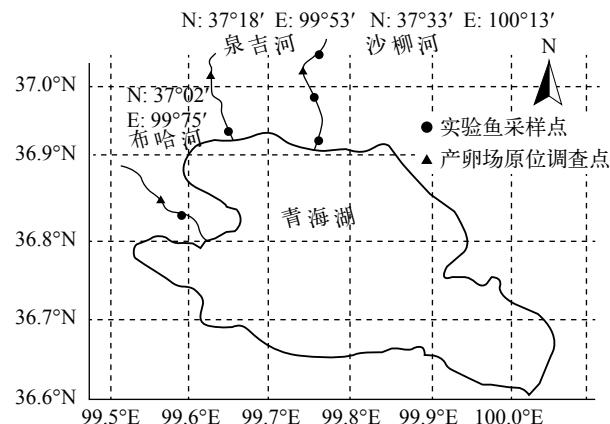


图1 产卵场原位调查点

Fig. 1 *In situ* surveys of spawning grounds of *Gymnocypris przewalskii*

同程度的细砂。其中卵石粒径2—18 cm, 占比分别为大卵石22.2%、中卵石29.9%和小卵石47.9%; 产卵场水深5—50 cm; 流速0.02—1.08 m/s; 水温6—18℃。

实验用青海湖裸鲤亲鱼主要捕捞自泉吉河、沙柳河和布哈河(图1), 使用3 cm规格网目, 16 m长, 2 m宽的拖网进行捕捞。捕回后放在青海湖裸鲤增殖放流站(刚察), 用引自沙柳河的河水(经沉淀过滤)进行为期1—2 d的养殖。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, 生殖孔呈红色)的健康个体, 然后使用B超鉴定其性腺发育期, 筛选IV期的亲体作为实验用鱼(用手指轻压亲鱼腹部可见成熟的精液或少量卵粒流出)<sup>[15]</sup>。

### 1.2 人工产卵环境营造

根据产卵场原位调查结果, 在一个直径1.5 m圆形池内模拟产卵环境(图2)并开展多组繁殖需求预实验, 依照繁殖效果筛选出适合青海湖裸鲤繁殖的人工调控环境。根据繁殖需求预实验结果, 实验池内流速、水深等环境因子维持在最适指标(表1); 根据底质需求预实验繁殖效果统计, 人工环境筛选采用了纯卵石作为观察青海湖裸鲤繁殖行为的底质(表1), 底质中粒径比例与原位产卵场一致。

### 1.3 实验方法

**青海湖裸鲤繁殖行为观测** 室内观察采用水上摄像头进行拍摄记录, 每组池内放入单一性比实验鱼, 搭配小型鱼类光学标记对每个个体进行追

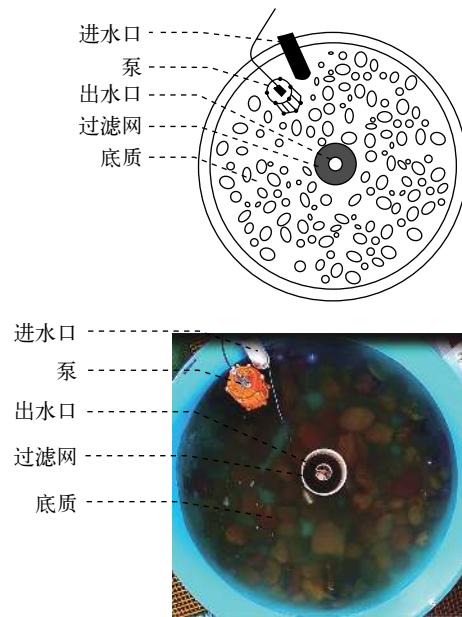


图2 人工产卵环境示意图和实景图

Fig. 2 The sketch map and physical map of artificial spawning environment

表1 人工产卵环境营造参数

Tab. 1 Parameters of artificial spawning environment

繁殖需求 Reproductive need	环境参数 Environmental parameters
流速Velocity of flow	(20.05±8.07) cm/s
光周期Photoperiod	14D:10L/24h
水深Water depth	20 cm
温度Temperature	10.3—13℃
底质Bottom material	小卵石(2—5 cm) 中卵石(6—9 cm) 大卵石(10—18 cm)

踪(专利申请中)。将制作好的光标绑在鱼体背鳍第二鳍条基部进行标记,在最大限度不影响其游动能力的条件下将每个个体的性别和活动位置清晰地记录和区分开来,以此记录青海湖裸鲤的繁殖时间、活动类型、产卵方式和产卵前后典型行为及各行为持续时长等信息。

水上摄像头在观察期间进行24h全天拍摄,所有图像资料保存在移动硬盘中便于后期分析处理。在每组实验结束后,对全池进行捞卵,分别统计是否有繁殖行为、产卵总量和受精率。经过统计观察,每种性比实验组均有典型繁殖行为发生,证实了人工营造环境下可诱导野生亲体繁殖。本实验采用全事件取样法,将详细描述焦点个体在取样时间内所发生的所有行为的持续时间、表现方式及相关的社会交往个体等方面全部记录<sup>[16]</sup>分析青海湖裸鲤繁殖行为模式。全事件取样法主要用于观察产卵行为发生时间、雌雄鱼产卵行为及性选择偏好。

