



ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

Engineering

journal homepage: www.elsevier.com/locate/eng



Research
Hydraulic Engineering—Article

建坝河流鱼类繁殖的流速调控

陈求稳^{a,b,c,#,*}, 张建云^{a,c,*}, 陈宇琛^{b,#}, 莫康乐^b, 王骏^b, 唐磊^b, 林育青^b, 陈磊^d, 高勇^d, 姜伟^d, 张与馨^{b,e}

^a State Key Laboratory of Hydrology-Water Resources and Hydraulic Engineering, Nanjing Hydraulic Research Institute, Nanjing 210029, China

^b Center for Eco-Environmental Research, Nanjing Hydraulic Research Institute, Nanjing 210029, China

^c Yangtze Institute for Conservation and Green Development, Nanjing 210029, China

^d Chinese Sturgeon Research Institute, China Three Gorges Corporation, Yichang 443000, China

^e Chongqing Jiaotong University, Chongqing 400074, China

ARTICLE INFO

Article history:

Received 28 March 2020

Revised 23 June 2020

Accepted 27 June 2020

Available online 6 July 2020

关键词

筑坝

四大家鱼

种群管理

生态流域

长江

摘要

保护濒危和重要经济鱼类以及控制入侵鱼类是全世界水利工程的巨大挑战。人们已经认识到流速会影响鱼类在河流中的产卵。但是,目前缺乏可靠的科学支持和相关机制,以综合考虑产卵、受精、孵化、存活等因素,建立流速与鱼类繁殖之间的定量关系。本研究通过实验室控制实验和野外现场实验,量化了流速与家鱼繁殖率之间的关系。结果表明,促发家鱼产卵需要一个最小的速度,并且需要一定的速度范围以维持其产卵过程。但是,实验发现随着流速的增加,家鱼的胚胎孵化和仔鱼发育会受到抑制。综合考虑产卵和孵化以及仔鱼存活需求,本文确定了河流中家鱼繁殖的优化流速过程。该发现对改进水库运行以构建合理、精确的生态流量来调控鱼类繁殖具有重要意义,并在三峡工程应用中取得了有前景的效果。

© 2021 THE AUTHORS. Published by Elsevier LTD on behalf of Chinese Academy of Engineering and Higher Education Press Limited Company This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

1. 引言

地球上大多数大河都被密集地筑坝,以进行水力发电、洪水管理、供水和航行[见附录A中的图S1(a)],并且大坝的数量仍在快速地增长[见附录A中的图S1(b)]。筑坝不仅改变了自然水文状况[1]、泥沙通量[1,2]和水质[3,4],而且还对鱼类群落产生了不良的生态影响[5,6]。大坝的运行会影响本地鱼类的产卵活动,从而影响其数量和种群[7,8],这是世界各地的河流都会有的现象,如马德拉河[9]、科罗拉多河[10]和澜沧江-湄公河

[8]。鱼的产卵活动很可能是由多种环境因素触发的,包括流速[11]、水温[12]、溶解氧[13]、浊度[14]和初级产物[15]。众所周知,流速对于产漂流卵的鱼类的产卵特别重要[13,16,17]。

中国四大家鱼包括鲢(*Hypophthalmichthys molitrix*)、草鱼(*Ctenopharyngodon idellus*)、青鱼(*Mylopharyngodon piceus*)和鳙(*Aristichthys nobilis*),是中国渔业养殖和捕捞的重要鱼类[18]。在20世纪,长江全部淡水鱼的捕捞量中有60%是家鱼[19]。但是,在过去的几十年中,由于三峡大坝的建设引起了水文条件的显

* Corresponding author.

E-mail addresses: qwchen@nhri.cn (Q. Chen), jy Zhang@nhri.cn (J. Zhang).

These authors contributed equally to this work.

显著变化, 鱼的产卵活动受到了严重影响[见附录A中的图S1 (c)]。2003年, 三峡水库 (TGR) 开始运行时, 鱼卵和仔鱼的数量仅为2002年的10% [20,21]。

而在其他区域, 家鱼已成为具有威胁性的入侵物种之一[见附录A中的图S2 (a)]。由于它们较高的繁殖和运动能力, 其种群迅速扩大, 已成功入侵了许多河流和湖泊[22]。家鱼在美国的入侵和种群激增[见附录A中的图S1 (b)、(c)]导致本地鱼类种群锐减[23]。在澳大利亚许多河流中, 家鱼维持着高生存量 (高达 $3144 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$) [24]。在中国, 鳙和鲢的引入对高原湖泊中的许多本地或特有物种造成了破坏性影响[25], 导致了不可逆转的生态变化。尽管已经采取了多种措施来控制家鱼, 澳大利亚甚至提出了一种高风险的想法, 通过释放病毒以防止家鱼种群扩张[26,27], 但收效甚微。

调控繁殖过程, 包括产卵、受精、孵化和胚胎发育, 可能是维持种群或控制家鱼入侵的有效措施。但是, 到目前为止, 研究仅集中在产卵上, 这些研究表明家鱼产卵发生在浑浊的河流中, 最低水温要求为 $18 \text{ }^{\circ}\text{C}$ [28], 还有特定的流速要求[13,16,17]。综合考虑产卵、受精、孵化、仔鱼存活等繁殖过程, 建立流速与家鱼繁殖之间的定量关系, 目前还缺乏坚实的科学依据。

本研究以家鱼为目标物种, 通过物理模型验证两个假设: ①流速与产卵行为以及家鱼胚胎发育之间存在定量关系; ②存在一个最佳的流速来平衡产卵行为和胚胎发育的要求。同时, 开展了多年的家鱼产卵野外试验, 与物理模型实验结果相互印证。本研究通过对河流水利工程适应性管理, 为提升或控制鱼类繁殖提供坚实的基础。

2. 材料与方法

所有实验均在南京水利科学研究院当涂实验中心进行, 并获得研究机构动物管理与使用委员会 (IACUC) 的许可。

2.1. 野外试验

在2012—2016年的野外试验性生态调度过程中, 我们在长江干流宜都市附近的固定断面处采集了漂浮性鱼卵样品 (图1)。在繁殖季节, 经常会在该断面监测到家鱼的仔鱼和流卵。据报道, 从宜昌到杨家嘴的断面上游约10 km是产卵场[29]。该河段宽近1 km, 既没有易蚀

的浅滩, 也没有狭窄的地段, 这些特殊的形态特征创造了有利于家鱼产卵的水流条件。

在为期五年的试验性生态调度期间, 采样于每年的五月中旬开始, 当时的水温高于 $18 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 的阈值。连续两周采样, 直到没有发现鱼卵为止。在采样期间, 每天的8:00—9:00和14:00—15:00收集鱼卵。用网 (直径为0.5 m, 网眼为 $500 \mu\text{m}$) 收集漂流的卵。网被悬挂在水面上, 并逆流向上游定向。同时, 采用旋转式流速仪用于测量流速。研究河段上游边界处的流量 ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) 和下游边界处的水位 (m) 从长江水利委员会获得。

