高原鳅属 Triplophysa 鱼类的分子 系统发育和生物地理学研究*

何德奎 陈咏霞 陈毅峰**

中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072

摘要 高原鳅属 Triplophysa 鱼类广泛分布于亚洲中部的高原地区,是青藏高原鱼类区系重要的组成部分.它们对高原环境表现出极强的适应性,是已知世界上分布海拔最高的鱼类.采用 线粒体 DNA 细胞色素 b 基因序列分析了青藏高原及其邻近地区 13 个水系 30 个地点 22 种高原 鳅属鱼类的分子系统发育关系.结果表明高原鳅属鱼类不是一个单系群,赫氏鳅亚属 Hedinich-thys 的种类嵌入到其他条鳅亚科鱼类分支中,而依据第二性征划分的高原鳅亚属 Triplophysa 是 一个单系群.在高原鳅亚属中,最先发生分歧的是分布于黄河上游的似鲶高原鳅 T.(T.) silu-roides,其次是分布于南盘江上游的抚仙高原鳅 T.(T.) fuxianensis.将骨质鳔囊和鳔后室的形态 特征图解到分子系统发育树中时,并没有呈现出共近离征的改变.高原鳅亚属内种间系统发育关系在一定程度上反映了地理关系的远近,即相同和相邻水系的物种之间通常具有更近的亲缘关系;进而在生物地理过程中反映了青藏高原东部和西北部水系与青藏高原主体及东南部水系在 9.5—7.2 Ma出现分离,这一事件可能与晚新生代青藏高原在 8 Ma 左右发生的地质构造事件及气候重大转型相关.

关键词 高原鳅属 系统发育 青藏高原 线粒体 DNA 细胞色素 b 生物地理学

高原鳅属 Triplophysa 隶属于鳅科 Cobitidae 条鳅亚科 Nemacheilinae, 是条鳅亚科中最大的类 群,也是条鳅亚科鱼类中适应于青藏高原高寒环境 的一个特殊类群,它和鲤科裂腹鱼亚科鱼类一起构 成了青藏高原鱼类区系的主体^[1].高原鳅属现知约 有 100 个种和亚种,主要分布于青藏高原及其邻近 的地区.在我国约有 68 个种和亚种^[2,3].

高原鳅鱼类作为青藏高原最为重要的类群之一,已有的工作主要限于新种的描述、物种订 正^[3-12]和系统分类学研究^[13,14]. Kessler 等^[15]和 Rendahl^[16]最初依据鳔的前室和后室形态的不同, 命名了条鳅亚科的一些属和亚属. Bǎnǎrescu 等^[17] 将高原鳅类分为赫氏鳅属 Hedinichthys 和高原鳅属 Triplophysa 两个属.朱松泉将这两个属合并为一 个属并设置两个相应的亚属^[4].相对于分类学研 究,高原鳅鱼类的系统发育和生物地理学研究更是 有限.武云飞等^[14]曾采用形态学性状对分布于青藏 高原及其邻近地区的 33 种高原鳅属鱼类种间系统 发育关系做了初步的分析.依据于形态学特征和地 理分布,诸多学者都认为高原鳅鱼类的起源和演化 与青藏高原的隆起相关^[13,14,18].迄今为止,还没有 有关高原鳅属鱼类分布格局的生物地理学解释.本 研究选取了 22 种分布于青藏高原及其邻近地区的 高原鳅属鱼类,分析其线粒体 DNA 细胞色素

** 通讯作者, E-mail: chenyf@ihb. ac. cn

²⁰⁰⁶⁻⁰²⁻²⁴ 收稿, 2006-04-24 收修改稿

^{*} 国家自然科学基金(批准号: 30200029)、中国科学院知识创新工程(批准号: KSCX2-SW-125)和国家重点基础研究发展规划(批准 号: 2003CB415103)资助项目

b (Cyt b)基因全序列. 所分析的物种包括了两个形态学划分的亚属; 涵盖了以形态学鉴别特征, 如体表是否具鳞、是否具骨质鳔、尾柄侧扁或细圆、臀鳍条数目、肠型、膜质鳔发达与否以及侧线完全与 否等为依据的各代表性物种单元; 在地理分布上包 括了除印度河之外青藏高原的各主要水系:黄河上游、长江上游、澜沧江上游、怒江上游、雅鲁藏布 江、柴达木盆地、塔里木河和河西走廊内流水体, 以及与高原毗邻的伊犁河和珠江上游的抚仙湖 (图 1).



图 1 分析标本分布图,采集地区编号见表 1

Cyt b 基因为蛋白质编码基因,被认为是能够 较好地反映种属间系统发育关系的分子标记^[19],已 用于多种鳅科鱼类的系统发育研究^[20-25].本研究的 主要目的有:(1)重建分布于青藏高原的高原鳅属 鱼类种间系统发育关系;(2)在分子系统发育关系 的基础之上,评估传统形态学特征的系统发育效 用;(3)初步探讨青藏高原高原鳅鱼类的生物地理 分布格局.这将有助于我们进一步揭示青藏高原晚 新生代急剧隆起这一重大地质历史事件对高原鱼类 演化和分布格局的影响.