**数据分析** 本文采用了繁殖阶段较为完整、典型的不同性比实验组,对其繁殖行为发生的频次及时间进行了统计分析。通过对2018—2019年所有实验组视频进行全面观察后,对亲鱼的繁殖阶段及典型繁殖行为进行定义。行为频次和持续时间等实验结果由平均值加减标准差得出。

青海湖裸鲤典型繁殖行为频次统计共选取了繁殖行为较为典型的6组(2019年7月9日—16日)的前24h的观测结果。繁殖性选择偏好实验是采用4种不同性比实验组(3雌3雄、3雌1雄、3雄1雌和1雌1雄)进行,观察前24h繁殖行为,累计统计34次

繁殖行为清晰且产卵确定发生的实验结果,记录繁殖发生时间。累计产卵时长及繁殖效果观察是对青海湖裸鲤进行持续(3—7d)观察,当实验组不再有繁殖行为发生且池中无新的卵粒产出时结束。通过解剖观察性腺的方式验证亲鱼产卵期的结束,以此计算亲鱼产卵期的累计时长。

所有统计结果在Microsoft Excel中分析处理。

## 2 结果

### 2.1 人工模拟产卵环境中的繁殖效果

通过对水深、流速和底质等环境因素进行筛选,本研究在最适青海湖裸鲤人工产卵环境中成功诱导青海湖裸鲤的自然繁殖(表2)。不同性比实验组平均受精率为79.2%,产卵期一般持续3—7d,平均累计产卵量为794颗。

### 2.2 繁殖行为特征

根据尚玉昌<sup>[17]</sup>对动物行为的分类方法,鱼类繁殖行为可分为探索行为、领地的争夺占据行为、配偶选择、交配行为和产后护幼等行为。本研究未观察到青海湖裸鲤明显的领地占据和产后护幼行为,其他行为均有体现。利用全事件采样法对实验视频及野外视频比对后,将青海湖裸鲤繁殖分为产卵前、产卵期和产卵后3种行为阶段,在整个繁殖过程中,有几种典型的繁殖行为经常发生,如伴游、追逐、潜尾、诱导和交尾等。而且这些行为特征在青海湖裸鲤整个繁殖过程中行为发生的时间经常是间断性的,某几个典型行为可能连续发生,也可能中断后再次发生。

**伴游** 观察显示,将青海湖裸鲤放入人工环境中后,非1比1性比的实验组会发生集群行为,鱼群短暂地对环境进行探索;熟悉环境后青海湖裸鲤会选择在流速适宜的区域长期聚集(1比1性比实验组无明显规律)。此后,雄鱼会主动上前向心仪的雌鱼“展示”自己(围绕雌鱼游泳),此过程为一个双向选择的过程,当雌鱼认可某一条雄鱼作为交配对象后,雌雄鱼相伴离开群体,此期间雄鱼常有多次趋近,接触雌鱼躯体的行为,此过程游泳速度较缓(图3a)。伴游行为又常常有“顺水漂游”(图3a)、

表2 人工环境下不同性比实验组繁殖效果

Tab. 2 Reproductive results of different sex ratio experimental group in artificial environment

不同性比实验组 Experimental group with different sex ratio	重复次数 (次)Times of the repetition	前24h交配频次 (次)Mating frequency in first 24h	前24h产卵量 (颗)Eggs released in first 24h (ind.)	受精率区间 Fertilization rate (%)	产卵期时长 Oviposition duration (d)	产卵期平均时长 Average duration of oviposition (d)
3雌1雄	8	2—6	171—2256	76.64—91.23		
1雌1雄	8	3—9	15—988	53.33—86.67	3—7	4
1雌3雄	8	1—6	134—987	67.16—82.78		
3雌3雄	40	4—6	17—3274	37.91—98.53		

“逆水漂游”(图3b)、“首首漂游”(图3c)等现象,其典型行为特征为:雌雄鱼相伴离开群体,首尾相同或首首相对一起缓慢游泳,或共同顶水而上,或共同顺水漂流,两者如影随行。伴游行为单日平均发生14.7次,伴游行为每次平均持续17.3s,游速较慢,平均游泳速度为0.62 m/s。

伴游行为属于产卵前行为,伴游行为双方一般不会因为离开群体开始互作后就完成整个繁殖进程,而是时断时续,伴游结束后亲鱼立刻回到群体中,过段时间再次伴游离开群体进行互作。

**追逐** 当雌雄鱼伴游时,雌鱼有时突然加速游离雄鱼,这时雄鱼察觉后同样会加速追逐雌鱼,直至雌鱼平静下来后继续相伴雌鱼游泳(图4)。单日平均发生5.7次,每次平均持续12.7s,游速较快,平均游泳速度为3.43 m/s。

**潜尾** 雄鱼在伴游时会下潜趋近至雌鱼腹部,头部接触雌鱼泄殖孔(图5)。在伴游过程中,

“潜尾”行为会多次发生,一般发生在产卵前阶段。每日平均发生9.3次,每次平均持续5.2s。

**溅戏** 在整个繁殖过程中,雌雄鱼均有将背鳍露出水面并用尾部拍击水面造成水花的行为(图6),并且拍击过程中会缓慢游动。这个过程多是单尾雄鱼在距离雌鱼较近距离内进行,少数时候可见单尾雌鱼拍击水面回应雄鱼或雌雄鱼共同将背鳍露出水面拍击,因此,这种行为我们认为是一种展示,炫耀,从而达到求偶的目的,我们将此定义“溅戏”,指溅起水花吸引异性。此行为与交尾行为差别在于交尾行为是雌雄鱼相叠“定点”排卵,剧烈的抖动会产生大量水花,整个过程都不会游动。而溅戏行为大多数情况下是单尾雄鱼在“缓慢游动”中完成的,且拍击造成的水花并不如交尾时剧烈。该行为属于产卵前行为,一般亲鱼结伴时才会发生,往往发生在伴游前或伴游后。单日平均发生3.5次,每次平均持续3.6s。

