

# 基于死亡参数估算的高原裂腹鱼类死亡特征分析 ——以雅砻江中游厚唇裸重唇鱼为例\*

付梅<sup>1</sup>, 吴彤飞<sup>1</sup>, 吕红健<sup>1\*\*</sup>, 鲁桃秀<sup>1</sup>, 吴开阳<sup>1</sup>, 张连博<sup>2</sup>, 席丹<sup>3</sup>, 田志黎<sup>1</sup>, 杨黎<sup>1</sup>, 李筱芹<sup>1</sup>, 姚维志<sup>1</sup>

(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, 西南大学渔业资源环境研究中心, 重庆 400715)

(2: 中国水产科学研究院渔业工程研究所, 北京 100141)

(3: 潍坊学院生物与海洋学院, 潍坊 261061)

**摘要:** 为深入了解我国高原裂腹鱼类的死亡特征, 并初步探索适合其死亡系数评估的方法, 本研究以 2020 至 2021 年在雅砻江中游采集的厚唇裸重唇鱼种群 (共 189 尾) 为对象, 采用加权线性回归法、Chapman-Robson 法和 Beverton-Holt 法分别估算其总死亡系数 (Z), 并使用 NMT (Natural Mortality Tool) 估算其自然死亡系数 (M), 进而对上述估算结果的可靠性进行评价。同时, 基于 Maunders 模型估计结果, 分析了性别与年龄对厚唇裸重唇鱼自然死亡系数的影响, 并应用 NMT 对 18 种裂腹鱼类的 26 个资源群体的自然死亡系数分别进行了估算。结果表明: Chapman-Robson 法与加权线性回归法得到的总死亡系数估值 (分别为  $0.88 a^{-1}$  和  $0.89 a^{-1}$ ) 比 Beverton-Holt 法更为可靠; 基于最大捕获年龄和生长参数的估算方法分别会导致厚唇裸重唇鱼的自然死亡系数被高估和低估; 采用 NMT 加权组合所得自然死亡系数比单一传统方法更为可靠, 其值为  $0.23 a^{-1}$ , 对应的捕捞死亡系数为  $0.65-0.66 a^{-1}$ 。以上结果显示雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群可能正面临较大的环境阻力 (包括非法捕捞所导致的捕捞死亡, 以及水环境污染或栖息地丧失引起的自然死亡等)。Maunders 模型分析表明, 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼在仔稚鱼阶段经历较高的自然死亡, 进入繁殖期后又会出现一次自然死亡的小高峰; 雌性个体的自然死亡系数仅在 4.71-5.31 龄期间高于雄性, 其余年龄阶段均低于雄性, 而以往研究中多数裂腹鱼类雌性群体的自然死亡系数大于雄性群体。本研究还发现, 分属高度特化与特化等级的裂腹鱼类自然死亡系数普遍较高, 而原始等级的裂腹鱼类自然死亡系数较低且分布较离散。综上, 建议针对我国裂腹鱼类建立一套通用的自然死亡系数评估方法, 并考虑将自然死亡系数作为种群动态评估的一项重要指标。

**关键词:** 死亡系数; 厚唇裸重唇鱼; 裂腹鱼类; NMT(Natural Mortality Tool)加权组合; Maunders 模型

## Analysis of mortality characteristics of plateau Schizothoracinae fish based on mortality parameters estimation: a case study of *Gymnodiptychus pachycheilus* in the middle reaches of the Yalong River\*

Fu Mei<sup>1</sup>, Wu Tongfei<sup>1</sup>, Lü Hongjian<sup>1\*\*</sup>, Lu Taoxiu<sup>1</sup>, Wu Kaiyang<sup>1</sup>, Zhang Lianbo<sup>2</sup>, Xi Dan<sup>3</sup>, Tian Zhili<sup>1</sup>, Yang Li<sup>1</sup>, Li Xiaojin<sup>1</sup>, Yao Weizhi<sup>1</sup>

(1 College of Fisheries, Southwest University, Research Center for Aquatic Biodiversity Conservation in the Upper Reaches of Yangtze River, Research Center of Fishery Resources and Environment, Chongqing 400715, P.R.China)

(2 Fisheries Engineering Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Beijing 100141, P.R.China)

\*2025-08-17 收稿; 2025-10-20 收修改稿。

国家自然科学基金项目(31802296, 32403029)、国家重点研发计划项目(2022YFC3204200)、雅砻江流域水电开发有限公司科研项目(YLGZ-GZA-ZZ2020232)联合资助。

\*\*通信作者; E-mail: hongjianlv@swu.edu.cn。

**Abstract:** Mortality is a critical factor influencing fish population dynamics, and the instantaneous mortality rate serves as a key parameter characterizing fish death processes, playing a significant role in fishery stock assessment and management models. However, its estimation is often challenging and thus frequently overlooked. To understand the mortality characteristics of plateau Schizothoracinae fishes in China and identify suitable methods for estimating their instantaneous mortality rates, this study examined the *Gymnodiptychus pachycheilus* population (189 individuals) sampled from the middle reaches of the Yalong River between 2020 and 2021. The total instantaneous mortality rate ( $Z$ ) was estimated using weighted linear regression, the Chapman-Robson method, and the Beverton-Holt method, while the Natural Mortality Tool (NMT) was applied to estimate the instantaneous natural mortality rate ( $M$ ) and evaluate the reliability of these estimates. Additionally, the Maunder model was used to analyze the effects of sex and age on  $M$  in *G. pachycheilus*, and the NMT was applied to estimate  $M$  for 26 stocks across 18 Schizothoracinae species (including *G. pachycheilus*). Results showed that  $Z$  estimates from the Chapman-Robson and weighted linear regression methods ( $0.88 \text{ year}^{-1}$  and  $0.89 \text{ year}^{-1}$ , respectively) were more reliable than that from the Beverton-Holt method. Estimation methods based on maximum capture age and growth parameters tended to overestimate and underestimate  $M$  of *G. pachycheilus*, respectively. By contrast, the NMT-weighted composite estimates of  $M$  ( $0.23 \text{ year}^{-1}$ ) was more reliable than those derived from single traditional methods, with a corresponding fishing mortality rate ( $F$ ) between  $0.65$  and  $0.66 \text{ year}^{-1}$ . These results suggest that the *G. pachycheilus* population in the mid-reaches of the Yalong River may be under considerable environmental pressure, including fishing mortality from illegal harvesting and natural mortality linked to water pollution and habitat degradation. Maunder model estimates further indicated that *G. pachycheilus* experiences high natural mortality during the early juvenile stage, followed by a minor peak upon entering the reproductive phase. The natural mortality rate of females was higher than that of males only between ages 4.71 and 5.31, but lower at other ages; a similar pattern of higher  $M$  in females was observed in most other studied Schizothoracinae fishes. In addition, highly specialized and specialized Schizothoracinae species generally exhibited higher  $M$  values, whereas primitive species showed lower and more dispersed  $M$  values. These findings support the feasibility of developing a unified method for estimating  $M$  in Chinese Schizothoracinae fishes, and suggest that  $M$  could serve as a useful indicator for assessing population dynamics of these species.

**Key Words:** instantaneous mortality rate; *Gymnodiptychus pachycheilus*; Schizothoracinae fish; NMT (Natural Mortality Tool) weighted combination; Maunder model

鱼类的死亡是其生活史的重要事件，是引起鱼类种群(或群体)数量下降的主要因素，针对鱼类死亡参数的评估是鱼类种群动态研究的重要环节<sup>[1]</sup>。基于鱼类生活史特点，一般认为同一世代鱼类种群或群体(尤其是早期生活史之后)的数量是按照指数模式衰减的，用公式表示即为 $N_t = N_0 e^{-Zt}$ ；式中， $N_t$ 为种群在  $t$  时刻的种群数量， $N_0$ 为初始时刻的种群数量， $t$ 为研究间隔的终点时刻， $Z$ 为总死亡系数(又称总瞬时死亡率)。总死亡系数常用来衡量鱼类种群的瞬时死亡速度，其又可以分为捕捞死亡系数(常用  $F$  表示)和自然死亡系数(常用  $M$  表示)，三者的关系为“总死亡系数=捕捞死亡系数+自然死亡系数”(即  $Z=F+M$ )<sup>[1]</sup>。其中，捕捞死亡系数是用于衡量人为捕捞对鱼类种群直接开发利用所造成的死亡，而自然死亡系数则是用于衡量鱼类种群因自然因素(包括被捕食、疾病、衰老、自然灾害等)导致的死亡<sup>[2]</sup>。

与鱼类总平均总死亡率(常用  $A$  表示，计算公式为  $A=1-e^{-z}$ ，对应的自然死亡率及捕捞死亡率分别用  $\nu$  和  $\mu$  表示)相比，总死亡系数能够更准确地刻画鱼类种群的死亡动态，并且还具有数学处理上的便利性。因此，总死亡系数不但是众多渔业资源评估模型中的重要参数，其对于鱼类资源种群的科学管理与动态预测还具有重要意义<sup>[2]</sup>。然而，实践研究中想要准确评估鱼类的死亡系数却是非常困难的。因而，为了使问题简化，研究人员通常在评估总死亡系数的时候需要假设鱼类的总死亡系数是稳定的(也包括在各世代间没有差异)，然后再根据当前种群结构信息计算总死亡系数<sup>[3]</sup>。其中，最常用的方法便是基于体长结构数据的 Beverton-Holt 法<sup>[3]</sup>，以及基于渔获曲线(基于渔获物种的年龄结构和渔获量数据绘制而成)的 Chapman-Robson 法<sup>[4]</sup>。关于鱼类自然死亡系数的评估，除少数直接计算方法外(如声学标记方法<sup>[5]</sup>)，主要

依赖与鱼类自然死亡相关的参数来间接估算,这类参数主要包括最大捕获年龄( $t_{max}$ )、生长因子( $K$ )、渐进体长( $L_{\infty}$ )、性成熟系数(又称性腺发育指数, gonadosomatic index,  $GSI$ )等<sup>[6]</sup>。例如,上世纪八十年代提出并被广泛应用的Pauly公式<sup>[7]</sup>与Hoenig公式<sup>[8]</sup>。然而,由于难以量化各种自然因素(如捕食、饥饿、衰老、疾病)对鱼类死亡所造成的影响,以及鱼类自然死亡水平在时间、空间、年龄、性别上的变异,使得准确评估鱼类自然死亡系数变得异常困难,以至于在渔业资源评估中常使用 0.2 年<sup>-1</sup> 的默认值<sup>[9]</sup>。因此,上述计算鱼类死亡系数(包括总死亡系数和自然死亡系数)的方法往往不具有普适性,而是需要根据研究对象的具体生物学和种群特征制定相应评估方案,才能得到科学准确的死亡参数。截至目前,有关我国内陆淡水鱼类基础生物学和生态学的研究多集中在年龄与生长、摄食、繁殖、遗传特征等方面,针对死亡动态与特征的重视程度明显不够,且开展的相关研究较少,特别是专门针对高原裂腹鱼类死亡特征的研究更是鲜见报道。

