

南门峡裂腹鱼亚科鱼类形态相似种的分类学地位 ——形态趋同进化实例*

祁得林¹ 郭松长¹ 唐文家² 杨洁¹ 赵新全^{1**}

1. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001

2. 青海省渔业环境监测站, 西宁 810001

摘要 受高原抬升所致的水系变迁及人类活动的影响, 分布于南门峡河流的裂腹鱼亚科鱼类与黄河干支流种群间的基因交流受到长期限制。作为孤立小群体, 探讨其分类学地位及其在小生境中的进化机制对了解青藏高原鱼类多样性和物种的形成、进化具有重要意义。本文采用聚合酶链式反应 (PCR) 和直接测序方法获得了南门峡裂腹鱼亚科鱼类 ($n=29$) 及其近缘种 ($n=19$) 共 48 个个体的线粒体 DNA (mtDNA) 细胞色素 *b* (cyt *b*) 基因的全序列 (1 140 bp), 并以厚唇裸重鱼和尖唇裸鲤为外群构建了 MP 和 Bayesian 系统进化树。南门峡裂腹鱼亚科鱼类 29 个个体的序列经排序后, 发现有 100 个 (8.77%) 多态性位点, 共定义了 16 个单倍型, 在系统进化树上分布于截然不同的两个族群中。其中 5 个单倍型 (NMX3、6、7、13、15) 与其近缘种花斑裸鲤和青海湖裸鲤形成单系群 (MP 99%, Bayesian 98%), 而其余 11 个单倍型 (NMX1、2、4、5、8、9、10、11、12、14、16) 与黄河干支流的黄河裸裂尻鱼形成另一个单系群 (MP 99%, Bayesian 99%)。序列差异分析显示, 分布于不同族群的南门峡裂腹鱼亚科鱼类之间存在较大的碱基差异 (平均为 7.42%), 显示出种间差异水平, 表明分布于南门峡河流的裂腹鱼亚科鱼类可能是花斑裸鲤和黄河裸裂尻鱼形态相似种的复合体。结合青藏高原隆升所致的气候环境变化和高原北部水系变迁的事件, 推断形态趋同进化可能导致了南门峡河流裂腹鱼亚科鱼类形态相似种的共存, 而小生境自然选择压力是引发适应性形态趋同进化的主要原因 [动物学报 52(5): 862-870, 2006]。

关键词 裂腹鱼亚科鱼类 南门峡河 线粒体 DNA Cyt *b* 系统进化 分类 趋同进化

Molecular systematics of morphologically similar fishes in the Schizothoracinae in Nanmenxia River, with implication for morphological convergent evolution*

QI De-Lin¹, GUO Song-Chang¹, TANG Wen-Jia², YANG Jie¹, ZHAO Xin-Quan^{1**}

1. Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810001, China

2. Fishery Environmental Monitoring Station of Qinghai Province, Xining 810012, China

Abstract With the human activities and changes in water systems due to uplifting of the Qinghai-Tibetan Plateau, gene flow between the schizothoracine fishes distributed in the Nanmenxia River and other upper reaches of the Yellow River has been limited for a long time. As a small and isolated group in a special niche, the investigation of the taxonomic status and evolutionary status of these fishes is important to further understand what has caused the rapid speciation and high levels of biodiversity in the Qinghai-Tibetan Plateau. In this study, the complete sequences of the mitochondrial cyt *b* gene

2006-03-20 收稿, 2006-06-21 接受

* 国家“973”基础研究项目 (No. 2005CB422005) 资助 [This research was funded by the grant from the 973 Plan of National Basic Research Project of China (No. 2005CB422005)]

** 通讯作者 (Corresponding author). E-mail: xqzhao@nwipb.ac.cn

© 2006 动物学报 Acta Zoologica Sinica

from 29 individuals of schizothoracine fishes in the Nanmanxia River and 19 individuals representing other relatively closed species were sequenced. Among the aligned sequences of 29 individuals of schizothoracine fishes in the Nanmanxia River, 100 (8.77%) nucleotide sites were variable, and a total of 16 haplotypes was identified. The phylogenetic analyses showed that 5 haplotypes (NMX3, 6, 7, 13, 15) from the Nanmanxia River clustered with the relatively closed species *Gymnocypris eckloni* and *Gymnocypris przewalskii*, and together formed a monophyletic clade with high bootstrap values (99% for the MP tree and 98% for Bayesian tree). The remaining 11 haplotypes (NMX1, 2, 4, 5, 8, 9, 10, 11, 12, 14, 16) together with *Schizopygopsis pylzovi* from the upper reaches of the Yellow River formed another monophyletic clade (99% for both the MP tree and Bayesian tree). The sequence divergence between two groups distributed in different clades showed significant (average 7.42%), and together with the results of phylogenetic analyses suggested that schizothoracine fishes in the Nanmanxia River may be a morphologically similar species complex, consisting of two species, *Gymnocypris eckloni* and *Schizopygopsis pylzovi*. The natural selective pressure resulted from the changes of the water system and climatic conditions due to uplifts of the plateau, may have promoted adaptive convergence of their morphological characters [Acta Zoologica Sinica 52 (5): 862 - 870, 2006].