1 材料和方法

1.1 样本采集

本研究分析了 24 种条鳅亚科鱼类 97 尾标本,

包括穗唇须鳅 Barbatula labiata 1 尾, 红尾副鳅 Paracobitis variegates 3 尾和高原鳅 22 种 93 尾, 这些标本涉及了 13 个水系的 30 个地点(图 1). 所 分析的种类包含了两个未命名的高原鳅新种. 未描 述种 I 的外部形态特征与忽吉图高原鳅 T.(T.) hutjertuensis 相似, 但鳔后室收缢为 3 段, 分布于 甘肃洮河上游尕海. 未描述种 II 类似于短尾高原鳅 T.(T.) brevicauda, 但尾鳍深分叉, 尾柄更粗短, 分布于西藏巴松错和怒江上游. 另外从 GenBank 下 载了 3 种其他条鳅亚科鱼类序列作为外类群一并进 行分析. 标本采集于 1997—2005 年, 野外用 95% 乙醇整体固定后保存于中国科学院水生生物研究所 淡水鱼类博物馆. 物种的种名、采集地点、水系和 GenBank 号见表 1.

	采集地(样本量)(编号)	所属水系	单倍型编号	GenBank 登录号
	新疆焉耆(1)(2)	塔里木河	HS	
叶尔羌高原鳅 Triplophysa (Hedinichthys) yarkandensis	新疆乌什(1)(3)	塔里木河	WS	
	新疆塔什库尔干(2)(4)	塔里木河	TS	
隆头高原鳅 T. (Triplophysa) alticeps	青海青海湖(2)(6)	青海湖	QHH	
勃氏高原鳅 T. (T.) bleekeri	四川雅安(3)(16)	(岷江)长江	YA1, YA2	
	四川奉节(2)(17)	(九盘河)长江	ЈРН	
短尾高原鳅 T.(T.)brevicauda	西藏日喀则(3)(25)	雅魯藏布江	RKZ1, RKZ2	
	西藏白朗(2)(26)	雅鲁藏布江	BL	
隆額高原歟 T. (T.) bombifrons	新疆且末(3)(30)	车尔臣河	QM	
黑背高原鳅 T. (T.) dorsalis	新疆伊犁(2)(1)	伊犁河	IL	
抚仙高原鳅 T. (T.) fuxianensis	云南抚仙湖(3)(29)	(抚仙湖)珠江	FXH1, FXH2, FXH3	
忽吉图高原鳅 T. (T.) hutjertuensis	甘肃天祝(1)(5)	石羊河	XDT	
移长高原鳅 T. (T.) leptosoma	青海都兰(2)(7)	柴达木河	DL1, DL2	
	青海香日德(4)(8)	柴达木河	XRD1, XRD2, XRD3	
	青海青海湖(1)(6)	青海湖	QHH	
小眼高雨鮒 T (T) microps	青海扎多(1)(19)	(扎曲)澜沧江	ZD	
	西藏那曲(3)(20)	怒江	NQ	
东方高原鳅 T. (T.) orientalis	西藏拉萨(3)(27)	雅鲁藏布江	LS1, LS2	
	青海香日德(3)(8)	柴达木河	XRD	
拟硬鳍高原鳅	青海清水河(2)(14)	柴达木河	QSH	
(Triplophysa) pseudoscleroptera	四川都江堰(2)(15)	长江	DJY	
	甘兩夏 河(1)(9)	黄河	DXH	
硬鳍高原鳅 T. (T.) scleroptera	青海玛多(2)(11)	黄河	MD1, MD2	
	甘肃玛曲(3)(12)	黄河	MQ1, MQ2	
似鲶高原鳅 T.(T.)siluroides	甘肃玛曲(3)(12)	黄河	MQ1, MQ2, MQ3	_
	云南贡山(2)(22)	怒江	GS	
当此局原気 1. (1.) stenura	四颗八佰(2)(21) 西離那曲(2)(20)	怒狂	BX	
	四藏即田(3)(20)			
	西藏拉孜(3)(24)	雅鲁戴布江	LZ1, LZ2, LZ3	
長尾宮盾崎 T (T) staventi	四颗那田(3)(20) 西毒白朗(2)(26)	怒 <u>壮</u> 融會蕭左江	NQ BLI BLS BLS	
开户间示例 1. (1.) stewarti	四藏日朝(3)(20) 云南石哉(3)(18)	准督戴叩江 (全沈江)长江	ISI1, ISI2	
	青海沱沱河(3)(13)	(沱沱河)长江	, , , , , , , , , , , , , , , , , , ,	
斯氏高原鳅 T. (T.) stoliczkae	青海清水河(1)(14)	 (雅砻江)长江	QSH	
长身高原鳅 T. (T.) tenuis	新疆塔什库尔干(2)(4)	塔里木河	TS	
西藏高原鳅 T. (T.) tibetana	西藏普兰(2)(23)		GZC	
武威高原鳅 T. (T.) wuweiensis	甘肃天祝(3)(5)	石羊河	XDT1, XDT2	
T. (T.) 未描述种 1	甘肃尕海(1)(10)	 (洮河)黄河	GH	
T. (T.) 未描述种 2	西藏八宿(3)(21)	怒江	BX1, BX2, BX3	· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·
	西藏巴松错(3)(28)	雅鲁藏布江	BSC1, BSC2, BSC3	
穗唇须鳅 Barbatula labiata	新疆伊犁(1)(1)	伊犁河		<u> </u>
北方须鳅 B. barbatula nuda				AY625728*)
斑北鳅 Le fua echigonia				NC004696*)
红尾副箫 Paracobitis variegatus	四川都江堰(3)(15)	(岷江)长江	YA	AY6256974)
长南鳅 Schistura longa		<u> </u>		AY625698*)