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,属我国特有高原裂腹鱼类<sup>[10]</sup>。根据相关文献记载,厚唇裸重唇鱼主要分布于兰州以上的黄河流域和雅砻江中上游的干流水域,且栖息生境主要为高原宽谷河流或湖泊<sup>[11]</sup>。近年来,随着野生资源量的逐渐衰退,厚唇裸重唇鱼于 2021 年被列为国家二级保护动物<sup>[12]</sup>,同时被《中国生物多样性红色名录》收录为易危物种<sup>[13]</sup>。迄今,针对厚唇裸重唇鱼基础生物学方面的研究主要集中在年龄与生长<sup>[14, 15]</sup>、摄食习性<sup>[16]</sup>、繁殖特性<sup>[17]</sup>、遗传特征<sup>[18]</sup>等方面,而关于直接影响其野生种群发展动态和潜力的死亡特征研究却未见报道。据此,为了更好地预测和评估雅砻江中游厚唇裸重唇鱼野生资源动态,本研究便在开展种群年龄与生长特性,以及种群结构研究的基础上,开展其相应种群的死亡参数估算与死亡特征分析,并尝试总结出一套针对我国裂腹鱼类死亡系数评估的可行方案。此外,本研究还进一步梳理了其他裂腹鱼类有关生长特性与种群结构的研究报道,并基于上述裂腹鱼类的生活史参数计算其死亡参数,通过对比分析厚唇裸重唇鱼与其他裂腹鱼类的死亡特征差异,尝试从死亡特征角度分析雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群的资源现状与动态。研究结果将进一步丰富厚唇裸重唇鱼的基础生物学资料,并为其野生资源的评估、管理与保护提供基础数据和科学依据。同时,本研究还将为我国其他内陆淡水鱼类的死亡参数估算提供可行的方法和实例参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 样本采集与预处理

本研究于 2020 年 10 至 2021 年 3 月在雅砻江中游甘孜藏族自治州内的雅江县至新龙县江段,使用三层流刺网(长度 30m,高度 1.5m,网目 10cm)采集厚唇裸重唇鱼样本,共计 189 尾。其中 2021 年 3 月捕获厚唇裸重唇鱼 22 尾,其余样本均在其未被列为国家二级保护动物时捕获。本研究中的野外样本采集,均是在四川省农业农村厅申请获批特许捕捞证后,并在地方渔政监管部门监督下开展。

对所有样本编号,使用精度为 1mm 的量鱼板测量厚唇裸重唇鱼样本的全长(total length, TL)和体长(standard length, SL)(图 1);使用精度为 0.1g 的电子天平称量厚唇裸重唇鱼样本的体重、空壳重、性腺重,并记录性别与性腺发育程度,数据见表 1,具体方法参照李筱芹等<sup>[15]</sup>。

### 1.2 样本年龄鉴定

本研究选择微耳石作为厚唇裸重唇鱼的年龄鉴定材料<sup>[14]</sup>,并参考谢从新<sup>[19]</sup>与殷名称<sup>[20]</sup>的方法分别处理微耳石和计数年轮(图 1)。

### 1.3 数据处理与分析

1.3.1 总死亡系数的计算 本研究分别采用基于渔获曲线的加权线性回归法<sup>[21]</sup>和 Chapman-Robson 法<sup>[4]</sup>,以及基于种群体长结构信息的 Beverton-Holt 法<sup>[3]</sup>,分别计算总死亡系数。参照 Miranda 和 Bettoli<sup>[22]</sup>所描述的方法,本研究将 2020 年和 2021 年的厚唇裸重唇鱼样本合并处理,以此降低种群补充量的年际波动对总死亡系数稳定性的影响。

(1) 加权线性回归法:以年龄为横坐标,各年龄组渔获量的自然对数为纵坐标,绘制渔获曲线。渔获曲线一般呈先上升后下降的变化趋势,且其下降支通常表现出良好的线性特征,曲线的顶点即为峰值年

龄。加权线性回归法对渔获曲线下降支进行初次线性拟合，以该拟合方程的预测值为权进行二次拟合得到加权回归方程，回归系数的绝对值即为总死亡系数<sup>[21]</sup>。此外，计算时不排除渔获曲线右端大龄组数据，并计算以渔获量峰值组年龄为全面补充年龄(即渔获曲线下降支起点)时的总死亡系数。

表 1 厚唇裸重唇鱼的样本信息

Tab.1 Sample information of *Gymmodiptychus pachycheilus*

年龄组 age group	样本数量 number of samples		平均体长/mm mean standard length		平均体重/g mean body weight		性成熟系数/% gonadosomatic index, GSI	
	雌性 (♀) female	雄性 (♂) male	雌性(♀) female	雄性(♂) male	雌性(♀) female	雄性(♂) male	雌性(♀) female	雄性(♂) male
	3	2	3	184±11	190±14	69.8±5.7	82.6±13.9	
4	19	16	218±17	213±16	123.6±30.8	115.1±27.3		
5	38	37	251±21	252±17	193.3±45.7	200.5±42.8		
6	34	22	290±14	286±13	290.0±50.7	297.2±47.5	4.75±0.89	5.21±1.06
7	4	5	322±24	328±31	421.2±83.1	471.2±126.1		
8	5	1	361±36	382	717.5±295.8	743.1		
9	3	0	444±12	—	1079.1±155.7	—		

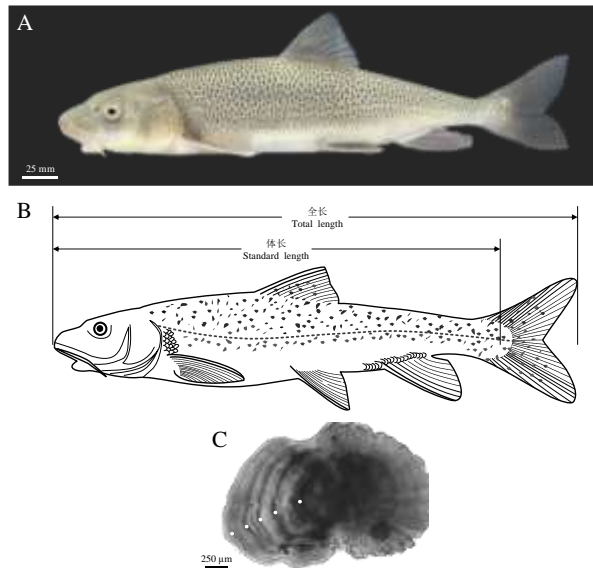


图 1 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼样本实拍图(A)、模式图(B)及其微耳石照片(C)  
Fig.1 The photograph (A), model picture (B), and lapillus photograph (C) of *G. pachycheilus* samples from the middle reach of Yalong River

实拍图样本于 2021 年 3 月采自雅砻江中游，微耳石照片参考自万卓坤等<sup>[14]</sup>  
The *G. pachycheilus* sample for photographing was collected from the middle reach of Yalong River in March 2021, and the lapillus photograph referred to Wan *et al* (2021)<sup>[14]</sup>

(2) Chapman-Robson 法，采用经 Hoenig<sup>[23]</sup>改良后的公式进行计算：

$$CR(\hat{Z}) = \ln \frac{(1+\bar{T}-T_c-\frac{1}{N})}{\bar{T}-T_c} - \frac{(N-1)(N-2)}{N[N(\bar{T}-T_c)+1][N+N(\bar{T}-T_c)-1]} \dots\dots\dots(1)$$

式中， $T_c$ 为全面补充年龄， $\bar{T}$ 为所有 $\geq T_c$ 年龄样本的平均年龄， $N$ 为 $\geq T_c$ 年龄的样本数。在实际计算中，以全面补充年龄为 0 龄，依次重新编码以简化计算。

CR(Z)的方差同样采用 Hoening<sup>[23]</sup>提出的下式估算:

$$\widehat{Var}[CR(\hat{Z})] = \frac{[1 - e^{-CR(\hat{Z})}]^2}{Ne^{-CR(\hat{Z})}} \dots\dots\dots(2)$$

为了校正计算结果的过度分散,  $\widehat{Var}[CR(\hat{Z})]$ 需再乘以方差膨胀系数(用 $\hat{c}$ 表示)的平方根(即 $\sqrt{\hat{c}}$ )。该 $\hat{c}$ 的计算具体参照 Smith 等<sup>[24]</sup>, 且全面补充年龄的选择与加权回归法保持一致。

(3) Beverton-Holt 法, 具体参照 Beverton 和 Holt<sup>[3]</sup>, 并采用下式计算:

$$BH(\hat{Z}) = K \frac{(L_\infty - \bar{L})}{\bar{L} - L_c} \dots\dots\dots(3)$$

式中,  $L_c$ 是最小捕获体长,  $\bar{L}$ 是所有体长大于 $L_c$ 个体的平均体长,  $K$ 和  $L_\infty$ 分别是 Von Bertalanffy 体长生长方程中的生长系数和渐进体长, 且  $K$ 和  $L_\infty$ 的计算具体参照李筱芹等<sup>[15]</sup>。

1.3.2 自然死亡系数及捕捞死亡系数的计算 在评估厚唇裸重唇鱼的自然死亡系数时, 使用自然死亡系数评估工具(Natural Mortality Tool, NMT)计算多种自然死亡系数评估结果的加权组合值。NMT 是基于 R 语言 Shiny 包所开发的具有图形界面的交互式工具, 具体操作参照 Cope 和 Hamel<sup>[9]</sup>。NMT 在预先指定误差分布模式(包括正态或对数正态)和标准差后, 可以计算多个自然死亡系数的加权组合值。选择在对数正态的分布模式下进行自然死亡系数评估, 且所用加权组合的 5 种自然死亡系数评估方法(表 2)。

表 2 自然死亡系数评估工具(Natural Mortality Tool, NMT)所使用的自然死亡系数计算公式  
Tab.2 The calculation formulas for estimating instantaneous natural mortality rate used by Natural Mortality Tool (NMT)

编号	方法名称	计算公式	所使用参数	每个方法的分配权重	方法特定标准差	计算公式文献来源
①	Then_nls 法	$M=4.899t_{max}^{-0.916}$	$t_{max}$	0.5	0.31	Then 等 <sup>[27]</sup>
②	Hamel_Amax 法	$M=5.4/t_{max}$	$t_{max}$	0.5	0.31	Hamel 和 Cope <sup>[26]</sup>
③	Then_VBGF 法	$M=4.1181K^{0.73}L_\infty^{-0.33}$	$L_\infty$ 、 $K$	0.5	0.85	Then 等 <sup>[27]</sup>
④	Hamel_k 法	$M=1.55K$	$K$	0.5	0.85	Hamel 和 Cope <sup>[26]</sup>
⑤	GSI 法	$M=1.817GSI$	$GSI$	1	0.304	Gunderson 和 Dygert <sup>[28]</sup> ; Hamel <sup>[25]</sup>

注:  $t_{max}$ , 最大捕获年龄;  $K$ , Von Bertalanffy 体长生长方程的生长系数;  $L_\infty$ , Von Bertalanffy 体长生长方程的渐进体长;  $GSI$ , 性成熟系数(又称性腺发育指数)

使用 NMT 把各评估方法的分布在对数空间内相乘, 并标准化得到全新的复合分布, 该复合分布的均值即为最终自然死亡系数的估值。复合分布的均值和方差分别使用 Hamel<sup>[25]</sup>提出的公式 4 和 5 进行计算。

$$\mu_{combined} = \frac{\sum_i(\frac{w_i\mu_i}{\sigma_i^2})}{\sum_i(\frac{w_i}{\sigma_i^2})} \dots\dots\dots(4)$$

$$\sigma_{combined}^2 = \frac{1}{\sum_i(\frac{w_i}{\sigma_i^2})} \dots\dots\dots(5+)$$

式中,  $\mu_i$ 为方法  $i$  分布的均值;  $\sigma_i$ 为方法  $i$  分布的标准差;  $w_i$ 为方法  $i$  分布分配的权重(即表 2 中的分配权重), 其值取决于方法  $i$  提供的信息与其他方法的重叠程度, 完全独立时取值为 1, 具体权重分配参照 Hamel<sup>[25]</sup>。此外, 本研究还参照 Hamel<sup>[25]</sup>, Hamel 和 Cope<sup>[26]</sup>为每种计算方法(即①至⑤号公式)指定了特定的标准差(表 2)。