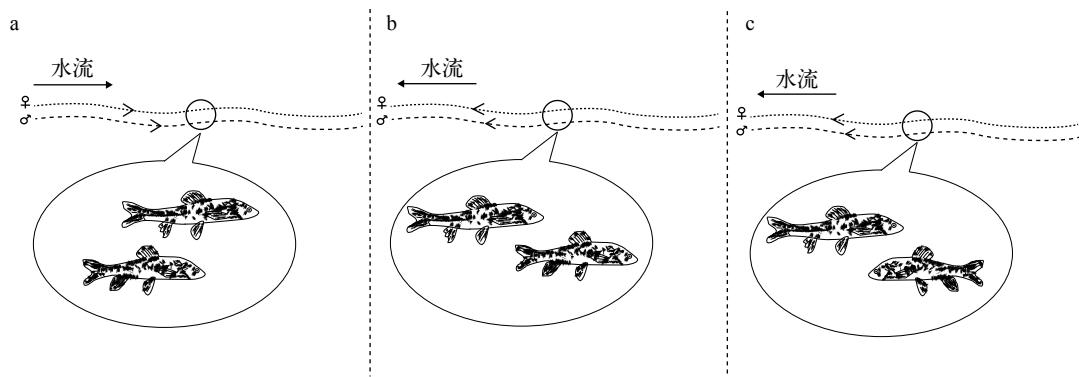


图3 伴游行为

Fig. 3 Parading behaviors with a couple of male and female

a. same direction with the current; b. same direction opposite the current; c. opposite direction. Dotted line demonstrating a male's or a female's swimming track and direction

a. same direction with the current; b. same direction opposite the current; c. opposite direction. Dotted line demonstrating a male's or a female's swimming track and direction

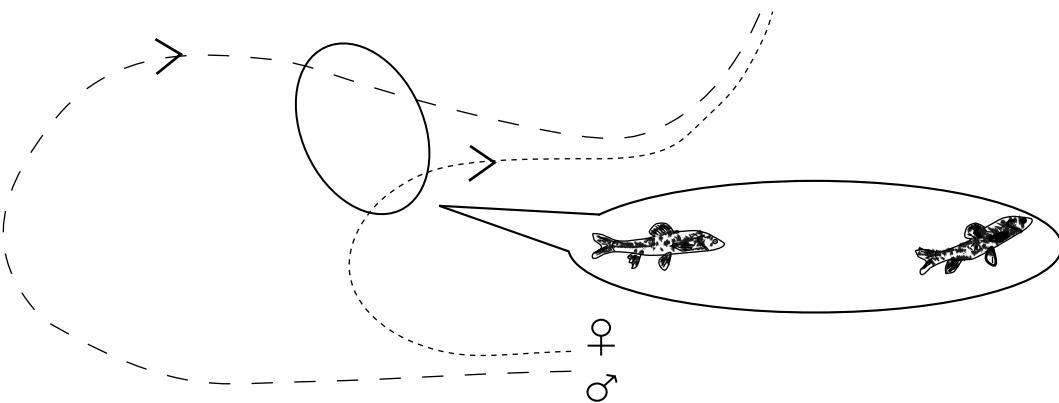


图4 追逐行为

Fig. 4 Chasing behaviors with a couple of male and female

虚线示意雄鱼或雌鱼的游动轨迹及方向;下同

Dotted line demonstrating a male's or a female's swimming track and direction. The same applies below

**交尾** 在雌雄鱼进行一系列交尾前的互作行为后, 两尾亲鱼上下相叠, 雌鱼躯干上扬尾部弯曲上翘, 雄鱼背部紧贴雌鱼腹部, 躯干微微上扬, 两尾亲鱼尾部同时剧烈抖动溅起大量水花(图 7), 此过程中雌雄鱼同时排卵排精。观察显示雌鱼单日内可多次产卵, 产卵行为均在繁殖期中进行。在交尾完毕后, 雌雄鱼会为下一次交尾继续伴游进行上述繁殖互作, 若不再继续进行交尾, 雌雄鱼短暂停伴游后会离开彼此并重新回到群体中。单日平均发生5.7次, 每次平均持续6.1s。

### 2.3 人工环境下青海湖裸鲤的繁殖行为频次及持续时间

基于6组具有典型繁殖行为特征实验组, 对亲鱼典型繁殖行为(24h)频次(图 8)及持续时间(图 9)进行了统计。结果显示整个繁殖过程中伴游行为最频繁, 平均每天14.7次, 每次持续17.3s左右。除溅戏行为相对较少外, 其他行为频次相近, 平均每天在7次左右, 持续时间3—20s不等。相较其他鱼类交尾频次及持续时间, 青海湖裸鲤单日内产卵频次较多且时间较短。