Key words Schizothoracinae, Nanmenxia River, mtDNA cyt b, Phylogeny, Taxonomy, Convergent evolution

相似或相同的栖息地生态环境通常会引发物种间的表型趋同进化，这种现象备受生态学家和进化生物学家们的关注 (Rüber and Adams, 2001; Wilkens and Strecker, 2003; Wellborn and Cothran, 2004)。青藏高原在隆升过程中对自身生态环境和水系演化产生了深刻的影响 (李长安等, 1998, 1999; 李吉均等, 2001; 赵振明、刘百箴, 2003; 方小敏等, 2004)，其错综复杂的水系格局蕴育了极适应于高原特殊环境的特有鱼种 (武云飞、吴翠珍, 1991; 乐佩琦等, 2000)，其中不乏特殊进化机制的孤立小群体和共存于小生境的形态相似种群。因此，对高原特有鱼种孤立小群体和形态相似种群进行分类及其进化机制的研究具有重要意义。

南门峡河流系黄河支流——湟水河的一个分支，源出青海省互助县北部达坂山南麓尕斯库勒山东北侧，河源海拔 3 960 m。由于受高原隆升过程中造山运动、水系演化以及人为因素的影响，河内分布的裂腹鱼亚科 (Schizothoracinae) 鱼类与其它黄河干支流种群间的基因交流受到长期遏制。在长期的适应性演化过程中，分布于南门峡河流的裂腹鱼亚科鱼类表现出其独特的形态变异。依据武云飞和吴翠珍 (1991)、乐佩琦等 (2000) 的描述，花斑裸鲤 (*Gymnocypris eckloni*) 和黄河裸裂尻鱼 (*Schizopygopsis pylzovi*) 最主要的区别在于：前者腹部圆，口亚下位或端位，口裂较大，下颌无锐利角质边缘，下咽齿细圆，顶端尖，稍弯曲，在小个体中明显具钩，咀嚼面凹入呈匙状；而后者腹部平坦，口下位，大而横裂，下颌具锐利角质边缘，下咽齿在较大个体顶端尖直，咀嚼面斜截，在较小个体顶端略为钩曲。然而，分布于南门峡河流的裂腹鱼亚科鱼类均具有口亚下位或下位，大而横裂，下颌具锐利角质边缘的特征，似乎符合黄河裸裂尻鱼的主要外形特征。但是，进一步的比较分析发现，

该种群鱼类有些个体又不失花斑裸鲤背鳍最后不分枝、鳍条粗壮、发达，其后缘每边有 17 - 24 枚深锯齿，腹鳍末端后伸略超过胸鳍起点至腹鳍之间距离的 2/3 处，可接近肛门；下咽齿细圆，顶端尖，稍弯曲等显著特征。结合已有资料 (武云飞、吴翠珍, 1991; 乐佩琦等, 2000)，可以推测作为湟水河主要支流之一的南门峡河流可能分布有黄河裸裂尻鱼，但是形态模糊特征的存在，又引发了这样一个问题：存在于南门峡河流的裂腹鱼亚科鱼类是否就是黄河裸裂尻鱼一个种？还是黄河裸裂尻鱼和花斑裸鲤两个形态相似种的复合体呢？虽然，花斑裸鲤广泛分布于黄河上游干支流中 (武云飞、吴翠珍, 1991; 乐佩琦等, 2000)，但是花斑裸鲤在湟水河流域的分布至今未见报道。为此，对南门峡河流的裂腹鱼亚科鱼类进行分类学研究不但具有现实意义，而且还能为今后开展青藏高原河流演化和形成积累相关的数据。

随着分子生物学的发展，基于基因测序的分子数据在鱼类分类学、系统学和种群遗传学中不断得到广泛应用，而已往难以用传统分类方法界定的物种，通过分子系统学的方法逐步得到解决 (Lovejoy and Araújo, 2000; Xiao et al., 2001; Reed et al., 2002; Crespi and Fulton, 2004; Perdices et al., 2004)。近年来，生物学家通过外部形态、骨骼和解剖特征的比较分析对裂腹鱼亚科鱼类的分类进行了系统的研究 (武云飞, 1984; 武云飞、吴翠珍, 1991; 乐佩琦等, 2000)，并对部分裂腹鱼亚科鱼类进行了分子系统进化研究 (He et al., 2004; 赵凯等, 2005)，但是南门峡河流裂腹鱼亚科鱼类在这方面的研究仍处于空白。本文通过线粒体 DNA (mtDNA) 细胞色素 b 基因 (cyt b) PCR 扩增和直接测序，以采集于黄河干支流的花斑裸鲤、黄河裸裂尻鱼及其近缘种作为参照，比较了南门峡河流

与黄河干支流花斑裸鲤和黄河裸裂尻鱼的序列差异, 并利用分子系统学方法探讨了南门峡河流裂腹鱼亚科鱼类的分类学地位和可能的进化机制。

1 材料和方法

1.1 鱼样采集

样品采集于互助县南门峡水库上游、黄河

表 1 鱼样的采集地点、水系、样本量及 mtDNA 单倍型数目

Table 1 Sampling locality, drainages and number of mtDNA haplotypes

种名 Species	采集地点 Collection location	水系 Drainages	样本量 Sample size	单倍型数目 Number of haplotypes
厚唇裸重鱼 <i>Gymnodiptychus pachycheilus</i>	青海省兴海县 Xinghai, Qinghai	黄河 Yellow River	1	1
尖裸鲤 <i>Oxygymnocypris stewartii</i>	西藏拉萨 Lhasa, Tibet	拉萨河 Lhasa River	1	1
南门峡裂腹鱼亚科鱼类 Schizothoracine fishes of Nanmenxia	青海省互助县 Huzhu, Qinghai	南门峡河 Nanmenxia River	29	16
花斑裸鲤 <i>Gymnocypris eckloni</i>	青海省贵德县 Guide, Qinghai	黄河 Yellow River	4	3
	青海省玛多县 Maduo, Qinghai	扎陵湖 Zhaling Lake	3	2
黄河裸裂尻鱼 <i>Schizopygopsis pylzovi</i>	青海省兴海县 Xinghai, Qinghai	黄河 Yellow River	4	2
	青海省海晏县 Haiyan, Qinghai	东大滩河 Dongdatan River	2	1
	青海省玛多县 Maduo, Qinghai	托索湖 Tuosuo Lake	3	2
	青海省大通县 Datong, Qinghai	北川河 Beichuan River	1	1
极边扁咽齿鱼 <i>Platypharodon extremus</i>	青海省贵南县 Guinan, Qinghai	黄河 Yellow River	1	1
青海湖裸鲤 <i>Gymnocypris przewalskii</i>	青海省共和县 Gonghe, Qinghai	青海湖 Qinghai Lake	1	1