捕捞死亡系数(即  $F$ )由总死亡系数(即  $Z$ )减去自然死亡系数(即  $M$ )获得:

$$F=Z-M \dots\dots\dots(6)$$

1.3.3 特定年龄和性别下的厚唇裸重唇鱼的自然死亡系数 考虑到鱼类自然死亡系数存在年龄和性别上的差异, 本研究使用 Maunder 模型(参照 Maunder 等<sup>[6]</sup>与 Maunder 等<sup>[29]</sup>)来计算厚唇裸重唇鱼在特定性别和年龄组合下的自然死亡系数:

$$M_{s,a} = M_{juv} \left( \frac{L_{s,a}}{L_{mat*}} \right)^\lambda + \frac{M_{mat,s} - M_{juv}}{1 + e^{[\beta_s(L_{s,a} - L_{50,s})]}} \dots \dots \dots (7)$$

$$M_{juv} = 3W_{mat*}^{-0.288} \dots \dots \dots (8)$$

式中,  $M_{s,a}$  为某一年龄和性别下厚唇裸重唇鱼的自然死亡系数;  $L_{s,a}$  为某一性别的厚唇裸重唇鱼在年龄  $a$  时的体长, 其值取 Von Bertalanffy 体长生长方程的预测值;  $\lambda$  取默认值-1.5(参照 Gulland<sup>[30]</sup>);  $\beta_s$  为某一性别成熟度曲线中回归方程的斜率;  $L_{50,s}$  为特定性别厚唇裸重唇鱼性成熟度达 50% 时的对应体长;  $L_{mat*}$  和  $W_{mat*}$  分别为厚唇裸重唇鱼单一性别的初次性成熟体长与体重;  $M_{juv}$  为未成熟厚唇裸重唇鱼个体自然死亡系数, 用公式 8 计算(参照 Lorenzen<sup>[31]</sup>);  $M_{mat,s}$  为特定性别成熟鱼类的个体自然死亡系数, 且其计算方法与 1.3.2 部分厚唇裸重唇鱼自然死亡系数评估方法保持一致, 即使用 NMT 计算 5 种自然死亡系数评估结果的加权组合值。

1.3.4 裂腹鱼类的自然死亡系数比较 为了对我国裂腹鱼类的自然死亡系数进行横向比较, 本研究从相关研究文献中提取了多种裂腹鱼亚科鱼类的生活史参数用于计算和评估其自然死亡系数。共有 18 种裂腹鱼类(26 个资源群体)的研究文献中明确记录了生长系数  $K$ 、渐进体长  $L_\infty$ 、最大捕获年龄  $t_{max}$ (附表 1)。为了保证计算结果的可比性与可靠性, 并考虑到部分研究有关  $GSI$  数据的缺失, 参照厚唇裸重唇鱼自然死亡系数的计算过程, 本研究中使用 NMT 计算 4 种自然死亡系数(即表 2 中的①至④号公式)评估结果的加权组合值作为自然死亡系数。此外, 考虑到最大捕获年龄过低往往代表该裂腹鱼类受人类干扰程度较大, 此时最大捕获年龄方法已不能用于准确评估自然死亡系数, 因此本研究仅对最大捕获年龄不小于 12 龄的裂腹鱼类进行了分析。

1.3.5 数据分析 鱼类死亡系数评估均需要在种群平衡状态(又称平衡态, 即处于平衡态的种群年际补充量是稳定的, 等于或大于完全补充年龄的各年龄组总死亡系数稳定且无差异)下进行的, 而一个种群的平衡状态又可以通过检测渔获曲线下降支是否符合线性模式来验证<sup>[32]</sup>。换言之, 当某个世代的死亡或补充发生明显变化时, 在渔获曲线下降支上会表现出较大的斜率变化, 即非线性特征。本研究分别使用 Shapiro-Wilk 检验和 Breusch-Pagan 检验来验证渔获曲线下降支线性回归模型的正态性与方差齐性假定(参照贾俊平<sup>[33]</sup>); 使用哑变量回归分析(dummy variable regression, DVR)比较厚唇裸重唇鱼雌性总死亡系数之间的差异(参照 Ogle<sup>[32]</sup>); 并设定差异显著性水平  $P$  为 0.05, 且当  $P \leq 0.05$  时为差异显著, 当  $P \leq 0.01$  时为差异极显著。本研究所有基于渔获曲线的总死亡系数均使用 R 语言的 Fisheries Stock Assessment(即 FSA)数据包进行计算, 数据分析及绘图使用 R (4.3.1)和 Microsoft Excel(2016)。

## 2 结果

### 2.1 平衡态假设检验结果

本研究中, Shapiro-Wilk 检验与 Breusch-Pagan 检验结果显示回归模型的误差项既满足正态分布假设 ( $W=0.99, P>0.05$ ), 又满足方差齐性假设 ( $\chi^2=0.205, P>0.05$ ), 即数据波动在正常范围内。同时, 残差分析结果也未发现明显的非线性模式(图 2)。因此, 我们推断本研究所涉及雅砻江中游的厚唇裸重唇鱼种群接近平衡状态, 并可以使用上述方法估算其死亡系数。

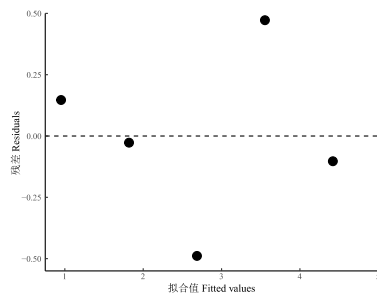


图 2 厚唇裸重唇鱼渔获曲线下降支的线性回归模型残差图  
Fig.2 Residual plot of linear regression model for descending limb of the catch curve of *G. pachycheilus*

## 2.2 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群的总死亡系数

本研究中,厚唇裸重唇鱼雌雄性之间的总死亡系数 DVR 结果显示,雌性与雄性两个回归方程的回归系数间没有显著性差异( $F=3.20$ ,  $P>0.05$ ),截距间亦无显著性差异( $F=2.72$ ,  $P>0.05$ )。据此推断,厚唇裸重唇鱼总死亡系数既不受性别(即哑变量)的影响,也不受性别和年龄(即协变量)的交互作用影响。因此,本研究不再区分厚唇裸重唇鱼雌性与雄性的总死亡系数,而是合用一个线性回归方程(即  $Y=-0.8671X+8.7560$ ,  $R^2=0.9383$ )来描述渔获曲线下降支所蕴含的种群死亡趋势信息(图 3)。

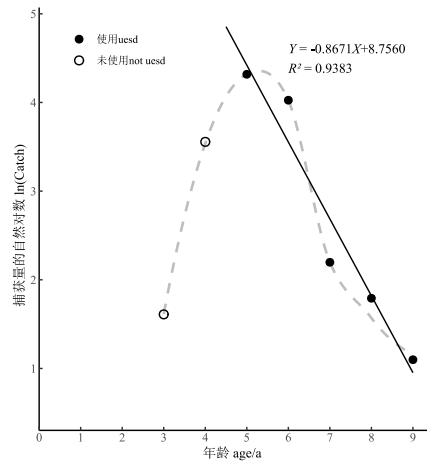


图 3 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的渔获曲线  
Fig.3 The catch curve of *G. pachycheilus* from the middle reach of Yalong River

渔获曲线显示厚唇裸重唇鱼 5 龄时渔获量最高(图 3),本研究便以 5 龄为全面补充年龄计算其总死亡系数。加权线性回归法计算结果显示,当 5 龄为全面补充年龄时,计算所得厚唇裸重唇鱼的总死亡系数为  $0.89 \text{ 年}^{-1}$ ( $n=5$ ,  $R^2=0.8947$ ),95%置信区间为(0.41, 1.38),对应年平均死亡率为 58.93%(表 3)。Chapman-Robson 法计算结果显示,当以 5 龄为全面补充年龄时,计算所得厚唇裸重唇鱼的总死亡系数为  $0.88 \text{ 年}^{-1}$ ,95%置信区间为(0.60, 1.16),对应年平均死亡率为 58.52%(表 3)。此外,Beverton-Holt 法计算结果显示厚唇裸重唇鱼的总死亡系数为  $0.51 \text{ 年}^{-1}$ ,对应年平均死亡率为 39.95%(表 3)。

表 3 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼总死亡系数的计算结果

Tab.3 The instantaneous total mortality rate calculation results of <i>G. pachycheilus</i> from the middle reach of Yalong River				
方法名称	全面补充年龄	总死亡系数	95%置信区间	年平均死亡率/%
加权线性回归法	5	0.89	0.41—1.38	58.93
Chapman-Robson 法	5	0.88	0.60—1.16	58.52
Beverton-Holt 法	—	0.51	—	39.95

## 2.3 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群的自然死亡系数与捕捞死亡系数

根据 189 尾厚唇裸重唇鱼样本分析结果,雄性与雌性样本的最大捕获年龄分别为 8 龄与 9 龄;雄性与雌性的平均性腺发育指数分别为 0.0521(雄性样本数量  $n=15$ )与 0.0475(雌性样本数量  $n=24$ );群体总体(即不区分雌雄)Von Bertalanffy 方程中的生长系数  $K=0.097$ ,渐进体长  $L_{\infty}=72.75\text{cm}$ 。

根据上述所得厚唇裸重唇鱼种群参数,Then\_nls 法计算所得自然死亡系数为  $0.65 \text{ 年}^{-1}$ ,置信区间为(0.36, 1.19);Then\_VBGF 法计算所得自然死亡系数为  $0.18 \text{ 年}^{-1}$ ,置信区间为(0.10, 0.33);Hamel\_Amax 法计算所得自然死亡系数为  $0.60 \text{ 年}^{-1}$ ,置信区间为(0.33, 1.09);Hamel\_k 法计算所得自然死亡系数为  $0.15 \text{ 年}^{-1}$ ,置信区间为(0.08, 0.27);GSI 法计算所得自然死亡系数为  $0.09 \text{ 年}^{-1}$ ,置信区间为(0.05, 0.16)。用 NMT 计算上述 5 个自然死亡系数值的加权组合值为  $0.23 \text{ 年}^{-1}$ ,相应置信区间为(0.15, 0.34)。此外,从不同计算方法所得厚唇裸重唇鱼自然死亡系数及其加权组合值在对数和实数空间的分布图可以看出,基于不同生活史参数(包括  $t_{max}$ 、 $K$ 、 $L_{\infty}$ 、 $GSI$ )计算得到的 5 个自然死亡系数在对数(图 4a)与实数(图 4b)空间内

均呈多峰分布，而使用 NMT 计算所得加权组合值与上述 5 个自然死亡系数相比，其在对数(图 4a)与实数(图 4b)空间内均呈相对居中的单一分布。

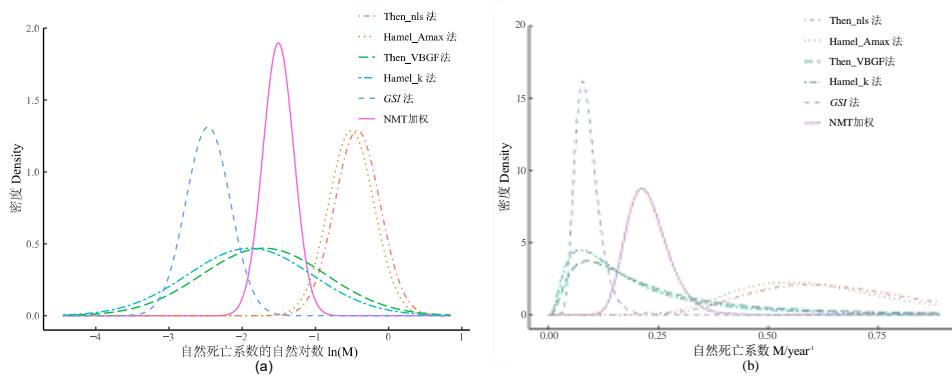


图 4 不同计算方法所得厚唇裸重唇鱼自然死亡系数估计值及其加权组合值在对数(a)和实数空间(b)内的分布  
Fig.4 The distribution of estimations from different methods and their weighted combination instantaneous natural mortality rate values of *G.pachycheilus* in logarithmic (a) and real number space (b)