表 1 分析物种的有关信息

a) GenBank 下载序列

.

1.2 DNA 提取、PCR 扩增和测序

基因组 DNA 的提取采用常规酚/氯仿法^[26]. Cyt b 基因扩增和测序引物序列为 L14724 (5'-GACTTGAAAAACCACCGTTG-3')和 H15915(5'-CTCCGATCTCCGGATTACAAGAC-3'),退火温度 56℃. 扩增产物纯化 (QIAquick Gel Extraction Kit, GIAGEN) 后在上海鼎安生物科技有限公司测 序,所有序列均递交到 GenBank.

1.3 形态学鉴定

本研究标本的鉴定主要参照朱松泉^[4]的分类系统.标本通过外部形态、鳔、肠形和鳃耙等特征进行了鉴定,部分标本采用X光拍照以观察骨质鳔囊形态和脊椎骨数目.

1.4 数据分析

序列最初采用 Clustal X 1.8 程序^[27]进行排序 后人工校对. 采用 y² 检验序列间碱基组成的均质 性. 核苷酸替代饱和性分析通过绝对颠换(Tv)和转 换(Ti)数与序列分歧(p-距离)关系图来检验.碱 基偏倚度 $C = \frac{2}{3} \sum_{i=1}^{4} |c_i - 0.25|^{[28]}$. 系统发育分 析分别采用最大简约法(MP)、最大似然法(ML)和 Bayesian法(BI)3种分析方法构建. MP和 ML分 析采用 PAUP* 4.0b10^[29]程序. MP 分析采用启发 式搜索,树二等分再连接,分类单元100次随机逐 步增加. 所有位点均作为无序特征处理. Ti 和 Tv 经验比通过 ML 树估计(估计值为 Ti: Tv=3.83: 1),并根据经验比对 Tv 给予相应的权重比值(设置 为 Tv: Ti=4:1). 采用非参数自展分析估计 MP 树节点的支持率(BP)^[30],重复1000次.5种条鳅亚 科鱼类作为外类群. 采用 Modeltest 3.06^[31]程序, 进行等级似然率检验(hLRT)选择最适合的进化模 型,最适合的替代模型为 GTR + 1 + Г^[32](1 = 0.5675, $\Gamma = 1.0637$, A = 0.2914, C = 0.3200, G = 0.1162, T = 0.2724). 选择的替代模型参数 运用在 ML 分析中. 在 PAUP* 中执行 Shimodaira-Hasegawa (SH)检验^[33],来检验选定类元的单系 性、为了检验进化率是否偏离分子钟,将基于同样 替代模型而有分子钟约束的 ML 树与不受分子钟约 束的 ML 树的对数似然值相比较[34]. BI 分析运用 MrBayes 3.1.1b 程序^[35],采用 GTR + I + Γ模

型, Markov Chain Monte Carlo(MCMC)参数如下: Number of generations=2000000, Number of chains =4, Sample frequency=100, Temperature=0.5, Starting tree=random. Burn-in 设定在 80000 generations (burnin=800). 构建 50%的最大合意树和 节点的后验概率值(BBP).

1.5 特征状态的优化

采用 MacClade 4.0^[36]软件,将骨质鳔囊和鳔后 室的发达与否两个重要的形态学鉴别特征^[14]图解到 分子系统发育树中.所分析的 2 个形态特征的异同 仅存在于不同物种之间,因此,在重建系统发育树 每个物种只保留 1 个单倍型.系统发育树采用 MP 树.特征状态的重建采取 Fitch 简约和加速转换优 化(accelerated transformation optimization, ACCT-RAN)最小化特征的独立获得.