1.2 DNA 提取、扩增及测序

1.2.1 基因组 DNA 提取 取上述保存备用的组织 20 mg, 置于干净灭菌的玻璃板上切碎 (肌肉) 或置于有液氮的研钵中研磨 (鳍组织), 然后转入到 1.5 ml EP 管中后, 用常规 SDS/蛋白酶 K 消化、酚-氯仿抽提、乙醇沉淀总 DNA, 获得的 DNA 经空气干燥后加入适量无菌 ddH₂O 溶解, 经琼脂糖凝胶电泳检测, 估计 DNA 浓度后 4℃ 保存备用。

1.2.2 mtDNA 细胞色素 b 的 PCR 扩增及测序

干支流、托索湖及青海湖 (表 1), 均为随机采样, 以采集于黄河的厚唇裸重鱼 (*Gymnodiptychus pachycheilus*) 和拉萨河的尖裸鲤 (*Oxygymnocypris stewartii*) 作为外群构建分子系统进化树。野外采样时, 取肌肉或鳍组织暂时保存在液氮中, 带回实验室后保存在 -70℃ 备用。

采用聚合酶链式反应 (PCR) 技术和一对通用引物 L14724, 5'-GACTTGAAAACCACCGTTG-3' 和 H15915, 5'-CTCCGATCTCCGGATTACAAGAC-3' (Xiao et al., 2001, 上海生工合成) 对 mtDNA cyt b 基因全序列进行了扩增。PCR 扩增反应体系 30 μl, 其中包括 1.0 U TaKaRa EX Taq (TaKaRa), 1 μl dNTPs (2.5 mmol/L), 3.0 μl 10 × Taq buffer (TaKaRa, 含 Mg²⁺), 两条引物 (10 mmol) 各 0.5 μl, 0.2 μg 模板 DNA。

PCR 扩增程序: 94 预变性 4 min, 94 变性 1 min, 50 退火 1 min, 72 延伸 1 min, 共 35 循环, 最后一循环 72 续延伸 5 min。PCR 扩增结束后, 取 2 μ l 扩增产物在 1.0% 的琼脂糖凝胶中点样进行电泳, EB 染色, 紫外凝胶成像仪观察并照相记录。扩增结束后, 依据厂商提供的操作指南, 扩增产物采用 PCR Purification a CASpure PCR Purification Kit (Casarray, 上海) 进行纯化。纯化产物经 DYEnamic Dye Terminator Cycle Sequencing Kit (Amersham Biosciences Corporation) 试剂盒进行测序反应后利用 MegaBACE 500 测序仪直接测序。为保证测序结果的准确性, 每个样本都进行双向测序。

1.2.3 DNA 序列数据的处理 序列的比对排序采用 CLUSTAL X (Thompson et al., 1997) 和 DNA STAR 软件包的 Editseq 5.0 及 MegAlign 5.0 软件 (DNASTAR Inc.)。用 MEGA 3.1 (Kumar et al., 2004) 软件分析核苷酸的组成、变异位点和序列间的碱基差异。利用 PAUP 4.0b10 (Swofford, 2000) 软件, 使用启发式搜索算法构建最大简约化 (Maximum parsimony, MP) 进化树, 选用逐步随机叠加序列及 TBR 分支交换选项, 同时应用自举检验 (Bootstrap test) 估计系统树中节点的自引导值 (重复次数为 1 000 次); 利用 MrBayes3.0 (Ronquist and Huelsenbeck, 2003) 软件进行贝叶斯分析 (Bayesian analysis)。

2 结果

2.1 序列变异特征

南门峡裂腹鱼亚科鱼类、黄河干支流花斑裸鲤、黄河裸裂尻鱼、极边扁咽齿鱼、青海湖裸鲤、尖裸鲤和厚唇裸重鱼共 50 个个体均测得线粒体 DNA 细胞色素 *b* 基因的全序列 (1 140 bp), 共检测出 31 个单倍型。在 31 个单倍型的 1 140 位点中, 存在 276 个变异位点 (24.21%), 其中包括 146 个简约性位点和 130 个单突变位点。而南门峡裂腹鱼亚科鱼类 29 个个体的序列经排序后, 发现有 100 个 (8.77%) 多态性位点, 共定义了 16 个单倍型。本研究中裂腹鱼亚科鱼类碱基组成分析显示, A、T、C 和 G 碱基平均含量分别为 26.5%、26.3%、30.2% 和 16.8%, 其中 A + T 含量 (52.8%) 明显高于 G + C 含量 (47.2%), 表现出明显的反 G 偏倚, 显示细胞色素 *b* 基因的共同特征 (Cantatore et al., 1994)。

2.2 系统发育关系

基于 mtDNA 细胞色素 *b* 全序列的 MP 树显示, 南门峡裂腹鱼亚科鱼类及其近缘种形成三个支持率很高的族群 (Clade), 族群 A 由来自南门峡裂腹鱼亚科鱼类的 5 个单倍型 (NMX3、6、7、13、15) 及其近缘种花斑裸鲤和青海湖裸鲤所组成, 族群 B 由来自黄河的极扁边咽齿鱼组成, 族群 C 由南门峡裂腹鱼亚科鱼类的其它 11 个单倍型 (NMX1、2、4、5、8、9、10、11、12、14、16) 和黄河干支流的黄河裸裂尻鱼组成 (图 1)。在该拓扑中, 族群 B 和 C 首先聚在一起, 然后共同形成族群 A 的姐妹群 (Sister group)。虽然贝叶斯分析显示出与 MP 树不同的拓扑结构, 但南门峡裂腹鱼亚科鱼类单倍型的分布格局与 MP 树非常一致 (图 2), 即南门峡裂腹鱼分别分布在两个截然不同的族群中, 其中 5 个单倍型 (NMX3、6、7、13、15) 与其近缘种花斑裸鲤和青海湖裸鲤形成一个支持率极高 (98%) 的单系群 (Monophyly), 而另外 11 个单倍型 (NMX1、2、4、5、8、9、10、11、12、14、16) 与来自黄河干支流的黄河裸裂尻鱼形成单系群 (99%)。以上结果表明, 来自南门峡裂腹鱼亚科鱼类的 5 个单倍型 (NMX3、6、7、13、15) 与其近缘种花斑裸鲤和青海湖裸鲤有着极其相近的亲缘关系。而南门峡裂腹鱼亚科鱼类的其它 11 个单倍型 (NMX1、2、4、5、8、9、10、11、12、14、16) 却与来自黄河干支流的黄河裸裂尻鱼有着非常近的亲缘关系。