本研究以上述 5 个自然死亡系数的 NMT 加权组合值(即 0.23 年<sup>-1</sup>)为自然死亡系数，并以总死亡系数减去自然死亡系数的差值记作捕捞死亡系数，当总死亡系数取加权线性回归法的 0.89 年<sup>-1</sup>时，对应捕捞死亡系数为 0.66 年<sup>-1</sup>；当总死亡系数取 Chapman-Robson 法的 0.88 年<sup>-1</sup>时，对应的捕捞死亡系数为 0.65 年<sup>-1</sup>；当总死亡系数取 Beverton-Holt 法的 0.51 年<sup>-1</sup>时，对应的捕捞死亡系数为 0.28 年<sup>-1</sup>。

#### 2.4 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群特定年龄和性别组合下的自然死亡系数

本研究 189 尾厚唇裸重唇鱼样本中，雌性和雄性的最小性成熟个体对应体长分别为 202.0mm 和 220.0mm，对应体重分别为 105.0g 和 133.0g<sup>[15]</sup>。性成熟度达 50%时的对应雌雄性体长分别为 226.9mm 和 241.4mm，对应公式 7 中的  $\beta_s$  值分别取 0.068 和 0.053(图 5)。雌性与雄性厚唇裸重唇鱼的  $M_{mat,s}$  的值分别为 0.23 年<sup>-1</sup> 和 0.25 年<sup>-1</sup>。为了方便比较并可视化厚唇裸重唇鱼的自然死亡系数在较长的时间跨度内因年龄增长和性别差异产生的变化及其趋势，将自然死亡系数(范围为 0 至 $\infty$ )转换为对应的自然死亡率(范围为 0 至 1)。Maunder 模型结果显示，雅砻江中游雌性与雄性厚唇裸重唇鱼自然死亡系数的变化趋势基本一致，仔稚鱼时期都有极高的自然死亡率，随着年龄的增长逐渐下降，至 4 龄左右再次升高，且均在 5—6 龄段达到峰值(即雌性自然死亡率峰值为 21.20%，对应年龄为 5.09；雄性自然死亡率峰值为 18.93%，对应年龄为 5.48)，此后逐渐降低，并变平缓(图 6)。此外，Maunder 模型结果还显示雌性厚唇裸重唇鱼的自然死亡率(或自然死亡系数)仅在 4.31 至 5.71 龄时高于雄性的(图 6)。换言之，雅砻江中游雌性厚唇裸重唇鱼的自然死亡率(或自然死亡系数)仅在 5 龄时高于雄性的，其他年龄均小于雄性。

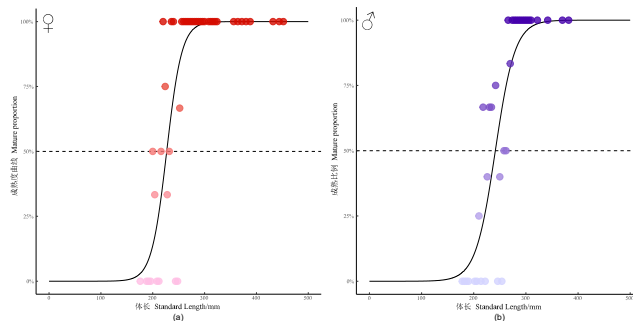


图 5 雅砻江中游雌性(a)与雄性(b)厚唇裸重唇鱼的性成熟度曲线  
Fig.5 Maturity curves of male and female *G.pachycheilus* from the middle reach of Yalong River

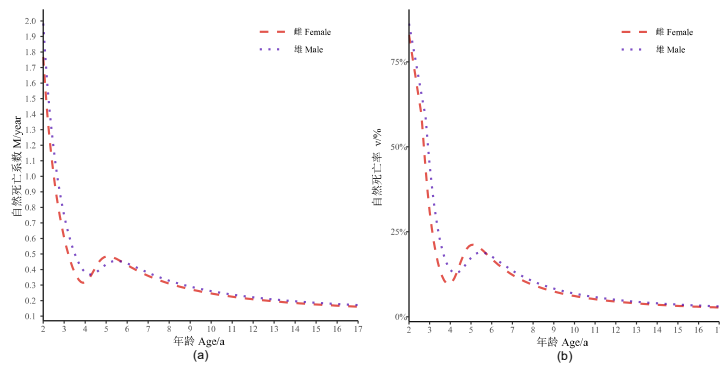


图 6 基于 Maunder 模型的雅砻江中游雌性与雄性厚唇裸重唇鱼不同年龄的自然死亡系数(a)与自然死亡率(b)  
 Fig.6 Instantaneous natural mortality rate (a) and natural mortality rate (b) at different ages of male and female *G.pachycheilus* from the middle reach of Yalong River according to Maunder Model

## 2.5 不同裂腹鱼类自然死亡系数比较

本研究共计算了 18 种裂腹鱼类的 26 个资源群体的自然死亡系数，其范围在 0.13-0.44 年<sup>-1</sup>之间(表 4)。按照厚唇裸重唇鱼的自然死亡系数为 0.23 年<sup>-1</sup>，其总体处于中游水平。此外，本研究共计算了 14 种裂腹鱼类的 19 个调查群体雌性与雄性群体的自然死亡系数，除少数群体(包括错鄂湖的错鄂裸鲤 *Gymnocypris cuoensis*，色林错湖的色林错裸鲤 *G. selincuoensis*，以及伊犁河的伊犁裂腹鱼 *Schizothorax pseudoaksaiensis*)雌雄性群体的自然死亡系数接近外，其余群体均表现出雌性裂腹鱼的自然死亡系数小于雄性的特征(图 7)。

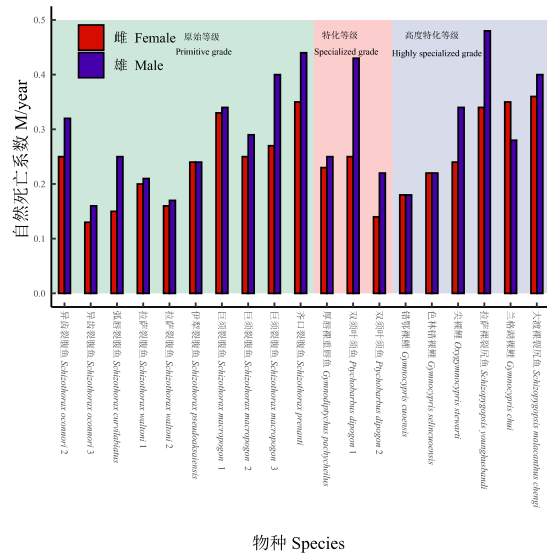


图 7 14 种裂腹鱼类的 19 个调查群体雌性与雄性群体的自然死亡系数  
 Fig.7 The instantaneous natural mortality rate of female and male stocks of 19 survey stocks belonging to 14 Schizothoracinae fish species

按照曹文宣<sup>[34]</sup>根据裂腹鱼类鳞片有无和分布、触须数量、下咽齿数量对裂腹鱼类的特化等级分级，即包括原始等级(如裂腹鱼属 *Schizothorax*、扁吻鱼属 *Aspiorhynchus* 等)、特化等级(如裸重唇鱼属 *Gymnodiptychus*、叶须鱼属 *Ptychobarbus* 等)和高度特化等级(如裸鲤属 *Gymnocypris*、裸裂尻属 *Schizopygopsis*、尖裸鲤属 *Oxygymnocypris* 等)，本研究把上述 18 种裂腹鱼按进化等级进行了分类统计，并发现处于高度特化等级的裸裂尻属、裸鲤属、尖裸鲤属，以及处于特化等级的叶须鱼属和裸重唇鱼属的裂腹鱼自然死亡系数普遍较高(图 8)。尤其当去掉采样时间较早的调查数据时，例如 1998 年采集的错鄂裸鲤，以及 1997 至 1998 年采集的色林错裸鲤后，这一现象将更加明显。

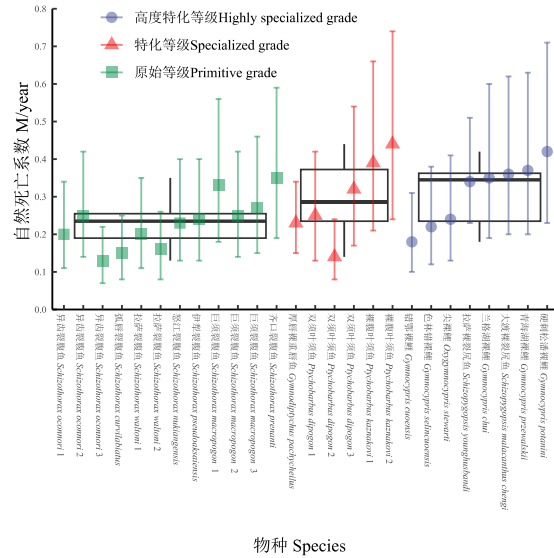


图 8 18 种不同特化等级裂腹鱼类的 26 个调查群体的自然死亡系数及其箱线图  
 Fig.8 The instantaneous natural mortality rate and boxplots of 26 survey stocks belonging to 18 Schizothoracinae fish species divided by different specialization levels

图中误差线表示 95%置信区间; 资源群体的自然死亡系数区分雌雄时, 使用雌性群体的估值进行比较  
 The error bars in the figure represent the 95% confidence intervals; when it was needed to distinguish the instantaneous natural mortality rate of female and male stocks, the estimations of the female stocks were used for comparison

### 3 讨论

#### 3.1 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼死亡参数估算方法的可靠性

3.1.1 总死亡系数估算 本研究使用了经过初步筛选的 3 种方法, 包括加权线性回归法、Chapman-Robson 法、Beverton-Holt 法, 用于估算雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的总死亡系数。其中, 加权线性回归法与 Chapman-Robson 法主要依据种群的年龄结构数据完成估算<sup>[24]</sup>, 而 Beverton-Holt 法主要依据种群的体长结构数据完成估算<sup>[3]</sup>。一般而言, 在应用上述估算方法时, 除了要满足种群平衡态假设外, 还要求≥全面补充年龄(本研究为 5 龄)的所有个体被渔具所捕获的概率应相等, 即用于估算总死亡系数的渔获群体应是对完整种群的一个简单且随机的抽样<sup>[32]</sup>。此外, 渔获群体的代表性主要受两个因素的影响, 首先是针对大龄样本的取舍, 其次便是全面补充年龄的正确评估<sup>[24]</sup>。一般而言, 渔获群体中往往会包含零星的大龄样本(例如有关异齿裂腹鱼 *S. oconnori*<sup>[40]</sup>和拉萨裂腹鱼 *S. waltoni*<sup>[45]</sup>的调查研究), 这类大龄样本的存在具有一定偶然性, 将其纳入计算会明显降低种群总死亡系数的估算数值。因此, 研究人员在估算总死亡系数时通常会排除这类零星出现的大龄样本, 或尽量降低大龄样本对总死亡系数估算的影响<sup>[24]</sup>。本研究所使用的加权线性回归法, 就是通过降低大龄样本的权重进而达到减小其对总死亡系数估算影响的目的。然而, 另据李筱芹等<sup>[15]</sup>研究发现当下雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群具有年龄结构简单化与低龄化的特征, 且本研究所涉及样本也不存在孤立分布的大龄样本, 从而使得应用加权线性回归方法计算总死亡系数的意义受到了一定限制。