收集到的鱼卵会被立即检查。直径为4~5 mm的卵被认为是潜在的家鱼卵。收集时都确定了鱼卵的发育阶段和受精后的时间。将鉴定出的鱼卵在实验室中进行培养, 直到确认它们的种类为止, 从而最终估算出每个采样的鱼卵密度 (每 1000 m^3 鱼卵数量)。

为获得整个河段的流场, 建立了二维非恒定流动力模型。通过获取的流量和水位数据以及在CS1~CS4 (图1) 四个断面处测得的速度对模型进行率定和验证, 附录A第1节中介绍了模型基本信息、率定和验证等信息。然后使用校准后的模型来计算整个河段的流场。

根据流速和鱼卵胚胎发育时间 (漂移时间), 计算至鱼卵收集段面的漂移距离, 确定上游产卵场 (见附录A中的第2节)。然后, 从流场模拟结果中提取确定的产卵场的流速, 将其用于统计分析。

2.2. 实验室控制实验

实验室控制实验分别于2017年和2018年5月15日至6月20日进行。实验装置是一个大型的环形水槽[图2 (a)]。安装了两台水下推流器和四台水下水泵提升流速。水槽顺直部分被加宽加深, 以方便安置水下推流器的叶轮, 并且在两侧都安装了渔网, 以防止鲢进入叶轮区域。在水槽周围布置了22个测量点, 并通过旋转式流速仪 (南京水利水文自动化研究所, LS20B) 测量了0.5 m深度处的流速。水槽周围有6个水下摄像头, 以观察家鱼的产卵行为。实验过程中, 水深设定为0.9 m, 水质与驯化池的水质一致。使用多功能水质分析仪 (美国YSI Inc., YSI 650MDS) 测量水质参数。实验设计了6种具有不同理论最大流速的方案 (见附录A中的表S1), 每个方案每年重复两次。

性成熟的雄性[长度: (37 ± 1.3) cm; 体重: (3.6 ± 0.4) kg; 数量: 72尾]和雌性[长度: (43 ± 2.1) cm; 体重: (4.5 ± 0.6) kg; 数量: 72尾]家鱼来源于湖北省黄冈市的

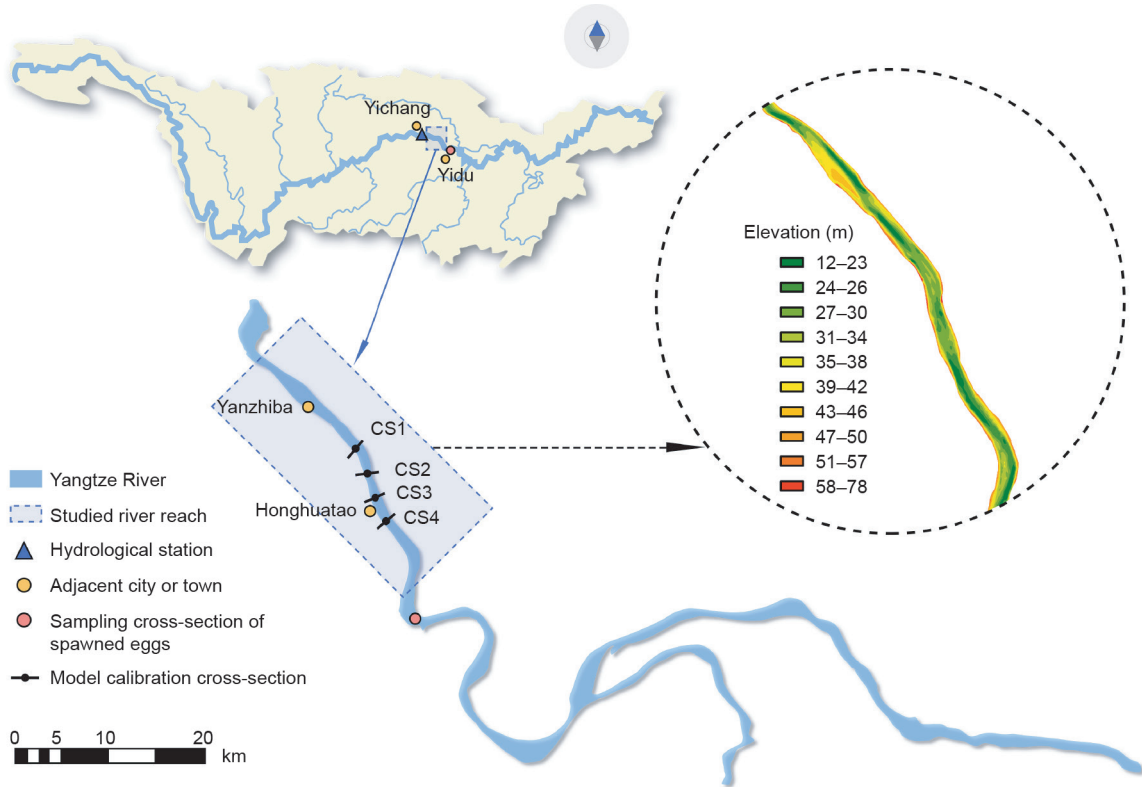


图1. 长江中游鱼卵取样的研究河段河床标高和横截面（CS1~CS4）。

家鱼孵化中心。实验之前，将这些家鱼在驯养池中驯养，每天两次提供商业饲料以满足其饮食的需求。7天后随机选择6尾雄性和6尾雌性家鱼作为实验组。在移入环形水槽之前，向选定的家鱼注射一次促黄体生成激素释放激素拮抗剂（LHRHA2）。雌性家鱼注射剂量为 $2 \mu\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ，雄性家鱼注射剂量减少一半，注射位置在胸鳍的底部。这些家鱼要经过三天的测试，或者直到产卵为止。每次测试后，使用亚致死剂量的NaOH中和的3-氨基苯甲酸乙酯甲磺酸盐（MS-222）麻醉雌性家鱼，进行解剖，根据卵巢饱和度确认发生过产卵行为的雌性的数量。

为了研究流速对胚胎发育的影响，建立了一个小的环形槽[图2（b）]，它使用小型水泵来控制流速。于2018年6月测试了三种方案，最大流速分别为 $0.4 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 、 $0.8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $1.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 。每个方案处理重复三次。鱼卵孵化后24 h新孵化的仔鱼的总孵化率和存活率用于表征胚胎发育。与上述相同的方式监测水质参数。在小的环形水槽中，水位保持恒定，每天更换一半的水。如果产卵受阻，则从大水槽中选出200颗鱼卵，以评估每次测试中胚胎的发育。