2.3 序列差异

依据以上系统发育关系格局进行的序列差异分析显示, 与花斑裸鲤和青海湖裸鲤聚在一起的南门峡裂腹鱼亚科鱼类的 5 个单倍型 (NMX3、6、7、13、15) 之间的序列差异为 0.08% - 0.97% (平均为 0.42%), 而这 5 个单倍型与花斑裸鲤和青海湖裸鲤之间的序列差异为 0.35% - 1.33% (平均为 1.18%); 南门峡裂腹鱼亚科鱼类其它 11 个单倍型 (NMX1、2、4、5、8、9、10、11、12、14、16) 之间的序列差异为 0.09% - 1.24% (平均为 0.56%), 与来自黄河干支流的黄河裸裂尻鱼之间的序列差异为 0.35% - 1.15% (平均为 0.66%)。但是, 分布于不同族群 (A 与 C 族群, 图 1) 的南门峡裂腹鱼亚科鱼类之间却存在较大的碱基差异 (平均为 7.42%), 其最小值 (6.78%) 出现在 NMX9 与 NMX13 之间, 最大值 (8.60%) 出现在 NMX9 与 NMX13 之间。

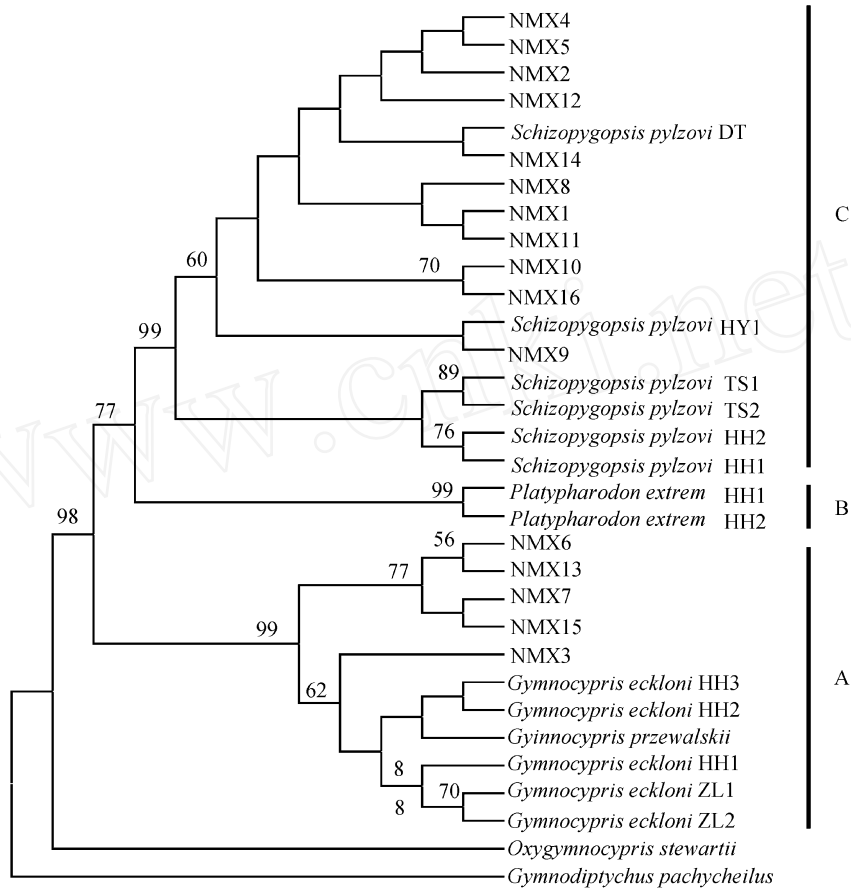


图 1 利用最大简约法 (MP) 构建的南门峡裂腹鱼亚科鱼类形态相似种及其近缘种的系统发育树

节点上数据为支持率 (> 50%), 单倍型名称取其种名加水系或地域名称缩写, 如, *Gymnocypris eckloni* HH1 表示来自黄河的花斑裸鲤单倍型之一。

Fig. 1 The most parsimonious phylogenetic tree based on mitochondrial cytochrome b sequences for morphologically similar species and other species in the Schizothoracinae

Numbers above branches are bootstrap values (> 50%). Haplotypes are named as species name plus abbreviation of drainage or distribution region, e. g. *Gymnocypris eckloni* HH1 signifies one hapotype of the species *Gymnocypris eckloni* from Yellow River.