众所周知, 受渔具网目尺寸或鱼类小型个体具有不同于性成熟个体时空分布格局的影响, 小于全面补充年龄的鱼类个体往往会以较低的概率被捕获, 进而使得那些未被捕获个体并不能被用于种群总死亡系数的估算。尽管当 Smith 等<sup>[24]</sup>尝试将渔获曲线峰值年龄+1 设为全面补充年龄时, 发现 Chapman-Robson 法的估算结果会更准确, 但是考虑到本研究所涉及厚唇裸重唇鱼种群低龄化所引起的年龄结构数据及其估算结果的“不确定性”问题, 我们在使用 Chapman-Robson 法估算总死亡系数时, 最终还是将峰值年龄设为全面补充年龄, 所得总死亡系数的计算结果为 0.88 年<sup>-1</sup>。此外, 本研究使用 Beverton-Holt 法估算的总

死亡系数为 0.51 年<sup>-1</sup>，较 Chapman-Robson 法估算结果偏低。上述结果与 Then 等<sup>[59]</sup>得出的 Beverton-Holt 法倾向于高估总死亡系数的推断相悖。主要原因是网具的选择性使得较大体型个体较容易被捕获，导致样本平均体长被高估，未能真实反映野外种群的体长结构，最终造成对种群总死亡系数的低估。与基于渔获曲线的加权线性回归法和 Chapman-Robson 法相比，Beverton-Holt 法要正确评估目标种群的“实际平均体长”更加困难，因此其往往也更难准确估算种群的总死亡系数。同时，由于 Beverton-Holt 法还引入了 Von Bertalanffy 生长方程中的部分参数(包括  $K$  和  $L_{\infty}$ )，其又间接要求生长方程需要准确计算，且生长参数不存在个体或时空差异，这又为使用 Beverton-Holt 法估算总死亡参数引入了另一组不确定性因素。

另外，除渔获曲线方法本身所具有的优越性外，其他研究也支持了雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群具有较高总死亡系数的结论。例如，李筱芹等<sup>[15]</sup>研究了 2020 至 2021 年在雅砻江中游所采集厚唇裸重唇鱼样本后，发现其种群结构呈现出年龄结构低龄化、体型小型化，种群结构简单化的特点；罗杰<sup>[37]</sup>分析了 2017 至 2018 年在雅砻江中游所采集鱼类样本的群落结构后，发现厚唇裸重唇鱼的数量占比仅为 1.04%( $n=44$  尾)，而同样是裂腹鱼类的长丝裂腹鱼(*Schizothorax dolichonema*)和齐口裂腹鱼(*S. prenanti*)却分别占比 32.62%( $n=1379$  尾)和 33.23%( $n=1405$  尾)<sup>[37]</sup>。综合上述 2 项研究的结果不难发现雅砻江中游现有厚唇裸重唇鱼种群所面临的环境阻力可能较高，且叠加厚唇裸重唇鱼自身所具有的环境适应能力较低<sup>[15, 16]</sup>，其种群的总死亡系数应该较高。总之，在本研究 3 种总死亡系数估算方法所得结果中，我们认为与 Beverton-Holt 法相比，加权线性回归法和 Chapman-Robson 法能够更加准确地估算雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的总死亡系数，此时总死亡系数在 0.88—0.89 年<sup>-1</sup> 之间，对应年平均死亡率在 58.52—58.93% 之间，且这一结果也反映出雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群在 2021 年之前，即成为国家二级保护动物前的死亡水平与特征。

**3.1.2 自然死亡系数估算** 一般而言，从总死亡系数中正确地分离出自然死亡系数和捕捞死亡系数是很困难的，因此为了准确估算自然死亡系数，从上个世纪八十年代至今研究人员已经建立了许多不同方法<sup>[7, 8, 60]</sup>。其中，尝试将不同鱼类生活史参数与自然死亡系数之间建立相关关系，一直是用于构建估算目标鱼类自然死亡系数经验公式的主要方式<sup>[6]</sup>。这类估算方法种类繁多，Maunder 等<sup>[6]</sup>对已发表的自然死亡系数估算方法和公式进行比较分析后，根据估算结果的可靠性推荐了其中的 5 个公式。本研究使用了 Then\_nls 法，以及上述 5 个公式中的 4 个，即表 2 中的 Hamel\_Amax 法、Then\_VBGF 法、Hamel\_k 法和 GSI 法分别对雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的自然死亡系数进行了独立估算，所得估值也根据所使用生活史参数的不同而产生了较大差异。

通常认为种群最大年龄与自然死亡系数的关系最为直接与密切，因此基于最大捕获年龄的自然死亡系数估算公式也被认为是更为准确的，在实际应用中其也表现出较高的准确性与可靠性<sup>[26, 27]</sup>。加之裂腹鱼类自然寿命较长的生活史特性，使用最大捕获年龄来估算裂腹鱼类的自然死亡系数也成为了一个理想方案。本研究基于最大捕获年龄的 Then\_nls 法与 Hamel\_Amax 法估算所得自然死亡系数分别为 0.65 年<sup>-1</sup> 和 0.60 年<sup>-1</sup>，这两个结果却明显高估了雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的自然死亡系数。分析原因，我们发现本研究中厚唇裸重唇鱼的最大捕获年龄仅为 9 龄，显著小于现有研究发现的厚唇裸重唇鱼最长寿命(即 17 龄)<sup>[15, 61, 62]</sup>，这是引起厚唇裸重唇鱼自然死亡系数被高估的重要因子。此外，针对未开发或轻微开发状态下鱼类资源常使用基于最大捕获年龄的公式估算其自然死亡系数，且此时的自然死亡系数与总死亡系数相近<sup>[27]</sup>。考虑到本研究中厚唇裸重唇鱼种群已表现出的低龄化与小型化，以及种群当前所面临的环境阻力，可以推测 Then\_nls 法与 Hamel\_Amax 法所得自然死亡系数估值必然包含有非自然死亡，即捕捞死亡的成分。据此推断，在鱼类面临捕捞、污染、栖息地丧失等较大环境阻力的情况下，使用最大捕获年龄容易高估其自然死亡参数。这里还需要指出的是最大捕获年龄不等于种群的实际最大年龄，其往往还与样本采集量有关，而多大的样本采集量才具有足够的代表性目前也尚无定论。Hoenig<sup>[63]</sup>研究发现最大捕获年龄对样本采集量并不敏感，其还认为合理的样本采集量就能够满足自然死亡率的准确估算。因此，根据当前雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的种群结构特征，包括年龄结构(即 4-6 龄个体占比 87.83%)<sup>[15]</sup>，我们推测进一步提高样本采集量对提高最大捕获年龄的作用可能有限。

Pauly<sup>[7]</sup>研究后指出生长越快的鱼类自然死亡水平越高,但生长和死亡的关系在不同鱼种间变化也较大<sup>[26]</sup>,这种关系往往在最大捕获年龄不可靠时用于推测和估算自然死亡系数。本研究基于生长与死亡关系的 Then\_VBGF 法与 Hamel\_k 法估算所得自然死亡系数分别为 0.18 年<sup>-1</sup>和 0.15 年<sup>-1</sup>,上述结果应该低估了当前雅砻江中游厚唇裸重唇鱼群体所面临的严峻生存状况。实际上,根据 Hamel\_Amax 法逆向推算,0.18 年<sup>-1</sup>和 0.15 年<sup>-1</sup>的自然死亡系数对应的最大捕获年龄均应 $\geq 30$ 龄,而 30 龄显然超越了厚唇裸重唇鱼的最长寿命。此外,基于生长参数估算自然死亡系数较小的原因还可能与生长参数拟合的“滞后性”有关,即当前的生长参数拟合结果在一定程度上滞后于实际情况。正如前文所述,雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群目前已表现出初次性成熟个体体型小型化、初次性成熟年龄提前的生态适应性特征<sup>[15]</sup>,这使得 Von Bertalanffy 体长生长方程中的生长系数  $K$  升高以及  $L_{\infty}$  降低,即厚唇裸重唇鱼应以更快的速度接近渐进体长。一般而言,鱼类体型的小型化将导致更高的自然死亡系数,这一推断也在 Ben-Hasan 等<sup>[64]</sup>的研究中得到了证实。然而,鱼类的生长变化是一个长周期的过程,特别是对于裂腹鱼类本身就具有生长缓慢且寿命较长的生长特性,体型小型化和生长加速对种群体长结构的整体影响需要更长的时间来体现与验证,致使生长参数难以反映这一最新生长加速的趋势,进而导致自然死亡系数仅能代表已有的“过去状态”,且估值偏低。例如,叶金清等<sup>[65]</sup>在 2011 至 2012 年对福建管井洋大黄鱼(*Larimichthys crocea*)的生长特征分析时发现相对于上世纪八十年代,大黄鱼群体出现了显著的小型化和低龄化,历经 30 余年对应 Von Bertalanffy 体长生长方程中  $L_{\infty}$  大幅降低、 $K$  增大、生长的拐点年龄提前。本研究中,  $GSI$  法估算所得自然死亡系数同样较小,仅为 0.09 年<sup>-1</sup>。引起这一结果的原因,首先可能与厚唇裸重唇鱼相较于其他裂腹鱼类在繁殖过程中的能量分配较低有关<sup>[66]</sup>;其次本研究所使用的鱼类样本也多采集于冬季,此时厚唇裸重唇鱼的性腺还尚未完全发育,进而使得  $GSI$  被低估了。

已有研究指出基于不同生活史参数的自然死亡系数评估方法能够从不同角度对鱼类自然死亡系数评估提供相应信息,因此不能等同处理这些方法的估算值<sup>[25]</sup>。每种评估方法的计算公式都是在原始数据集的基础上,把生活史参数与对应的准确自然死亡系数估值进行拟合,而不同的生活史参数与自然死亡系数又有不同程度的相关性,这一相关性往往反映在回归模型误差项的标准差  $\sigma$  上,并且对自然死亡系数估算越准确的方法其对应的  $\sigma$  越小<sup>[33]</sup>。NMT 把各评估方法的分布在对数空间内相乘,并标准化得到复合分布时,该复合分布的均值实际上就等于以每种方法的误差项方差的倒数为权(即  $\frac{1}{\sigma^2}$ ,称为逆方差)对多种方法的估值进行组合,且相关程度越高的方法或公式其权重越大<sup>[25]</sup>。因此,这种加权方式能够更好地量化不同自然死亡系数估值在组合值中的贡献率,并有效地解决了基于最大捕获年龄、生长参数和  $GSI$  的方法所形成的多峰分布问题(图 4),从而形成综合的单一估值。在鱼类自然死亡系数的评估中,不同方法所得结果形成多峰分布的情况并不罕见<sup>[9]</sup>,特别是由数据可用性或有限性所引起的自然死亡系数差异较大,且难以取舍的场景中,这种加权组合的方法具有其独特优势,即能够提供一个较可靠和准确的单一估值。同理,本研究中尽管基于最大捕获年龄、生长参数和  $GSI$  的方法对厚唇裸重唇鱼的自然死亡系数估值差异较大,我们在构建复合分布时把所有估值均纳入其中,使用 NMT 计算上述 5 个自然死亡系数的加权组合值,并得到单一估值为 0.23 年<sup>-1</sup>。这一加权组合结果也更好地规避了基于最大捕获年龄方法(包括 Then\_nls 法与 Hamel\_Amax 法)的“过度敏感”所引起的自然死亡系数被高估,以及基于生长参数方法(包括 Then\_VBGF 法与 Hamel\_k 法)的“滞后性”所引起的自然死亡系数被低估。除此之外, Cope 和 Hamel<sup>[9]</sup>还指出在 NMT 中应引入尽量多的参数和方法,这也是我们未来针对长江流域鱼类死亡参数估算研究中需要进一步探讨和努力的方向。