为了获得整个环形槽的流速，在研究中使用了计

算流体力学（CFD）方法，该方法在CFX 11.0（美国ANSYS公司）中完成。通过从22个测量点观察到的流速数据对模型进行校准和验证。附录A中的第3节介绍了模型原理、率定和验证的详细信息。

2.3. 实验数据的统计分析

通过单方差分析（ANOVA）研究了来自实验室和野外试验的鱼卵数据以及与之对应的流速数据，以确定流速对家鱼产卵和胚胎发育的影响。使用Duncan多差距测试和Tukey-*t*检验对显著性进行了分析，显著性值（*P*）设为0.05。数据表示为平均值±标准误差（SE）。所有分析均使用SigmaPlot 11.0（Systat Software Inc., 美国）进行。

3. 结果

3.1. 长江中游家鱼繁殖野外试验

通过五年的野外试验，监测到20次产卵事件（虚线框），其中发现了11个峰值产卵事件（较高的虚线框）（图3）。对每个产卵事件，都计算了持续时间（图3中每个粉红色块的宽度）。然后获得平均持续时间，大约

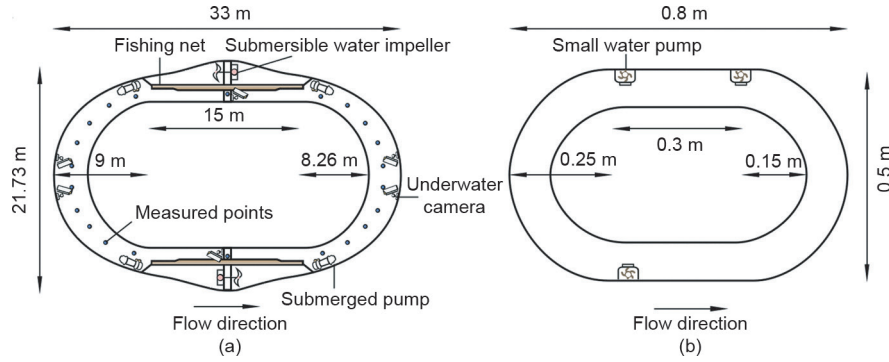


图2. 产卵试验深度为1.8 m的大环形水槽 (a), 以及胚胎实验深度为0.2 m的小环形水槽 (b)。

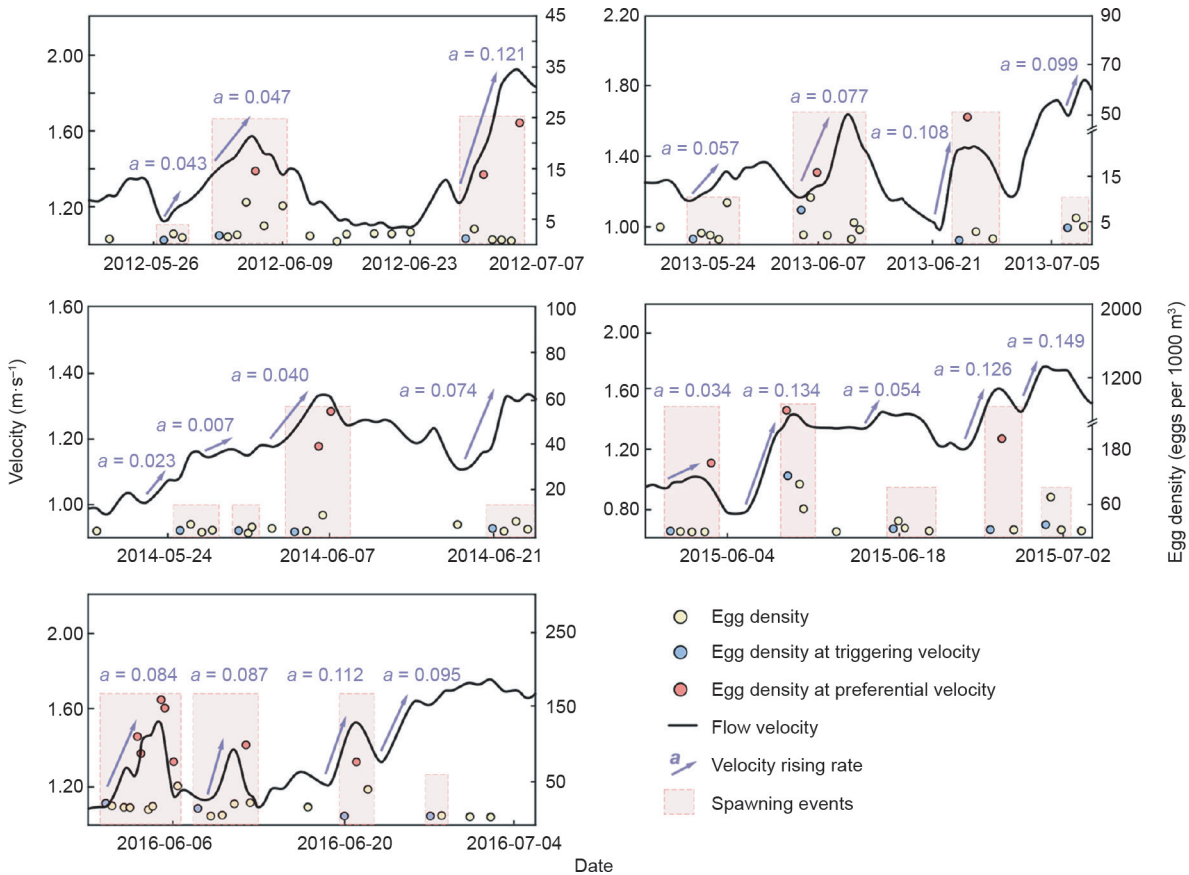


图3. 长江中游2012–2016年的产卵事件及相应的流速和流速上升率。黑色曲线表示产卵点的流速。点是观察到的鱼卵密度。红色虚线表示产卵事件。蓝点表示在触发水流速度下的鱼卵密度，该速度定义为发生在产卵事件中的第一个产卵动作时的流速。红点是在合适的速度下发生显著产卵的密度。蓝色箭头指示产卵事件期间的流速上升率 (a)。

为4.5 d。

在采样期间，水温处于合适的水平，范围从18.5 °C到24.0 °C（见附录A中的表S2）。鱼卵的鉴定表明，收集的卵中约55%属于鲢，38%属于草鱼，5%属于黑鱼，只有1%属于鳙鱼。结果还表明，不同家鱼的鱼卵比例每年差别不大，这表明五年之间比例没有显著变化。明确了鱼胚的发育阶段，以确定鱼卵的漂移时间。被检