3 讨论

3.1 系统进化关系及南门峡裂腹鱼亚科鱼类的分类学地位

南门峡河流系黄河支流——湟水河的一个分支, 而分布于该河流的裂腹鱼亚科鱼类在某些外形特征, 特别是下颌均具有锐利角质边缘方面表现出相似性, 但又兼有花斑裸鲤和黄河裸裂尻鱼各自独特的外形特征。因此, 以采集于黄河干支流的花斑裸鲤、黄河裸裂尻鱼及其近缘种作为对照, 通过分子系统进化评估南门峡裂腹鱼亚科鱼类的分类学地位是实际可行的。研究中, 采用不同方法得到的系统进化树具有很高的一致性 (图 1 和图 2), 表明分布于南门峡河流的裂腹鱼亚科鱼类存在两个截然不同的种群, 分属两个不同的种, 即单倍型

NMX3、NMX6、NMX 7、NMX13 和 NMX15 属于花斑裸鲤, 而单倍型 NMX1、NMX2、NMX4、NMX5、NMX8、NMX9、NMX10、NMX11、NMX12、NMX14 和 NMX16 则隶属于黄河裸裂尻鱼。序列差异分析结果进一步证实, 南门峡裂腹鱼亚科鱼类的 5 个单倍型 NMX3、NMX6、NMX7、NMX13、NMX15 与黄河花斑裸鲤和青海湖裸鲤之间的平均序列差异为 1.18%, 其它 11 个单倍型 NMX1、NMX2、NMX4、NMX5、NMX8、NMX9、NMX10、NMX11、NMX12、NMX14、NMX16 与黄河裸裂尻鱼之间的平均序列差异为 0.66%, 均表现出种内个体间的差异水平; 而分布于不同族群的 5 个单倍型与其余 11 个单倍型之间的平均差异竟达到 7.42%, 显示出种间差异水平。

虽然, 南门峡裂腹鱼亚科鱼类的 5 个单倍型

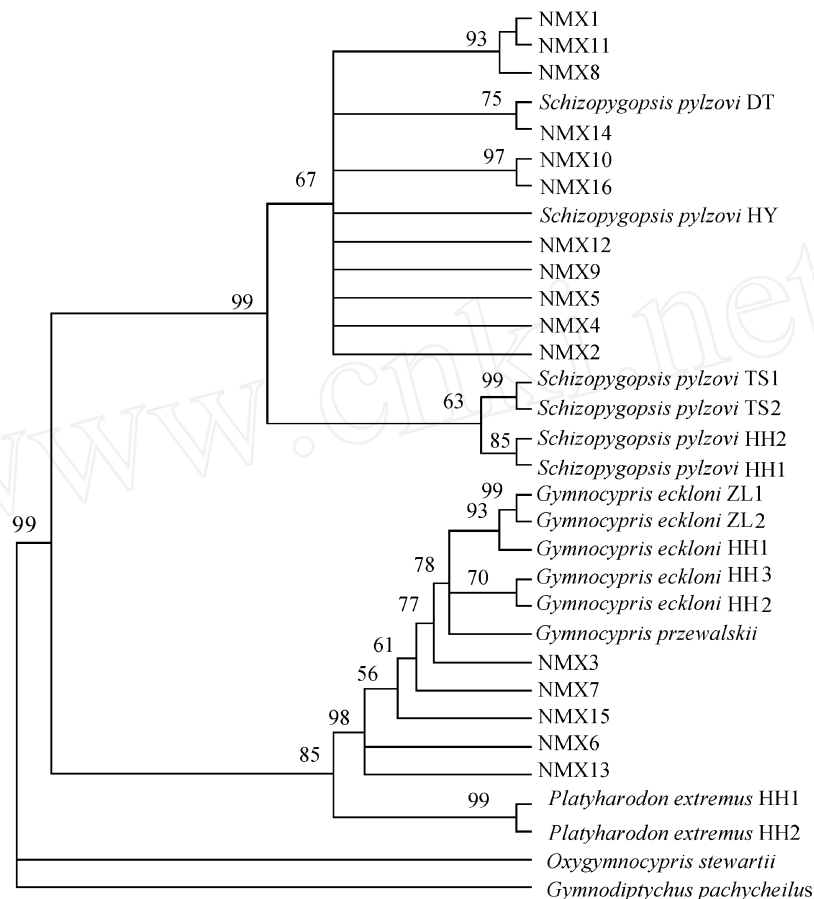


图 2 利用贝叶斯法 (Bayesian analysis) 构建的南门峡裂腹鱼亚科鱼类及其近缘种的系统发育树节点上数据为支持率, 单倍型名称同图 1。

Fig. 2 The phylogenetic tree derived from Bayesian analysis based on mitochondrial cytochrome b sequences for morphologically similar species and other species in the Schizothoracinae

Numbers above branches are bootstrap values. Haplotypes are named as Fig. 1.

(NMX3、NMX6、NMX7、NMX13、NMX15) 与花斑裸鲤和青海湖裸鲤共同形成了一个单系群, 表明拥有这 5 种单倍型的个体与青海湖裸鲤也有非常相近的亲缘关系。但是, 青海湖属于内陆型咸水湖, 自 15 万年 (李吉均等, 1996, 2001) 以来与黄河干支流之间形成的地理隔离以及目前的水系格局共同提示, 分布于南门峡河流的拥有 NMX3、NMX6、NMX7、NMX13、NMX15 单倍型的个体更应该隶属于花斑裸鲤, 而不是青海湖裸鲤。因此, 可以推断分布于南门峡河流的裂腹鱼亚科鱼类是花斑裸鲤和黄河裸裂尻鱼形态趋同种的复合体。

3.2 南门峡河流裂腹鱼亚科鱼类的形态趋同进化

物种间的形态相似性可以通过许多遗传机制加以解释, 如种间杂交、基因渗透、具有近期祖先、形态趋同进化 (Avice and Saunders, 1984; Billington and Hebert, 1988; BurrIDGE, 1999; Xiao et al.,

2001; Crespi and Fulton, 2004)。就花斑裸鲤和黄河裸裂尻鱼而言, 尽管两个种在产卵时间和分布区域方面都存在重叠 (武云飞、吴翠珍, 1991; 乐佩琦等, 2000), 但是至今并没有杂种后代的报道。种间杂交可能会产生杂种后代在形态上的间型或亲代表型双重性, 由此可能会导致形态间性群体。但是, 基于线粒体 DNA 细胞色素 *b* 基因的系统进化分析显示 (图 1 和图 2), 分布于南门峡河流的裂腹鱼亚科鱼类在系统进化树上分属于两个截然不同的族群, 而并未形成表型双重性或形态间型的中间群体。同时, 花斑裸鲤 ($2n = 94$) 和黄河裸裂尻鱼 ($2n = 92$) 二倍体染色体数目的差异也提示, 花斑裸鲤和黄河裸裂尻鱼种间可能不会有基因交流 (余祥勇等, 1990)。如果分布于南门峡河流的花斑裸鲤和黄河裸裂尻鱼存在种间基因渗透现象, 那么这种基因渗透在较长的时间尺度上应该是双向的。也