### 3.2 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼及其他裂腹鱼类的死亡特征

本研究结果表明绝大多数裂腹鱼类(包括厚唇裸重唇鱼)都是雌性群体的自然死亡系数低于雄性群体,这一结果既可以从一个调查群体中的最大捕获年龄所对应样本大概率为雌性,也可以从大部分裂腹鱼类雌性群体 Von Bertalanffy 体长生长方程中的  $L_{\infty}$  大于雄性群体得到佐证(附表 1)。此外, Maunders 模型结果表明雅砻江中游厚唇裸重唇鱼雌雄群体在经历早期(即  $< 4$  龄时)高自然死亡率后,自 4 至 8 龄之间会经历一个自然死亡的小高峰,且雌性群体的自然死亡率(或自然死亡系数)仅在 5 龄(具体为 4.31 至 5.71 龄)时高

于雄性群体,其他年龄均小于雄性群体(图 6)。厚唇裸重唇鱼在雅砻江中游所表现出的上述自然死亡系数变动规律可能与其在该水域的繁殖特性有关。这里需要指出的是,针对鱼类自然死亡系数估算的 Maunder 模型是基于如下 5 项假设所构建的:(1)未成熟鱼类个体的死亡主要受被捕食等因素的影响,且自然死亡系数是体长的负幂函数;(2)鱼类自然死亡系数在性成熟后逐渐增加;(3)鱼类性腺成熟系数的变动规律符合 logistic 曲线的变化特征;(4)鱼类自然死亡系数在繁殖期会有性别差异,但未成熟个体不受影响或受影响较小;(5)由衰老引发的死亡比起繁殖可以忽略不计<sup>[6]</sup>。众所周知,裂腹鱼类的生态对策多属  $K$  选择,生殖能量分配较多,且有溯河洄游的繁殖习性<sup>[67]</sup>,因此 Maunder 模型分配给生殖项的权重较高是合理的,并且 Maunder 模型把衰老死亡作为影响自然死亡系数的次要因素,也符合当前雅砻江中游厚唇裸重唇鱼低龄化的种群结构特点。综合上述研究结果,并结合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年龄均为 4 龄的客观事实<sup>[15]</sup>,我们认为 Maunder 模型适用于厚唇裸重唇鱼在特定性别和年龄组合下的自然死亡系数估算,其估算结果可信度较高。

裂腹鱼类是伴随着青藏高原的隆起而逐渐分化形成的适应高原冷水环境的鱼类,其是由原始类鲃亚科鱼类进化而来<sup>[6]</sup>。根据本研究的估算结果,我们发现裂腹鱼类自然死亡系数分布于 0.13-0.44 年<sup>-1</sup>之间,且厚唇裸重唇鱼的自然死亡系数(即 0.23 年<sup>-1</sup>)处于中等水平(图 8)。上述研究结果还表明同一种裂腹鱼类(如异齿裂腹鱼、双须叶须鱼 *P. dipogon*)的自然死亡系数不仅存在年际变化,在不同调查流域同样存在一定的差异,据此推断除不同裂腹鱼类的内禀特征(包括生长特性、摄食习性、繁殖特性等基础生物学特征)外,时空运转所引起的环境因素变化也是引发裂腹鱼类自然死亡的一个重要因素。上世纪 80 年代,曹文宣<sup>[34]</sup>便论证了随着海拔升高,裂腹鱼类向着鳞片退化、下咽齿行数减少和触须减少的演化趋势,并据此把裂腹鱼亚科各属分为原始、特化和高度特化三个等级。根据本研究现有分析和统计结果,我们发现裂腹鱼类(包括厚唇裸重唇鱼)的自然死亡系数还表现出与其特化等级相关的变化趋势,表现为特化等级越高其自然死亡系数越大,具体可以总结为 2 点:(1)属于高度特化和特化等级裂腹鱼类的自然死亡系数普遍偏高。尽管个别裂腹鱼类有着较低的自然死亡水平,但应注意其采样时间是在上世纪 90 年代之前,而至今相应区域的气候与环境已发生较大改变,其死亡特征与现在相比可能也已产生了较大差异。此外,本研究中双须叶须鱼<sup>[46-48]</sup>所表现出的随调查时间的延后,其自然死亡系数逐渐升高的现象也印证了上述推断。(2)属于原始等级裂腹鱼类的自然死亡系数范围较广。分析原因,我们认为这一现象可能与属于原始等级的裂腹鱼种类较多、分布范围较广(即高、低海拔流域皆有分布),所处栖息地类型多样化,且环境条件差异较大有关。尤其是那些分布在青藏高原周边,且受人类活动影响较大的裂腹鱼类,这一现象也通过部分原始等级裂腹鱼类偏低的最大捕获年龄得到印证,如本研究所涉及异齿裂腹鱼的雅鲁藏布江群体(分布海拔 5000m)<sup>[40]</sup>和拉萨河群体(分布海拔 4000m)<sup>[38]</sup>,其对应自然死亡系数分别为 0.13 年<sup>-1</sup>与 0.20 年<sup>-1</sup>。

### 3.3 针对我国裂腹鱼类死亡参数估算的不足与展望

根据现有文献统计,我国在内陆与海洋鱼类的种群生物学及其动态研究中,有关死亡参数估算或死亡特性研究长期以来是被忽视的,且多数研究也仅是对前人提出公式或模型的直接套用,缺乏对评估结果的可靠性评价及死亡特征的深入分析<sup>[68]</sup>。本研究应用当下有关鱼类死亡参数估算的最新研究成果对雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群的总死亡系数、自然死亡系数及其相应估算结果的可靠性进行了评估,并对死亡系数在鱼类性别间的差异进行了分析。然而,本研究针对总死亡系数的评估仍然是在平衡态假设的场景中进行的,这类评估方法在应用于正在经历栖息环境巨变的目标鱼类种群或群体时,其估算结果的准确性与可靠性将会受到一定影响<sup>[32]</sup>。此外,本研究基于渔获曲线的总死亡系数估算方法受渔具选择性假设(“刀刃型”的选择性,即全面补充年龄之后各年龄组有相同的捕获几率<sup>[2]</sup>)的限制而仅使用渔获曲线的下降支进行了估算,而 Thorson 和 Prager<sup>[69]</sup>所提出的方法(假设渔具具有 logistic 的选择性)却能有效地利用渔获曲线上分支所蕴含的信息,其估算结果相比传统渔获曲线方法往往会更准确。考虑到厚唇裸重唇鱼低龄个体( $\leq 2$  龄)的缺失,本研究并未使用上述总死亡系数估算方法。因此,未来在针对我国内陆裂腹鱼类死亡参数估算与死亡特征研究时,如果渔获信息足够完善可以尝试使用非平衡态下,或是包含了渔获曲线上分支的总死亡系数估算方法。

另外,本研究在横向比较不同裂腹鱼自然死亡系数时,其他裂腹鱼类的生活史参数均来自文献记载数据,由于不同研究在鱼类样本量、年龄鉴定材料,甚至 Von Bertalanffy 生长方程拟合方法上存在一定差异,使得不同裂腹鱼类自然死亡系数估算结果的准确性受到影响,进而限制了本研究对我国裂腹鱼类死亡特征的深入比较与分析。后续研究应在尽量保证生活史参数处理和获取方式一致,且同时的情况下,开展不同裂腹鱼类自然死亡系数的估算及其结果的可靠性比较。此外,除特化等级外,还应针对不同或同一流域、不同食性的非同种裂腹鱼类,或不同流域的同种裂腹鱼类自然死亡系数进行统计学比较与分析。这里还需指出的是受厚唇裸重唇鱼现有数据的限制(包括总调查样本数量,以及 $\leq 2$ 龄和 $\geq 10$ 龄样本的缺失等),本研究使用 NMT 加权方法仅组合了 5 种评估方法的估算值,其中 4 种方法(包括 Hamel\_k 法、Hamel\_Amax 法、Then\_VBGF 法和 Then\_nls 法)均基于同一数据集开发而来,且前两者与后两者仅在数据转换上存在差异,致使实际使用的有效数据量受到限制。因此,为了有效提高鱼类自然死亡系数评估的全面性、可靠性与准确性,未来研究中还应尽量纳入涉及更多生活史参数的其他评估方法。

最后,我们注意到造成鱼类总死亡系数或自然死亡系数估算值存在误差的原因,还有一部分是由评估公式或模型在跨物种应用时所引起的<sup>[9]</sup>。换言之,如果用于构建该公式或模型数据集所使用的鱼类与目标鱼类的死亡特性相近则估算结果会更准确,否则误差会更大。基于我国裂腹鱼类地理分布上的特殊性(即青藏高原及其周边),以及其独特的生活史特征(包括寿命长、生长缓慢、性成熟晚等)和系统发育关系,我们推测绝大多数裂腹鱼类的死亡特征应该是相近的。基于此,我们认为未来在评估我国裂腹鱼类自然死亡系数时,可以在尝试构建不同裂腹鱼类自然死亡系数数据集的基础上,结合不同生活史参数构建适用于我国裂腹鱼类通用且专属的自然死亡系数评估公式或模型。截至目前,全世界有统计的裂腹鱼亚科鱼类共有 122 个种及亚种,我国就分布有 99 种<sup>[67]</sup>,并且我国针对裂腹鱼类的科学调查开展较早,研究内容也涉及其生活史特征的多个方面,积累有丰富的历史文献资料。另外,由于青藏高原特殊的地理位置,及其周边宗教和经济因素限制,绝大多数裂腹鱼类的历史数据可被认为是未开发或轻微开发状态下采集的,此时其总死亡系数可视为自然死亡系数(如异齿裂腹鱼<sup>[40]</sup>)。综上,我们认为单独为我国裂腹鱼类总结一套通用的自然死亡系数评估方法总体可行,并在此基础上把自然死亡系数设为我国裂腹鱼类种群动态评估的一个重要指标,这也是未来我们要努力推进与实践的方向。

## 4 结论

综合本研究所有研究结果,在针对雅砻江中游厚唇裸重唇鱼种群总死亡系数估算时,我们发现加权线性回归法和 Chapman-Robson 法的评估结果比 Beverton-Holt 法更可靠,且估算的总死亡系数在 0.88—0.89 年<sup>-1</sup>之间,对应年平均总死亡率在 58.52—58.93%之间。在针对自然死亡系数估算时,我们发现基于最大捕获年龄(包括 Then\_nls 法与 Hamel\_Amax 法)与基于生长参数的方法(包括 Then\_VBGF 法与 Hamel\_k 法)会使自然死亡系数分别被高估与低估,而结合了多种评估方法的 NMT 加权方法更适合用来评估厚唇裸重唇鱼的自然死亡系数。此时,自然死亡系数为 0.23 年<sup>-1</sup>,对应年平均自然死亡率分别为 15.29%(总死亡系数取 0.88 年<sup>-1</sup>时)和 15.23%(总死亡系数取 0.89 年<sup>-1</sup>时)。因此,雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的捕捞死亡系数在 0.65—0.66 年<sup>-1</sup>之间,对应年平均捕捞死亡率在 43.23—43.70%之间。此外,雌性厚唇裸重唇鱼的自然死亡系数总体低于雄性,且大部分裂腹鱼类亦是如此。然而,根据 Maunder 模型结果,我们还发现雌性与雄性厚唇裸重唇鱼在进入繁殖期后会经历一个自然死亡的小高峰,而雌性厚唇裸重唇鱼的自然死亡系数会在 4.71—5.31 龄之间时大于雄性。最后,本研究表明分属原始等级裂腹鱼类的自然死亡系数较低,且分布较离散;与之相比,分属高度特化和特化等级(包括厚唇裸重唇鱼)裂腹鱼类的自然死亡系数普遍较高。上述研究结果将为雅砻江中游厚唇裸重唇鱼野生资源的养护、种群动态评估与管理提供基础数据和技术支持,并为我国裂腹鱼类的死亡参数估算或死亡特征分析提供可行的方法和实例参考。