验的鱼卵主要在囊胚发育的最后一个阶段，占总数的72.42%，而在其他发育阶段的鱼卵占27.58%（见附录A中的表S3）。

流体动力学模型的率定和验证结果如图S3所示。可以看出，验证过程中流速和水位的相对均方根误差分别在0.7%~4.1%和0.15%~0.23%范围内，这表明该河流段的模拟流场是可靠的。测算的产卵地点表明，产卵事件

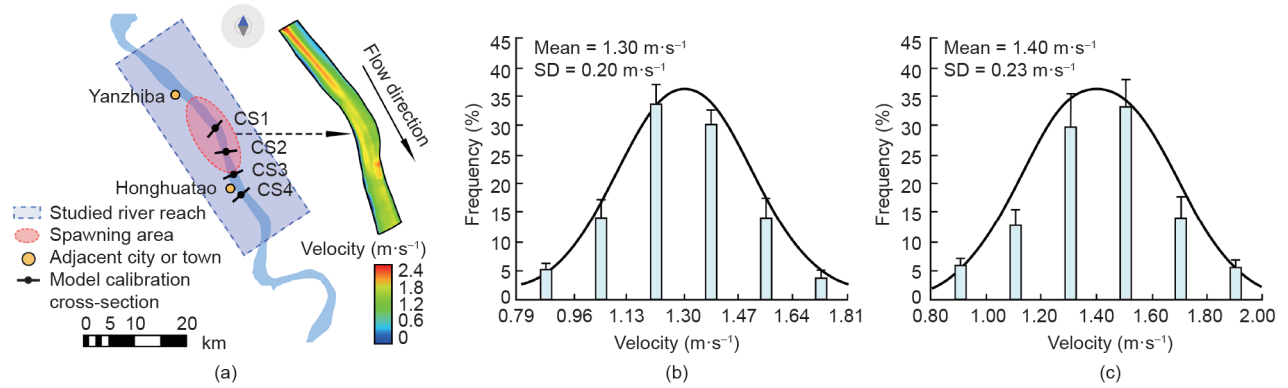


图4. (a) 研究河段的流速和产卵事件的产卵地点；在田间试验中，在长江中游的触发速度 ($n=20$) (b) 和优先流速 ($n=11$) (c)。SD: 标准偏差; n : 产卵事件的数量。

的地点在胭脂坝和红花套之间[图4 (a)], 与以前的研究一致[30]。从水动力模型结果中提取出每个定位地点产卵事件的相应流速, 并与图3中的卵密度数据结合分析。统计结果(图4)显示, 在所调查的河段中, 家鱼产卵的触发流速为 $(1.30 \pm 0.20) \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ [图4 (b)], 而家鱼产卵的适宜流速为 $(1.40 \pm 0.23) \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ [图4 (c)]。

3.2. 水槽模拟实验中家鱼的繁殖

图5给出了不同实验情景下大型环形水槽的流场。由于在最大速度分别为 $0.8 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $1.8 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 的实验场景中未观察到产卵行为, 因此未进一步分析其实验结果。6台水下摄像机(图2)的视频显示, 所有产卵活动(请参见补充视频“繁殖鱼和产卵”)都发生在弯道部分。因此, 从CFD模拟流场中提取了这些弯道处的流速, 以进行进一步分析。实验期间水槽中的水质条件示于表S4中。

对提取的各实验场景流速和产卵雌性比例进行统计分析[图6 (a)], 发现该比例随着流速的增加先显著增加, 直到 $1.4 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$, 然后在 $1.6 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 时急剧下降。在 $1.4 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 流速下观察到产卵雌性的比例最高, 达到67% [图6 (a)]。但是, 鱼卵的最大受精率出现在流速为 $1.2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 的情况下[图6 (b)], 并且显著高于流速为 $1.0 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $1.6 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 情况。受精率在 $1.2 \sim 1.4 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间时数据没有显著差异。

随着流速的增加, 家鱼胚胎的孵化率(孵化的卵/实验卵总数)下降[图6 (c)]。在 $1.2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 的速度下, 孵化率低至15%。幼鱼在24 h内的存活率(存活的幼鱼/总实验卵)显示出与孵化率相似的趋势。在静态水中的存活率约为12%, 在 $1.2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 存活率降至4%。孵化率和存活率低主要是由于从大水槽收集的实验卵

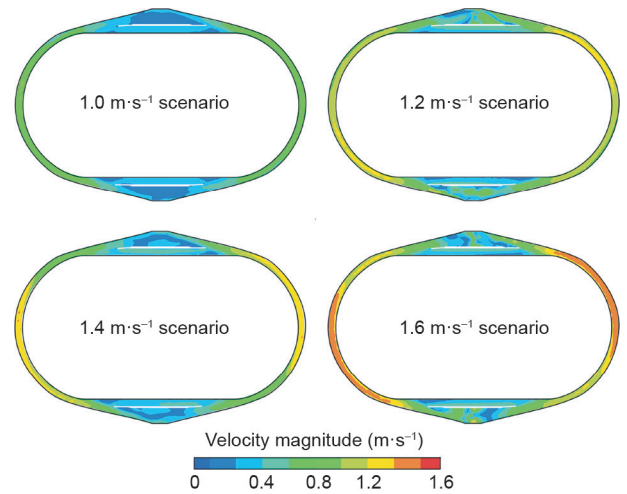


图5. 不同实验情况下大环形水槽的模拟流场。

的低受精率, 因为产卵实验期间大水槽中的高流速导致了低受精率。

3.3. 室内实验和野外试验一致性分析

在水槽实验中, 最高鱼卵密度出现在 $1.4 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 的流速下, 最低鱼卵密度出现在 $1.6 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 的流速下[图7 (a)]。野外试验产卵事件数据的分析表明, 速度范围为 $1.05 \sim 1.60 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 适合家鱼在天然水体中产卵[图7 (b)]。

采用Vismara等[31]的方法对室内和野外试验数据进行归一化处理, 使用高斯回归拟合归一化的产卵数据(S)和流速(v), 发现对于水槽实验, $S = \exp[-(v - 1.3062)^2 / 0.0707]$ ($R^2 = 0.9289$, $P < 0.0001$), 野外试验 $S = \exp[-(v - 1.3143)^2 / 0.0968]$ ($R^2 = 0.9828$, $P < 0.0001$) (图7), 实验室和野外试验的结果高度一致, 可以归一化写为 $S = \exp[-(v - 1.31)^2 / 0.097]$ 。因此, 确定在河流中家鱼产卵的最佳流速为 $1.31 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

