



# 增殖放流对黄河上游本土鱼类资源的影响： 以龙羊峡-刘家峡河段花斑裸鲤为例

刘逸博<sup>1,2</sup>, 周雄冬<sup>3</sup>, 张家豪<sup>4</sup>, 何舜平<sup>3</sup>, 翁楚彬<sup>1,2</sup>, 周心怡<sup>1,2</sup>, 徐梦珍<sup>1,2\*</sup>

1. 水圈科学与水利工程全国重点实验室, 北京 100084

2. 清华大学水利水电工程系, 北京 100084

3. 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072

4. 重庆交通大学国家内河航道整治工程和技术研究中心, 重庆 400074

\* E-mail: mzxu@tsinghua.edu.cn

收稿日期: 2024-08-26; 接受日期: 2024-11-27; 网络版发表日期: 2025-04-21

国家自然科学基金联合基金项目(批准号: U2243222)和国家自然科学基金青年科学基金项目(批准号: 52309094)资助

**摘要** 受自然变化和人类活动影响, 黄河上游花斑裸鲤(*Gymnocypris eckloni* Herzenstein, 1891)种群在过去50年中经历了严重衰退, 极大限制了该区域的生态环境保护与高质量发展. 自2009年起, 黄河上游龙羊峡-刘家峡河段(龙-刘河段)启动了花斑裸鲤增殖放流措施. 然而, 关于该措施的恢复效果及其优化空间仍缺乏定量分析. 本研究基于种群投影矩阵理论, 利用实测渔获资料, 构建了龙-刘河段花斑裸鲤的种群动力模型, 评估了2008年和2016年增殖放流实施前后花斑裸鲤的个体生长特征和种群资源量变化, 分析了恒定及非恒定增殖放流模式对种群资源量恢复过程的影响. 结果表明, 经过2008年至2016年的9年增殖放流, 花斑裸鲤种群年龄结构趋于低龄化、平均体长减小、生长速率减缓, 种群状态由衰退型转变为增长型; 在现有恒定增殖放流强度(0.32 t/yr)下, 龙-刘河段花斑裸鲤种群实现初级、高级和完全恢复目标分别需24年、48年和72年; 在增殖放流总量恒定的前提下, 逐年递减的非恒定放流模式可以有效减少各恢复目标所需时间成本, 且针对不同恢复目标存在不同的临界放流递减幅值, 使时间成本最小化. 本研究为鱼类种群资源变化的定量分析提供了科学依据, 研究结果为保护黄河上游本土鱼类资源及推动黄河流域高质量发展提供了理论和技术支撑.

**关键词** 黄河上游, 花斑裸鲤, 增殖放流, 种群动力模型, 种群资源量

## 1 引言

黄河上游是我国典型的生态脆弱区, 对气候变化和人类活动极为敏感<sup>[1]</sup>. 相比于我国其他大河, 黄河流域的鱼类在中高阶分类单元上表现出丰富的多样性,

涵盖了12目21科78属. 其中, 上游区域包括6目11科31属<sup>[2]</sup>, 特有鱼类占比高达38.6%, 为各流域中最高. 由于水电梯级开发、灌区引水以及随之带来的河流地貌变化, 加之过度捕捞、外来物种入侵等生态压力, 黄河上游鱼类面临严重威胁. 在以鮰亚科、裂腹鱼亚科和高

**引用格式:** 刘逸博, 周雄冬, 张家豪, 等. 增殖放流对黄河上游本土鱼类资源的影响: 以龙羊峡-刘家峡河段花斑裸鲤为例. 中国科学: 技术科学, 2025, 55: 944–954  
Liu Y B, Zhou X D, Zhang J H, et al. The impact of artificial reproduction and release on the native fish resources in the upper Yellow River: Taking the case of *Gymnocypris eckloni* in Longyangxia-Liujiaxia section as an example (in Chinese). Sci Sin Tech, 2025, 55: 944–954, doi: 10.1360/SST-2024-0216

原鳅属为主的22种本土鱼类中, 超过68%的种类处于濒危或更高风险<sup>[3]</sup>. 高海拔地区的鱼类生长速度缓慢、性成熟期较晚、繁殖力低, 导致其种群抵抗力和恢复力相对脆弱, 一旦受到干扰, 种群资源量将急剧下降, 且在短期内难以恢复<sup>[4]</sup>. 因此, 黄河上游鱼类资源保护是该区域生态环境保护和流域高质量发展的重要内容<sup>[5]</sup>.

受气候水文变异、地貌异质性演变及人类活动的影响, 黄河上游鱼类资源时空分布存在显著差异. 其中, 花斑裸鲤(*Gymnocypris eckloni* Herzenstein, 1891)为黄河上游特有物种, 也是黄河上游裂腹鱼类的代表种, 保护等级为易危. 该鱼分布于黄河上游大部分干、支流, 多栖息于水温9℃~14℃、弱碱性、底质为卵石或砂砾并附生有藻类的缓流区<sup>[6]</sup>. 该鱼为杂食性, 主要以大型无脊椎底栖动物和小型沉水植物为食, 兼食其他小型鱼类. 该鱼是典型的溯河洄游型鱼类, 雌雄个体性成熟年龄分别为4龄和3龄, 极限生长年龄为

25龄, 繁殖力相对较低于其他裂腹鱼亚科鱼类, 卵为黏性沉水型<sup>[7]</sup>.

黄河上游龙羊峡-刘家峡河段(以下简称龙-刘河段)是黄河上游梯级水电开发等生态扰动最为严重的区域之一, 资源利用与生态保护之间的矛盾尤为突出<sup>[8]</sup>. 截至2022年, 该河段共有14座水库处于运行状态, 最小相邻水库间距仅9 km(图1(a)). 密集修建的梯级水库降低了河道的纵向水文连通性, 改变了河道的水动力和营养条件, 导致花斑裸鲤栖息地破碎化和生境质量下降<sup>[9]</sup>. 加之过度捕捞、外来物种入侵等扰动因素, 黄河上游花斑裸鲤的资源量显著减少, 个体小型化特征明显、性成熟时间提前、产卵量减少, 种群面临严重威胁<sup>[10]</sup>(图1(c)). 有观测记录表明, 1960年以前, 花斑裸鲤广泛分布于黄河上游河湖水体中, 总资源量在13000吨以上, 此后40余年内各因素持续扰动, 导致21世纪初花斑裸鲤的整体资源量锐减至1960年的20%<sup>[11]</sup>.