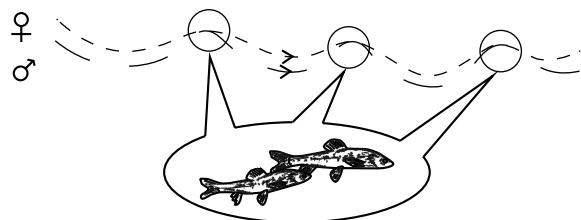


图 5 潜尾行为

Fig. 5 Tail diving behaviors with a couple of male and female

### 2.4 人工环境下青海湖裸鲤的性选择偏好

人工环境下4种性比实验组皆有繁殖行为发生, 根据对每尾个体的追踪, 最终确定34次繁殖行为中有32次为一雌一雄交尾(图 10)。当进行多次繁殖活动时, 所有性比实验组中的雌鱼每天、每次均会选择之前进行过交配的雄鱼再次进行交配。所有非1:1雌雄性比组中均没有发生争夺某一交配对象的现象, 参加繁殖的雌雄鱼离开群体互作, 不参与繁殖的个体则均聚集在一起行动。因此, 我们认为人工环境下青海湖裸鲤的性选择偏好是“一夫一妻制”。

### 2.5 人工环境下青海湖裸鲤繁殖的昼夜差异

在34次繁殖行为中, 31次是在凌晨0点至2点, 其余3次发生在早晨7点左右(图 11), 因此我们认为人工环境下, 青海湖裸鲤是偏好夜间繁殖的。

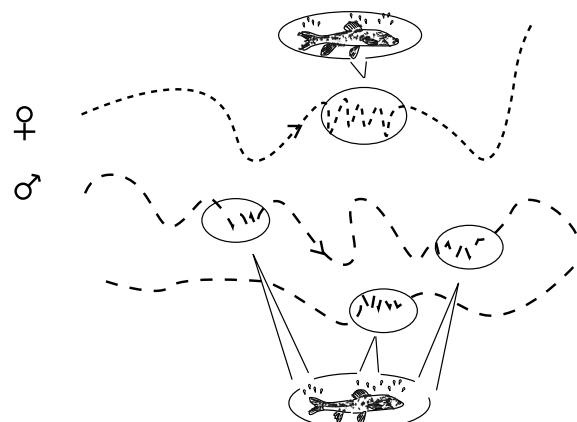


图 6 溅戏行为

Fig. 6 Seduction behaviors with a couple of male and female

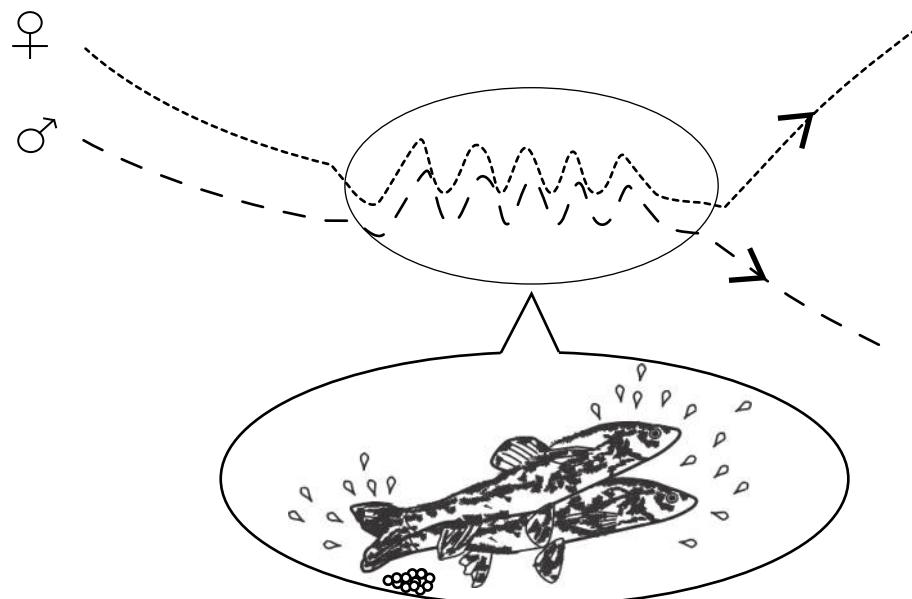


图 7 交尾行为

Fig. 7 Mating behaviors with a couple of male and female

## 2.6 产卵行为模式

根据青海湖裸鲤各个繁殖行为所需条件及发生顺序, 建立了产卵行为模式。总体为产卵前、产卵期和产卵后3个阶段: 雌雄鱼第一次交尾排卵前为产卵前阶段; 第一次交尾排卵至雌鱼排空卵巢为

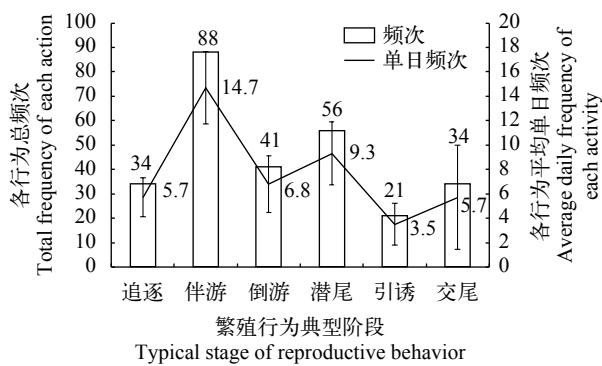


图8 人工环境下青海湖裸鲤的繁殖行为频次统计

Fig. 8 Statistical frequencies of reproductive behaviors of *G. przewalskii* in an artificial environment