2 结果

2.1 序列变异

在所分析的 97 个个体中发现 64 种单倍型(表 1). 所有的共享单倍型均发生在同一地理群体不同 个体之间,不同种群之间不存在共享单倍型.分析 的 Cyt b 基因序列长度为 1140 bp, 其中 493 个位点 为变异位点,462个为简约信息位点.在变异位点 中,75.25%变异位于密码子第三位上,20.08%位 于密码子第一位上, 4.67%的变异位于密码子第二 位上. 所分析的高原鳅鱼类, 平均碱基组成为: A=0.2914, C=0.3200, G=0.1162, T=0.2724,具有低 G 含量, 而 A, T 和 C 含量较为一致. Cyt b和其他线粒体蛋白质编码基因一样具有强烈的碱基 组成偏向性(平均碱基偏倚度 C=0.1047),特别是 在密码子第二和第三位更为明显,表现为显著的低 G组成(碱基偏倚度 C分别为 0.2240 和 0.2060), 而密码子第一位碱基组成较为均等(碱基偏倚度C= 0.0393),但是不同序列的碱基组成不存在偏向性 $(\gamma^2 = 112.11, df = 219, P = 1.00).$

外类群和内类群间的遗传分歧(p-距离)从 16.42%(穗唇须鳅与隆头高原鳅 T.(T.) alticeps QH2)到 23.00%(叶尔羌高原鳅 T.(H.) yarkandensis WS 与斑北鳅 Lefua echigonia). 高原鳅属内 的遗传分歧从 20.46%(叶尔羌高原鳅 WS 与新疆 高原鳅 T.(T.) strauchii IL2)到 22.84% (叶尔羌 高原鳅 WS 与短尾高原鳅 T.(T.) brevicauda BL). 高原鳅亚属内的遗传分歧 0.09% (隆额高原鳅 T. (T.) bombi frons 与长身高原鳅 T.(T.) tenuis)到 18.42% (勃氏高原鳅 T.(T.) bleekeri YA2 与似鲶 高原鳅 T.(T.) siluroides MQ3).

高原鳅亚属不同物种之间,所有位点颠换和转

换数与 p--遗传距离均呈线形关系(未显示),表明 序列间变异没有达到饱和. 高原鳅亚属与赫氏鳅亚 属以及外类群之间在密码子第三位发现轻微饱和现 象. 系统发育分析中采用了所有的位点.

2.2 高原鳅属的系统发育

图 2显示了 BI 法构建的 50%多数原则合意树,



图 2 基于 Cytb基因序列构建的高原鳅属鱼类 Bayesian 法 50%多数原则合意树

节点处分支上侧的数字为 Bayesian 分析大于 0.50 后验概率(GTR + I + Г, Number of generations=2000000, Burnin=800); 分支下側的数字为 MP 分析大于 50%自展支持率(Tv:Ts=4:1 加权,1 000 次重复). ●表示节点后验概率大于 0.99 和自展支持率大于 95%. 分支末端的字母为单倍型编号(见表 1). 类元右侧图示出 5 个形态分类鉴别性状

ML 分析与 BI 法构建的系统发育树基本一致. MP (Tv: Ti=4:1)分析产生4个等价的简约树(步长 为1143, CI 为 0.4199, RI 为 0.7660),4个简约树 拓扑结构的异同仅仅在硬鳍高原鳅 T.(T.) scleroptera 不同单倍型之间拓扑结构的差异. MP 严格合意树的拓扑结构也与 BI 法相似. 图 2 同时给 出了各节点的 MP 自展支持率(BP)和 BI 分析后验 概率(BBP). 在所分析的高原鳅属鱼类中,高原鳅 亚属形成一个高度支持的单系群(BP=90, BBP=1.00). 而赫氏鳅亚属嵌入到其他条鳅亚科鱼类分 支中. 对高原鳅属鱼类单系约束时,SH 检验表明 单系约束的 ML 树($-\ln L=10702.4383$)与无单系 约束的 ML 树($-\ln L=10686.1065$)没有显著差异 (P=0.1990).

合意树较好地解决了高原鳅亚属种间的系统发 育关系,且可以分为5个主要的分支(图2).位于 基部的是黄河上游的似鲶高原鳅(分支 I),并得到 较高的支持(BP=90, BBP=1.00). 其次是分布于 南盘江(珠江水系)上游的抚仙高原鳅 T.(T.) fuxianensis (分支 II). 分支 III 主要涵盖了青藏高原西 北部和东部水系(新疆、河西走廊、柴达木盆地和 黄河上游)的 10 个种. 分支 IV 包含了青藏高原东 部水系(黄河上游、长江上游、澜沧江上游和怒江 上游)的 3 个种. 分支 V 则包含了高原主体水系(雅 鲁藏布江、沱沱河、怒江上游、玛旁雍错--公珠 错)的6个种.此外,高原鳅亚属内的种间系统发 育关系在一定程度上也反映了地理分布模式,即相 同水系和相近水系的种通常聚在一起,呈现出更近 的亲缘关系,例如,来自新疆的3个种形成支持率 较高的一支(BP=79, BBP=1.00),而新疆和河西 走廊种类具有较近的亲缘关系,同样,分布于青藏 高原主体水系雅鲁藏布江、公珠错、怒江以及金沙 江水系的种类亲缘关系较为密切. 在种内系统发育 关系上,除了硬鳍高原鳅和拟硬鳍高原鳅 T.(T.) pseudoscleroptera 以外,所有的不同地理种群个体 都形成各自的单系群.