为切实保护花斑裸鲤种群资源, 青海省渔业管理

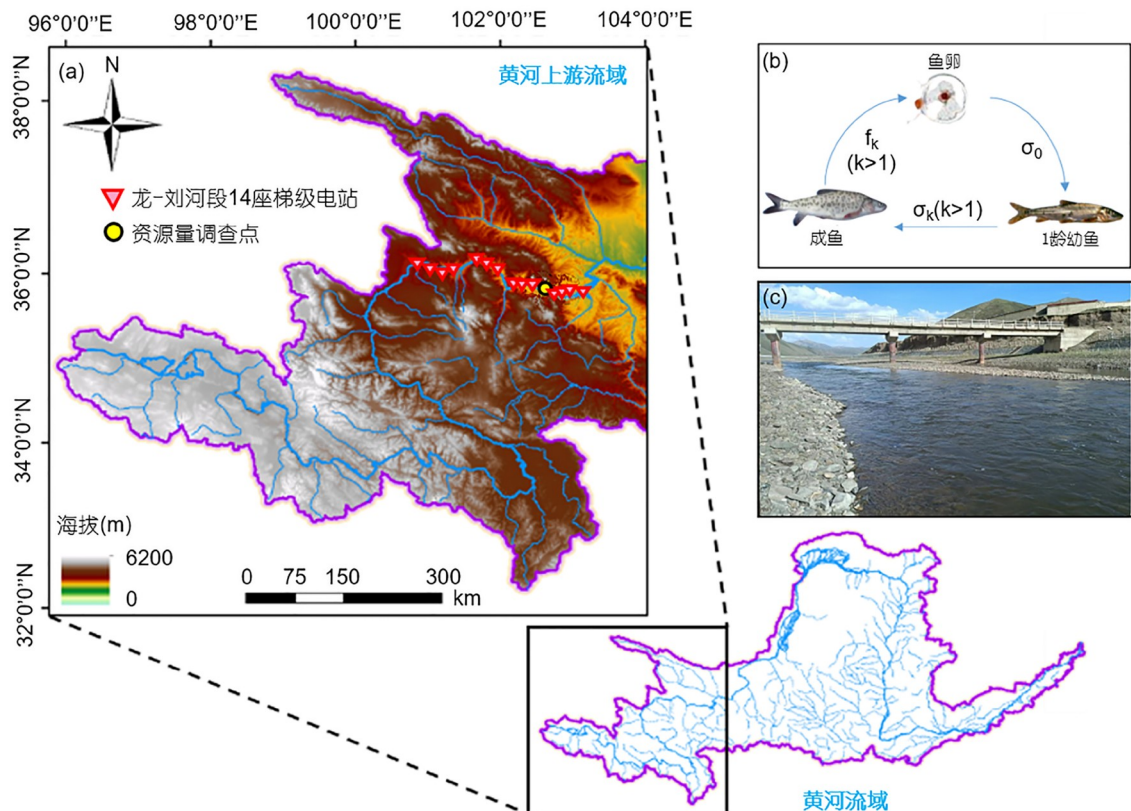


图1 (网络版彩图) (a) 黄河上游龙-刘河段水电站及花斑裸鲤种群资源量调查点位置; (b) 花斑裸鲤生命周期示意图; (c) 花斑裸鲤典型栖息地环境

Figure 1 (Color online) (a) Locations of cascade power stations and investigation of *Gymnocypris eckloni* population resources in the Longyangxia-Liujiaxia section (LLS) of the upper Yellow River; (b) schematic diagram of the life cycle of *G. eckloni*; (c) typical habitat environment of *G. eckloni*.

部门自2009年起在黄河上游(包括龙-刘河段)实施花斑裸鲤增殖放流, 这已成为补充黄河上游本土鱼类资源、改善河湖生态环境的重要措施<sup>[12]</sup>。然而, 该增殖放流措施对龙-刘河段花斑裸鲤种群结构及资源量变化的影响尚缺乏定量评估。增殖放流对花斑裸鲤种群资源量恢复是否有效? 不同增殖放流模式如何影响种群资源量动态变化? 现行增殖放流模式是否存在优化空间? 回答以上科学问题将有助于科学推进黄河上游生态环境健康修复与本土物种资源保护进程。本研究以种群投影矩阵为理论基础, 基于实测渔获资料, 构建了黄河上游龙-刘河段花斑裸鲤的种群动力模型, 评估了2008年和2016年增殖放流实施前后花斑裸鲤种群特征变化, 估算了种群资源量变化, 讨论了恒定及非恒定增殖放流模式对种群资源量恢复过程的影响。本研究为鱼类种群资源变化的定量分析提供了指导依据, 研究结果为保护黄河上游本土鱼类资源及推动黄河流域高质量发展提供了理论和技术支撑。

## 2 研究区域与方法

### 2.1 研究区域

黄河发源于青海省巴颜喀拉山脉北麓的约古宗列盆地。上游河段从青海省源头至内蒙古自治区托克托镇头道拐, 全长3472 km, 占黄河总长度的64%, 流域面积38.6万km<sup>2</sup>, 占黄河总流域面积的51%。该段河流多年平均年径流量为330亿m<sup>3</sup>, 占黄河年径流总量的57%; 年输沙量为0.284亿t, 仅占黄河年输沙总量的8%。龙-刘河段位于黄河上游河段的下缘, 全长438 km, 海拔落差795 m。该河段是梯级开发、灌区引水、外来物种入侵、土著种保护和增殖等人类活动最为活跃的区域之一, 开发与保护之间的矛盾尤为突出。

早期对龙-刘河段花斑裸鲤种群资源量的变化缺乏系统性监测。本研究参考了黄河源区花斑裸鲤的种群变化情况, 推断出由于气候变化和人类活动, 龙-刘河段种群资源量减少幅度超过90%<sup>[13]</sup>。自2003年起, 青海省渔业管理部门在龙-刘河段实施了繁殖期(4月至7月)禁渔, 有效遏制了花斑裸鲤种群资源量的进一步减少<sup>[14,15]</sup>。在2007年和2008年调查结果的基础上, 结合回捕监测和渔业数据, 可计算出龙-刘河段裸鲤种群资源量稳定在约160 t<sup>[16]</sup>。自2009年起开始施行规模化增殖放流, 截至2020年, 已累计放流1581万尾1龄花斑裸鲤

幼鱼苗。鱼苗体长6~8 cm, 对应亲本生物量1.2~1.5 kg。据此计算, 2009年至2020年平均增殖放流强度 $N_{S,art}$ (以亲鱼生物量计)约为0.32 t/yr。同时, 参考黄河源区花斑裸鲤种群特征, 估算龙-刘河段花斑裸鲤种群的最大环境承载力(MCC)约为最低资源量的10倍, 即 $MCC=10 \times 160 \text{ t}=1600 \text{ t}$ 。基于以上种群发展历程, 本研究选取2008年和2016年两个典型年份进行种群特征分析比较, 以定量评估9年增殖放流措施对龙-刘河段花斑裸鲤种群结构及资源量变化的影响。

### 2.2 研究方法

#### 2.2.1 个体生长特征

本研究采用体长-体重方程、Von-Bertalanffy生长方程和年龄-体重方程的关键参数, 对龙-刘河段花斑裸鲤的个体生长特征进行定量描述。

花斑裸鲤的体长-体重关系可描述为<sup>[17]</sup>

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

其中,  $W$ 表示花斑裸鲤个体重量(g),  $L$ 表示个体体长(mm),  $a$ 和 $b$ 分别为条件因子和异速生长因子。

花斑裸鲤的Von Bertalanffy生长方程可描述为<sup>[18]</sup>

$$L_i = L_\infty \times [1 - e^{-k(i-i_0)}], \quad (2)$$

其中,  $L_i$ 表示斑裸鲤个体在 $i$ 龄时的体长(mm),  $L_\infty$ 表示极限渐近体长(mm),  $k$ 表示个体生长速率常数(即生长曲线平均曲率),  $i_0$ 表示体长 $L_i$ 等于0时的理论年龄。

此外, 通过求解年龄-体重方程的二阶导数, 可计算花斑裸鲤个体体重生长速率达到最大值的拐点年龄 $i_{mf}$ <sup>[19]</sup>:

$$\frac{dW^2}{dt^2}(i_{mf}) = 0, \quad (3)$$

其中,  $t$ 表示花斑裸鲤年龄。

#### 2.2.2 种群投影矩阵

当不受内部竞争压力影响时, 花斑裸鲤种群资源量的年际变化, 可通过基于年龄结构的投影矩阵表达<sup>[20]</sup>:

$$\begin{bmatrix} N_1(t+1) \\ \vdots \\ N_k(t+1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & f_2 & \cdots & f_{k-1} & f_k \\ \sigma_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & \sigma_{k-1} & \sigma_k \end{bmatrix} \begin{bmatrix} N_1(t) \\ \vdots \\ N_k(t) \end{bmatrix} = \lambda \begin{bmatrix} N_1(t) \\ \vdots \\ N_k(t) \end{bmatrix}, \quad (4)$$

其中,  $N_m(t)$ 表示第 $t$ 年的 $m$ 龄( $1 \leq m \leq k$ )花斑裸鲤的个体数量;  $\sigma_m$ 表示第 $t$ 年 $m$ 龄个体存活到第 $t+1$ 年的存活率;  $f_m$ 为第 $t$ 年 $m$ 龄个体的年平均产卵量(粒/尾), 即 $m$ 龄雌鱼的绝对繁殖力(图1(b));  $\lambda$ 为投影矩阵的最大特征值, 即种群生长系数,  $\lambda$ 大于/等于/小于1分别表示花斑裸鲤种群变化的增长/稳定/衰退趋势.  $\sigma_m$ 和 $f_m$ 的具体计算方法参见青海湖裸鲤种群的相关研究成果<sup>[21]</sup>.