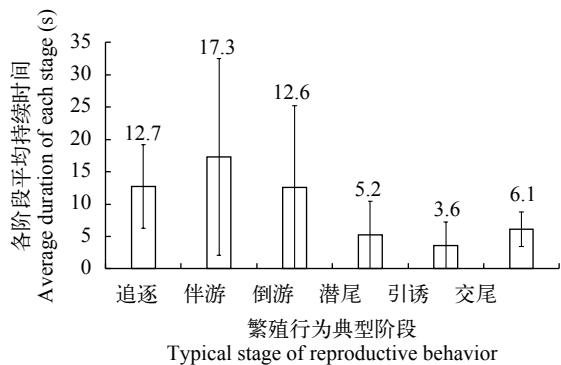


图9 人工环境下青海湖裸鲤的繁殖行为持续时间统计

Fig. 9 Statistical durations of each reproductive behaviors of *G. przewalskii* in an artificial environment

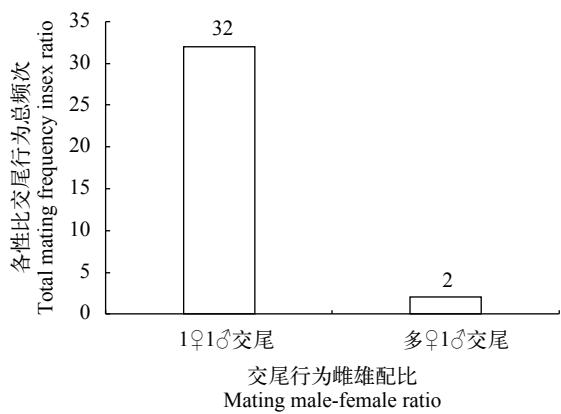


图10 人工环境下青海湖裸鲤的交配性比统计

Fig. 10 Statistical mating ratios of *G. przewalskii* in an artificial environment

产卵中阶段; 回到鱼群中的雌雄鱼不再进行繁殖互作后为产卵后阶段。产卵行为模式可以描述为: (1)在亲鱼进入人工产卵环境后, 鱼群会短暂探索新环境并选择适宜地点进行集群休息。(2)适合于繁殖的雌鱼和雄鱼会结伴离开群体; 而后雌雄鱼会有伴游、追逐和潜尾等一系列产卵前互作行为, 在此过程中经常出现雄鱼或雌鱼单独的溅戏行为, 彼此引诱对方。(3)在适当时期, 雌雄鱼进行交尾产卵。主要为“一夫一妻制”, 在野外初步观察这个过程常有伺机而动的雄鱼突然加入排精, 但在人工产卵环境中尚未观察到这种现象。(4)在产卵完成后, 雌雄鱼会继续伴游为下一次交尾进行繁殖互作或结束繁殖短暂停后回到群体中休息。尚未观察到明显的筑巢和护幼等典型产后行为。

## 3 讨论

### 3.1 本研究的局限性

本研究是在人工控制的仿生态环境中观察研究了青海湖裸鲤的繁殖行为, 相比野外自然产卵场复杂多变和不易控制的因素影响, 人工控制产卵环境相对稳定。然而, 人为模拟环境的空间局限性、环境条件中的“非自然”性及捕捞运输等人工操作对鱼类行动的潜在影响会对实验结果有一定影响。目前本研究是通过无数次的模拟调整(已进行近百组试验), 在可控环境中稳定实现了自然交配产卵的情况下, 通过很多次重复实验评估, 认为在繁殖行为特征方面基本掌握了其规律, 由于实验环境无法比拟自然大型产卵场, 亲鱼选用的数量上亦有所限制, 本研究所获得人工可控环境中的繁殖行为与自然环境下的繁殖行为差异还需进一步深入研究对比。

### 3.2 青海湖裸鲤的繁殖行为特性

自然界中许多鱼类均有求偶表现, 只是行为上

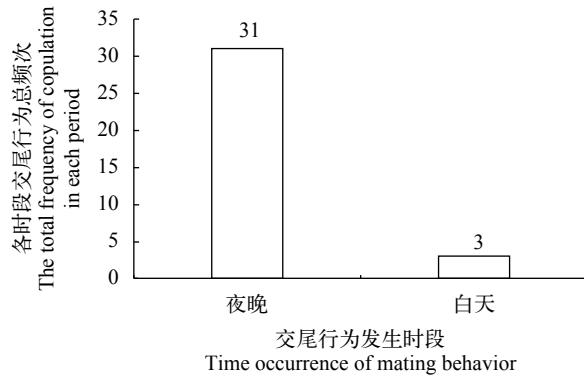


图11 青海湖裸鲤的交配昼夜频次统计

Fig. 11 Statistical frequencies of mating behaviors of *G. przewalskii* during day and night

各不相同,例如虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)<sup>[18]</sup>和纹波石斑鱼(*Epinephelus ongus*)<sup>[19]</sup>等,雄鱼在筑巢或定好产卵位点后,就会对雌鱼进行一个“展示”自我的行为。本研究首次观察并定义了青海湖裸鲤的溅戏行为,此行为与交尾的行为特征有部分相似之处,但经过捞卵统计发现,此过程中并没有伴随有排卵或排精,因此,我们认为此行为更趋近于是一种引诱的“求偶”表现,雄鱼往往在较远距离发出溅戏行为以吸引雌性的注意,并且少数雌鱼也会发出此行为与雄鱼互动。在野外环境中观察到有水花溅起的现象时,研究者们往往认为是亲鱼在交尾,事实上也可能是预示着未来将会进行交尾的溅戏行为发生,而这个过程并没有卵粒排出,这可能对鱼卵采集等繁殖效果相关的调查统计造成误导,因此对溅戏行为的区分是有价值的。