2.3 特征状态图解

删除多个单倍型后,对 27 个种 MP 分析得到 1 个最简约的树(步长=3468, CI=0.4022, RI=0. 5274). 图 3 显示了所选的 2 个形态特征优化到 MP 系统树的图解过程. 当考虑所有高原鳅属鱼类时 (包括赫氏鳅亚属),所分析的特征没有一个呈现共 近离征的改变. 所有 2 个形态特征与分子系统发育 树显示了较低的适合值, CI 值为 0.17-0.50, RI 值为 0.00-0.58.

3 讨论

3.1 系统发育

尽管有些学者将赫氏鳅(亚)属和高原鳅(亚)属 归隶在一个属中[13-14],但是在形态上并没有找到一 个可靠的共同离征. 朱松泉依据雄性第二性征作为 亚属的划分依据,而武云飞根据骨质鳔囊.虽然两 个亚属都具有雄性第二性征,但两个类群第二性征 的形态和位置均不相同. 高原鳅(亚)属小刺突隆起 区为长条形,位于眼前下缘至口角,胸鳍背面垫状 隆起明显,而赫氏鳅(亚)属小刺突隆起区为三角 形,位于鼻孔和眼之间,胸鳍背面垫状隆起不明 显. Bǎnǎrescu 和 Nalbant 就曾认为赫氏鳅亚属中 的叶尔羌高原鳅在形态上不同于其他所有的高原鳅 鱼类,虽然不排除这个种可能来源于亚洲高原的可 能,但是,至少从形态鉴别上,它必须建立自己的 属, 而把真正的具有鳔退化的条鳅归到高原鳅 属^[17]. Prokofiev 分析条鳅亚科系统发育时认为赫 氏鳅属和 Orthrias (直条鳅属)一高原鳅属的单系性 有两个不确定的特征(个体大小和脊椎骨数目)支 持,但是这两个特征在其他条鳅亚科鱼类也存在变 化. 此外, Prokofiev 认为赫氏鳅属的特有离征为骨 质鳔囊的结构,而 Orthrias-高原鳅属具有突出的 胸鳍骨质辐板^[37].本研究中,Cyt b 序列揭示的系 统发育结果并不支持将这两个(亚)属合并为一个 属. 因此,我们认为不宜将赫氏鳅属和高原鳅属合 并为一个属.

虽然 Cyt b 序列数据不支持现行分类系统中高 原鳅属鱼类的单系性,但是却很好地支持依据雄性 第二性征建立的高原鳅亚属的单系性,由此表明雄 性第二特征是高原鳅亚属的共有离征.性别选择的 特征被广泛地应用在建立淡水鱼类的系统发育关系 中,这些鱼类通常表现出一定程度的两性异 形^[38-40].鳅科鱼类是利用两性异形特征揭示系统发 育很好的研究对象,特别是花鳅亚科的鱼类,不少



图 3 MP树图解骨质鳔囊和鳔后室形态特征优化

树的末端表明了每个物种的特征状态,特征状态的改变直接用横线表示在分支上. 用竖线分开两个特征状态表示等价的选择. 图左上方示出了特征的测量适合度

种类存在两性异形,其雄性的第二性征是重要的形态学分类特征之一,并且用来推测其系统发育关系,最近的分子系统学研究也在一定程度上支持传统形态学的推论^[20, 22,23].虽然控制这些第二性征演化的机制还没有被完全认识,但是它们有可能在一定程度是受到性选择的驱动.

Cyt b 序列揭示的系统发育关系同样也很好地 反映了物种之间形态学性状的关联.通常形态学相 似或相近的物种在系统发育中具有更近的亲缘关 系,而在形态上显著差异的物种其亲缘关系相对较 远(图 2).例如,似鲶高原鳅,眼很小,个体在高 原鳅中最大(可达 1500 g),身体两侧具有与体轴平 行的短横杆皮质棱,明显有别于其他所有的高原鳅 (除黄河高原鳅 T.(T.) pappenheimi 外),在系统 发育树中也最先分离.同样,分布于滇中高原的抚 仙高原鳅、昆明高原鳅 T.(T.) grahami、大眼高 原鳅 T.(T.) macrophthalma、湖高原鳅 T.(T.) lacustris和黄体高原鳅 T.(T.) flavicorpus 等以臀 鳍分枝鳍条 6—7 根有别于其他高原鳅,在分子系 统发育关系中抚仙高原鳅也较早地与其他臀鳍分枝 鳍条 5 根的高原鳅分离.