在种群投影矩阵基础上, 考虑到食物和空间资源的有限性, 内部竞争压力导致花斑裸鲤种群变化具有密度依赖性, 即持续增加的竞争压力会造成个体生长速率和存活率下降, 种群资源量的变化不是理想的J型曲线而是S型曲线<sup>[22]</sup>. 因此, 本研究将1龄花斑裸鲤的理论存活率 $\sigma_0$ 与MCC耦合, 得到实际存活率 $\sigma_{0,act}$ 以反映花斑裸鲤种群的密度依赖性<sup>[21]</sup>.

$$\sigma_{0,act} = \sigma_0 \times \frac{2MCC}{MCC + TN(t)}. \quad (5)$$

本研究将1龄花斑裸鲤幼鱼的生长周期划分为四个阶段, 则 $\sigma_0$ 可被表示为

$$\sigma_0 = S_Z \times S_E \times S_L \times S_0, \quad (6)$$

其中,  $S_Z$ 表示鱼卵受精率,  $S_E$ 表示从卵孵化到卵黄囊期的存活率,  $S_L$ 表示从卵黄囊期到鱼苗期的存活率,  $S_0$ 表示野生状态下从鱼苗到1龄鱼的存活率.

此外, 由于花斑裸鲤种群的生活史特征(如存活率 $\sigma_m$ , 绝对繁殖力 $f_m$ 等)存在个体差异, 本研究引入概率分布对其随机性进行描述. 参考已有研究<sup>[21]</sup>, 对存活率 $\sigma_m$ 、绝对繁殖力 $f_m$ 、1龄个体资源量 $N_1$ 和1龄以上个体资源量 $N_m$ , 分别采用正态分布、对数正态分布、泊松分布和二项分布进行随机化处理<sup>[23]</sup>, 并在计算过程中进行1000次蒙特卡洛模拟计算目标参数的分布情况.

### 2.2.3 增殖放流对花斑裸鲤种群的影响

增殖放流通过影响1龄幼鱼的资源量和存活率, 进而影响花斑裸鲤种群. 增殖放流对1龄鱼存活率的影响可表示为

$$\sigma'_{0,act} = \sigma'_0 \exp(nTN(t)), \quad (7)$$

其中,  $\sigma'_{0,act}$ 表示校正后人工增殖状态下1龄鱼的存活率,  $\sigma'_0$ 表示人工增殖状态下1龄鱼的存活率,  $n$ 为校正系数, 使得当 $TN(t)$ 等于MCC时,  $\sigma'_{0,act}$ 等于自然条件下1龄鱼的存活率 $\sigma_0$ , 在本研究中基于实测结果得到

$n = -0.00566$ .

与式(6)类似,  $\sigma'_0$ 可被表示为

$$\sigma'_0 = S_Z \times S_E \times S_L \times S'_0, \quad (8)$$

其中,  $S'_0$ 表示人工繁育状态下从鱼苗到1龄鱼的存活率, 该值远高于野生幼鱼的存活率 $S_0$ .

在恒定增殖放流强度的模拟中, 设置 $TN(0) = 160$  t, 即2008年增殖放流前龙-刘河段花斑裸鲤种群资源量为 $0.1MCC$ , 增殖放流时间为100 yr, 设置8个增殖放流强度 $N_{S,art}$ 梯度( $0.016 \sim 3.2$  t/yr), 分别对应“亲鱼几乎全部在野外受精”到“亲鱼几乎全部接受人工授精”的情景. 在非恒定增殖放流强度的模拟中, 控制100年内增殖放流总量与实际情况一致( $0.32$  t/yr  $\times$   $100$  yr =  $32$  t), 设置不同逐年变幅的增殖放流强度梯度( $\Delta = 20\% \sim 15\%$ ), 分别对应增殖放流强度逐年递减到逐年递增的情景. 计算过程中各情景均进行1000次蒙特卡洛模拟. 在评价花斑裸鲤种群资源量恢复效果时, 重点考察 $0.5MCC$ ,  $0.75MCC$ 和 $MCC$ 三个阈值, 分别对应种群资源量的初级、高级和完全恢复目标<sup>[24]</sup>. 其中,  $0.5MCC$ 表示种群资源量达到其最大环境承载力的一半, 生态系统尚未完全稳定, 但已有显著的恢复迹象;  $0.75MCC$ 表示种群资源量接近其最大环境承载力, 生态系统趋于稳定, 但仍有一定的恢复空间和潜力;  $MCC$ 表示种群资源量恢复到其环境承载力的最大值, 生态系统达到平衡, 种群恢复完成并维持在一个稳定状态<sup>[25]</sup>.

## 3 结果与讨论

### 3.1 龙-刘河段花斑裸鲤的个体生长特征

对2008年和2016年花斑裸鲤体长-体重方程的拟合结果表明, 花斑裸鲤的异速生长因子 $b$ 为2.45和2.98(图2(a)和(b)), 可认为花斑裸鲤属于等速生长型鱼类, 其生长过程中各身体部位相对比例保持恒定<sup>[26]</sup>, 符合Von Bertalanffy生长方程对模拟鱼类的等速生长要求. 本研究基于Von Bertalanffy生长方程和年龄-体重方程, 进一步计算上述年份的其他生长特征参数, 结果如图2(c)~(f)所示.