鱼类的产卵模式是栖息环境和遗传调控共同作用下的结果,不同的鱼类繁殖行为皆有不同。经过多组试验,人工环境下青海湖裸鲤并未出现占据领地、打斗及产后护幼行为。我们猜测,相较唐鱼(*Tanichthys albonubes*)<sup>[20]</sup>和短须裂腹鱼<sup>[2]</sup>这些勇敢型鱼类而言,青海湖裸鲤因栖息环境和种群结构等原因形成了这种集群性、谨慎型的性情特征,因此在繁殖过程中并没有展现出对交配竞争者的攻击性。

许多流水浅滩繁殖的鱼类都有筑巢行为,例如“三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)”<sup>[17]</sup>和“七鳃鳗(*Sea lamprey*)”<sup>[21]</sup>等,雄鱼筑巢不仅是为了保护鱼卵顺利孵化,同时也是向雌鱼展示自身繁殖能力,以吸引雌鱼进行交配。对于青海湖裸鲤是否有筑巢行为存在许多争议,赵世亮<sup>[22]</sup>认为青海湖裸鲤在交尾时尾部剧烈抖动是为了在底质中形成砂质卵窝,然后将卵粒排入砂窝中。本实验在卵石底质组及有砂质底质组中进行了多次重复,尚未观察到青海湖裸鲤有明显的筑巢行为。我们认为青海湖裸鲤生殖洄游中亲鱼维持自身渗透压调节以及洄游过程会消耗大量能量,产卵场河道水体中几乎不存在天敌,而且在产卵季节洪水多发,产卵场环境的不确定性可能对巢穴造成破坏,筑巢投入能量的回报较低,因此,很可能青海湖裸鲤没有筑巢行为,但这方面研究还需要进一步研究验证。

室内实验组中青海湖裸鲤性选择偏好及实际交尾配比均为1:1。根据我们观察,野外环境下青海湖裸鲤性选择多数是1雌1雄制,但我们多次发现当雌雄鱼交尾时,周围的雄鱼会有“偷袭”行为(迅速向正在排卵的雌鱼靠拢排精),这种行为并不只存在于青海湖裸鲤这一种鱼类。此行为在许多鱼类中均有发生,例如短须裂腹鱼在交尾时,周遭的雄

鱼会趁雌雄鱼交尾无暇顾及时,快速靠拢雌鱼侧面,贴近其泄殖孔,尾部剧烈抖动并排精<sup>[2]</sup>。国外学者 Oliveira 等<sup>[23]</sup>做了此类相关研究,将这种行为策略称之为另类生殖策略(Alternative Reproductive Tactics),这种繁殖策略是指在环境和遗传双重作用下,同一物种个体之间存在较大差异,因此,体质性能较差的雄性在强大个体的压力下会采取其他的繁殖策略,例如伺机“偷袭”,以达到繁衍目的。且据史建全等<sup>[24]</sup>统计,野外产卵场裸鲤的雄鱼数量高于雌鱼,因此从种群比例上来看,青海湖裸鲤雄性也确实面临更大的繁衍压力。

青海湖裸鲤在夜间繁殖的习性也得到了其他研究者的描述,胡安等<sup>[14]</sup>猜测因青海湖裸鲤处于青海湖生态系统的核心地位,湖区成千上万栖息和繁衍着的水鸟以此赖以生存。所以对于青海湖裸鲤繁殖活动的昼夜偏好,可能是青海湖裸鲤为了避开鸟类等天敌,故选择在夜间产卵。本实验结果也是偏好夜间进行繁殖活动,但也不能排除白天产卵,野外产卵场中白天也能见到非常活跃的繁殖情景。据张宏等<sup>[12]</sup>监测,青海湖裸鲤幼鱼在夜间的活动更加频繁,由于高原气候原因,白天的水温偏低,直到夜间水温才达到最高,而鱼体对温度反应滞后,因此才会出现夜间更加活跃的表现。我们认为,除开避开天敌的猜想,青海湖裸鲤的昼夜繁殖偏好也许与水温及其避免阳光直射对精子的损伤有关,这种差异还需要进一步的深入观察。

### 3.3 研究应用前景

增殖放流是鱼类资源修复的重要手段并发挥了积极作用<sup>[25]</sup>,青海湖裸鲤的种群恢复离不开多年增殖放流的努力,史建全等<sup>[10]</sup>对于青海湖裸鲤全人工繁育技术方面已经取得良好的效果。但回顾近百年来的增殖放流成效,通过资源增殖放流最终成功恢复自然资源的成功案例还很有限<sup>[26]</sup>。越来越多的研究表明,缺乏鱼类自然选择的传统,人工繁育模式的养殖群体与野生群体在表型特征、行为适应能力和生态适合度方面有明显的差异<sup>[27]</sup>,最终导致极低的放流成活率、自然繁殖的障碍和潜在的生态风险<sup>[28]</sup>,也将导致养殖群体在迁地环境及放归自然后的繁殖失败<sup>[29]</sup>。因此,研究青海湖裸鲤行为,根据其在自然生境中的行为需求对传统养殖设施和环境进行改革是保护养殖的一条新出路。建立以维持生物特性和提高生态适合度为目标的保护养殖模式是今后濒危鱼类保护的迫切需要<sup>[30]</sup>。本研究在一定程度上揭示青海湖裸鲤的自然产卵行为特性,但自然环境中青海湖裸鲤的繁殖行为还有待进一步研究。本研究结果为优化人工模拟产