## 5 附件

附表 1 见电子版 (DOI: 10.18307/2026.0435)。

## 6 参考文献

- 
- [1] Allen M S, Hightower J E. Fish Population Dynamics: Mortality, Growth, and Recruitment. Inland fisheries management in North America. 3rd ed. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 2010.
- [2] 詹秉义. 渔业资源评估. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [3] Beverton R J H, Holt S J. A review of methods for estimating mortality rates in fish populations, with special reference to sources of bias in catch sampling. *Rapp Proces-verb Reun Cons Int Explor Mer*, 1956, 140: 67-83.
- [4] Robson D S, Chapman D G. Catch Curves and Mortality Rates. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1961, 90(2): 181-189. DOI: 10.1577/1548-8659(1961)90[181:CCAMR]2.0.CO;2.
- [5] Starr R M, O'Connell V, Ralston S, et al. Use of Acoustic Tags to Estimate Natural Mortality, Spillover, and Movements of Lingcod (*Ophiodon elongatus*) in a Marine Reserve. *Marine Technology Society Journal*, 2005, 39(1): 19-30. DOI: 10.4031/002533205787521677.
- [6] Maunder M N, Hamel O S, Lee H H, et al. A review of estimation methods for natural mortality and their performance in the context of fishery stock assessment. *Fisheries Research*, 2023, 257. DOI: 10.1016/j.fishres.2022.106489.
- [7] Pauly D. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *ICES Journal of Marine Science*, 1980, 39(2): 175-192. DOI: 10.1093/icesjms/39.2.175.
- [8] Hoenig J M. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fishery Bulletin*, 1983, 81: 898-903.
- [9] Cope J M, Hamel O S. Upgrading from M version 0.2: An application-based method for practical estimation, evaluation and uncertainty characterization of natural mortality. *Fisheries Research*, 2022, 256. DOI: 10.1016/j.fishres.2022.106493.
- [10] 丁瑞华. 四川鱼类志. 成都: 四川科学技术出版社, 1994.
- [11] 张春光. 金沙江流域鱼类. 北京: 科学出版社, 2019.
- [12] 国家林业和草原局, 农业农村部. 《国家重点保护野生动物名录》(2021年2月1日修订). *野生动物学报*, 2021, 42(2): 605-640.
- [13] 张鸮, 曹文宣. 中国生物多样性红色名录: 脊椎动物 第五卷 淡水鱼类. 北京: 科学出版社, 2021.
- [14] Wan Z K, Gan W X, Zhao C X, et al. Comparative studies on age identification materials for *Gymnodiptychus pachycheilus* from the middle reaches of Yalong River. *Journal of Fisheries of China*, 2024, 48(06): 58-71. DOI: 10.11964/jfc.20211113172. [万卓坤, 甘维熊, 赵春娴, 等. 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼不同年龄鉴定材料的比较. *水产学报*, 2024, 48(06): 58-71.]
- [15] Li X Q, Zheng J, Wan Z K, et al. Population structure and growth characteristics of *Gymnodiptychus pachycheilus* in the middle reach of Yalong River. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(16): 6833-6850. DOI: 10.5846/stxb202205181416. [李筱芹, 郑江, 万卓坤, 等. 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.]
- [16] Li X Q, Zeng R K, Feng X, et al. Food organism compositions and feeding characteristics of *Gymnodiptychus pachycheilus* in the middle reach of Yalong River. *Journal of Fisheries of China*, 2025, 49(03): 158-177. DOI: 10.11964/jfc.20230113870. [李筱芹, 曾如奎, 倪达富, 等. 分布于雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的饵料生物组成与摄食特性. *水产学报*, 2025, 49(03): 158-177.]
- [17] Lou Z Y, Qin Y, Wang T, et al. Reproductive Biology and Spawning Habitats of *Gymnodiptychus pachycheilus*. *Fisheries Science*, 2012, 31(1): 32-36. DOI: 10.16378/j.cnki.1003-1111.2012.01.008. [娄忠玉, 秦懿, 王太, 等. 厚唇裸重唇鱼繁殖生物学. *水产科学*, 2012, 31(1): 32-36.]
- [18] Liu F L, Wang Z S, Wang T, et al. Isolation and Characterization of Microsatellite Loci for *Gymnodiptychus pachycheilus* by Illumina HiSeq Sequencing. *Chinese Journal of Zoology*, 2023, 58(6): 817-826. DOI: 10.13859/j.cjz.202322297. [刘峰林, 王泽松, 王太, 等. 基于高通量测序的厚唇裸重唇鱼微卫星分子标记筛选. *动物学杂志*, 2023, 58(6): 817-826.]
- [19] 谢从新. 鱼类学. 北京: 中国农业出版社, 2010.
- [20] 殷名称. 鱼类生态学. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [21] Maccina M J, Bettoli P W. Variation in Largemouth Bass Recruitment in Four Mainstream Impoundments of the Tennessee River. *North American Journal of Fisheries Management*, 1998, 18(4): 998-1003. DOI: 10.1577/1548-8675(1998)0182.0.CO;2.
- [22] Miranda L E, Bettoli P W. Mortality//Analysis and interpretation of freshwater fisheries data. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 2007: 229-277.
- [23] Hoenig J M, Lawing W D, Hoenig N A. Using mean age, mean length and median length data to estimate the total mortality rate.

- 
- ICES CM, 1983, 500(23): 1-11.
- [24] Smith MW, Then AY, Wor C, *et al.* Recommendations for Catch-Curve Analysis. *North American Journal of Fisheries Management*, 2012, 32(5): 956-967. DOI: 10.1080/02755947.2012.711270.
- [25] Hamel OS. A method for calculating a meta-analytical prior for the natural mortality rate using multiple life history correlates. *ICES Journal of Marine Science*, 2015, 72(1): 62-69. DOI: 10.1093/icesjms/fsu131.
- [26] Hamel OS, Cope JM. Development and considerations for application of a longevity-based prior for the natural mortality rate. *Fisheries Research*, 2022, 256. DOI: 10.1016/j.fishres.2022.106477.
- [27] Then A, Hoenig JM, Hall NG, *et al.* Evaluating the predictive performance of empirical estimators of natural mortality rate using information on over 200 fish species. *Ices Journal Of Marine Science*, 2015, 72(1): 82-92. DOI: 10.1093/icesjms/fsu136.
- [28] Gunderson DR, Dygert PH. Reproductive effort as a predictor of natural mortality rate. *ICES Journal of Marine Science*, 1988, 44(2): 200-209. DOI: 10.1093/icesjms/44.2.200.
- [29] Maunder M N. Proposed formulation for age-specific patterns in natural mortality. Brodziak J K T, Ianelli J N, Lorenzen K, Methot R D eds. 2011. Estimating natural mortality in stock assessment applications. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-F/SPO-119, 2011, 38.
- [30] Gulland J. Natural mortality and size. *Marine Ecology Progress Series*, 1987, 39: 197-199. DOI: 10.3354/meps039197.
- [31] Lorenzen K. The relationship between body weight and natural mortality in juvenile and adult fish: a comparison of natural ecosystems and aquaculture. *Journal of Fish Biology*, 1996, 49(4): 627-642. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1996.tb00060.x.
- [32] Ogle DH. Introductory fisheries analyses with R. New York: Chapman and Hall/CRC, 2016.
- [33] 贾俊平. 统计学: 基于 R. 北京: 中国人民大学出版社, 2014.
- [34] 曹文宣, 陈宜瑜, 武云飞, 等. 裂腹鱼类的起源和演化及其与青藏高原隆起的关系//青藏高原隆起的时代, 幅度和形式问题. 北京: 科学出版社, 1981.
- [35] 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. 昆明: 云南大学, 2020.
- [36] 王程欣. 伊犁裂腹鱼年龄生长、繁殖及与其它两种裂腹鱼骨骼差异的研究. 阿拉尔: 塔里木大学, 2023.
- [37] 罗杰. 雅砻江中游鱼类群落结构及齐口裂腹鱼生长特性和遗传结构分析. 成都: 四川农业大学, 2019.
- [38] 贺舟挺. 西藏拉萨河异齿裂腹鱼年龄与生长的研究. 武汉: 华中农业大学, 2006.
- [39] Yao JL, Chen YF, Chen F, *et al.* Age and Growth of an Endemic Tibetan Fish, *Schizothorax o'connori*, in the Yarlung Tsangpo River. *Journal of Freshwater Ecology*, 2009, 24(2): 343-345. DOI: 10.1080/02705060.2009.9664303.
- [40] 马宝珊. 异齿裂腹鱼个体生物学和种群动态研究[学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2011.
- [41] Wang J, Zhang FB, Hu HM, *et al.* Characteristics of age and growth of *Schizothorax curvilabiatus* in the lower reaches of the Yarlung Zangbo River. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2022, 46(12): 1770-1779. DOI: 10.7541/2022.2021.060. [王健, 张富斌, 胡华明, 等. 雅鲁藏布江下游弧形裂腹鱼的年龄结构与生长特性. 水生生物学报, 2022, 46(12): 1770-1779.]
- [42] Zhu XF, Chen YF. Preliminary study on the age and growth characteristics of *Schizothorax macropogon*. *Chinese Journal of Zoology*, 2009, 44(3): 76-82. DOI: 10.13859/j.cjz.2009.03.028. [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.]
- [43] 刘洁雅. 西藏巨须裂腹鱼个体生物学和种群动态研究[学位论文]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2016.
- [44] Qiu H, Chen YF. Age and growth of *Schizothorax waltoni* in the Yarlung Tsangpo River in Tibet, China. *Ichthyological Research*, 2009, 56(3): 260-265. DOI: 10.1007/s10228-009-0096-z.
- [45] 周贤君. 拉萨裂腹鱼个体生物学和种群动态研究[学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2014.
- [46] 杨鑫. 雅鲁藏布江双须叶须鱼年龄生长、食性和种群动态研究[学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2015.
- [47] Liu LL, Liu HP, Wang XX, *et al.* Age and growth characteristics of *Ptychobarbus dipogon* in Tibet. *Biotic Resources*, 2020, 42(6): 617-628. DOI: 10.14188/j.ajsh.2020.06.002. [刘乐乐, 刘海平, 王纤纤, 等. 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.]
- [48] 王强, 王旭歌, 朱龙等. 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.
- [49] Li F, Yang DG, He YF, *et al.* Age and growth of *Ptychobarbus kaznakovi* in the Zengqu River. *Freshwater Fisheries*, 2016, 46(6):