结果表明, 2008年黄河上游龙-刘河段花斑裸鲤种群处于资源恢复初期, 经过9年禁渔和增殖放流措施, 2016年花斑裸鲤种群年龄结构趋于低龄化(平均年龄

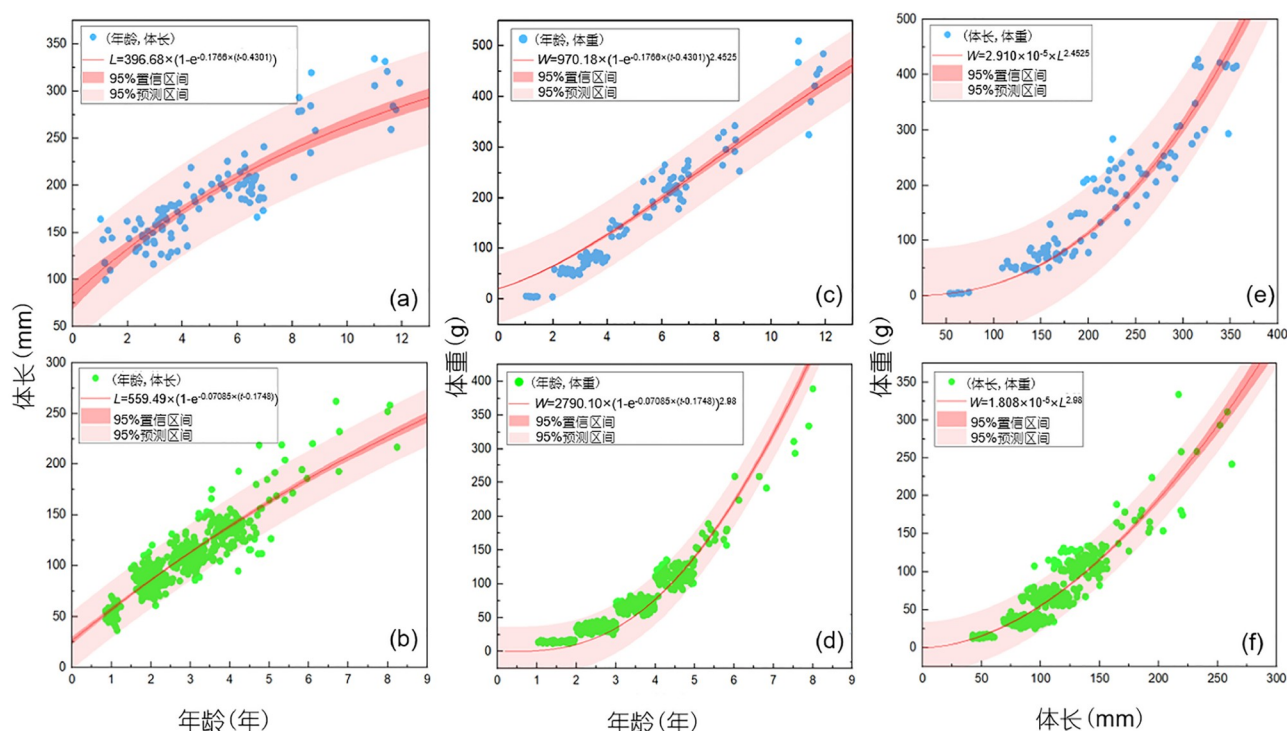


图2 (网络版彩图) 2008年和2016年黄河上游龙-刘河段花斑裸鲤生长特征参数拟合。(a) 2008年体重-体长方程; (b) 2016年体重-体长方程; (c) 2008年Von Bertalanffy生长方程; (d) 2016年Von Bertalanffy生长方程; (e) 2008年体重-年龄方程; (f) 2016年体重-年龄方程

Figure 2 (Color online) Fitting of growth characteristic parameters of *G. eckloni* in the LLS of the upper Yellow River in 2008 and 2016. (a) Weight-length function of 2008; (b) weight-length function of 2016; (c) Von Bertalanffy growth function of 2008; (d) Von Bertalanffy growth function of 2016; (e) weight-age function of 2008; (f) weight-age function of 2016.

由3.18龄降低至2.64龄), 平均体长减小(平均体长由175.06 mm减小至158.86 mm), 个体生长速率常数 $k$ 减小(由0.177减小至0.071), 渐近体长 $L_{\infty}$ 显著增加(由396.68 mm增加至559.49 mm), 拐点年龄 $t_{inf}$ 显著增大(由2.64龄增加至16.68龄)。2016年龙-刘河段花斑裸鲤的种群资源量相比2008年增长2.83倍, 种内密度升高使得个体可获取资源逐年减少, 导致 $k_{2016}$ 相对 $k_{2008}$ 有所下降; 又由于禁渔政策有效减少了人类活动干扰, 造成生长极限逐年增加。通过对比其他裂腹鱼类研究, 发现黄河上游龙-刘河段花斑裸鲤种群在资源恢复阶段5龄以下个体数量占比超过80%, 所呈现出的低龄化特征与青藏高原地区其他裂腹鱼亚科种群具有相似的表现。如, 2009年雅鲁藏布江中游的尖裸鲤渔获样本最大年龄为25龄, 但平均年龄仅为6.45龄<sup>[27]</sup>, 异齿裂腹鱼最大年龄为50龄, 但优势年龄组集中于1~15龄<sup>[28]</sup>; 2016年泉吉河的青海湖裸鲤渔获样本最大年龄为20龄以上, 但优势年龄组集中于2~10龄<sup>[21]</sup>。本研究与其他

裂腹鱼类研究结果一致表明, 青藏高原裂腹鱼亚科种群总体呈现寿命长、年龄结构简单、低龄化明显的个体生长特征<sup>[6]</sup>。

### 3.2 龙-刘河段花斑裸鲤的种群资源特征

2007年至2018年, 黄河上游龙-刘河段花斑裸鲤的种群资源量和增殖放流量的年际变化如图3(a)所示。由于2009年至2012年种群资源量资料缺失, 采用lsqcurve拟合函数对缺失数据进行了内插处理, 拟合优度为 $R^2=0.9981$ 。结果表明, 自2009年开始增殖放流后, 龙-刘河段花斑裸鲤种群资源量呈指数型恢复, 在11年内由增殖放流措施前的161.76 t(2008年)增长至616.65 t(2018年)。基于该时段内种群资源量年际变化, 进一步计算 $t+1$ 年花斑裸鲤种群资源量 $TN(t+1)$ 相对于 $t$ 年资源量 $TN(t)$ 的实际增长率为 $\lambda'_t=1.071\pm0.141$ (均值 $\pm$ 标准差, 下同)。通过对种群投影矩阵进行1000次蒙特卡洛模拟, 得到2008年和2016年黄河上游龙-刘河段

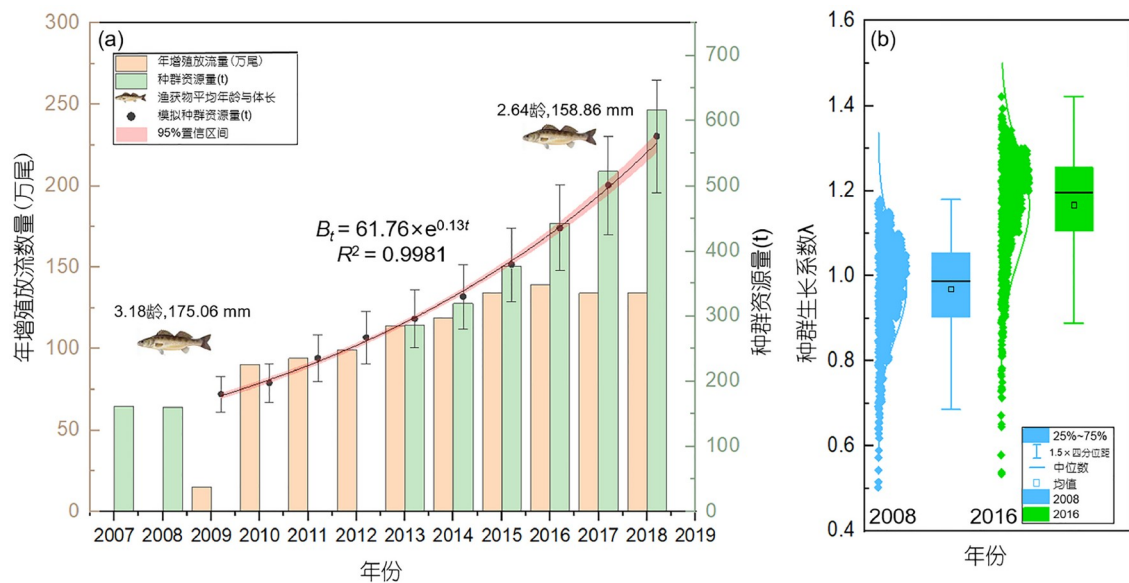


图3 (网络版彩图) (a) 2007~2018年黄河上游龙-刘河段花斑裸鲤种群资源量和增殖放流量的年际变化; (b) 基于种群投影矩阵的2008年和2016年花斑裸鲤种群生长系数 $\lambda$ 模拟分布

Figure 3 (Color online) (a) Interannual variation in population resources and stocking release volume of *G. eckloni* in the LLS of the upper Yellow River from 2007 to 2018; (b) simulated distribution of growth coefficient  $\lambda$  for *G. eckloni* in 2008 and 2016 based on the population projection matrix.