卵条件和解答自然繁殖需求提供了基础。

## 参考文献:

- [1] Jiang Z G. Principles of Animal Behavior and Methods of Species Conservation [M]. Beijing: Science Press, 2004: 1-16. [蒋志刚. 动物行为原理与物种保护方法 [M]. 北京: 科学出版社, 2004: 1-16.]
- [2] Yan W B, Zhu T B, Wu X B, et al. An observation of spawning behavior of *Schizothorax wangchiachii* [J]. *Freshwater Fisheries*, 2017, **47**(3): 9-15. [颜文斌, 朱挺兵, 吴兴兵, 等. 短须裂腹鱼产卵行为观察 [J]. *淡水渔业*, 2017, **47**(3): 9-15.]
- [3] Zhang X, Sun S, Yang N, et al. Observation on breeding behavior of *Betta splendens* under artificial conditions [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2011, **38**(21): 126-128. [张希, 孙赛, 杨宁, 等. 人工条件下暹罗斗鱼繁殖行为观察 [J]. *广东农业科学*, 2011, **38**(21): 126-128.]
- [4] Duan Y, Dong Q, Li M Y. Research progress in reproductive behavior of greenlings [J]. *Fisheries Science*, 2015, **34**(11): 726-732. [段妍, 董婧, 李梦遥. 六线鱼属鱼类繁殖行为学研究进展 [J]. *水产科学*, 2015, **34**(11): 726-732.]
- [5] Teresa F B, Freitas E G. Reproductive behavior and parental roles of the cichlid fish *Laetacara araguaiae* [J]. *Neotropica Ichthyology*, 2011, **9**(2): 355-362.
- [6] Venditti, D A, James C A. Reproductive behavior and success of captive-reared chinook salmon spawning under natural conditions [J]. *North American Journal of Fisheries Management*, 2013, **33**(1): 97-107.
- [7] Rezucha R, Smith C, Reichard M. Personality traits, reproductive behaviour and alternative mating tactics in male European bitterling *Rhodeus amarus* [J]. *Behaviour*, 2012, **149**(5): 531-553.
- [8] Yang Y Q, Yi X F, Li N. 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.]
- [9] Xiong F. Studies on biology of spawning stocks of *Gymnocypris przewalskii* (Kessler) [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2003: 6-7. [熊飞. 青海湖裸鲤繁殖群体生物学 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2003: 6-7.]
- [10] Ma B, Li L, Jin X, et al. Quantitative assessment of the priority conservation of Schizothoracinae fishes in the middle Yarlung Zangbo River, Tibet [J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2019, **26**(5): 914-924. [马波, 李雷, 金星, 等. 西藏雅鲁藏布江中游裂腹鱼类优先保护等级定量评价 [J]. *中国水产科学*, 2019, **26**(5): 914-924.]
- [11] Shi J Q, Qi H F, Yang J X, et al. *Gymnocypris przewalskii* resource assessment [J]. *Freshwater Fisheries*, 2000, **30**(11): 38-40. [史建全, 祁洪芳, 杨建新, 等. 青海湖裸鲤资源评析 [J]. *淡水渔业*, 2000, **30**(11): 38-40.]
- [12] Zhang H, Tan X C, Shi J Q, et al. Spatial and temporal distribution of *Gymnocypris przewalskii* larvae in the Buha River of the Qinghai Lake [J]. *Ecological Science*, 2009, **28**(5): 443-447. [张宏, 谭细畅, 史建全, 等. 布哈河青海湖裸鲤鱼苗鱼卵的时空分布研究 [J]. *生态科学*, 2009, **28**(5): 443-447.]
- [13] Shi J Q, Qi H F, Yang J X, et al. Studies on artificial propagation and fry culture of *Gymnocypris przewalskii* [J]. *Freshwater fisheries*, 2000, **20**(2): 3-6. [史建全, 祁洪芳, 杨建新, 等. 青海湖裸鲤人工繁殖及鱼苗培育技术的研究 [J]. *淡水渔业*, 2000, **20**(2): 3-6.]
- [14] Hu A, Tang S S, Gong S X, et al. Fish fauna and biology of naked carp in Qinghai Lake [N]. Beijing: Science Press, 1975: 49-62. [胡安, 唐诗声, 龚生兴, 等. 青海湖地区的鱼类区系和青海湖裸鲤的生物学 [N]. 北京: 科学出版社, 1975: 49-62.]
- [15] Shi J Q, Tang H Y, Qi H F, et al. Observation on gonadal development of *Gymnocypris przewalskii* in Qinghai Lake [J]. *Freshwater fisheries*, 2004(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(3): 7-9.]
- [16] Qiao Z L, Zhang H H, Ma J Z, et al. PAE coding ethogram in breeding of semi-free-ranging Amur tiger [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, **34**(3): 736-743. [乔征磊, 张洪海, 马建章, 等. 半散养东北虎繁殖期PAE编码行为谱的构建 [J]. *生态学杂志*, 2015, **34**(3): 736-743.]
- [17] Shang Y C. Behavioral Ecology [M]. Beijing: Peking University Press, 1998: 105-110. [尚玉昌. 行为生态学 [M]. 北京: 北京大学出版社, 1998: 105-110.]
- [18] Esteve M. Observations of spawning behaviour in Salmoninae: *salmo*, *oncorhynchus* and *salvelinus* [J]. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2005, **15**(1-2): 1-21.
- [19] Nanami A, Sato T, Ohta I, et al. Preliminary observations of spawning behavior of white-streaked grouper (*Epinephelus ongus*) in an Okinawan coral reef [J]. *Ichthyological Research*, 2013, **60**(4): 380-385.
- [20] Liu H S, Yi Z S, Lin X T. The reproductive behaviors and embryonic development of *Tanichthys albonubes* [J]. *Journal of Hydroecology*, 2008, **1**(2): 22-27. [刘汉生, 易祖盛, 林小涛. 唐鱼的繁殖行为和胚胎发育研究 [J]. *水生态学杂志*, 2008, **1**(2): 22-27.]
- [21] Li W, Scott A P, Siefkes M J, et al. Bile acid secreted by male sea lamprey that acts as a sex pheromone [J]. *Science*, 2002, **138**(296): 138-141.
- [22] Zhao S L. Research progress in fish ethology [J]. *Animal Husbandry and Feed Science*, 2010, **31**(9): 102-104. [赵世亮. 鱼类行为学进展研究 [J]. *畜牧与饲料科学*, 2010, **31**(9): 102-104.]
- [23] Oliveira R F, Michael T, Brockmann H J. Alternative Reproductive Tactics (An Integrative Approach) [J]. *Animal Behaviour*, 2009, **85**(2): 89-90.
- [24] Shi J Q, Qi H F, Yang J X, et al. Study on breeding biology of *Gymnocypris przewalskii* [J]. *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 [J]. 青海科技, 2000, 7(2): 12-15.]