3.2 形态特征演化

将骨质鳔囊和鳔后室发达与否图解到分子系统 发育树时,并没有显示出一致的共同离征改变,表 现为平行进化. 高原鳅的骨质鳔囊和鳔后室是重要 的分类学特征^[4,14],但对其系统意义存在争议. Day^[41],Herzenstein^[42],Bǎnǎrescu和Nalbant^[17]认 为后室的存在与否在条鳅亚科鱼类中无系统分类方 面的价值. Hora^[43]认为有发达后室者更特化,而 且这种后室是次生的产物. Zugmayer^[44]和朱松 泉^[18]则相反,认为条鳅亚科中有后室的种类比后室 残缺的种类更为原始,退化的鳔后室是不可逆转 的,发达的鳔后室不可能是次生的. 武云飞^[14]依据

骨质鳔囊的形态和大小差异来划分的高原鳅(亚)属 和赫氏鳅(亚)属,并且将鳔后室的形态作为建立高 原鳅亚属系统发育关系的一个重要的形态特征,事 实上, 高原鳅类的骨质鳔囊和鳔后室的形态与栖息 环境有关,鳔后室发达的种类通常生活在静水或者 缓流水体中,如公珠错的西藏高原鳅 T.(T.) tibetana, 塔里木水系的隆额高原鳅和修长高原鳅, 青藏 高原东部的硬鳍高原鳅和拟硬鳍高原鳅等. 栖息在 静水环境的有些种类的后室虽然不发达,但其前室 明显膨大,如隆头高原鳅、小体高原鳅 T.(T.) minuta 和叶尔羌高原鳅. 因此,我们认为骨质鳔囊 和鳔后室的形态是一个适应性特征,并不具有系统 发育意义.对于整个类群来说,依据鳔后室存在与 否和形态特征的不同来命名属或亚属是不适合的; 但对于一个种来说,则具有相对的稳定性,有一定 的分类意义.

3.3 生物地理学

陈景星等在进行鳅科鱼类亚科的划分及其宗系 发生关系分析时,认为原始条鳅类在上新世喜马拉 雅山脉急剧抬升以前已广泛分布于亚洲大陆[45]。由 于青藏高原的逐步隆升,生活于青藏高原及其邻近 地区的有鳞条鳅类逐步演化为现今的无鳞条鳅类, 如山鳅属 Oreias 和高原鳅属等鱼类. 由于缺乏可靠 的化石记录和地质隔离时间,限制了采用化石数据 和地质事件对高原鳅鱼类演化和分布提出可靠的生 物地理学解释,通过比较有无分子钟限制的 ML 树 等级对数似然值,分子钟被拒绝(-ln L nonclock= 10716, 4848, $-\ln L$ clock = 10809, 8535, $2\Delta = 186$. 7374, df=72, P < 0.01). 叶尔羌高原鳅和勃氏 高原鳅具有较快的进化率. 对鳅科鱼类采用古地质 时间校准的 Cyt b 和 ATPase 8/6 的进化率为 0. 84%/Ma^[23]. 鲤科鱼类 Cyt b 进化率通常采用 0.76%/Ma^[46]或1.0%/Ma^[47]的进化率.我们采用 0.76%-1.00%/Ma的进化率,通过分支间序列的 分歧对高原鳅主要谱系的分离时间进行初步估计. 高原鳅亚属与其他条鳅亚科鱼类在 13.5-10.3 Ma (分支间序列分歧为 20.5%)发生分离,高原鳅亚属 内最初的分支发生在 10.5-8.0 Ma (分支间序列分 歧为15.9%),分布于南盘江上游的抚仙高原鳅在 10.0-7.7 Ma 分离(序列分歧为 15.3%).

高原鳅亚属内最初的分支事件表明青藏高原当 时可能进入了一个大面积的快速隆起阶段. 已有的 研究揭示青藏高原在约8Ma时从一个相对稳定时 期进入到快速抬升时期,并且伴随巨大的环境和气 候的改变[48],如印度和东亚季风的形成等[49].值 得注意的是,分布于青藏高原西北部和东部水系 (新疆、柴达木盆地、河西走廊和黄河上游)与分布 于青藏高原东部和东南部水系(柴达木盆地、雅鲁 藏布江、怒江、澜沧江和长江)的高原鳅在 9.5-7.2 Ma分离(分支间序列分歧为 14.4%),同样的地 理分离出现在特化等级裂腹鱼(9.1-8.2 Ma)^[50]以 及裂腹鱼属内(9.6-8.9 Ma)[51]. 不同类群的地区 分支图解的一致性表明它们可能是对一个共同地质 事件的反映. 对这个分支事件有两种可能的解释: (1) 在青藏高原东部和东南部的水系曾是一个共同 的向南注入南海的古水系, 而雅鲁藏布江、伊洛瓦 底江、怒江、澜沧江和长江上游曾经是这个古水系 的支流,后来由于河流的侵袭和地质构造运动使水 系间彼此隔离^[52]. 在青藏高原西北部,由于阿尔金 山、东昆仑、祁连山的隆起相对较晚,水系之间的 分隔较晚,水系之间也可以存在联系. 后来由于青 藏高原西北部山脉的隆起和气候趋于干旱,隔离了 塔里木水系与柴达木、河西走廊以及黄河上游水系 的联系. 这些地质隔离事件同样也反映在高原鳅 (图 2)和裸裸重唇鱼属系统发育关系中^[50].(2)青 藏高原中部(包括念青唐古拉山和唐古拉山之间的 羌塘高原)隆起较早,最先隔离了分布于青藏高原 的原始鱼类,随着河流的向源侵袭,高原鳅鱼类沿 水系而扩散到高原的周边地区,形成现在的分布格 局.