的花斑裸鲤种群生长系数如图3(b)所示。结果表明, 2008年和2016年种群生长系数分别为 $\lambda_{2008}=0.969 \pm 0.113$ 和 $\lambda_{2016}=1.167 \pm 0.129$ , 与实际增长率计算结果( $\lambda'_{t,2008}=0.960 \pm 0.139$ 和 $\lambda'_{t,2016}=1.150 \pm 0.135$ )相对误差在1%以内, 表明种群投影矩阵模拟的种群资源量变化与实际资源量变化高度一致, 证明种群投影矩阵能够较好地模拟龙-刘河段花斑裸鲤因生活史系数改变而产生的种群资源量变化。已有结果指出, 种群投影矩阵对青藏高原东北部泉吉河流域的青海湖裸鲤种群资源量变化也具有良好的模拟和预测能力<sup>[21]</sup>。此外, 经过9年的增殖放流, 龙-刘河段花斑裸鲤种群由衰退型( $\lambda_{2008} < 1$ )转变为增长型( $\lambda_{2016} > 1$ ), 表明种群资源特征对于增殖放流措施规模具有明显的正向响应。同时, 较高的种群生长系数进一步显示, 2016年的花斑裸鲤种群在面对捕捞、栖息地破碎化等潜在生态压力时具有更高的抵抗力稳定性<sup>[29]</sup>。

### 3.3 恒定增殖放流对龙-刘河段花斑裸鲤种群的影响

在年增殖放流量恒定的前提下, 不同增殖放流强度对龙-刘河段花斑裸鲤种群资源量在百年内变化的影响如图4(a)和(b)所示。结果表明, 随着增殖放流强度

$N_{S,art}$ 提高, 花斑裸鲤种群资源量恢复至 $0.5MCC$ ,  $0.75MCC$ 和 $MCC$ 的时间均明显缩短。具体而言, 当 $N_{S,art}$ 由 $0.016 \text{ t/yr}$ 提高至 $3.2 \text{ t/yr}$ 时, 种群资源量恢复至 $0.5MCC$ 所需时间由50年缩短至11年, 恢复至 $0.75MCC$ 所需时间由78年缩短至26年, 而恢复至 $MCC$ 的所需时间由超过100年缩短至57年。这表明, 在无其他生态压力的前提下, 即便实施较高强度的增殖放流措施, 黄河上游龙-刘河段的花斑裸鲤种群恢复实现初级目标( $0.5MCC$ )需要至少10年以上时间, 实现高级目标( $0.75MCC$ )需要至少25年以上时间, 实现完全目标( $MCC$ )需要至少50年时间。而在现有的实际增殖放流强度下( $N_{S,art}=0.32 \text{ t/yr}$ ), 龙-刘河段花斑裸鲤种群实现初级、高级和完全恢复目标分别需要24年、48年和72年。

在不同的增殖放流强度下, 龙-刘河段花斑裸鲤种群资源量的年际变化存在明显差异, 本研究将其分为三类变化模式。具体而言: (1) 当 $N_{S,art} < 0.064 \text{ t/yr}$ 时, 种群资源量随时间呈线性增长趋势, 并在后期临近 $MCC$ 阈值时转变为渐近形式, 并不会超过 $MCC$ 阈值; (2) 当 $0.064 \text{ t/yr} < N_{S,art} < 0.32 \text{ t/yr}$ 时, 种群资源量前期呈线性增长趋势, 中期增长速度放缓呈对数形式衰减, 后期超过 $MCC$ 阈值后会在密度依赖调控下缓慢回落至 $MCC$ 水

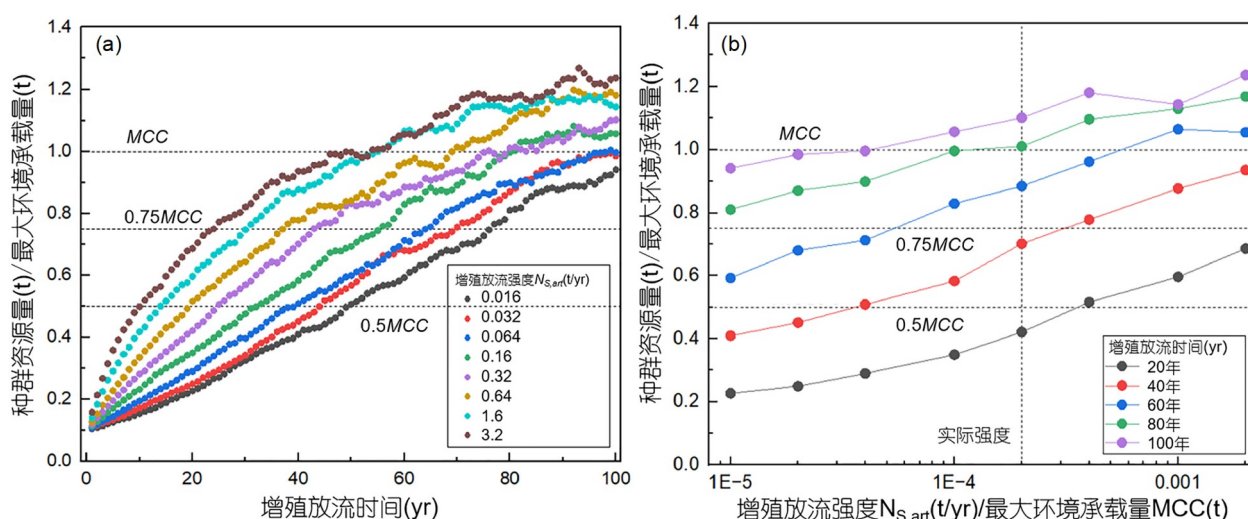


图4 (网络版彩图) (a) 不同恒定增殖放流强度下龙-刘河段花斑裸鲤种群资源量年际变化; (b) 不同恒定增殖放流强度下龙-刘河段花斑裸鲤种群资源量每20年变化

Figure 4 (Color online) (a) Interannual variation in population resources of *G. eckloni* in the LLS under different constant stocking intensities; (b) changes in population resources of *G. eckloni* every 20 years under different constant stocking intensities.

平, 且超过 $MCC$ 阈值的幅度在10%以内; (3) 当 $N_{s,art} > 0.32$  t/yr时, 种群资源量变化前期便呈现速度逐渐放缓的对数形式衰减, 并在超过 $MCC$ 阈值后逐渐回落至 $MCC$ 水平, 超过 $MCC$ 阈值的幅度达到近20%. 超过 $MCC$ 的花斑裸鲤资源量主要由增殖放流措施人为增加的1龄鱼构成, 此部分幼鱼在环境资源限制下, 种内竞争加剧, 存活率显著降低, 进而造成种群资源量逐渐回落<sup>[30]</sup>. 需要指出的是, 已有研究发现青海湖裸鲤种群资源变化前期呈现典型指数形式, 但在本研究中花斑裸鲤的前期变化呈线性或对数衰减形式<sup>[21]</sup>. 造成二者变化模式差异的主要原因是: 青海湖裸鲤种群在开展增殖放流前被几乎捕捞殆尽( $TN(2000) \rightarrow 0$ <sup>[21]</sup>), 导致其种群内部在前期几乎不存在种内竞争和密度限制, 故恢复速率极快<sup>[31]</sup>; 而龙-刘河段在进行花斑裸鲤增殖放流前, 已经开展了近10年的禁渔恢复措施, 初始资源量约为 $0.1MCC$ , 此时种群的密度依赖特征已经出现<sup>[30]</sup>.