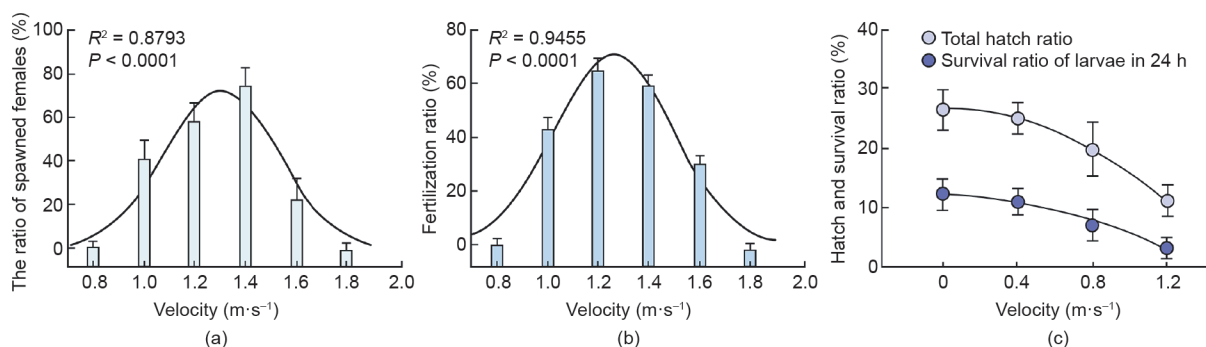


图6. 在实验室实验中, 不同流速下家鱼的繁殖。(a) 产卵雌鱼与流速的比率 ($n = 4$); (b) 受精率与流速的关系 ($n = 4$); (c) 受精卵的孵化率和幼鱼的存活率 ($n = 3$)。使用一维高斯函数拟合曲线。

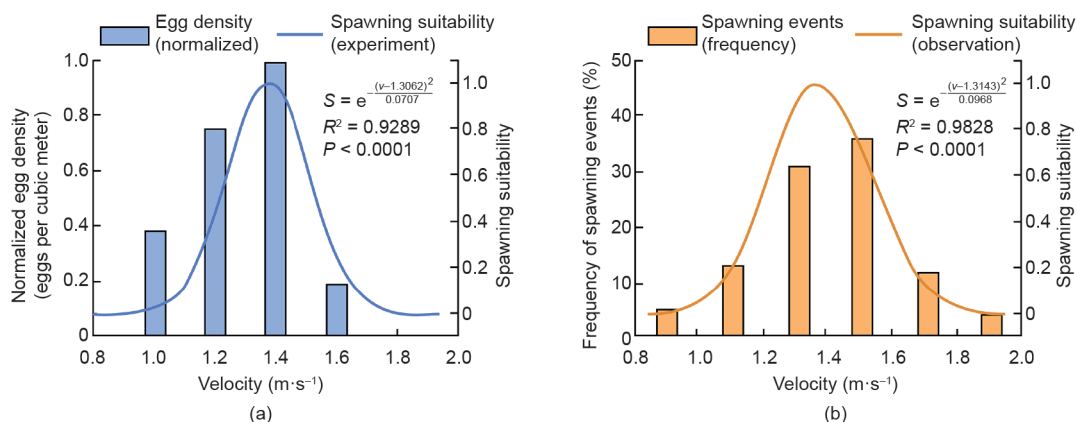


图7. 鱼类繁殖与流速的关系。在水槽实验中不同速度水平下的归一化鱼卵密度及其高斯拟合曲线 (a); 天然产卵场产卵活动的频率直方图和高斯拟合曲线 (b)。

3.4. 研究结果的工程试验性应用

研究结果在指导三峡水库适应性运行方面产生了显著的效果。根据最低速度限值和逐日上升速度、最大速度限值以及宜都大家鱼产卵场的断面几何形状, 在产卵事件开始的第一天, 建议流量从 $12\,500\text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ (流速为 $1.05\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) 开始, 在产卵达到高峰时的第4天逐渐增加到 $18\,600\text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ (流速为 $1.40\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$), 然后迅速下降以支持孵化和仔鱼生存[图8 (a) 和附录A中的第4节]。在家鱼产卵季节 (三峡水库下游的5月中旬至6月中旬), 重复上述流量过程。在2017—2019年的测试期间, 按照与野外试验中采集鱼卵相同的程序监测, 以评估效率。结果表明, 建议的三峡水库生态调度在增加家鱼产卵方面取得了持续的显著效果[图8 (b)]。

4. 讨论

通过野外试验和实验室控制实验, 量化了流速对家鱼 (一种产漂流性鱼卵的物种) 产卵和胚胎发育的影响。研究结果直接表明一定的流速是鲢产卵的先决条件。在

水槽实验中, 成功产卵亲鱼的百分比随着流速的增加而增加, 并在流速为 $1.4\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 时达到最大值 (图3)。但是, 当流速高达 $1.6\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 产卵行为将受到严重抑制, 这是由于家鱼一直处于游泳状态、体力消耗过多所致。对于长江自然产卵场, 在 $1.05\sim 1.60\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 的较宽速度范围内均观察到了鲢鱼卵。天然水体中适宜产卵的流速范围较宽, 归因于复杂的水文条件和生境特征。除了家鱼产卵的适宜流速外, 触发流速是另一个重要指标。在 $0.8\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 的速度下, 水槽中未发现产卵行为, 确定的触发速度约为 $1.0\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (图4)。在天然河段, 产卵速率为 $0.90\sim 1.90\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (图4)。不同鱼类产卵所需的流速存在巨大差异, 雌性大西洋鲑鱼在平均流速为 $0.53\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ [32] 的区域产卵, 而在流水条件下, 青鳉鱼产卵会减少, 当水流静止时又恢复产卵[33]。本研究表明, 尽管鲢多在相对静态的水域中生活和生长[34], 但其繁殖仍需要一定的水流速度。

流速不仅触发了家鱼的产卵行为, 而且还影响了鱼卵的受精率。在 $1.2\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 观察到最高的受精率, 但在 $1.2\sim 1.4\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间受精率有显著差异 (图3)。由于鲢是