- 39-44+63. DOI: 10.13721/j.cnki.dsyy.2016.06.007. [李飞, 杨德国, 何勇凤, 等. 赠曲裸腹叶须鱼的年龄与生长. 淡水渔业, 2016, 46(6): 39-44+63.]
- [50] 王宇峰. 金沙江上游裸腹叶须鱼年龄与生长的研究[学位论文]. 成都: 四川农业大学, 2016.
- [51] 霍斌. 尖裸鲤个体生物学和种群动态学研究[学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2014.
- [52] 张武学, 杨长锁, 庞卫东, 等. 青海湖裸鲤年龄与生长的研究. 青海畜牧兽医杂志, 1993(6): 18-21.
- [53] Chen YF, He DK, Cao WX, *et al.* Growth of Selincuo Schizothoracini (*Gymnocypris selincuoensis*) in Selincuo Lake, Tibetan Plateau. *Current Zoology*, 2002(5): 667-676. DOI: 10.3969/j.issn.1674-5507.2002.05.013. [陈毅峰, 何德奎, 曹文宣, 等. 色林错裸鲤的生长. 动物学报, 2002(5): 667-676.]
- [54] Yang JS, Chen YF, He DK, *et al.* Studies on age determination and growth characteristics of *Gymnocypris cuoensis*. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2002(4): 378-387. DOI: 10.3321/j.issn:1000-3207.2002.04.010. [杨军山, 陈毅峰, 何德奎, 等. 错鄂裸鲤年龄与生长特征的探讨. 水生生物学报, 2002(4): 378-387.]
- [55] Liu F, Mou ZB, Zhang C, *et al.* Age and growth of *Gymnocypris chuini* the Lang Tso, Tibet. *Sichuan Journal of Zoology*, 2019, 38(4): 425-432. DOI: 10.11984/j.issn.1000-7083.20180365. [刘飞, 牟振波, 张驰, 等. 西藏浪错兰格湖裸鲤的年龄与生长. 四川动物, 2019, 38(4): 425-432.]
- [56] 聂媛媛. 安宁河硬刺松潘裸鲤年龄、生长与繁殖特性研究[学位论文]. 大连: 大连海洋大学, 2018.
- [57] 段友健. 拉萨裸裂尻鱼个体生物学和种群动态研究[学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2015.
- [58] 胡华锐. 绰斯甲河大渡裸裂尻鱼年龄与生长特性和繁殖群体生物学研究[学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2012.
- [59] Then AY, Hoenig JM, Gedamke T, *et al.* Comparison of Two Length-Based Estimators of Total Mortality: A Simulation Approach. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2015, 144(6): 1206-1219. DOI: 10.1080/00028487.2015.1077158.
- [60] Roff DA. The Evolution of Life History Parameters in Teleosts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1984, 41(6): 989-1000. DOI: 10.1139/f84-114.
- [61] Wu YF, Tan QJ. Characteristics of the fish-fauna of the characteristics of Qinghai-Xizang Plateau and its geological distribution and formation. *Current Zoology*, 1991(2): 135-152. [武云飞, 谭齐佳. 青藏高原鱼类区系特征及其形成的地史原因分析. 动物学报, 1991(2): 135-152.]
- [62] 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.
- [63] Hoenig JM. Should Natural Mortality Estimators Based on Maximum Age Also Consider Sample Size? *Transactions of the American Fisheries Society*, 2017, 146(1): 136-146. DOI: 10.1080/00028487.2016.1249291.
- [64] Ben-Hasan A, Vahabzadeh A, Burt JA, *et al.* Fishery implications of smaller asymptotic body size: Insights from fish in an extreme environment. *Fisheries Research*, 2024, 271. DOI: 10.1016/j.fishres.2023.106918.
- [65] Ye JQ, Xu ZL, Chen JJ, *et al.* Resources status analysis of large yellow croaker in Guanjin yang using von Bertalanffy growth equation and fishing mortality parameters. *Journal of Fisheries of China*, 2012, 36(2): 238-246. DOI: 10.3724/SP.J.1231.2012.27640. [叶金清, 徐兆礼, 陈佳杰, 等. 基于生长和死亡参数变化的官井洋大黄鱼资源现状分析. 水产学报, 2012, 36(2): 238-246.]
- [66] Li XQ, Zeng RK, Ni DF, *et al.* Reproductive characteristics and population growth potential of *Gymnodiptychus pachycheilus* in the middle reach of the Yalong River. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2024, 31(11): 1291-1305. DOI: 10.12264/JFSC2024-0069. [李筱芹, 曾如奎, 倪达富, 等. 雅砻江中游厚唇裸重唇鱼的繁殖特性与种群增长潜力. 中国水产科学, 2024, 31(11): 1291-1305.]
- [67] Ma BS, Wei KJ, Zhao TY, *et al.* Research progress on the systematic evolution and plateau adaptation of schizothoracine fishes. *Journal of Lake Sciences*, 2023, 35(3): 808-820. DOI: 10.18307/2023.0304. [马宝珊, 魏开金, 赵天一, 等. 裂腹鱼类系统进化及高原适应性研究进展. 湖泊科学, 2023, 35(3): 808-820.]
- [68] 赵长浩. 西北太平洋秋刀鱼生长、死亡与资源状况初步研究[学位论文]. 上海: 上海海洋大学, 2023.
- [69] Thorson JT, Prager MH. Better Catch Curves: Incorporating Age-Specific Natural Mortality and Logistic Selectivity. *Transactions of the American Fisheries Society*, 2011, 140(2): 356-366. DOI: 10.1080/00028487.2011.557016.

附表 1 不同裂腹鱼类的自然死亡系数比较  
 Append. Tab.1 Comparison of the instantaneous natural mortality rate among different Schizothoracinae fishes

特化的等级	采样时间	采样流域	物种	针对同一物种的 不同研究编号	K		L <sub>∞</sub> (cm)		t <sub>max</sub>		M		LC		UC		文献来源
					♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂			
specialization level	sampling time	sampling basin	species	code of different research for the same species	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	references
原始等级	2017	怒江	怒江裂腹鱼 <i>Schizothorax nukiangensis</i>		0.030		77.650		22		0.23		0.13		0.40		[35]
Primitive grade	2021-2022	特克斯河	伊犁裂腹鱼 <i>Schizothorax pseudoaksaiensis</i>		0.049	0.055	73.771	66.996	23	23	0.24	0.24	0.13	0.13	0.40	0.40	[36]
	2017-2018	雅砻江中游	齐口裂腹鱼 <i>Schizothorax prenanti</i>		0.067	0.089	64.160	46.780	15	12	0.35	0.44	0.19	0.24	0.59	0.74	[37]
	2003	拉萨河	异齿裂腹鱼 <i>Schizothorax oconnori</i>	1	0.090		55.400		23		0.20		0.11		0.34		[38]
	2005-2006	雅鲁藏布江	异齿裂腹鱼 <i>Schizothorax oconnori</i>	2	0.110	0.130	49.240	44.900	24	18	0.25	0.32	0.14	0.17	0.42	0.55	[39]
	2008-2009	雅鲁藏布江	异齿裂腹鱼 <i>Schizothorax oconnori</i>	3	0.080	0.100	57.690	49.970	50	40	0.13	0.16	0.07	0.09	0.22	0.27	[40]
	2015-2016	雅鲁藏布江	弧唇裂腹鱼 <i>Schizothorax curvilabiatus</i>		0.090	0.090	59.020	57.530	43	23	0.15	0.25	0.08	0.14	0.25	0.43	[41]
	2004	雅鲁藏布江	巨须裂腹鱼 <i>Schizothorax macropogon</i>	1	0.060	0.070	65.680	49.620	16		0.33	0.34	0.18	0.18	0.56	0.57	[42]
	2008-2009	雅鲁藏布江	巨须裂腹鱼	2	0.120	0.090	52.300	64.800	24	19	0.25	0.29	0.14	0.16	0.42	0.50	[43]

			<i>Schizothorax macropogon</i>															
	2012	雅鲁藏布江	巨须裂腹鱼	3	0.190	0.220	44.600	42.850	23	15	0.27	0.40	0.15	0.22	0.46	0.68	[43]	
			<i>Schizothorax macropogon</i>															
	2004-2006	雅鲁藏布江	拉萨裂腹鱼	1	0.060	0.050	69.110	68.980	28	26	0.20	0.21	0.11	0.12	0.35	0.36	[44]	
			<i>Schizothorax waltoni</i>															
	2008-2009	雅鲁藏布江	拉萨裂腹鱼	2	0.080	0.080	64.430	58.620	40	37	0.16	0.17	0.08	0.09	0.26	0.28	[45]	
			<i>Schizothorax waltoni</i>															
特化等级	2008-2009	雅鲁藏布江	双须叶须鱼	1	0.110	0.160	60.690	49.360	24	13	0.25	0.43	0.13	0.23	0.42	0.74	[46]	
	2012-2013		<i>Ptychobarbus dipogon</i>															
Specialized grade	2013-2014	雅鲁藏布江、拉萨河	双须叶须鱼	2	0.190	0.420	43.180	36.760	49	33	0.14	0.22	0.08	0.12	0.24	0.37	[47]	
			<i>Ptychobarbus dipogon</i>															
	2014-2015	尼洋河	双须叶须鱼	3	0.120		48.990		18		0.32		0.17		0.54		[48]	
			<i>Ptychobarbus dipogon</i>															
	2020-2021	雅砻江中游	厚唇裸重唇鱼		0.097		72.750		9	8	0.23	0.25	0.15	0.16	0.34	0.37	[15]	
			<i>Gymnodiptychus pachycheilus</i>															
	2017-2018	赠曲	裸腹叶须鱼	1	0.060		69.960		13		0.39		0.21		0.66		[49]	
			<i>Ptychobarbus kaznakovi</i>															
	2013	金沙江上游	裸腹叶须鱼	2	0.090		52.750		12		0.44		0.24		0.74		[50]	
			<i>Ptychobarbus kaznakovi</i>															
高度特化等级	2008-2009	雅鲁藏布江	尖裸鲤		0.110	0.140	61.820	52.680	25	17	0.24	0.34	0.13	0.18	0.41	0.58	[51]	
			<i>Oxygymnocypris stewarti</i>															
Highly specialized grade	1990-1991	青海湖	青海湖裸鲤		0.040		88.500		13		0.37		0.20		0.63		[52]	
			<i>Gymnocypris przewalskii</i>															
	1997-1998	色林错湖	色林错裸鲤		0.070	0.080	48.530	48.420	26		0.22	0.22	0.12	0.12	0.38	0.38	[53]	

		<i>Gymnocypris selincuoensis</i>													
1998	错鄂湖	错鄂裸鲤	0.030	0.030	63.970	57.110	29	0.18	0.18	0.10	0.10	0.31	0.31	[54]	
		<i>Gymnocypris cuoensis</i>													
2017-2018	浪错	兰格湖裸鲤	0.140	0.140	34.240	32.200	23	22	0.35	0.28	0.19	0.15	0.60	0.47	[55]
		<i>Gymnocypris chui</i>													
2015-2017	安宁河	硬刺松潘裸鲤	0.100		25.800		13		0.42		0.23		0.71	[56]	
		<i>Gymnocypris potanini</i>													
2008-2009	雅鲁藏布江	拉萨裸裂尻鱼	0.190	0.230	43.390	33.840	17	12	0.34	0.48	0.23	0.26	0.51	0.82	[57]
		<i>Schizopygopsis</i>													
		<i>younghusbandi</i>													
2010-2011	绰斯甲河	大渡裸裂尻鱼	0.087	0.213	32.319	23.195	15		0.36	0.40	0.20	0.22	0.62	0.68	[58]
		<i>Schizopygopsis malacanthus</i>													
		<i>chengi</i>													

注:  $K$ , Von Bertalanffy 体长生长方程的生长系数;  $L_{\infty}$ , Von Bertalanffy 体长生长方程的渐进体长;  $t_{max}$ , 最大捕获年龄;  $M$ , 自然死亡率; LC, 置信下限; UC, 置信上限; ♀, 雌性群体; ♂, 雄性群体

Notes:  $K$ , growth coefficient according to Von Bertalanffy growth equation of standard length;  $L_{\infty}$ , asymptotic standard length according to Von Bertalanffy growth equation of standard length;  $t_{max}$ , maximum catch age;  $M$ , instantaneous natural mortality rate; LC, lower confidence limit; UC, upper confidence limit; ♀, female stock; ♂, male stock