### 3.4 非恒定增殖放流对龙-刘河段花斑裸鲤种群的影响

在确保增殖放流总量保持恒定的前提下, 不同年际增殖放流强度变幅对龙-刘河段花斑裸鲤种群资源量在百年内变化的影响如图5(a)~(d)所示. 结果表明, 在增殖放流总量不变的情况下, 通过调控年增殖放流

强度的变化, 可以有效地加快或减缓种群的恢复速率. 具体而言, 在本研究考虑的不同非恒定增殖放流模式下, 种群资源量恢复至 $0.5MCC$ ,  $0.75MCC$ 和 $MCC$ 所需时间的变化范围分别在12~61年、31~87年和66~100年以上不等.

此外, 逐年递增和逐年递减的增殖放流模式对花斑裸鲤种群资源量恢复的影响截然相反. 当增殖放流强度逐年递增( $\Delta > 0$ )时, 花斑裸鲤种群资源量恢复至 $0.5MCC$ ,  $0.75MCC$ 和 $MCC$ 所需时间较恒定增殖放流模式显著增加, 且恢复时间和增殖放流逐年增幅呈正相关关系——当增殖放流年变幅由5%提高至15%时, 增幅越大, 种群资源量恢复所需时间越长; 当增殖放流强度逐年递减( $\Delta < 0$ ), 花斑裸鲤种群资源量恢复至 $0.5MCC$ ,  $0.75MCC$ 和 $MCC$ 所需时间较恒定增殖放流模式显著减少, 且恢复时间和增殖放流逐年变幅呈单谷型响应——当增殖放流年变幅由-5%降低至-20%时, 恢复时间先减少后增加, 并在-10%至-15%之间达到最短年限. 需要指出的是, 在不同恢复目标( $0.5MCC/0.75MCC/MCC$ )下, 最短恢复年限对应的增殖放流减幅并不相同. 例如, 当设定恢复目标为 $0.5MCC$ 时, 通过增殖放流强度逐年递减15%可以最快达到目标; 而当设定目标为 $0.75MCC$ 时, 最快达到目标的逐年减幅为10%.

上述结果表明, 在增殖放流总量恒定的情况下, 逐

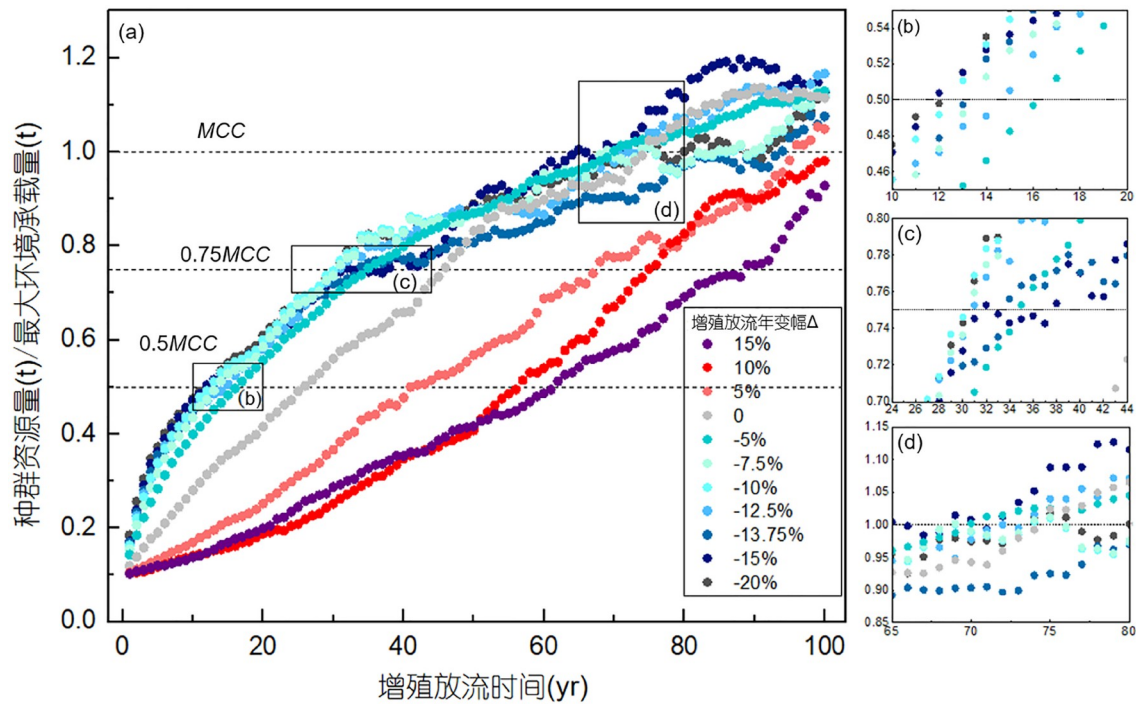


图 5 (网络版彩图) (a) 总放流量一定时不同梯度放流100年的结果; (b)  $TN=0.5MCC$ 附近的局部放大图; (c)  $TN=0.75MCC$ 附近的局部放大图; (d)  $TN=MCC$ 附近的局部放大图

Figure 5 (Color online) (a) Results of 100-year projections for different stocking gradients with a constant total release volume; (b) zoomed-in view of local results near  $TN=0.5MCC$ ; (c) zoomed-in view of local results near  $TN=0.75MCC$ ; (d) zoomed-in view of local results near  $TN=MCC$ .

年递减的增殖模式较逐年递增模式更有利于种群资源量的快速恢复。此外, 针对不同的恢复目标, 存在理论上最优的增殖放流递减幅度, 使得恢复年限最短。该结果符合种群发展的普遍规律<sup>[29]</sup>——在种群发展前期, 总体资源量较低, 种内竞争压力较小, 密度控制作用较弱, 此时大量引入低龄个体并不会显著降低个体存活率, 因此种群生长系数显著增大, 有助于种群资源量的快速增长<sup>[32]</sup>; 而在种群发展中后期, 总体资源量已达到较高水平, 种内竞争压力增大, 密度控制作用显著, 此时引入低龄个体将显著降低个体存活率, 进而限制种群生长系数的增长, 导致种群资源量难以有效恢复<sup>[17]</sup>。

在实际的增殖放流过程中, 受限工程的可操作性, 通常难以实现年增殖放流强度的逐年递减: 在前期, 工作重点在于亲鱼的人工增殖, 因此1龄幼鱼的放流量较少; 随着人工增殖技术的成熟, 后期1龄鱼的放流量逐渐增加并趋于稳定<sup>[33]</sup>。结合本研究结果和工程实际, 建议黄河上游龙-刘河段进行花斑裸鲤的增殖放流时, 应在渔业保护站增殖产量允许的前提下, 遵循

“先多后少, 逐年递减”的放流原则。同时, 应开展固定周期的渔业资源监测和种群调查, 基于渔获资料对种群投影矩阵模型进行实时优化迭代, 以防止各类系统性或偶发性生态扰动导致花斑裸鲤种群资源量的恢复与模型预测结果出现偏差。此外, 在该放流原则下, 渔业保护站后期的花斑裸鲤增殖产量将超过放流需求, 此时可将增殖工作重点转移至其他本土鱼种(如黄河裸裂尻、厚唇裸重唇鱼等)。