就是说,在这种情况下分子进化树上至少可以观察到两个以上的花斑裸鲤、黄河裸裂尻鱼和南门峡裂腹鱼亚科鱼类多型分布组成的族群 (Polytypic clades, BurrIDGE, 1999)。然而,本研究中南门峡裂腹鱼亚科鱼类在分子系统进化树只分成两个截然不同的族群,并未观察到多型族群。由近期祖先分化出的两个种在形态特征方面可能表现出一定的相似性 (Wellborn and Cothran, 2004),但是在分子进化树上分属于两个不同族群的南门峡裂腹鱼亚科鱼类单倍型之间的序列差异高达 6.78% - 8.60%,暗示这两个种的分化形成已久 (Witt and Hebert, 2000)。

因此,对于南门峡河流花斑裸鲤和黄河裸裂尻鱼具有口亚下位或下位,大而横裂,下颌具锐利角质边缘等相似特征的合理解释,可能是由于所处小生境的自然选择压力而引发了物种的形态趋同进化。

研究表明,裂腹鱼亚科鱼类摄食器官和消化器官的结构与它们所处的水系特性和摄食习性是相适应的 (武云飞、吴翠珍, 1991)。花斑裸鲤常栖息于高原宽谷河段深水缓流处或静水湖泊中,以其宽大而横裂的口通过滤食方式主食水域中上层的浮游动物和兼食部分浮游植物性食料,而黄河裸裂尻鱼常栖息于水流较缓慢、河床多卵石的高山小河或湖泊中。越冬时潜伏于河岸洞穴或岩石缝隙之中,常以其锐利而角质化的下颌通过刮食方式进食水域底层砂砾表面或泥底着生藻类和水底植物碎屑。与黄河裸裂尻鱼刮食功能相适应的结构还表现在头骨出现后下颞窝,由此窝伸出的肌肉与下颞窝伸出的肌肉共同牵动下驱动下咽骨活动以加强下咽齿对食物的研磨效果 (武云飞, 1984)。

追溯青藏高原的演化形成历史可知,青藏运动 C 阶段 (Qinghai-Tibetan Movement C Phase) 约 1.6 Ma 以来高原东北部的强烈隆升致使区内湖泊消失或萎缩,进而形成了古黄河 (李长安等, 1998, 1999; 李吉均等, 2001)。随后,青藏高原又经历了几次强烈的隆升和构造事件,特别是共和运动 (0.15 Ma) 以来的一次强烈的隆升和构造事件,导致了现代黄河水系格局和河谷地貌的形成 (潘保田等, 1996; 李吉均等, 2001; 赵振明、刘百箴, 2003; 方小敏等, 2004),由此而形成的地理隔离可能使南门峡河流与黄河支流间失去了联系。然而,黄河裸裂尻鱼属于底栖鱼类,因具有锐利的角质化下颌,通过其刮食功能仍能在多砂砾的

高原河流中获得充足的食物而对南门峡河流域生境表现出极强的适应能力,其种群不断得到扩大。而本该属于高原宽谷河段深水缓流处或静水湖泊的花斑裸鲤在南门峡河流定居下来以后,由于新的水域环境不再具有充足的浮游动植物食料,致使以往适应于滤食方式的摄食器官得不到完全发挥,而不能完全满足花斑裸鲤对食物的需求。但是,多砂砾的南门峡河流有其丰富的着生藻类、底栖植物性食料,为了适应新的环境和获得新的食物源,在此定居下来的花斑裸鲤可能加快了其适应性进化,其下颌在进化过程中逐步发展成为锐利的角质边缘,而其采食方式由原先的滤食方式过渡并最终转变为似黄河裸裂尻鱼的刮食方式,结果导致了花斑裸鲤和黄河裸裂尻鱼形态相似种共存于南门峡河流小生境的格局。

事实上,特殊生态环境导致鱼类形态趋同进化的现象普遍存在 (Meyer, 1993; Rüber and Adams, 2001; Jeffery, 2001; Wilkens and Strecker, 2003; Wellborn and Cothran, 2004; Xiao et al., 2005)。比如, Meyer (1993) 及 Rüber and Adams (2001) 通过分子系统进化和形态比较研究表明,广泛分布于非洲诸多湖泊的丽鱼科鱼类 (cichlid), 由于受湖泊间相似食料组成的影响,各物种的摄食器官及其摄食习性在长期的进化过程中表现出趋同现象。而 Jeffery (2001) 和 Wilkens and Strecker (2003) 在穴居鱼 *Astyanax* 中的研究指出,穴居鱼类拥有较发达的感觉系统 (包括感觉器官和附属肢体),但其视觉器官逐步退化,甚至有些穴居鱼类不再具有视觉细胞。进一步的研究发现,并非所有的穴居鱼类源自同一广泛分布的穴居鱼祖先,也就是说,穴居鱼类的物种形成是分阶段多起源的,而其持续的黑暗环境是导致穴居鱼类感觉和视觉系统趋同进化的重要环境因子。Xiao et al. (2005) 对青藏高原及其毗邻地区 (云贵高原) 所特有的 *Sinocyclocheilus* 属鱼类,包括穴居种、中间型种 (具有穴居和非穴居特性) 和非穴居 31 个种进行了系统发育及其形态进化研究,证实 *Sinocyclocheilus* 属鱼类穴居种退化的视觉系统和发达的感觉系统是对其栖息地黑暗环境逐步适应和趋同进化的体现。