[25] Brown C, Day R L. The future of stock enhancements: lessons for hatchery practice from conservation biology [J]. *Fish Fisheries*, 2010, 3(2): 79-94.

[26] Chebanov M S, Galich E V, Chmir Y N. Stock enhancement and conservation culture of sturgeons: problems and prospects [J]. *Journal of Fish Biology*, 2010, 65(s1): 316.

[27] 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(suppl-1): S1: S2-S11.

[28] Johnsson J I, Brockmark S, Näslund J. 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.

[29] Emmanuel M, Charles P, Lucie P, et al. Reduced fitness of Atlantic salmon released in the wild after one generation of captive breeding [J]. *Evolutionary Applications*, 2012, 6(3): 472-485.

[30] Joacim N, Jörgen I J. Environmental enrichment for fish in captive environments: effects of physical structures and substrates [J]. *Fish Fisheries*, 2016, 17(1): 1-30.

## REPRODUCTIVE BEHAVIORS OF *GYMNOCYPRIS PRZEWALSKII* IN ARTIFICIAL MIMIC SPAWNING ENVIRONMENTS

ZHOU Yang-Hao<sup>1,2</sup>, WU Yan-Hong<sup>3</sup>, ZHANG Ping-Mei<sup>1,4</sup>, ZHOU Wei-Guo<sup>3</sup>, RONG Yi-Feng<sup>1,4</sup>, XIAO Xin-Ping<sup>1</sup>, LI Xin-Dan<sup>1,4</sup>, QI Hong-Fang<sup>3</sup>, SHI Jian-Quan<sup>3</sup> and DU Hao<sup>1,2,3,4</sup>

(1. Key Laboratory of Freshwater Biodiversity Conservation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Chinese Academy of Fishery Sciences, Wuhan 430223, China; 2. Fisheries College, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430037, China; 3. Qinghai Naked Carp Rescue Center, Xining 810016, China; 4. Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

**Abstract:** This study investigated reproductive behaviors of *Gymnocypris przewalskii* in artificial mimic spawning environment by visible marker tracking and video monitoring. The typical reproductive behaviors of *G. przewalskii* can be divided into chasing, accompanying, diving tail, attracting and mating behaviors. Among them, the attracting behavior of the broodstocks described as surface slapping with the dorsal and pectoral fins of a single female or male fish was first confirmed, which is often mistaken for the mating behavior. The daily frequency of chasing, accompanying, diving tail and attracting behaviors were 5.7, 14.7, 9.3 and 3.5 times, respectively. 32 of 34 observed mating behaviors (94.1%) were confirmed as one female with one male. The results showed that female *G. przewalskii* are one-time oviposition. The frequencies of mating behaviors (spontaneously ovulating and inseminating) were 3—9 times per day and the mating durations were 4—9 seconds with an average 131 (range 15—376) eggs per time. Each female can lay eggs for 3—7 days. Among the 34 mating behaviors, 31 (91.1%) occurred at night (23:00—2:00 the next day) and 3 (8.9%) occurred during the day (6: 00—7: 00 in the morning). This study first clearly described the characteristics of reproductive behaviors of *G. przewalskii ex situ*, which can provide basic data for mimic-natural spawning ground construction, wild broodstock conservation and natural spawning habitat protection of *G. przewalskii*.

**Key words:** *Gymnocypris przewalskii*; Reproduction behavior; Chasing; Companionship; Tail diving; Attracting