## 4 结论与展望

本研究基于黄河上游龙-刘河段鱼类调查数据, 拟合了该区域花斑裸鲤的体长-体重方程、Von Bertalanffy生长方程和年龄-体重方程, 评估了个体生长特征变化; 并基于种群投影矩阵构建了花斑裸鲤种群动力模型, 估算了现有增殖放流措施下种群资源量变化, 分析了恒定及非恒定增殖放流模式对种群资源量恢复过程的影响差异, 形成以下主要结论。

(1) 经过2008年至2016年的9年增殖放流, 黄河上

游龙-刘河段花斑裸鲤种群的年龄结构趋于低龄化、平均体长增大、生长速率减缓, 种群状态从衰退型转变为增长型。

(2) 在现有的恒定增殖放流强度下( $N_{s,art}=0.32$  t/yr), 黄河上游龙-刘河段花斑裸鲤种群实现初级(0.5MCC)、高级(0.75MCC)和完全(MCC)恢复目标分别需要24年、48年和72年, 且随着恒定增殖放流强度的变化, 花斑裸鲤种群资源量变化呈现三种不同模式。

(3) 在增殖放流总量恒定的前提下, 放流强度逐年递增( $\Delta>0$ )和逐年递减( $\Delta<0$ )两种不同非恒定模式对花斑裸鲤种群资源量恢复的影响截然相反。其中, 放流强度逐年递减( $\Delta<0$ )模式可有效减少实现各恢复目标所需的时间成本, 且针对不同恢复目标, 存在不同的临界放流递减幅值, 使时间成本最小化。

本研究为鱼类种群资源变化的定量分析提供了指导依据, 研究结果为保护黄河上游本土鱼类资源及推动黄河流域高质量发展提供了理论和技术支撑。然而, 受限于实测数据资料, 本研究仅局限于黄河上游龙-刘河段, 未能拓展至黄河上游全河段, 且研究框架中仅考虑了增殖放流措施, 无法对捕捞、栖息地破坏等其他自然变化和人类活动的影响进行模拟评估。未来研究应进一步梳理和整合野外调查数据, 并适时开展补充调查, 拓展本研究的空间和时间尺度。同时, 应在现有模型基础上引入捕捞模块和栖息地变化模块, 提高种群动力模型对不同场景的适用性。此外, 未来研究将进一步关注单一物种增殖放流对本土生态系统、物质循环及能量流动的潜在影响, 并探讨经济成本等因素对增殖放流模式选择的影响。

**致谢** 黄河上游鱼类资源调查在国家电投黄河公司积石峡发电分公司鱼类增殖站的通力协助下得以顺利实施, 在此深表谢忱。

## 参考文献

- 1 Zhang H W, Fang H W, Zhong D Y, et al. The Yellow River management strategies for Ningxia and Inner Mongolia (in Chinese). *Water Resour Hydr Eng*, 2020, 51: 1–25 [张红武, 方红卫, 钟德钰, 等. 宁夏黄河治理对策. 水利水电技术, 2020, 51: 1–25]
- 2 Zhao Y H, Xing Y C, Lü B B, et al. Species diversity and conservation of freshwater fishes in the Yellow River basin (in Chinese). *Biodiversity Sci*, 2020, 28: 1496–1510 [赵亚辉, 邢迎春, 吕彬彬, 等. 黄河流域淡水鱼类多样性和保护. 生物多样性, 2020, 28: 1496–1510]
- 3 Tang W J, He D Q. Fish resource survey on Cihaxia to Jishixia stretches in the upper reaches of Yellow River (2005–2010) (in Chinese). *J Lake Sci*, 2023, 25: 600–608 [唐文家, 何德奎. 黄河上游茨哈峡至积石峡段鱼类资源调查(2005年~2010年). 湖泊科学, 2023, 25: 600–608]
- 4 Wang H S, Liu X L, Wang M. Investigation and study of aquatic life in the Yangqu section of the upper Yellow River in Qinghai province (in Chinese). *Hebei fish*, 2016, 9: 17–21 [王恒山, 刘信利, 王玫. 青海省黄河上游羊曲段水生生物调查研究. 河北渔业, 2016, 9: 17–21]
- 5 Zhang C, Xu M, Lei F, et al. Spatio-temporal distribution of *Gymnocypris przewalskii* during migration with UAV-based photogrammetry and deep neural network. *J Ecohydraulics*, 2022, 7: 42–57
- 6 Han Y. Analysis on age, growth, population genetic characters and conservation of *Gymnocypris eckloni* in the upper Yellow River (in Chinese). Dissertation for the Master's Degree. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2016 [韩永. 黄河上游花斑裸鲤(*Gymnocypris eckloni*)年龄、生长和种群遗传特性分析. 硕士学位论文. 上海: 上海海洋大学, 2016]
- 7 Yan S L. Study on the biology of *Gymnocypris eckloni* and the research of reproductive property, embryo and artificial cultivation (in Chinese). Dissertation for the Master's Degree. Nanchong: Xihua Normal University, 2016 [鄢思利. 花斑裸鲤的生物学特性、繁殖特性、胚胎发育及人工培育的研究. 硕士学位论文. 南充: 西华师范大学, 2016]
- 8 Song W H, Shen Y Q, Zhao M L, et al. Study on flood regulation of cascade reservoirs in the upper reaches of the Yellow River between Longyangxia and Liujiaxia (in Chinese). *Yel Riv*, 2023, 8: 1–6 [宋伟华, 沈延青, 赵梦龙, 等. 黄河龙羊峡至刘家峡区间主要梯级水库洪水调度研究. 人民黄河, 2023, 8: 1–6]
- 9 Wu Y L. Environmental impact report for the dam removal and construction project of the Yellow River source hydropower station reservoir in Maduo County in Qinghai Province (in Chinese). 2022, East China Investigation and Design Institute Co., Ltd [吴宇雷. 青海省玛多县黄河源水电站水库大坝拆除建设项目环境影响报告书. 2022, 华东勘测设计研究院有限公司]
- 10 Li C. A preliminary analysis of the impacts of the cascade hydropower development on the fish biodiversity in the upper reach of the Yangtze