参考文献

- 陈宣瑜,陈毅峰,刘焕章.青藏高原动物地理区的地位和东部 界线问题.水生生物学学报,1996,20(2):97-103
- 2 Froese R, Pauly D. FishBase. World Wide Web electronic publication. www. fishbase. org, version (01/2005)
- 3 Chen X Y, Yang J X. Triplophysa rosa sp. nov. : A new blind loach from China. J of Fish Biol, 2005, 66: 599-608
- 4 王大忠,李德俊.贵州高原鳅属鱼类二新种(鲤形目:鳅科:条 鳅亚科).动物分类学报,2001,26(1):98-101
- 5 杨君兴,陈小勇,蓝家湖.高原特有条鳅鱼类两新种在广西的发现及其动物地理学意义.动物学研究,2004,25(2):111-116

- 6 李维贤,祝志刚.洞穴高原鳅属一新种记述.云南大学学报(自 然科学版),2000,22(5):396-398
- 7 陈小勇,崔桂华,杨君兴. 广西高原鳅属鱼类一穴居新种记述. 动物学研究,2004,25(3);227-231
- 8 陈银瑞,杨君兴,徐国才.云南石林盲高原鳅的发现及其分类地位的探讨.动物学研究,1992,13(1):17-23
- 9 Zhou W, Cui G. Fishes of the genus Triplophysa (Cypriniformes: Balitoridae) in the Yuanjiang (upper Red River) basin of Yunnan, China, with description of a new species. Ichthyol Explor Freshwat, 1997, 8(2): 177-183
- 10 Prokofiev A M. Review of the "Triplophysa bom fi frons" group (Balitoridae: Nemacheilinae) with a description a new species from the Kam Valley, China. Vopr Ikhtiol, 2002, 42(4); 468-474
- Prokofiev A M. Revision of the species-complex of *Triplophysa* labiata with description of a new species, *T. kaznakowi* sp. n. (Osteichthyes, Balitoridae, Nemacheilinae). Sencknb Biol, 2004, 83(2): 181-208
- 12 Zehra A, Arshad N, Mirza M. Analysis of Triplophysa yasinensis complex (Pisces : Nemacheilidae). Punjab Univ J Zool, 1997, 12(1): 25-29
- 13 朱松泉. 中国条鳅志. 南京: 江苏科学技术出版社, 1989
- 14 武云飞,吴翠珍. 青藏高原鱼类. 成都:四川科学技术出版社, 1992
- 15 Kessler K T. Puteshestvie v Turkestan (Zoogeographical results of the explorations of the late A. Fedchenko). Nachr Ges Mosc, 1874, 11(5): 1-63
- 16 Rendahl H. Studien über innerasiatische Fische. Ark Zool (in German), 1933, 25A(11): 1-51
- 17 Bánárescu P, Nalbant T. A collection of Cyprinoidei from Afghanistan and Pakistan with description of a new species of Cobitidae (Pisces, Cypriniformes). Mitt Hamburg Zool Mus Inst, 1975, 72, 241-248
- 18 朱松泉.中国条鳅亚科鱼类的鳔和骨质鳔囊的研究.水生生物 学报,1986,10(2):136—143
- 19 Zardoya R, Meyer A. Phylogenetic performance of mitochondrial protein-coding genes in resolving relationships among vertebrates. Mol Biol Evol, 1996, 13, 933-942
- 20 Kim S, Kim C, Kim I, et al. Molecular systematics of Korean Cobitids based on mitochondrial cytochrome b sequence. Korean J Biol Sci, 2002, 6: 45-51
- 21 Kitagawa T, Watanabe M, Kitagawa E, et al. Phylogeography and the maternal origin of the tetraploid form of the Japanese spined loach, *Cobitis biwae*, revealed by mitochondrial DNA analysis. Ichthyological Research, 2003, 50: 319-325
- 22 Ludwig A, Bohlen J, Wolter C, et al. Phylogenetic relationships and historical biogeography of spined loaches (Cobitidae, *Cobitis* and *Sabanejewia*) as indicated by variability of mitochondrial