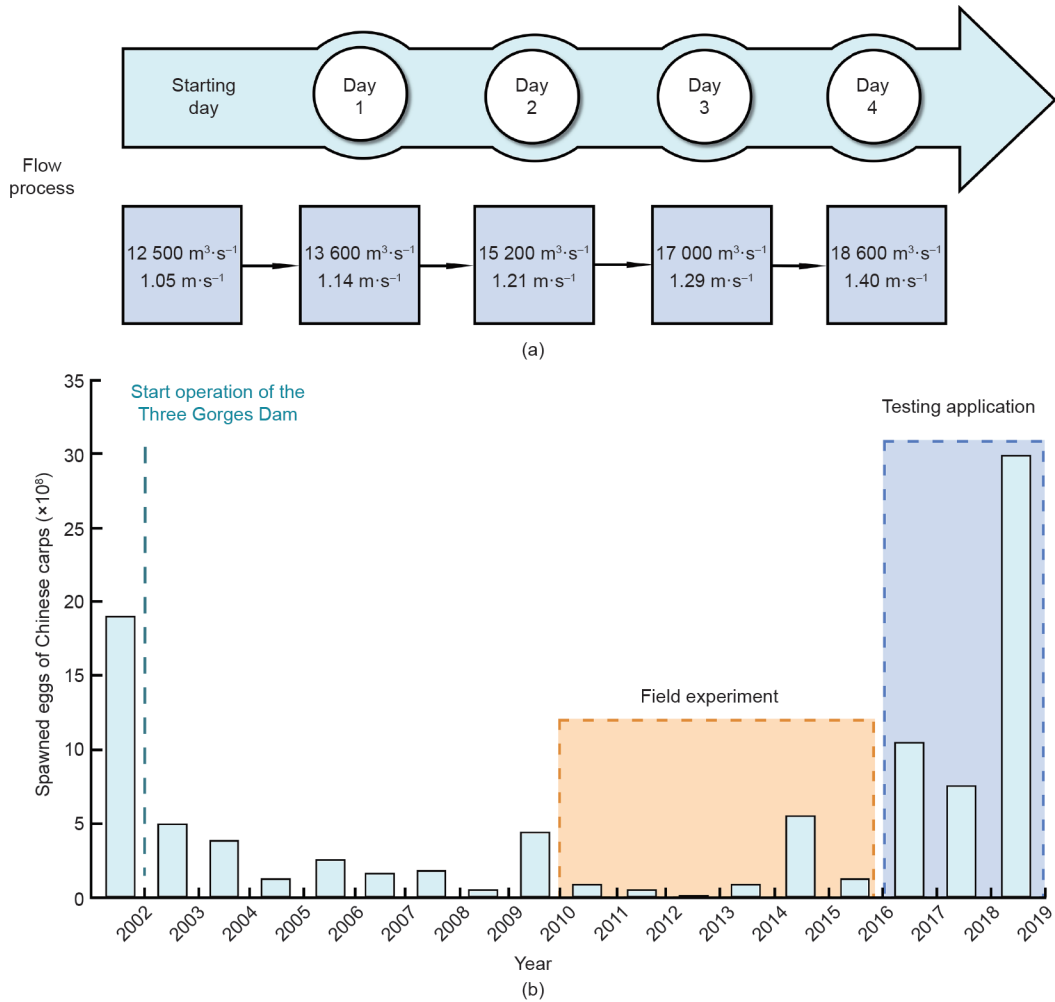


图8. 在三峡大坝下游的作业中应用流速工程的建议流程，以改善家鱼的繁殖 (a)；自流程实施以来，三峡大坝下游家鱼产卵的变化 (b)。数据来自中国三峡公司和环境监测中心。

体外受精，精卵融合通过水流混合在水中发生。由于精子的游动能力在时间和空间上都受到限制[35]，因此高于 $1.6 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 的流速会导致精子和卵子相遇失败，从而使受精率迅速下降。由于鲢鱼卵是漂浮的，并且在生命的早期阶段必须保持悬浮状态，因此在其鱼卵受精后需要在一定的流速下孵化。Garcia等[36]研究了鲢鱼卵在不同流速下的沉降，发现 $0.2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 可以支持其鱼卵的悬浮。然而，在本研究中，随着流速的增加，鲢鱼卵的孵化率和存活率均显著下降。结果表明，静态水域更有利于鱼卵早期的生长发育。根据Murphy和Jackson [37]的研究结果，低至 $0.15 \sim 0.25 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 的流速足以让鲢鱼卵悬浮在大湖区的四个支流中。鱼类生命的早期阶段，特别是在快速成长的胚胎和幼鱼阶段，最适合感应环境压力，因为胚胎和幼鱼比成年鱼更容易受到环境压力的影响[38]。环境因素的细微变化可能会导致表型发生重大变化，从而对后期个体发育和生存产生重大影响[39]。过

高的流速会导致鱼卵的机械损伤[36]，这可能是鱼卵孵化和仔鱼存活同时受到抑制的主要原因。受精后，鱼卵向下游漂流，胚胎发育在相对缓慢的水流中进行。虽然较高流速可以刺激鱼类产卵，但由于在快速水流下幼鱼的存活率较低，因此在较高流速下鱼类的数量并不会增加[40]。水流除了维持鱼卵悬浮的主要功能外，在较高的流速下水交换和溶解氧的含量也会增加，这有利于鱼卵孵化。在我们的水槽实验中，水深较浅，鱼卵的密度也较低，因此氧气条件不是限制其早期发育的因素。

众所周知，硬骨鱼的繁殖性能受垂体激素，尤其是促性腺激素 (GtH) 的调节，而垂体激素受促性腺激素释放 (GnRH) 的控制[41]。人们认为环境条件，如增加流速、长光照周期和暖和的温度是控制硬骨鱼繁殖的重要因素。通过刺激性腺活性，观察到促性腺激素释放激素的活性上调[42]。据报道，流速上升是许多硬骨鱼 (包括鲢) 产卵的关键。与普通家鱼 (如锦鲤) 不

同, 由于成熟的雌性家鱼卵巢发育停滞, 鲢无法在静态水体中自然产卵, 人工注射促黄体生成激素释放激素II已被证明可有效诱导鲢产卵[43]。本实验中促黄体生成激素的应用证明了产卵过程中流速的重要性。流速为 $0.8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 即使注入促黄体生成激素也不会引起鲢产卵活动, 只有当流速达到 $1.0 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 时才发生产卵。

在中国, 长江是鲢的主要栖息地。据报道, 长江上游水坝给家鱼繁殖造成了较大影响[29]。新产卵场的形成将极大影响种群维持。本研究提供了家鱼产卵所需的明确流速范围, 为大坝的合理运行以及家鱼保护提供了重要依据。与长江家鱼种群规模减少相反, 家鱼作为入侵物种正在许多国家引起严重的生态灾难。鲢已被引入至少88个国家或地区进行水产养殖、控制藻华或作为入侵物种, 其中有超过三分之一已建立了自我维持的种群[44]。鲢相对于本地物种的竞争优势以及对浮游生物群落的深远影响已造成严重后果[45]。据报道, 2008年伊利诺伊河拉格兰奇河段鲢的生物量占鱼类总捕捞量的51% [46]。繁殖性状的高可塑性是成功建立新种群的原因[47]。同时, 一系列物理和非物理措施, 包括水坝隔离[48]、电流屏障[49]、声屏障[50]或生物学方法, 使用锦鲤疱疹病毒[51]、绝育或致死雌性个体[52], 都已被用于抑制鲢大量繁殖。然而这些措施未能成功解决问题, 甚至更糟的是, 一些措施引发了意想不到的生态风险[26,27]。由于产卵和生命早期发育在入侵物种种群建立中具有重要作用, 因此控制产卵过程对控制入侵至关重要。鲢产卵对流速的要求很严格, 但在生命史其余阶段则要灵活得多[35]。因此, 通过水坝控制流速可能是抑制家鱼入侵的一种经济有效的方式。考虑到世界上大多数大河都建有水坝, 这些发现为繁殖季节调整水库运行以操控流速来提升 ($1.2 < v < 1.4 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) 或抑制 ($v < 0.8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 或 $v > 1.8 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) 家鱼种群提供了坚实的基础。