- River (in Chinese). Dissertation for the Doctoral Degree. Wuhan: Huazhong University of Science & Technology, 2012 [李陈. 长江上游梯级水电开发对鱼类生物多样性影响的初探. 博士学位论文. 武汉: 华中科技大学, 2012]
- 11 He Z H, Xie Z H, Shi W L. The fisheries resources of the Yellow River Basin (in Chinese). Investigation and Cooperation Group on Fisheries Resources of the Yellow River Basin. Shenyang: Liaoning Science and Technology Publishing House, 1986, 63 [何志辉, 谢祚浑, 史为良. 黄河水系渔业资源. 黄河水系渔业资源调查协作组. 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 1986, 63]
  - 12 Li K M, Jian S L, Wang G J, et al. Comparative study on two tagging methods applied to evaluate the effect of enhancement and release of *Gymnocypris eckloni* (in Chinese). Fresh Fish, 2021, 51: 45–50 [李柯懋, 简生龙, 王国杰, 等. 应用于花斑裸鲤增殖放流效果评价的两种标记方法对比研究. 淡水渔业, 2021, 51: 45–50]
  - 13 Wang J L, Cai M Y, Qin J G, et al. Pre-impoundment fisheries biological survey of Longyangxia reservoir (in Chinese). Res Fish, 1982, 3: 2–11 [王基琳, 蔡明玉, 秦建光, 等. 龙羊峡水库蓄水前的渔业基础生物学调查. 水库渔业, 1982, 3: 2–11]
  - 14 Hou X B. The current status evaluation of the water environment in the Lake Gorling at the source of Yellow River (in Chinese). Qinghai Environ, 1998, 2: 37–40 [侯希斌. 黄河源头鄂陵湖区水环境现状评价. 青海环境, 1998, 2: 37–40]
  - 15 Shen Z X, Wang G J, Li K M. Investigation on the current status of fishery resources upstream of Liujiaxia on the Yellow River (in Chinese). J Hydroecol, 2011, 14: 230–234 [申志新, 王国杰, 李柯懋. 黄河刘家峡上游鱼类资源现状调查. 水生态学杂志, 2011, 14: 230–234]
  - 16 Shen H B, Li K S, Zhang M. Investigation and analysis of the current status of fishery resources in the upper reaches of the Yellow River (in Chinese). Hebei Fish, 2007, 6: 37–41 [沈红保, 李科社, 张敏. 黄河上游鱼类资源现状调查与分析. 河北渔业, 2007, 6: 37–41]
  - 17 van der Lee A S, Koops M A, Shuter B. Are small fishes more sensitive to habitat loss? A generic size-based model. Can J Fish Aquat Sci, 2016, 73: 716–726
  - 18 Pauly D. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. ICES J Mar Sci, 1980, 39: 175–192
  - 19 Liu X Q, Zheng J, Wan Z K, et al. Population structure and growth characteristics of *Gymnoditychus pachycheilus* in the upper reach of Yalong River (in Chinese). Acta Ecol Sin, 2023, 43: 1–18 [李筱芹, 郑江, 万卓坤, 等. 雅砻江上游厚唇裸重唇鱼种群结构与生长研究. 生态学报, 2023, 43: 1–18]
  - 20 Crouse D T, Crowder L B, Caswell H. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. Ecology, 1987, 68: 1412–1423
  - 21 Weng C, Xu M, Lei F, et al. Management strategy of the naked carp (*Gymnocypris przewalskii*) in the Qinghai lake using matrix population modeling. J Environ Manage, 2023, 336: 117596
  - 22 Ricker W E. Review of the rate of growth and mortality of pacific salmon in salt water, and moncatch mortality caused by fishing. J Fish Res Bd Can, 1976, 33: 1483–1524
  - 23 Lei F K. Characteristics and conservation of the Chinese Sinocyclocheilus cavefish's aquatic habitat (in Chinese). Dissertation for the Doctoral Degree. Beijing: Tsinghua University, 2021 [雷发楷. 中国金线鲃属洞穴鱼水生栖息地特性及保护. 博士学位论文. 北京: 清华大学, 2021]
  - 24 Esguícero A L H, Arcifa M S. Fragmentation of a Neotropical migratory fish population by a century-old dam. Hydrobiologia, 2010, 638: 41–53
  - 25 Martell S, Froese R. A simple method for estimating MSY from catch and resilience. Fish Fisheries, 2013, 14: 504–514
  - 26 Ding W K, Liang J, Zhang Y Z, et al. Research progress of assessment models for marine fishery resources. J Zhejiang Océ Uni (Nat Sci) (in Chinese), 2022, 41: 558–568, 582 [丁伟康, 梁君, 张亚洲, 等. 海洋渔业资源评估模型的研究进展. 浙江海洋大学学报(自然科学版), 2022, 41: 558–568, 582]
  - 27 Xie C X, Huo B, Wei K J, et al. The Biology and Conservation of Schizothoracinae Fish in the Middle Reaches of the Yarlung Zangbo River (in Chinese). Beijing: Science Press, 2019 [谢从新, 霍斌, 魏开建, 等. 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]
  - 28 Ma B S, Xie C X, Huo B. Life history pattern and exploitation status of a population of schizothorax o'connori in the Yarlung Zangbo River (in Chinese). Resour Environ Yangtze Val, 2014, 23: 1558–1565 [马宝珊, 谢从新, 霍斌. 雅鲁藏布江异齿裂腹鱼生活史对策和种群资源利用现状. 长江流域资源与环境, 2014, 23: 1558–1565]
  - 29 Caswell H. Prospective and retrospective perturbation analyses: Their roles in conservation biology. Ecology, 2000, 81: 619
  - 30 Rose K A, Cowan Jr J H, Winemiller K O, et al. Compensatory density dependence in fish populations: Importance, controversy, understanding and prognosis. Fish Fisheries, 2001, 2: 293–327
  - 31 Todd C R, Lintermans M, Raymond S, et al. Assessing the impacts of reservoir expansion using a population model for a threatened riverine fish. Ecol Indicators, 2017, 80: 204–214

- 32 Shertzer K W, Conn P B. Spawner-recruit relationships of demersal marine fishes: Prior distribution of steepness. *Bull Mar Sci*, 2012, 88: 39–50
- 33 Dong Y Z, Deng S H, Xiao W Y. Artificial propagation of *Gymnocypris eckloni* herzenstein (in Chinese). *Anim Husb Feed Sci*, 2016, 37: 8–10  
[董艳珍, 邓思红, 肖文渊. 花斑裸鲤的人工繁殖试验. *畜牧与饲料科学*, 2016, 37: 8–10]

## The impact of artificial reproduction and release on the native fish resources in the upper Yellow River: Taking the case of *Gymnocypris eckloni* in Longyangxia-Liujiaxia section as an example

LIU YiBo<sup>1,2</sup>, ZHOU XiongDong<sup>3</sup>, ZHANG JiaHao<sup>4</sup>, HE ShunPing<sup>3</sup>, WENG ChuBin<sup>1,2</sup>, ZHOU XinYi<sup>1,2</sup> & XU MengZhen<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> State Key Laboratory of Hydrosience and Engineering, Beijing 100084, China

<sup>2</sup> Department of Hydraulic Engineering, Tsinghua University, Beijing 100084, China

<sup>3</sup> Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China

<sup>4</sup> National Engineering Research Center for Inland Waterway Regulation, Chongqing Jiaotong University, Chongqing 400074, China

Over the past 50 years, the population of *Gymnocypris eckloni* (Herzenstein, 1891) in the upper Yellow River has experienced a significant decline due to natural changes and human activities, which has severely limited the ecological and environmental protection and high-quality development in this region. Since 2009, the Longyangxia-Liujiaxia section (LLS) of the upper Yellow River has implemented artificial reproduction and release (ARR) measures for *G. eckloni*. However, quantitative analyses of the recovery effectiveness and potential optimizations of these measures are still lacking. In this study, based on population projection matrix theory and empirical fishery data, we constructed a population dynamic model for *G. eckloni* in the LLS, evaluated the individual growth characteristics and population resource changes before the start of ARR in 2008 and experiencing the ARR in 2016, and analyzed the effects of constant versus non-constant ARR strategies on the population recovery process. The results indicated that after 9 years of ARR (2008–2016), the age structure of the *G. eckloni* population became younger, the average body size decreased, and the growth rates slowed, leading to a transition from a declining to a growing population status. Under the current constant release intensity (0.32 t/yr), 24, 48, and 72 years were estimated for the *G. eckloni* population in the LLS to reach primary, advanced, and complete recovery goals, respectively; while under a constant total ARR, a non-constant release strategy with gradual annual reductions could effectively reduce the time costs to achieve these recovery goals, with distinct critical reduction thresholds for different recovery goals associated with minimizing the time costs. This study provides a scientific basis for the quantitative analysis of fish population dynamics, and offers theoretical and technical supports for conserving native fish resources in the upper Yellow River, promoting the sustainable development of the Yellow River basin.

**upper Yellow River, *Gymnocypris eckloni*, artificial reproduction and release, population dynamic model, population resources**

doi: [10.1360/SST-2024-0216](https://doi.org/10.1360/SST-2024-0216)