总之,本文基于分子水平证实湟水河支流——南门峡河确实分布有花斑裸鲤,这一发现可能对今后进一步开展花斑裸鲤的起源、扩散和高原水系演化研究具有重要意义。如同 Meyer (1993) 及 Rüber and Adams (2001) 的研究结果一样,南门

峡河流食料组成可能是花斑裸鲤和黄河裸裂尻鱼摄食器官趋同进化的主要环境因子。但是，南门峡河流形态相似种的其它特性，如摄食习性、消化器官等是否在长期的进化中发生了同样的现象有待进一步研究。

3.3 南门峡河流花斑裸鲤和黄河裸裂尻鱼的形态区分

武云飞和吴翠珍(1991)以及乐佩琦等(2000)均将腹部形状、口位、下颌是否具锐利角质边缘等作为主要特征进而区别花斑裸鲤和黄河裸裂尻鱼。然而，受南门峡河流小生境的影响，分布于南门峡河流的花斑裸鲤和黄河裸裂尻鱼在诸多外形特征方面均表现出较大的变异，很难区分开来。在实际鉴定工作中，可将下咽齿形状作为黄河裸裂尻鱼区别与花斑裸鲤的主要特征之一。比如，前者下咽齿在较大个体顶端尖直，咀嚼面斜截，在较小个体顶端略为钩曲，而后者下咽齿细圆，顶端尖，稍弯曲。但是，黄河裸裂尻鱼下咽齿形状随个体大小有所变异，仅靠这种单一特征很难区分这两个种。因此，借助其它特征，如通过解剖和骨骼特征区分南门峡河流花斑裸鲤和黄河裸裂尻鱼的研究工作亟待开展。

致谢 感谢青海省渔业环境监测站工作人员和青海大学谢保胜老师在采样过程中给与的支持和帮助。

参考文献 (References)

- Avisé JC, Saunders NC, 1984. Hybridization and introgression among species of sunfish (*Lepomis*) analyzed by mitochondrial DNA and allozyme markers. *Genetics* 108: 237 - 255.
- Billington N, Hebert PDN, 1988. Mitochondrial DNA variation in Great Lakes Walleye (*Stizostedion vitreum*) populations. *Canadian J. Fish. Aquatic Sci.* 45: 643 - 654.
- Burridge CP, 1999. Molecular phylogeny of *Nemadactylus* and *Acantholatris* (Perciformes: Cirrhitidae: Cheilodactylidae), with implications for taxonomy and biogeography. *Mol. Phylogen. Evol.* 13: 93 - 109.
- Cantatore P, Roberti M, Pesole G, Ludovico A, Milella F, Gadaleta MN, Saccone C, 1994. Evolutionary analysis of cytochrome *b* sequences in some perciformes: evidence for a slower rate of evolution than in mammals. *J. Mol. Evol.* 39: 589 - 597.
- Crespi BJ, Fulton MJ, 2004. Molecular systematics of Salmonidae: combined nuclear data yields a robust phylogeny. *Mol. Phylogen. Evol.* 31: 658 - 679.
- Fang XM, Zhao ZJ, Li JJ, Yan MD, Pan BT, Song CH, Dai S, 2004. Paleomagnetism of the late Cenozoic stratigraphy in the Jiuxi Basin north of the Qilian Mts. and uplift the Tibetan Plateau. *Science in China (Series D, Chinese Version)* 32 (2): 97 - 106 (In Chinese).
- He D, Chen Y, Chen Y, Chen Z, 2004. Molecular phylogeny of the specialized schizothoracine fishes (Teleostei: Cyprinidae), with their implications for the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Chinese Sci. Bul.* 49: 39 - 48.
- Jeffery RJ, 2001. Cavefish as a model system in evolutionary developmental biology. *Dev. Bio.* 231: 1 - 12.
- Kumar S, Tamura K, Nei M, 2004. MEGA3: Integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment. *Briefings in Bioinformatics* 5: 150 - 163.
- Li CA, Yin HF, Yu QW, 1999. Evolution of drainage systems and its developing trend in connection with tectonic uplift of Eastern Kunlun Mt. *Chinese Sci. Bull. (Chinese Version)* 44 (2): 211 - 214 (In Chinese).
- Li CA, Yin HF, Yu QW, Huang CS, 1998. Tectonic uplift, water system response and environment evolution in the eastern part of the Kunlun mountains. *Sci. J. China Univ. Geosci.* 23: 456 - 459 (In Chinese).
- Li JJ, Fang XM, Ma HZ, Zhu JJ, Pan BT, Chen HL, 1996. Geomorphologic and environmental evolution in upper reaches of Yellow River during the late Cenozoic. *Science in China (Series D, Chinese Version)* 26 (4): 316 - 322 (In Chinese).
- Li JJ, Fang XM, Pan BT, Zhao ZJ, Chen YG, 2001. Late cenozoic intensive uplift of Qinghai-Xizang Plateau and its impacts on environments in surrounding area. *Quaternary Science* 21 (5): 381 - 390 (In Chinese).
- Lovejoy NR, DE Araujo LG, 2000. Molecular systematics, biogeography and population structure of Neotropical freshwater needlefishes of the genus *Potamorhaphis*. *Molecular Ecology* 9: 259 - 268.
- Meyer A, 1993. Phylogenetic relationships and evolutionary processes in African cichlids. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 279 - 284.
- Pan BT, Li JJ, Cao JX, Chen FH, 1996. Study on the geomorphic evolution and development of the Yellow River in the Hualong basin. *Mountain Research* 14 (3): 153 - 158 (In Chinese).
- Perdices A, Cunha C, Coelho M, 2004. Phylogenetic structure of *Zacco platypus* (Teleostei, Cyprinidae) populations on the upper and middle Chang Jiang (= Yangtze) drainage inferred from cytochrome *b* sequences. *Mol. Phylogen. Evol.* 31: 192 - 203.
- Reed DL, Carpenter KE, de Gravelle MJ, 2002. Molecular systematics of the Jacks (Perciformes: Carangidae) based on mitochondrial cytochrome *b* sequences using parsimony, likelihood, and Bayesian approaches. *Mol. Phylogen. Evol.* 23: 523 - 524.
- Ronquist F, Huelsenbeck JP, 2003. MRBA YES 3: Bayesian phylogenetic inference under missed models. *Bioinformatics* 19: 1572 - 1574.
- Rüber L, Adams DC, 2001. Evolutionary convergence of body shape and trophic morphology in cichlids from Lake Tanganyika. *J. Evol. Bio.* 14: 325 - 332.
- Swofford DL, 2000. PAUP *. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and Other Methods). Version 4. Sinauer: Sunderland, Massachusetts.
- Thompson JD, Gibson TJ, Plewinak F, Jeanmougin F, Higgins DG, 1997. The Clustal X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Res.* 24: 4876 - 4882.
- Wellborn GA, Cothran RD, 2004. Phenotypic similarity and differentiation among sympatric cryptic species in a freshwater amphipod species complex. *Freshwater Biology* 49: 1 - 13.
- Wilkins H, Strecker U, 2003. Convergent evolution of the cavefish *Astyanax* (Characidae, Teleostei): genetic evidence from reduced eye-size and pigmentation. *Bio. J. Linnean Soc.* 80: 545 - 554.
- Witt JDS, Hebert PDN, 2000. Cryptic species diversity and evolution in the amphipod genus *Hyalella* within central glaciated North America: a molecular phylogenetic approach. *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* 57: 687 - 698.
- Wu YF, 1984. Systematics and taxonomy of the Schizothoracine fishes in China. *Acta Biologica Plateau Sinica* 3: 119 - 139 (In Chinese).
- Wu YF, Wu CZ, 1991. The Fishes of the Qinghai-Xizang Plateau. Chengdu: Sichuan Publishing House of Science and Technology (In Chinese).
- Xiao H, Chen SY, Liu ZM, Zhang RD, Li WX, Zan RG, Zhang YP, 2005. Molecular phylogeny of *Sinocyclocheilus* (Cypriniformes:

- Cyprinidae) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phylogen. Evol.* 36: 67 - 77.
- Xiao W, Zhang Y, Liu H, 2001. Molecular systematics of Xenocyprinae (Teleostei: Cyprinidae): taxonomy, biogeography, and co-evolution of a Special group restricted in East Asia. *Mol. Phylogen. Evol.* 18: 163 - 173.
- Yu XY, Li YC, Zhou T, 1990. Study on chromosome karyotype of Chinese Cyprinidae—chromosome karyotype of eight Schizothoracines. *J. Wuhan Univ.* 2 (2): 97 - 103 (In Chinese).
- Yue PQ, Chan XH, Lin RD, Chu XL, Zhng E, Chen JX, Chen YF, Cao WX, Luo YL, Chen YY, Tang WQ, 2000. The Fauna of Animal in China—Teleostei, Cyprinidae. Beijing: Beijing Science and Technology Press (In Chinese).
- Zhao K, Li JB, Duan ZY, He SP, Chen YY, 2005. Molecular phylogenetics of *Gymnocypris* (Teleostei: Cyprinidae) in Lake Qinghai and adjacent drainages. *Chinese Science Bulletin (Chinese Version)* 50 (13): 1 349 - 1 355 (In Chinese).
- Zhao ZM, Liu BC, 2003. Relation between the formation of the Yellow River valley landforms from Gonghe, Qinghai to Lanzhou, Gansu and the uplifting in northeast part of Qinghai-Xizang Plateau. *Northeastern Geology* 36 (2): 1 - 12 (In Chinese).
- 方小敏, 赵志军, 李吉均, 颜茂都, 潘保田, 宋春晖, 戴 霜, 2004. 祁连山北缘西盆地晚新生代磁性地层与青藏高原北部隆升. *中国科学 D 辑* 32 (2): 97 - 106.
- 乐佩琦, 单乡红, 林人端等, 2000. 中国动物志——硬骨鱼纲, 鲤形目 (下卷). 北京: 科学出版社.
- 李长安, 殷鸿福, 于庆文, 1999. 东昆仑山构造隆升与水系演化及其发展趋势. *科学通报* 44 (2): 211 - 214.
- 李长安, 殷鸿福, 于庆文, 黄长生, 1998. 昆仑山东段的构造隆升、水系相应与环境变化. *地球科学: 中国地质大学学报* 23 (5): 456 - 459.
- 李吉均, 方小敏, 马海洲, 朱俊杰, 潘保田, 陈怀录, 1996. 晚新生代黄河上游地貌演化与青藏高原隆起. *中国科学 (D 辑)* 26 (4): 316 - 322.
- 李吉均, 方小敏, 潘保田, 赵志军, 宋友桂, 2001. 新生代晚期青藏高原强烈隆起及其对周边环境的影响. *第四纪研究* 21 (5): 381 - 390.
- 潘保田, 李吉均, 曹继秀, 陈发虎, 1996. 化隆盆地地貌演化与黄河发育研究. *山地研究* 14 (3): 153 - 158.
- 武云飞, 1984. 中国裂腹鱼亚科鱼类分类与系统关系研究. *高原生物学集刊* 3: 119 - 139.
- 武云飞, 吴翠珍, 1991. 青藏高原鱼类. 成都: 四川科学技术出版社.
- 余祥勇, 李渝成, 周 瞰, 1990. 中国鲤科鱼类染色体核型研究——8 种裂腹鱼亚科鱼类核型研究. *武汉大学学报* 2: 97 - 103.
- 赵 凯, 李俊兵, 杨公社, 段子渊, 何舜平, 陈宜瑜, 2005. 青海湖及其相邻水系特有裸鲤属鱼类的分子系统发育. *科学通报* 50 (13): 1 349 - 1 355.
- 赵振明, 刘百箴, 2003. 青海共和至甘肃兰州黄河河谷地貌的形成与青藏高原东北缘隆升的关系. *西北地质* 36 (2): 1 - 12.