5. 结论

近期研究过度强调了水坝建设的负面影响, 特别是对鱼类的影响。家鱼在中国粮食安全和蛋白质获取中发挥着重要作用; 然而, 由于大坝造成水文情势发生显著变化, 因此家鱼在长江的自然种群急剧缩小。流速是鱼类早期发育的关键因素, 对鱼类种群起决定性作用。本研究首次通过实验室和野外试验, 同时考虑了产卵和胚胎发育需求, 定量确定了家鱼繁殖的适宜流速范围。该发现提供了家鱼自然种群管控的非工程方法, 如通过水

坝调节河流流量。未来, 研究将集中于考虑水文不确定性下梯级水库生态多目标优化调度方面。

致谢

这项工作得到了国家重点研究发展计划(2016YFC0502205)和国家自然科学基金(51425902)的支持。

作者贡献

陈求稳、张建云和陈磊设计了研究, 对实验进行了监督, 分析了数据并完成了手稿。唐磊、王骏、林育青、高勇、姜伟和张与馨进行了实验。莫康乐和陈宇琛分析并准备了数据。所有作者都为稿件的编写做出了贡献。

Compliance with ethics guidelines

Qiuwen Chen, Jianyun Zhang, Yuchen Chen, Kangle Mo, Jun Wang, Lei Tang, Yuqing Lin, Lei Chen, Yong Gao, and Wei Jiang declare that they have no conflict of interest or financial conflicts to disclose.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.eng.2020.06.013>.

References

- [1] Poff NL, Schmidt JC. How dams can go with the flow. *Science* 2016;353(6304):1099–100.
- [2] Best J. Anthropogenic stresses on the world's big rivers. *Nat Geosci* 2019;12(1):7–21.
- [3] Chen Q, Shi W, Huisman J, Stephen CM, Zhang J, Yu J, et al. Hydropower reservoirs on the upper Mekong River modify nutrient bioavailability downstream. *Natl Sci Rev* Forthcoming 2020.
- [4] Maavara T, Chen Q, Meter KV, Lee E, Brown J, Zhang J, et al. River dam impacts on biogeochemical cycling. *Nat Rev Earth Environ* 2020;1:103–16.
- [5] Stone R. Dam-building threatens Mekong fisheries. *Science* 2016;354(6316):1084–5.
- [6] Cooper AR, Infante DM, Daniel WM, Wehrly KE, Wang L, Brenden TO. Assessment of dam effects on streams and fish assemblages of the conterminous USA. *Sci Total Environ* 2017;586:879–89.
- [7] Normando FT, Santiago KB, Gomes MVT, Rizzo E, Bazzoli N. Impact of the Três Marias dam on the reproduction of the forage fish *Astyanax bimaculatus* and *A. fasciatus* from the São Francisco River, downstream from the dam, southeastern Brazil. *Environ Biol Fishes* 2014;97(3):309–19.
- [8] Zhang C, Ding C, Ding L, Chen L, Hu J, Tao J, et al. Large-scale cascaded dam constructions drive taxonomic and phylogenetic differentiation of fish fauna in the Lancang River, China. *Rev Fish Biol Fish* 2019;29(4):895–916.
- [9] Cella-Ribeiro A, da Costa Doria CR, Dutka-Gianelli J, Alves H, Torrente-Vilara G. Temporal fish community responses to two cascade run-of-river dams in the