DNA. Zool J Linn Soc, 2001, 131; 381-392

- 23 Perdices A, Doadrio I. The molecular systematics and biogeography of the European cobitids based on mitochondrial DNA sequences. Mol Phylogenet Evol, 2001, 19: 468-478
- 24 Tang Q, Xiong, B, Yang X, et al. Phylogeny of the East Asian botiine loaches (Cypriniformes, Botiidae) inferred from mitochondrial cytochrome b gene sequences. Hydrobiologia, 2005, 544; 249-258
- 25 Tang Q, Liu H, Mayden R, et al. Comparison of evolutionary rates in the mitochondrial DNA cytochrome b gene and control region and their implications for phylogeny of the Cobitoidea (Teleostei: Cypriniformes). Mol Phylogenet Evol, 2006, 39: 347-357
- 26 萨姆布鲁克 J, 拉塞尔 D W 著, 黄培堂 等译. 分子克隆实验室 指南(第三版). 北京:科学出版社, 2002, 463-618
- 27 Thompson J D, Gibson T J, Plewniak F, et al. The Clustal X windows interface: Flexible strategies for multiple sequences alignment aided by quality analysis tools. Nucleic Acids Res, 1997, 25: 4876-4882
- 28 Irwin D M, Kocher T D, Wilson A C. Evolution of the cytochrome b gene of mammals. J Mol Evol, 1991, 32: 128-144
- 29 Swofford D L. PAUP* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and other methods), Version 4, Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 2002
- 30 Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. Evolution, 1985, 39: 783-791
- 31 Posada D, Crandall K A. Modeltest: Testing the model of DNA substitution. Bioinformatics, 1998, 14: 817-818
- 32 Yang Z H. Estimating the pattern of nucleotide substitution. J Mol Evol, 1994, 39(1): 105-111
- 33 Shimodaira H, Hasegawa M. Multiple comparisons of loglikelihoods with applications to phylogenetic inference. Mol Biol Evol, 1999, 16(8): 1114-1116
- 34 Huelsenbeck J P, Rannala B. Phylogenetic methods come of age: Testing hypotheses in an evolutionary context. Science, 1997, 276(11): 227-232
- 35 Huelsenbeck J P, Ronquist F. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. Bioinformatics, 2001, 17(8): 754-755
- 36 Maddison D R, Maddison W P. MacClade 4: Analysis of Phylogeny and Character Evolution. Version 4. 0. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 2000
- 37 Prokofiev A M. Phylogenetic relationships of the Nemacheiline loaches (Teleostei: Balitoridae; Nemacheilinae). Объеди-ненный Научный Журнал, 2004(8): 71—74
- 38 Rosen D E, Bailey R M. The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes); Their structure, zoogeography, and systematics. Bull Am Mus Nat Hist, 1963, 126; 1-176
- 39 Meyer A, Lydeard C. The evolution of copulatory organs, inter-

nal fertilization, placentae and viviparity in killifishes (Cyprinodontiformes) inferred from a DNA phylogeny of the tyrosine kinase gene X-src. Proc R Soc Lond B, 1993, 254: 153-162

- 40 Meyer A, Morrissey J M, Schartl M. Recurrent origin of a sexually selected trait in *Xiphophorus* fishes inferred from a molecular phylogeny. Nature, 1994, 368: 539-542
- 41 Day F. On the fishes of Yarkand. Proc Zool Sco London, 1876, 53: 781-807
- 42 Herzenstein S M. Wissenschaftliche resultate der von N. M. Przewalski nach Central-Asien. Zool Theil (in German), 1888, 3(1): 1-91
- 43 Hora S L. Comparison of the northern and the southern faces of the great Himalayan range. Pec Indian Mus, 1937, 39(3): 241-250
- 44 Zugmayer E. Beiträge zur Ichthvologie von Zentral-Asien. Zool Jahrb Syst (in German), 1910, 29: 257-298
- 45 陈景星,朱松泉. 鳅科鱼类亚科划分及其宗系发生的相互关系 动物分类学报,1984,9(2):201-208
- 46 Zardoya R, Economidis P S, Doadrio I. Phylogenetic relationships of Greek Cyprinidae: Molecular evidence for at least two

origins of the Greek Cyprinid fauna. Mol Phylogenet Evol, 1999, 13: 122-131

- 47 Durand J, Tsigenopoulos C, Ünlü E, et al. Phylogeny and biogeography of the family Cyprinidae in the Middle East inferred from cytochrome b DNA-evolutionary significance of this region. Mol Phylogenet Evol, 2002, 22: 91-100
- 48 李吉均,方小敏. 青藏高原隆起与环境变化研究. 科学通报, 1998,43(15):1569-1574
- 49 An Z, Kutzbach J E, Prell W L, et al. Evolution of Asian monsoons and phased uplift of the Himalaya-Tibetan Plateau since late Miocene times. Nature, 2001, 411: 62-66
- 50 何德奎,陈毅峰,陈宜瑜,等.特化等级裂腹鱼类的分子系统发育与青藏高原隆起.科学通报,2003,48(22):2355-2362
- 51 He D, Chen Y. Biogeography and molecular phylogeny of the genus Schizothorax (Teleostei: Cyprinidae) in China inferred from cytochrome b sequences. J Biogeogr, 2006, doi: 10. 1111/j. 1365-2699. 2006. 01510X
- 52 Clark M K, Schoenbohm L M, Royden LH, et al. Surface uplift, tectonicss, and erosion of eastern Tibet from largescale drainage patterns. Tectonics, 2004, 23: TC1006



《现代神经科学研究技术》

U. Windhorst, H. Johansson 原著 科学出版社 定价: 168.00 元

本书涵盖了神经科学研究领域从分子到行为、从动物到人脑 功能所涉及的全部实验技术方法,既包括经典的实验方法,也特 别介绍了各种最新发展的技术.涵盖面广,技术讲解详细,对于 从事神经生物学、神经医学、认知科学、信息科学以及相关研究 领域的科研人员、医疗人员、研究生等都具有很高的参考价值.