- Madeira River, Amazon basin. *Ecohydrology* 2017;10(8):e1889.
- [10] Finch C, Pine III W, Limburg K. Do hydropeaking flows alter juvenile fish growth rates? A test with juvenile humpback chub in the Colorado River. *River Res Appl* 2015;31(2):156–64.
- [11] Buddendorf W, Malcolm I, Geris J, Fabris L, Millidine K, Wilkinson M, et al. Spatio-temporal effects of river regulation on habitat quality for Atlantic salmon fry. *Ecol Indic* 2017;83:292–302.
- [12] King AJ, Gwinn DC, Tonkin Z, Mahoney J, Raymond S, Beesley L. Using abiotic drivers of fish spawning to inform environmental flow management. *J Appl Ecol* 2016;53(1):34–43.
- [13] Fellman JB, Hood E, Nagorski S, Hudson J, Pyare S. Interactive physical and biotic factors control dissolved oxygen in salmon spawning streams in coastal Alaska. *Aquat Sci* 2019;81(1):2.
- [14] Glotzbecker GJ, Ward JL, Walters DM, Blum MJ. Turbidity alters pre-mating social interactions between native and invasive stream fishes. *Freshw Biol* 2015;60(9):1784–93.
- [15] McBride RS, Somarakis S, Fitzhugh GR, Albert A, Yaragina NA, Wuenschel MJ, et al. Energy acquisition and allocation to egg production in relation to fish reproductive strategies. *Fish Fish* 2015;16(1):23–57.
- [16] Davies PM, Naiman RJ, Warfe DM, Pettit NE, Arthington AH, Bunn SE. Flow-ecology relationships: closing the loop on effective environmental flows. *Mar Freshw Res* 2014;65(2):133–41.
- [17] Lechner A, Keckeis H, Schludermann E, Humphries P, McCasker N, Tritthart M. Hydraulic forces impact larval fish drift in the free flowing section of a large European river. *Ecohydrology* 2014;7(2):648–58.
- [18] Cao L, Naylor R, Henriksson P, Leadbitter D, Metian M, Troell M, et al. China's aquaculture and the world's wild fisheries. *Science* 2015;347(6218):133–5.
- [19] Duan X, Liu S, Huang M, Qiu S, Li Z, Wang K, et al. Changes in abundance of larvae of the four domestic Chinese carps in the middle reach of the Yangtze River, China, before and after closing of the three gorges dam. *Environ Biol Fish* 2009;86:13.
- [20] Xie P, Chen Y. Invasive carp in China's plateau lakes. *Science* 2001;294(5544):999–1000.
- [21] Li J, Xia Z, Wang Y. A time-series model for assessing instantaneous physical conditions in carp habitats. *Ecohydrology* 2013;6(3):393–401.
- [22] Solomon LE, Pendleton RM, Chick JH, Casper AF. Long-term changes in fish community structure in relation to the establishment of Asian carps in a large floodplain river. *Biol Invasions* 2016;18(10):2883–95.
- [23] Chick JH, Gibson-Reinemer DK, Soeken-Gittinger L, Casper AF. Invasive silver carp is empirically linked to declines of native sport fish in the Upper Mississippi River System. *Biol Invasions* 2019;22:723–34.
- [24] Koehn J. A powerful invader: carp in Australia. *Wildl Aust* 2016;53:43.
- [25] Ding C, Jiang X, Xie Z, Brosse S. Seventy-five years of biodiversity decline of fish assemblages in Chinese isolated plateau lakes: widespread introductions and extirpations of narrow endemics lead to regional loss of dissimilarity. *Divers Distrib* 2017;23(2):171–84.
- [26] Kopf RK, Nimmo DG, Humphries P, Baumgartner LJ, Bode M, Bond NR, et al. Confronting the risks of large-scale invasive species control. *Nat Ecol Evol* 2017;1(6):1–4.
- [27] Marshall J, Davison AJ, Kopf RK, Boutier M, Stevenson P, Vanderplassen A. Biocontrol of invasive carp: risks abound. *Science* 2018;359(6378):877.
- [28] Xu W, Qiao Y, Chen XJ, Cai YP, Yang Z, Liu HG. Spawning activity of the four major Chinese carps in the middle mainstream of the Yangtze River, during the Three Gorges Reservoir operation period, China. *J Appl Ichthyol* 2015;31(5):846–54.
- [29] Yi Y, Yang Z, Zhang S. Ecological influence of dam construction and river-lake connectivity on migration fish habitat in the Yangtze River basin, China. *Procedia Environ Sci* 2010;2:1942–54.
- [30] Li M, Duan Z, Gao X, Cao W, Liu H. Impact of the Three Gorges Dam on reproduction of four major Chinese carps species in the middle reaches of the Changjiang River. *Chin J Oceanol Limnol* 2016;34(5):885–93.
- [31] Vismara R, Azzellino A, Bosi R, Crosa G, Gentili G. Habitat suitability curves for brown trout (*Salmo trutta fario* L.) in the River Adda, Northern Italy: comparing univariate and multivariate approaches. *Regul Rivers. Res Manage* 2001;17(1):37–50.
- [32] Beland KF, Jordan RM, Meister AL. Water depth and velocity preferences of spawning Atlantic salmon in Maine rivers. *N Am J Fish Manage* 1982;2(1):11–3.
- [33] Kitamura W, Kobayashi M. The effect of water flow on spawning in the medaka, *Oryzias latipes*. *Fish Physiol Biochem* 2003;28(1–4):429–30.
- [34] Kocovsky PM, Chapman DC, McKenna JE. Thermal and hydrologic suitability of Lake Erie and its major tributaries for spawning of Asian carps. *J Great Lakes Res* 2012;38(1):159–66.
- [35] Islam MS, Akhter T. Tale of fish sperm and factors affecting sperm motility: a review. *Adv Life Sci* 2011;1(1):11–9.
- [36] Garcia T, Murphy EA, Jackson PR, Garcia MH. Application of the FluEgg model to predict transport of Asian carp eggs in the Saint Joseph River (Great Lakes tributary). *J Great Lakes Res* 2015;41(2):374–86.
- [37] Murphy EA, Jackson PR. Hydraulic and water-quality data collection for the investigation of great lakes tributaries for asian carp spawning and egg-transport suitability. Scientific Investigations Report. US Department of the Interior: US Geological Survey; 2013. Report No.: 2013-5106.
- [38] Amado LL, Monserrat JM. Oxidative stress generation by microcystins in aquatic animals: why and how. *Environ Int* 2010;36(2):226–35.
- [39] Johnston I, Vieira V, Temple G. Functional consequences and population differences in the developmental plasticity of muscle to temperature in Atlantic herring *Clupea harengus*. *Mar Ecol Prog Ser* 2001;213:285–300.
- [40] Haworth MR, Bestgen KR. Flow and water temperature affect reproduction and recruitment of a Great Plains cyprinid. *Can J Fish Aquat Sci* 2016;74(6):853–63.
- [41] Peter RE. The brain and neurohormones in teleost reproduction. In: *Fish physiology*. Amsterdam: Elsevier; 1983. p. 97–135.
- [42] Rodríguez L, Carrillo M, Sorbera LA, Zohar Y, Zanuy S. Effects of photoperiod on pituitary levels of three forms of GnRH and reproductive hormones in the male European sea bass (*Dicentrarchus labrax*, L.) during testicular differentiation and first testicular recrudescence. *Gen Comp Endocrinol* 2004;136(1):37–48.
- [43] El-Hawarry W, Nemaatallah B, Shinaway A. Induced spawning of silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* using hormones/hormonal analogue with dopamine antagonists. *Online J Anim Feed Res* 2012;2:58–63.
- [44] Kolar CS, Chapman DC, Courtenay WR Jr, Houzel CM, Williams JD, Jennings DP. Bigheaded carps: a biological synopsis and environmental risk assessment. Bethesda: American Fisheries Society; 2007.
- [45] Irons KS, Sass G, McClelland M, Stafford J. Reduced condition factor of two native fish species coincident with invasion of non-native Asian carps in the Illinois River, USA. Is this evidence for competition and reduced fitness? *J Fish Biol* 2007;71:258–73.
- [46] Sass GG, Cook TR, Irons KS, McClelland MA, Michaels NN, O'Hara TM, et al. A mark-recapture population estimate for invasive silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) in the La Grange Reach, Illinois River. *Biol Invasions* 2010;12(3):433–6.
- [47] Coulter AA, Keller D, Amberg JJ, Bailey EJ, Goforth RR. Phenotypic plasticity in the spawning traits of bigheaded carp (*Hypophthalmichthys* spp.) in novel ecosystems. *Freshw Biol* 2013;58(5):1029–37.
- [48] Zielinski D, Voller VR, Sorensen PW. A physiologically inspired agent-based approach to model upstream passage of invasive fish at a lock-and-dam. *Ecol Modell* 2018;382:18–32.
- [49] Parker AD, Glover DC, Finney ST, Rogers PB, Stewart JG, Simmonds RL. Direct observations of fish incapacitation rates at a large electrical fish barrier in the Chicago Sanitary and Ship Canal. *J Great Lakes Res* 2015;41(2):396–404.
- [50] Murchy K, Cupp AR, Amberg JJ, Vetter BJ, Fredricks KT, Gaikowski MP, et al. Potential implications of acoustic stimuli as a non-physical barrier to silver carp and bighead carp. *Fish Manage Ecol* 2017;24(3):208–16.
- [51] Lighten J, van Oosterhout C. Biocontrol of common carp in Australia poses risks to biosecurity. *Nat Ecol Evol* 2017;1:0087.
- [52] Thresher R, van de Kamp J, Campbell G, Grewe P, Canning M, Barney M, et al. Sex-ratio-biasing constructs for the control of invasive lower vertebrates. *Nat Biotechnol* 2014;32(5):424–7.